



2. LA PETRIFIED FOREST FORMATION, en Arizona, a livré une riche faune de vertébrés du Carnien (en haut, à gauche). En France, dans le Jura, on observe des affleurements datant du Norien (en

haut, à droite). Sur l'échelle des temps géologiques (en bas), les étoiles indiquent les plus importantes crises répertoriées dans l'histoire de la vie.

groupe des cynodontes chiniquodontes, sont bien représentés, par des formes en général de petite taille, avec un crâne dont la longueur est comprise entre trois et six centimètres. Ces animaux formaient une communauté d'insectivores importante et diversifiée.

La faune du Carnien est dominée par des amphibiens et des reptiles dont la plupart sont en place depuis au moins le début du Trias, il y a 245 millions d'années. Les grands reptiles herbivores, mesurant de un à trois mètres de long, sont représentés par cinq groupes : les dicynodontes, les traversodontes, les rhynchosaures, les trilophosaures et les aëtosaures. Les quatre premiers groupes ont en commun des pattes situées sur le côté du corps, peu efficaces pour se déplacer, ainsi qu'un système de mastication très évolué, quoique différent d'un groupe à l'autre. La mâchoire supérieure des dicynodontes possède deux défenses ; les dents postérieures sont absentes. Les végétaux étaient broyés, avant digestion, par un bec corné qui remplaçait les dents grâce à un mouvement de la mâchoire d'avant en arrière. Les traversodontes possédaient des dents postérieures élargies qui permettaient une mastication efficace. Les rhynchosaures étaient, quant à eux, pourvus d'une mâchoire particulière :

les os de l'avant de la mâchoire étaient recourbés, pour former une pince puissante qui permettait à l'animal de couper des plantes dures à ras du sol. Les trilophosaures étaient des quadrupèdes lourdement bâtis, avec des dents postérieures élargies comme celles des traversodontes.

Les dicynodontes et les traversodontes sont des reptiles mammaliens, de la lignée qui a donné naissance aux mammifères, tandis que les rhynchosaures et les trilophosaures sont d'une lignée voisine de celle des «thécodontes» qui aboutira aux dinosaures et aux crocodiles. Les aëtosaures sont des «thécodontes» et se distinguent par des membres situés sous leur corps. Ils possédaient, sur le ventre et sur le dos, une carapace de plaques osseuses rectangulaires articulées. Leur système de mastication était peu efficace, formé seulement d'une rangée de petites dents en forme de feuilles.

Les «thécodontes»

Les «thécodontes» sont un ensemble hétérogène de reptiles : de nombreuses controverses persistent quant à leur classification exacte. Le seul point qui fait aujourd'hui l'unanimité est qu'ils se sont divisés en deux lignées principales :

l'une, à laquelle appartiennent les aëtosaures, a donné naissance aux crocodiles ; l'autre a donné naissance aux dinosaures et aux ptérosaures. Les grands carnivores terrestres du Carnien sont représentés par deux ensembles de «thécodontes», les *Rauisuchia* et les *Ornithosuchidae*. Les *Rauisuchia* sont placés sur la lignée qui mène aux crocodiles, tandis que les *Ornithosuchidae* sont placés sur l'une ou l'autre des deux lignées. De grande taille, ils dépassaient parfois trois mètres de long et étaient généralement quadrupèdes. Leurs membres, comme ceux des aëtosaures, étaient placés sous leur corps et leur permettaient de se déplacer facilement et vite.

À côté de ces grands animaux, des carnivores de plus petite taille, de moins de un mètre de long, se nourrissaient plus volontiers de petites proies et de carcasses abandonnées. Un exemple significatif est *Erpetosuchus*, découvert en Écosse. La mâchoire de cet animal de 70 centimètres de long était pourvue, sur le devant, de grandes dents recourbées ; à l'arrière, une crête osseuse édentée servait certainement à broyer les proies, des insectes essentiellement. Comme pour la plupart de ces petits «thécodontes», les relations de parenté d'*Erpetosuchus* sont floues.

Les petits reptiles omnivores constituent un ensemble assez diversifié. On y trouve des «thécodontes», tel *Scleromochlus*, qui ne dépassait pas 20 centimètres de long et possédait des membres postérieurs beaucoup plus développés que les membres antérieurs. *Scleromochlus* était très proche de l'ancêtre direct des dinosaures ou des ptérosaures. Les sphénodontes, cousins des lézards et des serpents, dont le seul représentant actuel est le Tuatara de Nouvelle-Zélande, commencent à se diversifier au Carnien : ils représentent une composante non négligeable des faunes de cette époque. Ils partageaient la niche écologique de nos actuels lézards avec les procolophinides, de petits animaux, aujourd'hui disparus, dont la taille était comprise entre 10 et 30 centimètres et dont l'aspect général rappelle celui d'un lézard massif. Ces animaux portaient sur le crâne des protubérances osseuses dont le rôle était vraisemblablement défensif. Leurs dents massives indiqueraient un régime végétarien ou insectivore.

