RÉPUBLIQUE FRANÇAISE
Liberté
Égalité
Fraternité

VetAgro Sup

CAMPUS VETERINAIRE DE LYON

Année 2021 - Thèse n° 137

LA PHYSIOLOGIE DES SAUROPODES

THESE

Présentée à l'Université Claude Bernard Lyon 1
(Médecine – Pharmacie)

Et soutenue publiquement le 17 décembre 2021
Pour obtenir le grade de Docteur Vétérinaire

BOUSIGUES Sophie

UNIVERSITÉ DE LYON

RÉPUBLIQUE FRANÇAISE
Liberté
Égalité
Fraternité

VetAgro Sup

CAMPUS VETERINAIRE DE LYON

Année 2021 - Thèse n° 137

LA PHYSIOLOGIE DES SAUROPODES

THESE

Présentée à l'Université Claude Bernard Lyon 1
(Médecine – Pharmacie)

Et soutenue publiquement le 17 décembre 2021
Pour obtenir le grade de Docteur Vétérinaire

Par

BOUSIGUES Sophie

UNIVERSITÉ DE LYON

Liste des Enseignants du Campus Vétérinaire de Lyon *(01-09-2021)*

ABITBOL	Marie	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
ALVES-DE-OLIVEIRA	Laurent	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
ARCANGIOLI	Marie-Anne	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
AYRAL	Florence	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
BECKER	Claire	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
BELLUCO	Sara	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
BENAMOU-SMITH	Agnès	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
BENOIT	Etienne	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
BERNY	Philippe	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
BONNET-GARIN	Jeanne-Marie	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
BOULOCHER	Caroline	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
BOURDOISEAU	Gilles	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur émérite
BOURGOIN	Gilles	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
BRUYERE	Pierre	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
BUFF	Samuel	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
BURONFOSSE	Thierry	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
CACHON	Thibaut	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
CADORÉ	Jean-Luc	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
CALLAIT-CARDINAL	Marie-Pierre	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
CHABANNE	Luc	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
CHALVET-MONFRAY	Karine	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
DE BOYER DES ROCHES	Alice	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
DELIGNETTE-MULLER	Marie-Laure	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
DJELOUADJI	Zorée	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
ESCRIOU	Catherine	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
FRIKHA	Mohamed-Ridha	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
GALIA	Wessam	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
GILOT-FROMONT	Emmanuelle	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
GONTHIER	Alain	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
GRANCHER	Denis	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
GREZEL	Delphine	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
HUGONNARD	Marine	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
JUNOT	Stéphane	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
KODJO	Angeli	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
KRAFFT	Emilie	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
LAABERKI	Maria-Halima	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
LAMBERT	Véronique	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
LE GRAND	Dominique	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
LEBLOND	Agnès	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
LEDOUX	Dorothée	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
LEFEBVRE	Sébastien	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
LEFRANC-POHL	Anne-Cécile	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
LEGROS	Vincent	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
LEPAGE	Olivier	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
LOUZIER	Vanessa	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
MARCHAL	Thierry	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
MOISSONNIER	Pierre	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
MOSCA	Marion	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
MOUNIER	Luc	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
PEPIN	Michel	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
PIN	Didier	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
PONCE	Frédérique	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
PORTIER	Karine	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
POUZOT-NEVORET	Céline	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
PROUILLAC	Caroline	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
REMY	Denise	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
RENE MARTELLET	Magalie	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
ROGER	Thierry	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
SAWAYA	Serge	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
SCHRAMME	Michael	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
SERGENTET	Delphine	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
THIEBAULT	Jean-Jacques	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
TORTEREAU	Antonin	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
VIGUIER	Eric	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
ZENNER	Lionel	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur

Remerciements

A Monsieur le Professeur Philippe Chevalier,

De la faculté de médecine de Lyon,

Qui nous a fait l'honneur d'accepter la présidence de notre jury de thèse

Qu'il reçoive ici l'expression de mes hommages respectueux.

