

Le gisement de Crayssac (Tithonien inférieur, Quercy, Lot, France) : découverte de pistes de dinosaures en place et premier bilan ichnologique

The Crayssac site (lower Tithonian, Quercy, Lot, France): discovery of dinosaur trackways in situ and first ichnological results

Jean-Michel MAZIN^{1*}, Pierre HANTZPERGUE², Jean-Paul BASSOULLET¹, Gérard LAFAURIE³ et Patrick VIGNAUD¹

¹ Laboratoire de géobiologie, biochronologie et paléontologie humaine, UPRES EA 2250, Université de Poitiers, 40, avenue du Recteur-Pineau, 86022 Poitiers cedex ;

² Centre des sciences de la terre, UMR 5565, Université Claude-Bernard Lyon-I, 43, bd du 11-Novembre-1918, 69622 Villeurbanne cedex ;

³ 35, Faubourg du Pin, 46100 Figeac, France

RÉSUMÉ

Les calcaires tithoniens de Crayssac (Lot, Quercy, France) se sont formés dans une vaste vasière littorale, en zone inter- à supratidale, soumise à l'alternance d'influences marines et continentales. Ils livrent de très nombreuses ichnites de vertébrés et d'invertébrés, parmi lesquelles les empreintes de ptérosaures et de dinosaures sont fréquentes.

Mots clés : Quercy, Crayssac, Tithonien, Ichnites, Vertébrés, Invertébrés

ABSTRACT

The Tithonian limestones of Crayssac (Lot, Quercy, Southwestern France) correspond to a large littoral mud-flat with sedimentation in the inter- to supratidal area where continental and marine influences alternate. Vertebrate and invertebrate ichnites are abundant, among which pterosaurian and dinosaurian prints are the most common.

Keywords: Quercy, Crayssac, Tithonian, Ichnites, Vertebrates, Invertebrates

Abridged version (see p. 738)

I. Introduction : historique des découvertes

Les carrières de Crayssac sont situées à environ 15 km à l'ouest de Cahors (Lot). Dès 1966, Delfaud et Gottis donnent les premières conclusions sur le contexte biosédimentaire des calcaires laminés de la région de Crayssac. Hantzpergue et Lafaurie (1983), puis Hantzpergue (1989)

datent rigoureusement la « Pierre de Crayssac » du Tithonien inférieur (zone à Gigas, horizon à Gravesiana). Les premières empreintes isolées, ainsi que quelques restes de poissons et de crocodiliens, sont signalés par Hantzpergue et Lafaurie (1991, 1994). Dès lors, les traces et empreintes isolées se révèlent abondantes dans les blocs d'extraction et les déblais de carrière. En 1993, les premières pistes de position stratigraphique précise sont mises au jour par une équipe du Laboratoire de géobiologie de l'Université de

Note présentée par Yves Coppens

Note remise le 27 mars 1997, acceptée après révision le 2 juin 1997

* E-mail : jean-michel.mazin@cri.univ-poitiers.fr

Poitiers, dans les calcaires laminés du Mas de Pégourdy (Crayssac). Les fouilles systématiques ont depuis révélé l'existence d'une ichnofaune exceptionnellement riche et diversifiée, dans un environnement sédimentaire très particulier. L'objet de cette note est de caractériser cette ichnofaune, dont l'assemblage est unique, et de signaler notamment la découverte des premières pistes de dinosaures en place.

II. Contexte paléoenvironnemental

Le gisement de Crayssac occupe une position stratigraphique intermédiaire, entre les couches de Solnhofen et celles de Canjuers, et présente une équivalence partielle avec les couches de Mörnshheimer (tableau).

De nombreuses figures sédimentaires (microrides d'oscillation interférentes, polygones de dessiccation, microchenaux, impacts de gouttes de pluie) attestent des émergences temporaires. L'agencement des lamines de fin de séquence traduit l'expression d'une périodicité tidale vraisemblablement diurne. L'abondance de Coccolithophoridés (*Ellipsagelosphaera* et *Biscutum*, Busson et al., 1993) indique que les boues carbonatées se sont déposées en eaux peu profondes, exceptionnellement calmes, et marquées par une dessalure plus ou moins prononcée. L'assemblage faunique d'invertébrés est peu diversifié : *Corbula* sp., *Saccocoma* sp., *Aeger* sp. et rares ammonites. Ces caractéristiques confirment le contexte paléoenvironnemental des niveaux à empreintes de Crayssac : il s'agit de milieux inter- à supradeltaux, développés dans une vaste lagune ou vasière carbonatée, où se mêlent alternativement les influences marines et continentales.