Enfin les faunes amphibiennes des lacs et des rivières sont dominées par deux groupes : les amphibiens temnospondyles et les phytosaures. Les amphi-

biens temnospondyles étaient représentés essentiellement par des Métoposauridés, au crâne plat et fortement ossifié. Leurs pattes peu développées indiquent un mode de vie plus aquatique que terrestre. La plupart de ces prédateurs dépassaient un mètre de long. Les phytosaures sont des reptiles «thécodontes» dont la morphologie générale rappelle celle des crocodiles actuels, bien qu'ils n'aient aucun lien de parenté direct. Les phytosaures se distinguent par des narines situées au sommet du front et par un museau généralement plus allongé et plus fin. En outre, sur la mâchoire supérieure des phytosaures, c'est l'avant qui est développé pour allonger le museau, tandis que chez les crocodiles, c'est le maxillaire. Ces phytosaures atteignaient six mètres de long.

Les modifications du Norien

En extrayant les fossiles des couches sédimentaires, on constate une profonde modification de la faune entre le Carnien et le Norien, qui lui est immédiatement postérieur. Les grands reptiles herbivores, les dicynodontes et les rhy-

chosaures disparaissent, tandis que la diversité des traversodontes et des tritylodontes diminue. Les traversodontes ne sont plus connus que par une petite forme européenne, *Microscalenodon*. Seuls les aétosaures se maintiennent avec, en particulier, le genre *Aetosaurus*, dont plusieurs dizaines de squelettes ont été découverts en Allemagne. En revanche, les dinosaures se développent spectaculairement. De un à six pour cent de la faune du Carnien, ils passent à 25, voire 60 pour cent, selon les endroits. Les prosauropodes, surtout, se répandent, tel le genre *Plateosaurus*, en Europe, qui atteignait huit mètres de long. Les dinosaures ornithischiens s'étaient aussi différenciés dès cette époque, mais ils restent discrets : on n'en retrouve que quelques dents dans les couches fossilifères.

Les nouveaux reptiles mammaliens végétariens du Norien, les tritylodontes, sont différents de leurs prédécesseurs. Leur longueur ne dépassait guère un mètre. Comme celle des traversodontes, leur dentition permettait une mastication efficace, avec des postcanines ressemblant aux molaires des mammifères.



3. CETTE RECONSTITUTION DE *PLATEOSAURUS*, un dinosaure sauropode du Norien, est l'œuvre du sculpteur suisse Pascal Rérat.

Parmi les grands reptiles carnivores, on observe la raréfaction des «thécodontes». Un seul *Rauisuchia* semble encore présent en Europe, *Teratosaurus* : il n'est connu que par un fragment de maxillaire. En revanche, les petits dinosaures théropodes se diversifient. Uniquement en Europe, on note la présence de *Procompsognathus*, d'*Halticosaurus* et de *Liliensternus*. Ce dernier pouvait atteindre une longueur de trois mètres. Il faut aussi signaler l'extrême abondance de *Rioarribasaurus* (ou *Coelophysus*) au Nouveau-Mexique : on y a retrouvé plus d'une centaine de squelettes de ce petit dinosaure.

Parmi les petits reptiles de type lézard, les sphénodontes multiplient les genres et les types adaptatifs, avec des formes probablement complètement herbivores et d'autres omnivores. Les procolophonides se raréfient : peut-être disparaissent-ils avant la fin du Norien.

Les mammifères se diversifient aussi : on connaît en Europe pas moins de trois ordres nouveaux de mammifères, les triconodontes, les multituberculés et les symmétrodontes, nommés ainsi d'après la forme de leurs dents. Plusieurs genres ont été dégagés du site de Saint-Nicolas-de-Port, en Lorraine, l'un des gisements les plus riches du monde : il a livré plus d'une centaine de dents de mammifères. La longueur des triconodontes et des symmétrodontes, insectivores, ne dépasse guère celle d'une musaraigne actuelle. Les multituberculés, pas plus grands, ont en revanche un régime alimentaire végétarien et des molaires plus aplaties. Ces premiers mammifères se seraient développés grâce à un mode de vie nocturne, ce qui leur aurait évité une compétition directe avec les reptiles. Les reptiles mammaliens du groupe des cynodontes chiniquodontes, avec des tailles identiques à celles des premiers mammifères, sont encore relativement bien représentés.