A Madame la Professeure Vanessa Louzier,

Du campus vétérinaire de Lyon,

Qui nous a fait l'honneur d'encadrer et de soutenir ce travail

Sincères remerciements.

A Madame le Docteur Magalie René-Martellet,

Qui nous a fait l'honneur de participer à notre jury de thèse,

Sincères remerciements.

Table des matières

Remerciements 2
Table des figures 8
Liste des abréviations 10
Introduction 11
Partie I : L'évolution et la diversité des sauropodes 12
I. La classification phylogénétique des dinosaures et des sauropodes 12
II. L'histoire évolutive des dinosaures et des sauropodes 19
Partie II : L'environnement des sauropodes 23
I. Le Trias 24
1. Chronologie 24
2. Composition de l'atmosphère 24
3. Généralités sur le climat 25
4. Exemples d'écosystèmes 27
II. Le Jurassique 29
1. Chronologie 29
2. Composition de l'atmosphère 29
3. Généralités sur le climat 29
4. Exemples d'écosystèmes 30
III. Le Crétacé 32
1. Chronologie 32
2. Composition de l'atmosphère 32
3. Généralités sur le climat 32
4. Exemples d'écosystèmes 35
Partie III : Les grandes fonctions physiologiques 38
I. Le système cardio-vasculaire 38
1. L'anatomie du cœur 38
2. Etude de la girafe 39
3. Le modèle de la girafe appliqué aux sauropodes 41
4. Les adaptations à des pressions élevées 41
A. Adaptation comportementale 41
B. Adaptation grâce à des systèmes à valve 42
C. Proposition d'un modèle à syphon 44
D. L'adaptation du cerveau à l'anoxie 45
II. Le système respiratoire 46
1. Le défi de la respiration chez les sauropodes 46

2. Vision historique de la respiration chez les sauropodes 47
3. Hypothèse d'un système respiratoire de crocodilien 49
4. Le système respiratoire aviaire 51
A. Organisation générale du système respiratoire aviaire 51
B. Les avantages du système respiratoire aviaire 53
C. Les arguments en faveur d'un tel système chez les dinosaures 54
D. Les arguments contre l'hypothèse d'un tel système 56
(i) Un appareil musculosquelettique inadéquate 56
(ii) Les sacs aériens ne sont pas présents chez tous les dinosaures 56
(iii) Une évolution des sacs aériens impossible en présence d'un diaphragme 56
5. Un modèle intermédiaire entre les poumons aviaires et crocodiliens 57
III. Métabolisme et thermorégulation 58
1. Le métabolisme et la thermorégulation : définitions, diversité 58
2. L'appareil cardio-vasculaire : 61
3. L'appareil respiratoire : 61
A. Architecture et physiologie des poumons 61
B. Les cavités nasales 62
4. Etude de l'histologie osseuse et des courbes de croissance : 63
A. Les courbes de croissance 63
a. Principe 63
b. Limites de la méthode 65
(i) Limites sur le tracé des courbes de croissance 65
(ii) Limites sur l'inférence du métabolisme à partir des courbes de croissance 66
B. Etude du type de tissu osseux 66
5. Micro-vascularisation et diamètre des globules rouges 68
6. Etude des isotopes 69
7. Présence d'une isolation thermique 71
8. Etude de la biomécanique 72
9. Arguments écologiques 74
A. Le ratio proie/prédateur 74
B. La place des dinosaures dans les écosystèmes 74
10. Le problème de l'évacuation de la chaleur chez les géants sauropodes 75
A. Utilisation du cou comme site de thermolyse privilégié 76
B. Importance des zones de thermorégulation de la face 77
IV. Le système digestif 78
1. Le régime alimentaire des sauropodes 78