Ces niveaux laminés sont directement surmontés par un faciès exprimant une nette reprise des influences marines dans la sédimentation. Ils sont remarquables par l'abondance de coprolithes d'invertébrés, transportés et accumulés loin de leur milieu de production. Parmi eux, des coprolithes de crustacés appartenant à l'ichnoespèce *Favreina salevensis* Parejas, 1948, ont été identifiés. Ces coprolithes sont fréquents à la partie supérieure du Jurassique, sur les vastes plates-formes carbonatées proches de l'exondation, sur toute la zone péritéthysienne. Ils ont été produits par des crustacés anomoures Thalassinoidea, représentés dans les mers actuelles par les Calianasses, qui vivent dans des terriers en zone intertidale ou subtidale et constituent des peuplements denses dans les lagunes ou les fonds de baies de Floride et de Géorgie, aux États-Unis.

III. Paléontologie

Les niveaux fossilifères de Crayssac ont jusqu'à présent livré une macrofaune peu diversifiée, consistant en restes de vertébrés et d'invertébrés, marins et continentaux (voir liste faunique). La caractéristique paléontologique essentielle de ces calcaires consiste en l'abondance et en la qualité de préservation d'empreintes d'origine animale dont une vingtaine de types différents ont été mis au jour, révélant l'existence d'un riche écosystème littoral lié à l'alternance des marées.

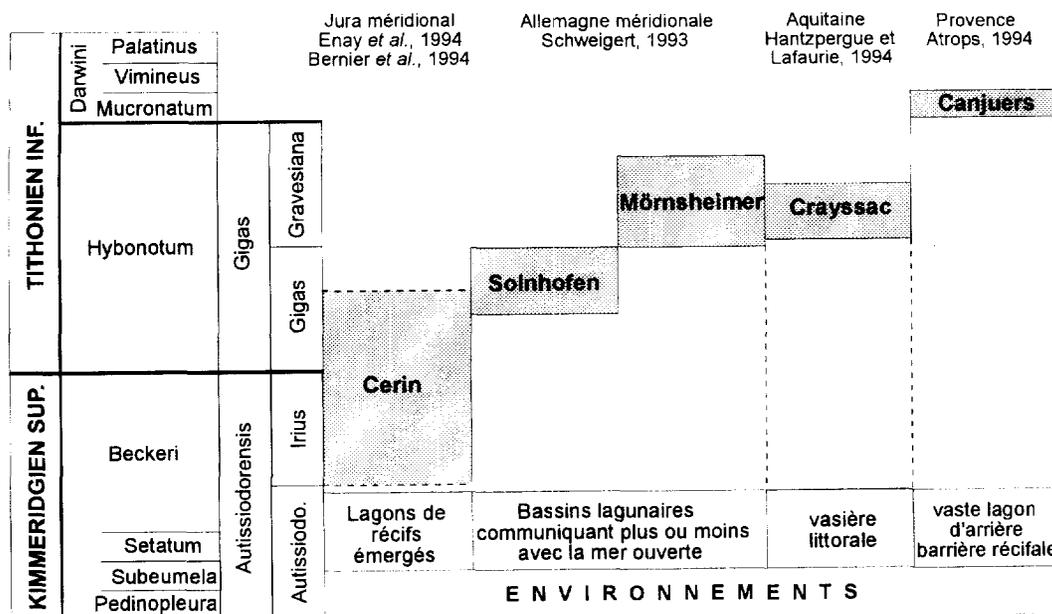
Pistes et empreintes de ptérosaures

Quatre ichnotaxons attribuables à des ptérosaures sont en cours d'étude détaillée. Le plus fréquent, découvert en 1994, est provisoirement attribué à *Pteraichnus* sp. B et a

Tableau. Chronologie et environnements des principaux gisements du Jurassique supérieur ouest-européen.

Figure 1

Chronology and environments of the main Upper Jurassic sites in Western Europe.



permis de confirmer l'attribution de l'ichnotaxon *Pteraichnus* Stokes, 1957 à des ptérosaures ptérodactyloïdes quadrupèdes (Mazin et al., 1995) et non à des crocodiliens (Padian et Olsen, 1984) (figures 1B et 2B). Les pieds de *Pteraichnus* sp. B sont tétradactyles, de forme allongée triangulaire (figure 1B) et mesurent de 28 à 45 mm de long. Une trace de palmure interdigitale apparaît nettement sur certaines empreintes. Les mains, mesurant de 27 à 48 mm de longueur, présentent la morphologie tridactyle caractéristique de *Pteraichnus* avec le doigt I orienté antérieurement, le doigt II orienté latéralement selon un angle de 100 à 130° et le doigt III totalement rejeté en arrière (figure 2B).