Les faunes amphibiens changent peu. Les phytosaures sont toujours présents, mais on note une diminution de la variété des amphibiens temnospondyles.

Outre le développement spectaculaire de nouvelles lignées comme les dinosaures et les mammifères, et l'extinction brutale de certains groupes typiques du Trias, le Norien se distingue



4. DENT DE *THOMASIA*, mammifère primitif, ici photographiée au microscope électronique, retrouvée dans les sédiments du Rhétien, dans le Jura.

par la brusque apparition de lignées que l'on peut qualifier de modernes. Apparaissent d'abord les premières tortues avec *Proganochelys*, en Allemagne et en Thaïlande. Cette tortue de près de un mètre de long, encore imparfaite, est incapable de rentrer la tête sous sa carapace : son cou et sa queue sont hérissés de pointes osseuses à fonction défensive. On note aussi la présence de deux tortues un peu plus modernes, l'une en Allemagne, *Proterochersis*, et l'autre, non encore décrite, en Argentine.

Les premiers crocodiles

Les premiers crocodiles, nommés sphénosuchiens, apparaissent aussi. Ils ont peu de points communs avec les crocodiles que nous connaissons. Ils ne sont pas amphibiens, mais terrestres, légèrement bâtis, hauts sur pattes et rapides. Les crocodiles n'adoptent des traits qui nous sont plus familiers qu'au Jurassique. Les sphénosuchiens terrestres seraient entrés en compétition avec les dinosaures, qui auraient pris l'avantage : les crocodiles n'auraient eu d'autre choix que de se réfugier dans une niche écologique amphibie laissée libre par la disparition des phytosaures. Leur succès y fut impressionnant.

La troisième lignée nouvelle qui apparaît au Norien est celle des ptérosaures, qui connaît un succès quasi immédiat. Les trois genres actuellement connus en Italie représentent trois familles, différentes par leur alimentation. Selon leurs dents, l'une était piscivore (on a même retrouvé un poisson dans l'estomac d'un fossile), une autre était insectivore, et la troisième avait une alimentation plus variée. On aurait

découvert au moins six genres différents de ptérosaures à travers l'Europe, la moitié n'ayant pas encore été décrite. La taille de ces premiers ptérosaures est modeste : leur envergure ne dépasse pas un mètre. Leur succès est rapide, car il n'y avait à cette époque aucun vertébré réellement volant : la niche écologique qu'ils remplissaient était inoccupée. Quelques reptiles planaient comme l'actuel lézard volant, le draco : leurs côtes thoraciques, très allongées, portaient une membrane qui leur permettait de voler du sommet d'un arbre jusqu'au sol. Ces animaux, qui attei-

gnaient 70 centimètres d'envergure, étaient toutefois incapables d'un quelconque vol battu, au contraire des ptérosaures.

En plus de ces lignées dont l'évolution s'est poursuivie au Jurassique, la diversification des reptiles au Norien donne aussi le jour à des formes éphémères, dont les relations phylogénétiques avec les autres reptiles ne sont pas toujours bien comprises et qui présentent parfois des adaptations surprenantes. *Drepanosaurus*, un petit reptile de 30 centimètres de long que l'on a trouvé en Lombardie, est un bon exemple. À cette époque, la Lombardie était un petit archipel en bordure de l'océan Téthys, et *Drepanosaurus* semble s'être répandu sur un certain nombre d'îles. Il se distingue de tout autre reptile par l'énorme griffe que porte le deuxième doigt de sa main et par la dernière vertèbre de sa queue, recourbée à la façon d'une griffe (à moins qu'il ne s'agisse d'une vraie griffe, colée accidentellement au bout de la queue lors des processus de fossilisation). La griffe hypertrophiée de sa main lui aurait permis de creuser le sol à la recherche d'insectes dont il se nourrissait. La classification de *Drepanosaurus* pose beaucoup de problèmes : est-il sur la branche des lézards et des serpents, ou sur celle des crocodiles et des dinosaures ? En tout cas, il n'a pas laissé de descendance.

La faune du Norien présente de nombreux indices d'une crise importante entre le Carnien et le Norien. Des lignées dominantes apparaissent ou se réduisent considérablement, tandis que d'autres se développent. On voit aussi apparaître un ensemble de nou-