A. Des sauropodes carnivores… 78
a. L'origine des sauropodes 79
b. Les autres régimes alimentaires proposés 79
B. … Ou herbivores 80
a. Les plantes du Mésozoïque 80
(i) Les conifères 81
(ii) Equisetum 82
(iii) Ginkgophytes 82
(iv) Les fougères 83
(v) Les cycadophytes 83
(vi) Les bennettitales 83
b. Leur valeur nutritive 84
2. Etude de l'appareil masticatoire 86
A. Caractéristiques générales 86
B. Etudes spéciales 87
a. Paramètres étudiés 87
(i) Les micro-usures 87
(ii) La forme des dents 88
(iii) Les isotopes du carbone 89
(iv) La forme du museau 90
b. Diplodocus 91
c. Brachiosaurus 93
d. Camarasaurus 94
e. Les titanosaures 95
3. La digestion 97
A. L'estomac 97
B. Une chambre de fermentation 98
C. Les intestins 100
D. Les fèces 101
V. La reproduction 102
1. Le rapprochement des partenaires 102
A. Reconnaissance du sexe opposé 102
B. Communication 103
C. Les appareils reproducteurs 104
a. Le cloaque 104
b. Appareil génital mâle 106

c. Appareil génital femelle 106
D. Le coït 107
2. Les œufs 108
A. Structure 108
a. Généralités 108
b. Classification 109
c. Evolution 110
d. Les œufs pathologiques 112
B. Le nid 112
a. L'étude des sédiments 113
b. L'étude de la conductance de l'eau 113
c. Les sources de chaleur 114
C. Construction du nid 116
D. L'incubation 117
3. Les petits et les soins parentaux 119
A. Les soins parentaux 119
a. Etude du niveau de précocité 119
b. Etude des groupes 120
c. Etude phylogénétique 121
B. Croissance des petits 121
4. La prolificité 122
VI. Le système nerveux 123
1. L'audition 124
2. L'olfaction 125
A. Les narines et les cavités nasales 125
B. Les bulbes et le tractus olfactifs 125
3. Equilibre 126
4. La nociception et la douleur 128
5. L'hypophyse 129
6. Niveau d'encéphalisation 129
VII. Le cou 130
1. Pourquoi un long cou ? 132
A. La sélection sexuelle 132
B. Le cou comme moyen d'économie d'énergie 134
2. La position du cou et les hauteurs atteintes 135
A. A partir de la position neutre 135

B. A partir d'une étude biomécanique 137
C. A partir de l'étude des animaux actuels 138
D. Le rôle des structures annexes 139
a. Le ligament nuchal 139
b. Les côtes cervicales 140
c. Les cartilages intervertébraux 140
3. La flexibilité du cou 141
4. L'importance de la colonne dorsale 142
5. Les limites imposées par le système cardio-vasculaire 143
Partie IV : Le gigantisme 145
I. Evolution du gigantisme 145
II. Les innovations ayant permis le gigantisme 146
1. La reproduction 147
2. L'appareil digestif 148
3. L'appareil respiratoire 149
4. Le métabolisme 151
Conclusion 153
Bibliographie 154