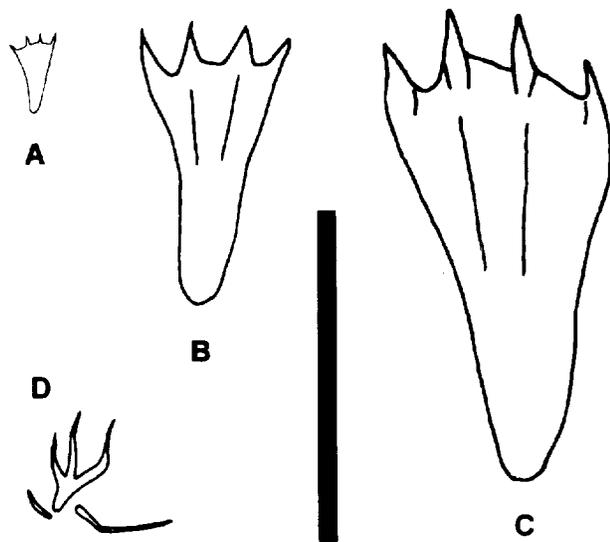


Figure 1. Empreintes de pieds droits attribuées à des ptérosaures du Tithonien inférieur, calcaires laminés de Crayssac (Lot, France). A. *Pteraichnus* sp. A ; B. *Pteraichnus* sp. B ; C. *Pteraichnus* sp. C ; D. *Rhamphorhynchoidea* indet. Échelle = 5 cm.

Right pes-prints attributed to pterosaurs, Lower Tithonian, laminated limestone, Crayssac (Lot, France). A. *Pteraichnus* sp. A; B. *Pteraichnus* sp. B; C. *Pteraichnus* sp. C; D. *Rhamphorhynchoidea* indet. Scale = 5 cm.

Un second type de pistes quadrupèdes de ptérosaure ptérodactyloïde, provisoirement rapporté à *Pteraichnus* sp. A, se caractérise, entre autres, par une taille très réduite, les pieds et les mains mesurant de 7 à 14 mm de longueur. Les pieds ont la forme triangulaire caractéristique, avec des marques de doigts très courtes, probablement réduites aux seules griffes en présence d'une membrane interdigitale (figure 1A). Les mains diffèrent de celles de *Pteraichnus* sp. B dans leur morphologie (figure 2A). Le doigt I est orienté antérieurement, mais son extrémité est le plus souvent repliée vers l'extérieur. Le doigt II est aussi long que le doigt I et forme un angle droit avec l'axe de l'empreinte. Le doigt III est rejeté vers l'arrière et son extrémité est souvent repliée vers l'extérieur. Beaucoup moins nombreuses que les autres, ces pistes pourraient appartenir soit à des individus juvéniles, soit à une très petite espèce.

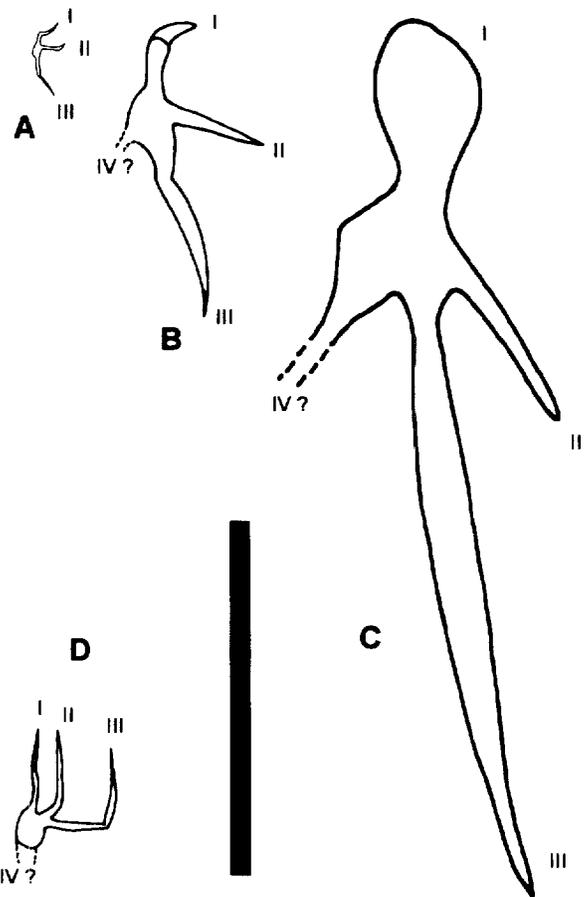


Figure 2. Empreintes de mains droites attribuées à des ptérosaures du Tithonien inférieur, calcaires laminés de Crayssac (Lot, France). A. *Pteraichnus* sp. A ; B. *Pteraichnus* sp. B ; C. *Pteraichnus* sp. C. D. *Rhamphorhynchoidea* indet. Échelle = 5 cm.

Right manus-prints attributed to pterosaurs, Lower Tithonian, laminated limestone, Crayssac (Lot, France). A. *Pteraichnus* sp. A; B. *Pteraichnus* sp. B; C. *Pteraichnus* sp. C; D. *Rhamphorhynchoidea* indet. Scale = 5 cm.

Le troisième type de ptérosaure ptérodactyloïde, provisoirement attribué à *Pteraichnus* sp. C, est beaucoup plus grand, les empreintes de pieds mesurant de 66 à 79 mm et celles des mains atteignant de 102 à 135 mm (figures 1C et 2C). Les empreintes de mains présentent une morphologie particulière, avec un doigt I court et épais, formant une sorte de cupule « bulbeuse » antérieure, profondément enfoncée et sans trace de griffe (figure 2C). Le doigt II, relativement court, apparaît sous la forme d'un fin sillon, orienté latéro-postérieurement selon un angle de 150 à 160°. L'empreinte du doigt III, très longue, forme une profonde et large gouttière postérieure.

Chez ces trois ichnotaxons, une dépression creusée au point de convergence des trois doigts de la main correspond probablement au poinçonnement du métatarsien IV. Une gouttière s'étire, parfois méso-postérieurement, à

partir de cette dépression, qui pourrait correspondre à l’empreinte de la région proximale de la première phalange alaire (doigt IV).

Sur toutes les pistes de type *Pteraichnus* trouvées à Crayssac, la distance entre l’empreinte de la main et l’axe de la piste est variable, dépendant de l’allure et de la posture de l’individu, mais les mains sont toujours tenues plus écartées du corps que les pieds, ce qui confirme l’un des arguments utilisés pour rapporter cet ichnotaxon aux ptérosaures ; (Lockley et al., 1995 ; Mazin et al., 1995 ; Unwin, 1989, 1996).

Des empreintes isolées et de courtes pistes, reflétant le déplacement d’un petit animal quadrupède dont les mains sont tenues nettement plus écartées du corps que les pieds, pourraient être rapportées à un quatrième type de ptérosaure. Les mains portent trois doigts orientés antérieurement et une dépression à la base de ces doigts (figure 1D). Les pieds sont pentadactyles, avec le doigt I recourbé postéro-mésialement et le doigt V, long et fin, rejeté postéro-latéralement (figure 2D). Les empreintes de pieds sont courtes, sans extension postérieure, traduisant une allure digitigrade ou semi-digitigrade du pied. Ces pistes sont provisoirement attribuées à un ptérosaure rhamphorhynchoïde, groupe notamment caractérisé par un pied pentadactyle, où le doigt V est développé et rejeté latéralement.

Pistes et empreintes de dinosaures

Les empreintes isolées de théropodes sont fréquentes dans les déblais de carrière et ont été signalées par ailleurs (Mazin et al., 1995 ; Lange-Badré et al., 1996). Plusieurs pistes très bien conservées de théropodes ont été mises au jour, en place dans les niveaux laminés (Mazin et al., en préparation). L’un de ces théropodes, ici appelé *Theropoda* indet. I, est caractérisé par des doigts larges, faiblement divergents et un « talon » court (figure 3A). Les empreintes mesurent de 16 à 21 cm selon les pistes, le pas est de 80 à 100 cm pour un angle de pas de 175 à 180° et une hauteur à la hanche estimée à 1 m. Les bourrelets d’expulsion interdigitaux et latéraux du substrat sont importants, mais aucune structure de glissement n’est détectable et les empreintes sont peu profondes. Il s’agit d’un animal de taille moyenne, progressant à allure modérée sur un substrat assez fluide en surface et compacté en profondeur.

Un second théropode, ici appelé *Theropoda* indet. II, est caractérisé par des doigts plus fins, plus divergents, profondément enfoncés dans le sédiment (figure 3B). Les pieds mesurent 14 à 17 cm de longueur, le pas est de 58 à 65 cm pour un angle de pas de 138 à 166°. Il s’agit d’un animal plus petit, progressant sur un substrat plus meuble.

D’autres théropodes, des sauropodes de dimensions variées et vraisemblablement des ornithopodes ont été localisés sur différents niveaux et seront exploités par la suite.

Autres empreintes de vertébrés

Ptérosaures et dinosaures représentent le cortège principal des empreintes de vertébrés à Crayssac. Cependant, de nombreuses pistes de très petites dimensions, qui pour-

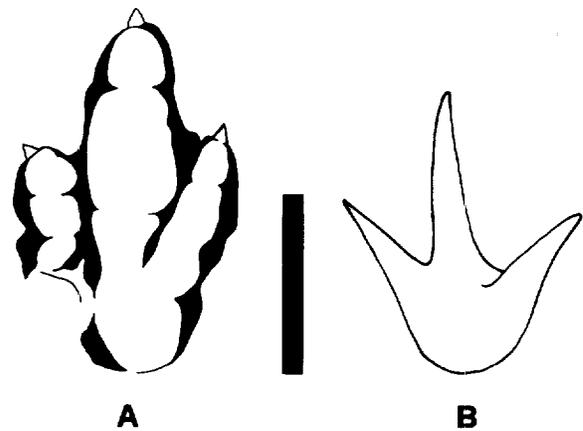


Figure 3. Empreintes de dinosaures théropodes du Tithonien inférieur, calcaires laminés de Crayssac (Lot, France). A. *Theropoda* indet. I, pied droit ; B. *Theropoda* indet. II, pied droit. Échelle = 10 cm.