Table des figures

Figure 1 : Phylogénie simplifiée des dinosaures 12
Figure 2 : Phylogénie des ornithischiens 13
Figure 3 : Phylogénie des saurischiens 14
Figure 4 : Quelques sauropodomorphes 15
Figure 5 : Phylogénie simplifiée des sauropodes 18
Figure 6 : Comparaison de la main droite chez divers sauropodomorphes 20
Figure 7 : Evolution de la taille et du plan d'organisation chez les sauropodomorphes 22
Figure 8 : Frise des temps géologiques du Mésozoïque 23
Figure 9 : Variation de la concentration atmosphérique en dioxyde de carbone au cours du Phanérozoïque 24
Figure 10 : Evolution du niveau d'oxygène dans l'atmosphère au cours du Phanérozoïque 25
Figure 11 : Températures au cours du Trias supérieur 26
Figure 12 : Répartition des biomes du Trias supérieur 27
Figure 13 : Parc national de Petrified forest en Arizona, proche de la formation de Chinle 28
Figure 14 : Températures au cours du Jurassique supérieur 29
Figure 15 : Répartition des biomes au cours du Jurassique supérieur 30
Figure 16 : Reconstruction de la formation de Morrison 31
Figure 17 : Répartition des biomes au cours du Crétacé supérieur 33
Figure 18 : Températures au cours du Crétacé supérieur 34
Figure 19 : Exemples de plantes du Crétacé inférieur 35
Figure 20 : Reconstruction de l'environnement du domaine Ibéro-Armoricain au cours du Crétacé supérieur. 36
Figure 21 : Comparaison des systèmes cardiovasculaires avec un cœur à trois cavités et un cœur à quatre cavités 39
Figure 22 : Section transverse du cœur d'une girafe mâle de 1300kg 40
Figure 23 : Représentation d'un sauropode se nourrissant d'algues au fond d'un lac 411
Figure 24 : Modèle de Choy et Altman et modèle de Siegwarth *et al*. 43
Figure 25 : *Brontosaurus* et *Brachiosaurus* peints par C. Knight 47
Figure 26 : Vues dorsale et latérale de *Diplodocus* et *Brachiosaurus* flottant librement dans l'eau. 49
Figure 27 : Mécanisme de ventilation dans le système respiratoire aviaire 52
Figure 28 : Comparaison des échanges gazeux chez les mammifères et les oiseaux 53
Figure 29 : Boucles de la trachée de *Phonygammus keraudrenii* et *Manucodia comri* 54
Figure 30 : Coupe sagittale d'une vertèbre cervicale d'un spécimen juvénile de *Barosaurus* 55
Figure 31 : Schéma montrant le flux d'air chez les crocodiliens et les oiseaux.). 58
Figure 32 : Production d'énergie par *Crocodylus porosus* comparé à un mammifère de même taille. 60
Figure 33 : Ligne d'arrêt de croissance (LAC) 64
Figure 34 : Etude de Grady *et al*. : vitesse de croissance rapportée à la masse de l'animal adulte 65
Figure 35 : Coupes histologiques d'os montrant leur micro-vascularisation 68
Figure 36 : $\Delta^{47}CO_2$ de coquilles de mollusques et d'œufs d'animaux actuels en fonction de la température 71
Figure 37 : Empreinte de peau d'un embryon de titanosaure 72
Figure 38 : Logarithme de la surface du cou en fonction du logarithme de l'intensité du métabolisme chez 16 sauropodes 77
Figure 39 : Production de gaz par fermentation de plantes proches des plantes du Jurassique 85
Figure 40 : Vue latérale d'un os maxillaire gauche d'embryon de *Lufengosaurus* 89