*Theropod dinosaur prints, Lower Tithonian, laminated limestone, Crayssac (Lot, France). A. *Theropoda* indet. I, right foot ; B. *Theropoda* indet. II, right foot. Scale = 10 cm.*

raient correspondre à plusieurs petits lépidosauromorphes, ont également été mises au jour sur les niveaux les plus finement laminés. Des traces de crocodiliens et de tortues sont également présentes, notamment des empreintes tridactyles aux doigts courts et massifs, souvent associées par paires transversales, semblables à celles de l’ichnogenre *Saltosauropus* des calcaires lithographiques de Cerin, rapporté à un dinosaure théropode sauteur par Bernier et al. (1984). Notons que Thulborn (1989, 1990) attribue ces pistes à une tortue.

Toutes les empreintes de vertébrés trouvées à Crayssac ont été formées sur un substrat exondé, à l’exception de quelques pistes de ptérosaures associées à des traces d’invertébrés (voir plus bas) et d’une série de griffures parallèles, qui pourraient avoir été laissées par des animaux de grande taille (tortues ou théropodes) partiellement immergés, comme cela a été discuté par McAllister (1989).

Pistes d’invertébrés

Les pistes les plus abondantes sont constituées d’une succession de traces d’appendices latéraux, organisées en chevrons symétriques sur une largeur de 5 à 8 mm (figure 4A). Cette morphologie rappelle celle rencontrée chez l’ichnogenre *Pemichnium* Guthögl, 1934, du Permo-Trias ouest-européen. Les fines traces de turbulence du sédiment associées à ces pistes indiquent qu’elles ont été produites sous l’eau. Les surfaces livrant ces pistes d’invertébrés portent aussi des pistes de ptérosaures, dont les empreintes profondes à bords atténués montrent qu’elles ont été laissées sur un substrat très fluide, probablement encore recouvert d’eau. Cette observation permet d’avancer l’hypothèse que ces ptérosaures pénétraient dans l’eau, probablement pour la recherche de leur nourriture.

Quelques pistes remarquables d'invertébrés peuvent être rapprochées de limulidés de petite dimension, proches de l'ichnogenre *Kouphichnium* Nopcsa, 1923, connu du Dévonien au Jurassique (figure 4B). Comme l'a montré Thulborn (1990), des traces de limulidés ont parfois été confondues avec des empreintes de petits vertébrés (petits dinosaures, oiseaux, ptérosaures). La qualité de conservation des empreintes de Crayssac permet de lever toute ambiguïté à ce propos.

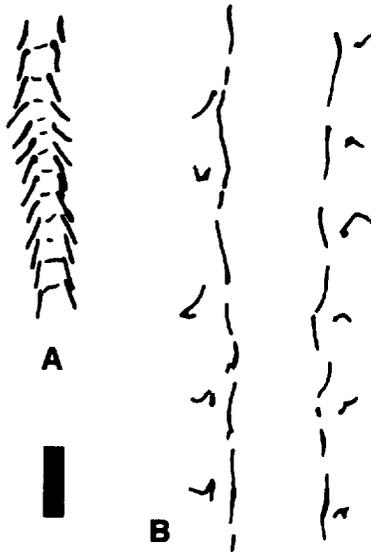


Figure 4. Pistes d'invertébrés du Tithonien inférieur, calcaires laminés de Crayssac (Lot, France). A. cf. *Permichnium* Guthöal, 1934; B. *Limulidae* indet. Échelle = 1 cm.

Invertebrate trackways, Lower Tithonian, laminated limestone, Crayssac (Lot, France). A. cf. Permichnium Guthöal, 1934; B. Limulidae indet. Scale = 1 cm.

IV. Liste faunique

Macrofaune

Reptilia

Steneosaurus sp. (squelette incomplet, dents, ostéodermes)

Crocodylomorpha indet., non *Thalattosuchia* (dents)

Pterodactyloidea indet. (dents, os isolés)

Osteichthyies

Lepidotes sp. (spécimens complets, écailles isolées, ossements isolés)

Osteichthyies indet. (petits individus complets)

écailles cycloïdes

Crustacea

Aeger sp. (spécimens complets)

Cephalopoda

Gravesia gravesiana (spécimens complets)

Lithacoceras cf. *ulmensis* (rares spécimens)

Bivalva

Corbula sp. (rares dans les niveaux laminés)

Echinoderma

Saccocoma sp. (plusieurs niveaux à forte concentration)

Microfaune

Ellipsagelosphaera sp.

Biscutum sp.