Figure 41 : Représentation schématique de la détermination de l'alimentation par les isotopes du carbone..... 90
Figure 42 : Diversité des formes de crâne et de museau chez les sauropodes..... 91
Figure 43 : Coupe longitudinale d'une dent de *Diplodocus* 93
Figure 44 : Dent de titanosaure indéterminé..... 96
Figure 45 : Diversité de la morphologie des dents de sauropodes 97
Figure 46 : Corrélation entre la masse corporelle et la masse des organes chez les reptiles et les oiseaux 101
Figure 47 : Cloaque de *Psittacosaurus* 105
Figure 48 : Possible position de coït en milieu aquatique pour *Brachiosaurus* 107
Figure 49 : Organisation générale d'un œuf d'amniote 109
Figure 50 : Morphotypes, systèmes de pore et ornementation des œufs de sauropodes..... 110
Figure 51 : Coquille pathologique d'œuf mégaloolithide..... 112
Figure 52 : Nid de titanosaure 113
Figure 53 : Reconstruction du pied droit d'un diplodocidé..... 117
Figure 54 : Exemple de courbe de croissance, cas d'*Apatosaurus excelsus*..... 122
Figure 55 : Logarithme de la masse des couvées annuelles en fonction du logarithme de la masse de la mère. 123
Figure 56 : Endocastes des bulbes et tractus olfactifs de quelques sauropodes..... 126
Figure 57 : Diversité des labyrinthes osseux chez les sauropodes..... 127
Figure 58 : Longueur du cou de divers sauropodes, en comparaison au cou de la girafe 131
Figure 59 : Evolution de la dépense énergétique par mètre carré balayé en fonction de la longueur du cou chez *Brachiosaurus* 135
Figure 60 : Cous en position neutre 136
Figure 61 : Contraintes subies par les différentes articulations intervertébrales chez *Brachiosaurus* et Diplodocus..... 137
Figure 62 : Représentation schématique de l'action du ligament nuchal chez un sauropode à processus épineux bifides 139
Figure 63 : Effet de l'ajout d'un cartilage sur la position du cou en position neutre 141
Figure 64 : Les traits anatomiques de *Spinophorosaurus nigerensis* qui aboutissent à une colonne dorsale inclinée 142
Figure 65 : Evolution du gigantisme chez les sauropodes..... 146
Figure 66 : Cascade évolutive : lien entre la reproduction et le gigantisme 148
Figure 67 : Cascade évolutive : lien entre la fonction digestion et le gigantisme 149
Figure 68 : Cascade évolutive : lien entre le système respiratoire aviaire et le gigantisme 150
Figure 69 : Cascade évolutive : lien entre le métabolisme et le gigantisme 151
Figure 70 : Cascade évolutive ayant permis le gigantisme chez les sauropodes 152

Liste des abréviations

CFD : Computational fluid dynamic

COT : coût de transport

E : Coût énergétique

EM : Energie métabolisable

Fr : Nombre de Froude

G_{H2O} : conductance de la vapeur d'eau

H : Hauteur

HH : Hauteur de la hanche

IA : Index d'arcade

L : Longueur

LAC : ligne d'arrêt de croissance

M : Masse

Ma : Millions d'années

MS : Matière sèche

NDF : Neutral detergent fibre

ppmV : Parties par million de volume

QE : Quotient d'encéphalisation

R : distance

$T°_{int}$: Température interne

USA : Etats-Unis d'Amérique

v : Vitesse

V_{O2max} : Consommation d'oxygène maximale

VSMOW : Vienna Standard Mean Ocean Water

W : Travail

Introduction

Les vétérinaires ont de temps à autres l'occasion de soigner des dinosaures. Les oiseaux sont les seuls dinosaures ayant survécu à l'extinction de masse qui a marqué le passage de l'ère secondaire, le Mésozoïque, à l'ère tertiaire, le Cénozoïque. Bien du temps a passé entre ces petits animaux édentés, à sang chaud, recouverts de plumes et les sauropodes, les géants qui peuplaient l'ère secondaire. Et pourtant, les oiseaux sont les descendants directs des théropodes, les plus proches cousins des sauropodes.

Les sauropodes sont apparus au cours du Trias en Amérique du Sud et n'ont cessé de proliférer et de se diversifier à partir de ce moment. Ils ne disparaissent qu'à la fin du Crétacé, comme les autres dinosaures non aviens (qui seront appelés simplement dinosaures à partir d'ici). Ils ont entre-temps colonisé tous les continents (Antarctique compris) et atteint les tailles les plus gigantesques pour des animaux ayant foulé le sol terrestre. Depuis leur découverte au cours du XIXème siècle, les sauropodes n'ont cessé de fasciner. D'abord imaginés comme de titanesques reptiles apathiques se trainant dans les fonds des lacs, la découverte de nouveaux spécimens et l'étude plus approfondie de leurs restes ont permis de rétablir des animaux terrestres à la posture redressée.

Dans le film *Jurassic Park*, on peut voir des brachiosaures évoluer en troupeaux, le cou redressé pour brouter aux faites des arbres. Cette représentation implique une réflexion sur la biologie des sauropodes : ce qu'ils mangeaient, comment ils bougeaient, comment ils interagissaient entre eux et avec leur environnement. Or, il ne nous reste que des fossiles de ces animaux, que des squelettes généralement incomplets, très souvent déformés. Leur biologie doit être inférée de cette image imparfaite de leur anatomie. L'histologie osseuse est également une aide précieuse. Enfin, l'étude des espèces actuelles peut apporter des informations intéressantes, en particulier l'études des crocodiliens et des oiseaux. En effet, ce sont les deux groupes encore actuellement présents qui encadrent phylogénétiquement les dinosaures. Par parcimonie, si un caractère est présent chez ces deux clades, alors il est probablement présent chez les dinosaures (avec une certitude plus ou moins élevée selon les corrélats anatomiques présents).

L'objectif de ce travail est de passer en revue les connaissances actuelles sur la physiologie des sauropodes et, en particulier, comment cette physiologie a permis de soutenir la taille gigantesque des sauropodes. Il s'appuie sur la littérature scientifique publiée sur le sujet.

Nous nous attarderons d'abord sur la phylogénie des sauropodes, afin de comprendre leur évolution et dresser le tableau de leur diversité. Puis, la physiologie étant une réponse à un contexte extérieur, nous intéresserons à l'environnement dans lequel ils ont évolué. Nous passerons ensuite en revue les grandes fonctions physiologiques des sauropodes pour enfin les mettre en lien avec leur gigantisme.

Partie I : L'évolution et la diversité des sauropodes

Le premier sauropode, *Cetiosaurus*, a été découvert en 1841 par Richard Owen, à partir d'une vertèbre et d'un os d'un membre, en Angleterre (1). D'abord identifié soit comme un cétacé, soit comme un crocodilien, ce n'est qu'en 1869, avec la découverte d'autres restes, que *Cetiosaurus* est attribué à Dinosauria. La fin du dix-neuvième et le début du vingtième siècle ont vu la mise à jour de nombreux fossiles de sauropodes et ont marqué le début de l'étude poussée de ces dinosaures.

I. La classification phylogénétique des dinosaures et des sauropodes

Les dinosaures appartiennent au clade des archosaures (fig. 1). Ce clade contient deux principaux groupes : Pseudosuchia, dont les seuls représentants actuels sont les crocodiliens, et Ornithodira. Ornithodira peut lui-même être divisé en deux : Pterosauromorpha, dont l'ordre le plus connu est Pterosauria, et Dinosauromorpha parmi lequel naitra les dinosaures. Les dinosaures sont donc phylogénétiquement éloignés des lépidosaures, soit des lézards, dont ils tirent pourtant leur nom (en grec : *dino* : terrible, *sauria* : lézard).