Favreina salevensis Parejas, 1948

Ichnofaune

Reptilia

Pterosauria

Pteraichnus sp. A (ptérodactyloïde très fréquent)

Pteraichnus sp. B (rare ptérodactyloïde de très petite taille)

Pteraichnus sp. C (grand ptérodactyloïde peu fréquent)

Rhamphorhynchoidea indet. (rares pistes)

Dinosauria

Theropoda indet. I (plusieurs longues pistes)

Theropoda indet. II (pistes et empreintes isolées)

Sauropoda indet. (empreintes isolées et pistes de taille variable rencontrées sur les niveaux sous-jacents)

Ornithopoda indet. (empreintes isolées occasionnelles)

Crocodylomorpha

(?) *Crocodylomorpha* indet. (rares empreintes isolées)

Testudines

(?) *Saltosauropus* sp. (empreintes isolées et courtes pistes)

Testudines indet. I (empreintes isolées)

Testudines indet. II (empreintes isolées)

Lepidosauromorpha indet. (plusieurs types d'empreintes isolées et de pistes)

Cephalopoda

Perisphinctidae indet. (rares *roll-marks* et empreintes de propulsion)

Autres invertébrés

cf. *Permichnium* Guthöal, 1934 (très nombreuses pistes)

Limulidae indet. (cf. *Kouphichnium* Nopcsa, 1923) (rares pistes)

Myriapodes ou annélides indéterminés (plusieurs fragments de pistes)

V. Conclusions

Les calcaires du Tithonien inférieur de la région de Crayssac s'avèrent d'un très grand intérêt. Lors des trois premières années d'exploitation, plus de 30 taxons et ichnotaxons ont été découverts dans un cadre stratigraphique rigoureux et dans un contexte biosédimentaire de haute résolution. L'abondance et la qualité de préservation de ces données paléontologiques révèlent plusieurs niveaux trophiques dans un riche écosystème littoral du Jurassique supérieur.

ABRIDGED VERSION

The quarries of Crayssac are located almost 15 km west of Cahors (Lot, Quercy, France). The first biosedimentary conclusions were given by Delfaud and Gottis (1966). These limestones were dated from the Lower Tithonian, Gigas Zone and Gravesiana Horizon by Hantzpergue and Lafaurie (1983) and Hantzpergue (1989). Fish and crocodylian remains, as well as isolated animal prints, were collected in isolated blocks by Hantzpergue and Lafaurie (1991, 1994). The first stratigraphically well-dated prints and trackways have been found in 1993 by a team of the University of Poitiers in the laminated limestone of the Mas de Pégourdy (Crayssac, Lot). The aim of this note is to give a first list of the ichnofauna found in Crayssac and to report the discovery of dinosaur trackways.

Paleoenvironmental context

The Crayssac limestones are stratigraphically located between Solnhofen (Bavaria, Germany) and Canjuers (Var, France) and are partially equivalent to Mörnsheimer (South Germany) (table).

The environmental features of Crayssac attest temporary emersion (Delfaud and Gottis, 1966) and the study of the laminae succession shows a probably diurnal tidal periodicity. Numerous coccoliths (*Ellipsagelosphaera* and *Biscutum*, Busson et al., 1993) indicate that the carbonatic mud laid down under shallow water more or less desalinated and under very low energy conditions. The invertebrate fauna shows a low diversity with *Corbula* sp., *Saccocoma* sp., *Aeger* sp. and rare ammonites. These biosedimentary features confirm that the paleoenvironmental context in Crayssac corresponds to a large carbonatic mud-flat with sedimentation in the inter- to supratidal area where continental and marine influences alternate.

The laminated limestones are directly topped by more marine deposits characterized by numerous invertebrate coproliths among which most can be referred to the ichnospecies *Favreina salevensis* Parejas, 1948. In the peritethyan area, such coproliths are common in the large late Jurassic carbonatic platforms near to emersal conditions. They can be referred to Anomour Thalassinoids among which present representatives of the genus *Callianassa* are known to live in burrows under shallow waters, in inter- or subtidal area (i.e. Florida and Georgia, USA).

Palaeontology

Macrofauna is not diversified and consists mainly of isolated shells, bones and teeth (see faunal list). The main characteristic of these limestones is the diversity of animal prints and trackways. About 20 types of ichnites have been recognized up to now.

Among the vertebrates, three *Pteraichnus*-type ichnotaxons, respectively called *Pteraichnus* sp. A, B and C in this note, are interpreted as quadrupedal pterodactyloid pterosaur trackways. *Pteraichnus* sp. B is the most common and has been used to demonstrate the non-crocodylian origin of these prints

(Mazin et al., 1995; Padian and Olsen, 1984). Pes-prints are tetradactyl and reach 28 to 45 mm in length (figure 1B), while manus-prints are tridactyl, reaching 27 to 48 mm in length (figure 2B). *Pteraichnus* sp. A is rarer and small-sized, with pes- and manus-prints reaching 7 to 14 mm (figures 1A and 2A). Manus-prints show a quite different morphology, with digits I and III laterally curved and digit II constituting a right angle with the print axis. *Pteraichnus* sp. C is large-sized, with pes- and manus-prints reaching respectively 66 to 79 mm and 102 to 135 mm in length (figures 1C and 2C). Manus-prints show a particular shape with a short and bulbous imprint of digit I, without trace of claw, a short digit II postero-laterally oriented, and a very long and strongly marked digit III. These three *Pteraichnus*-type taxons show a more or less deep depression at the proximal joint of the digits, which is interpreted as the mark of the distal part of the metacarpal IV. On some manus-prints, a short groove stretches postero-mesially from this pit, which could correspond to the impression of the digit IV proximal part.

On all *Pteraichnus* trackways found in Crayssac, manus trackways are always larger than pes trackways, which confirms one of the arguments used to refer this ichnogenus to pterosaurs (Lockley et al., 1995; Mazin et al., 1995; Unwin, 1989, 1996).

A fourth type of trackway, made by a small quadrupedal animal, might be attributed to a pterosaur according to this feature. But the pes- and manus-print morphology is different from *Pteraichnus*. Pes-prints are short and pentadactyl, with the first and fifth digits posteriorly rejected, while manus-prints are tridactyl with the parallel digit anteriorly oriented (figures 1D and 2D). These trackways are tentatively attributed to a rhamphorhynchoid pterosaur.

Dinosaur prints are also common in Crayssac, notably from theropods and sauropods which are quite frequent as isolated prints in quarry excavated blocks (Mazin et al., 1995; Lange-Badré et al., 1996). Several long theropod trackways have been prepared in the laminated limestones, from which at least two ichnotaxons can be recognized. The first theropod, here called Theropoda indet. I, is characterized by wide, weakly divergent digits and a short 'heel' (figure 3A). Pes-prints reach 16 to 21 cm in length, the pace-length is from 80 to 100 cm with an angle of pace between 175 and 180° and an estimated height at the hip of 100 cm. Lateral and interdigital mud pads are developed but prints are not deeply marked and there is not any slip trace. The trackmaker was a middle-sized theropod walking on a compact substrate, only moist on the surface. The second theropod, here called Theropoda indet. II, is characterized by thinner digits, more divergent and deeply marked in the sediment (figure 3B). The pes-print length is 14 to 17 cm, the pace reaches 58 to 65 cm with an angle of pace between 138 and 166°. The trackmaker was a smaller theropod walking on a softer moist substrate.

Numerous other dinosaur prints and trackways, which can be attributed to theropods, sauropods and probably ornithomorphs, have been located in several levels of Crayssac and will be excavated later.

Other prints can be attributed to the ichnogenus *Saltosauropus* described in the Upper Jurassic limestone of Cerin (France) as

a hopping theropod (Bernier et al., 1984). It has to be noted that Thulborn (1989, 1990) attributes *Saltosauropus* trackways to turtles.

Numerous other vertebrate prints and trackways have been found in the laminated limestones of Crayssac, provisionally attributed to turtles, crocodylians and diverse small lepidosauromorphs. In addition, some subaqueous traces could have been made by large vertebrates such as turtles or theropods, maybe with a partially buoyed body as pointed out by McAllister (1989).

Invertebrate trackways are particularly numerous on some levels. The most common appear as successions of 5 to 8 mm wide chevron-like traces similar to the ichnogenus *Permichnium* Guthöäl, 1934 from Permian-Trias of West Europe (figure 4A). Very thin marks of substrate turbulence indicate that these animals walked on the bottom, under water. Deep

but not well outlined *Pteraichnus*-type prints are associated with the invertebrate traces, which could attest that pterosaurs penetrated into water, probably in search of food.

Among the other invertebrate traces, we can note small limulid-like trackways, looking similar to the ichnogenus *Kouphichnium* Nopcsa, 1923 known from Devonian to Jurassic (figure 4B). As pointed out by Thulborn (1990) limulid trackways have been wrongly attributed to small vertebrates (small dinosaurs, birds, pterosaurs). The quality of preservation of the prints in Crayssac does not lead to such misinterpretation.

In conclusion, the Lower Tithonian limestones from Crayssac area are of great interest in several ways. The stratigraphic data are rigorous; the biosedimentary record shows a high resolution; the abundance and the quality of ichnites reveal numerous stages of an Upper Jurassic littoral ecosystem.

Remerciements : Les auteurs remercient les structures qui soutiennent les fouilles de Crayssac : la société Crayssina (MA Pereira), le Conseil général du Lot, la Ville de Crayssac, la société Elf-Aquitaine, la société Wacker Chimie. Nous remercions également P. Taquet pour sa lecture du manuscrit et ses conseils.