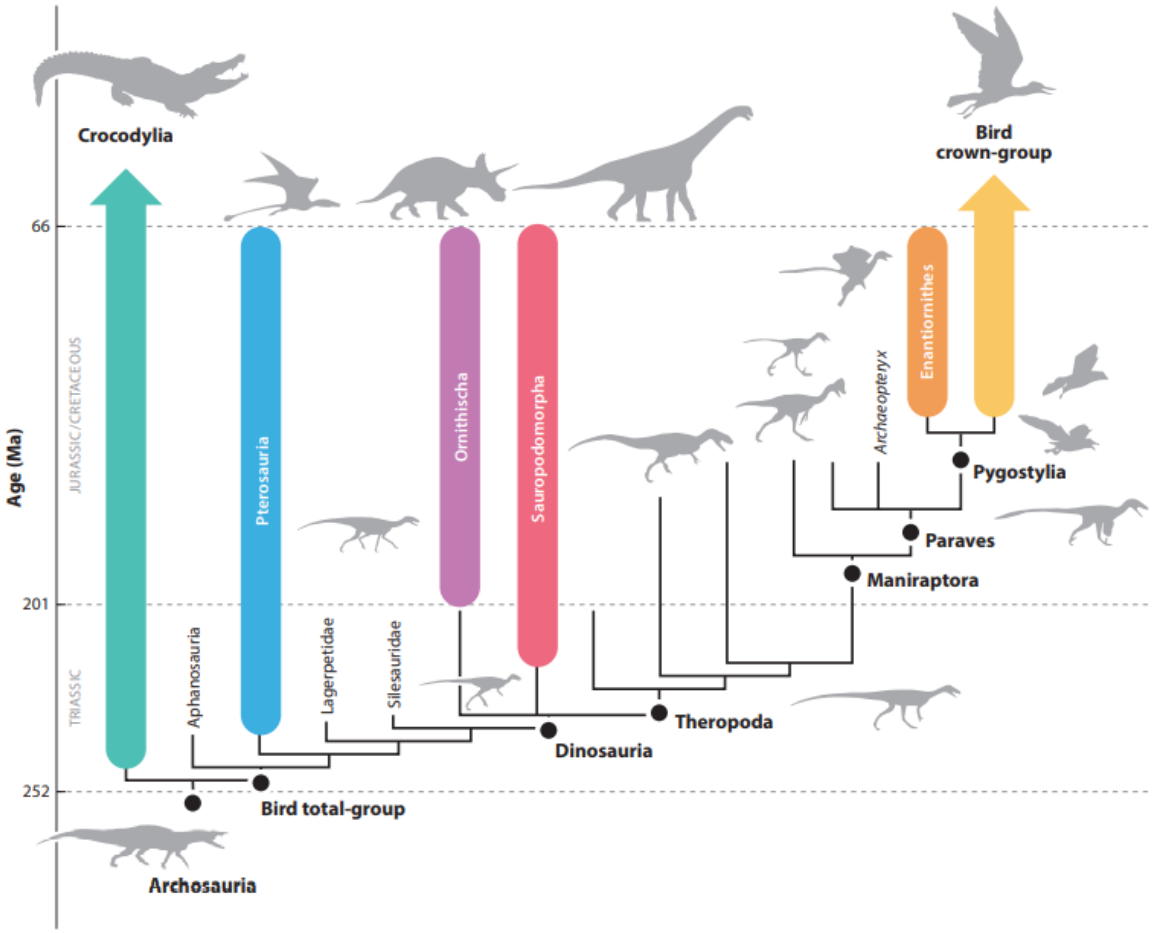

Figure 1 : Phylogénie simplifiée des dinosaures. Ma : millions d'années (2)

Les principales synapomorphies des dinosaures sont la perte de l'os post-frontal, l'ossification des plaques sternales, trois vertèbres sacrées (dont une vertèbre dorsale intégrée), la réduction du doigt IV de la main, aboutissant à une main fonctionnellement tridactyle, un processus dirigé dorsalement sur l'astragalus (processus ascendant).

Ornithischia est l'un des deux grands ordres de Dinosauria (fig. 2). Les ornithischiens se définissent par une forte modification du crâne et de la denture. Les dents des ornithischiens sont caractérisées par des couronnes élargies, des denticules et des tables d'usure issues d'une occlusion dentaire. Cet ordre peut être divisé entre les thyréophores, protégés par des plaques osseuses formant une véritable cuirasse (fig. 2A), et les néoornithischiens, qui ne possèdent pas ces plaques osseuses. Les néoornithischiens eux-mêmes peuvent être subdivisés entre les ornithopodes (fig. 2B) et les marginocéphales (fig. 2C et 2D). Les thyréophores et les ornithopodes apparaissent dès le Jurassique inférieur, les marginocéphales, en revanche, ne sont signalés qu'à partir du Crétacé inférieur.