RÉFÉRENCES

- Atrops F. 1994. Présence d'ammonites du Tithonien inférieur dans les calcaires lithographiques de Canjuers (Var, France) ; conséquences stratigraphiques et paléontologiques, *Geobios*, 16, 137-146
- Bernier P., Barale G., Bourseau J.-P., Buffetaut E., Demathieu G., Gaillard C., Gall J.-C. et Wenz S. 1984. Découverte de pistes de dinosaures sauteurs dans les calcaires lithographiques de Cerin (Kimméridgien supérieur, Ain, France). Implications paléoécologiques, *Geobios*, M.S. 8, 177-185
- Bernier P., Gaillard C., Barale G., Bourseau J.-P., Buffetaut E., Gall J.-C. et Wenz S. 1994. The underlying substrate of the Cerin lithographic limestone, *Geobios*, M.S. 16, 13-24
- Busson G., Noël D., Contini D., Mangin A.M. Corne A. et Hantzpergue P. 1993. Omniprésence des coccolithes dans les calcaires lagunaires du Jurassique moyen et supérieur de France, *Bull. Centre Rech. Expl. Prod. Elf-Aquitaine*, 17, 291-301
- Delfaud J. et Gottis M. 1966. Quelques figures de sédimentation dans le Portlandien du Lot et sur leur cadre paléogéographique en Aquitaine septentrionale, *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux*, 103, B, 7, 3-9
- Enay R., Bernier P., Barale G., Bourseau J.-P., Buffetaut E., Gaillard C., Gall J.-C. et Wenz S. 1994. Les ammonites des calcaires lithographiques de Cerin (Ain, France) : stratigraphie et taphonomie, *Geobios*, M.S. 16, 25-36
- Hantzpergue P. 1989. Les ammonites kimméridgiennes du haut-fond d'Europe occidentale. Biochronologie, systématique, évolution, paléobiogéographie, *Cah. Paléontol.*, éditions du CNRS, 428 p.
- Hantzpergue P. et Lafaurie G. 1983. Le Kimméridgien quercynois : un complément biostratigraphique du Jurassique supérieur d'Aquitaine, *Geobios*, 16, 5, 601-609
- Hantzpergue P. et Lafaurie G. 1991. Les calcaires lithographiques du Tithonien quercynois : stratigraphie, paléogéographie et contexte biosédimentaire *Table ronde internationale, Calcaires lithographiques*, Lyon, résumés, 26
- Hantzpergue P. et Lafaurie G. 1994. Les calcaires lithographiques du Tithonien quercynois : stratigraphie, paléogéographie et contexte biosédimentaire, *Geobios*, M.S. 16, 237-243
- Lange-Badré B., Dutrieux M., Feyt J. et Maury G. 1996. Découverte d'empreintes de pas de dinosaures dans le Jurassique supérieur des Causses du Quercy (Lot, France), *C. R. Acad. Sci. Paris*, 323, série Ila, 89-96
- Lockley M.G., Logue T.J., Moratalla J.J., Hunt A.P., Schultz R.J. et Robinson J.W. 1995. The fossil trackway *Pteraichnus* is pterosaurian, not crocodylian: implications for the global distribution of pterosaur tracks, *Ichnos*, 4, 7-20
- Mazin J.-M., Hantzpergue P., Lafaurie G. et Vignaud P. 1995. Des pistes de ptérosaures dans le Tithonien de Crayssac (Quercy, Lot), *C. R. Acad. Sci. Paris*, 321, série Ila, 417-424
- McAllister J. 1989. Dakota Formation Tracks from Kansas: implications for the recognition of tetrapod subaqueous traces, *In*: Gillette D.D. et Lockley M.G. (eds), Cambridge University Press, 343-348
- Padian K. et Olsen P.E. 1984. The fossil trackway *Pteraichnus*: not a pterosaurian, but a crocodylian, *J. Paleontol.*, 58, 1, 178-184
- Schweigert G. 1993. Die Ammonitengattung *Gravesia* salfeld und *Toliverceras* hantzpergue und ihre Bedeutung für den Grenzbereich Oberkimmeridgium/Untertithonium im schwäbischen Jura, *Geol. Bl. NO-Bayern*, 43, 1-3, 167-186
- Thulborn R.A. 1989. The gaits of dinosaurs, *In*: Gillette, D.D. and Lockley M.G. (eds), Cambridge University Press, 39-50
- Thulborn R.A. 1990. *Dinosaur tracks*, Chapman-Hall, London, 410 p.
- Unwin D. 1989. A predictive method for the identification of vertebrate ichnites and its application to Pterosaur tracks, *In*: Gillette D.D. and Lockley M.G. (eds), Cambridge University Press, 259-274
- Unwin D. 1996. Two legs bad, four legs good: the truth about pterosaur tracks, *Palaeontol. Newslett.*, Abstracts, xxix