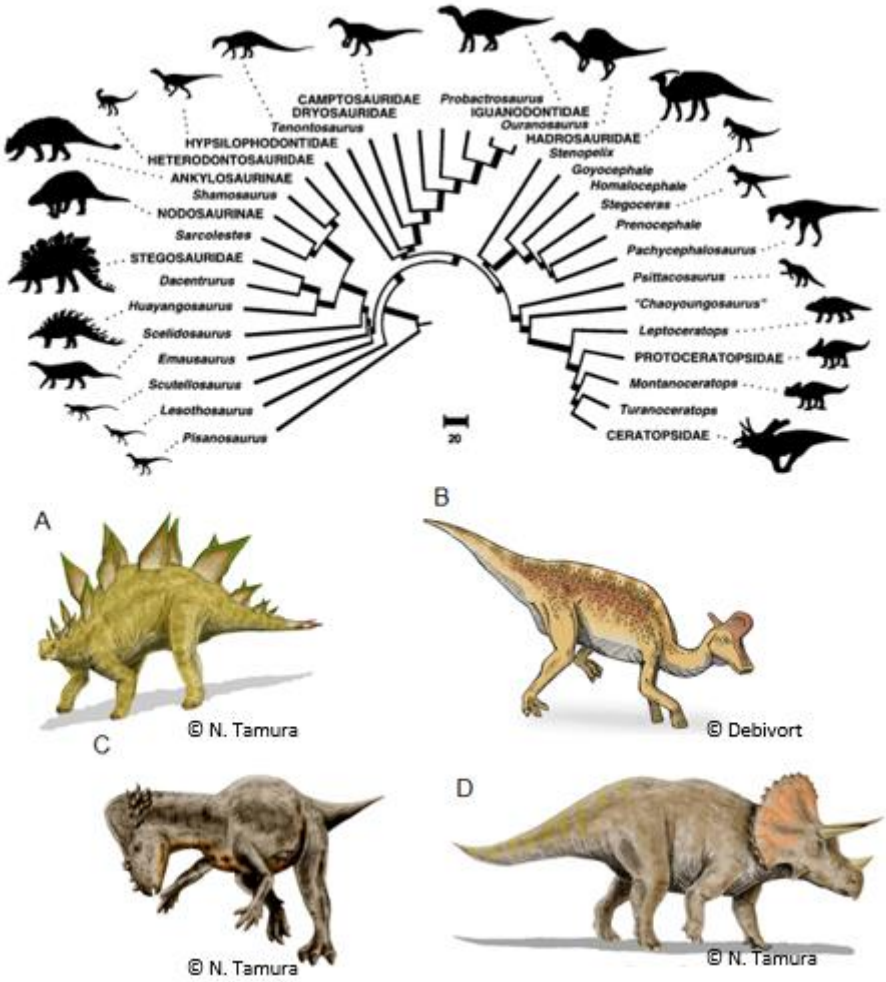

Figure 2 : Phylogénie des ornithischiens (3) et quelques exemples d'ornithischiens : A : Stegosaurus stenops*, B :* Lambeosaurus*, C :* Pachycephalosaurus wyomingensis*, D :* Triceratops horridus

Le deuxième ordre de Dinosauria est Saurischia (fig. 3). Il peut être subdivisé en deux sous-ordres : Theropoda et Sauropodomorpha. Les théropodes sont tous restés bipèdes au cours de leur évolution. Ils sont majoritairement restés carnivores mais des taxons herbivores sont apparus à plusieurs reprises au cours de leur évolution. Les adaptations à la prédation retrouvées le plus tôt sont la mâchoire flexible, une main tridactyle puissante et une queue rigide distalement, utilisée dans le maintien de l'équilibre. Rapidement, dès le Trias supérieur, les néothéropodes émergent et se diversifient en deux clades principaux, les cératosauridés (fig. 3A) et les tétanurés. Ces derniers forment, au cours du Jurassique, les allosauroïdés (fig. 3B) et les cœlurosauriens (fig. 3C), dont descendront les oiseaux dès le Jurassique supérieur.

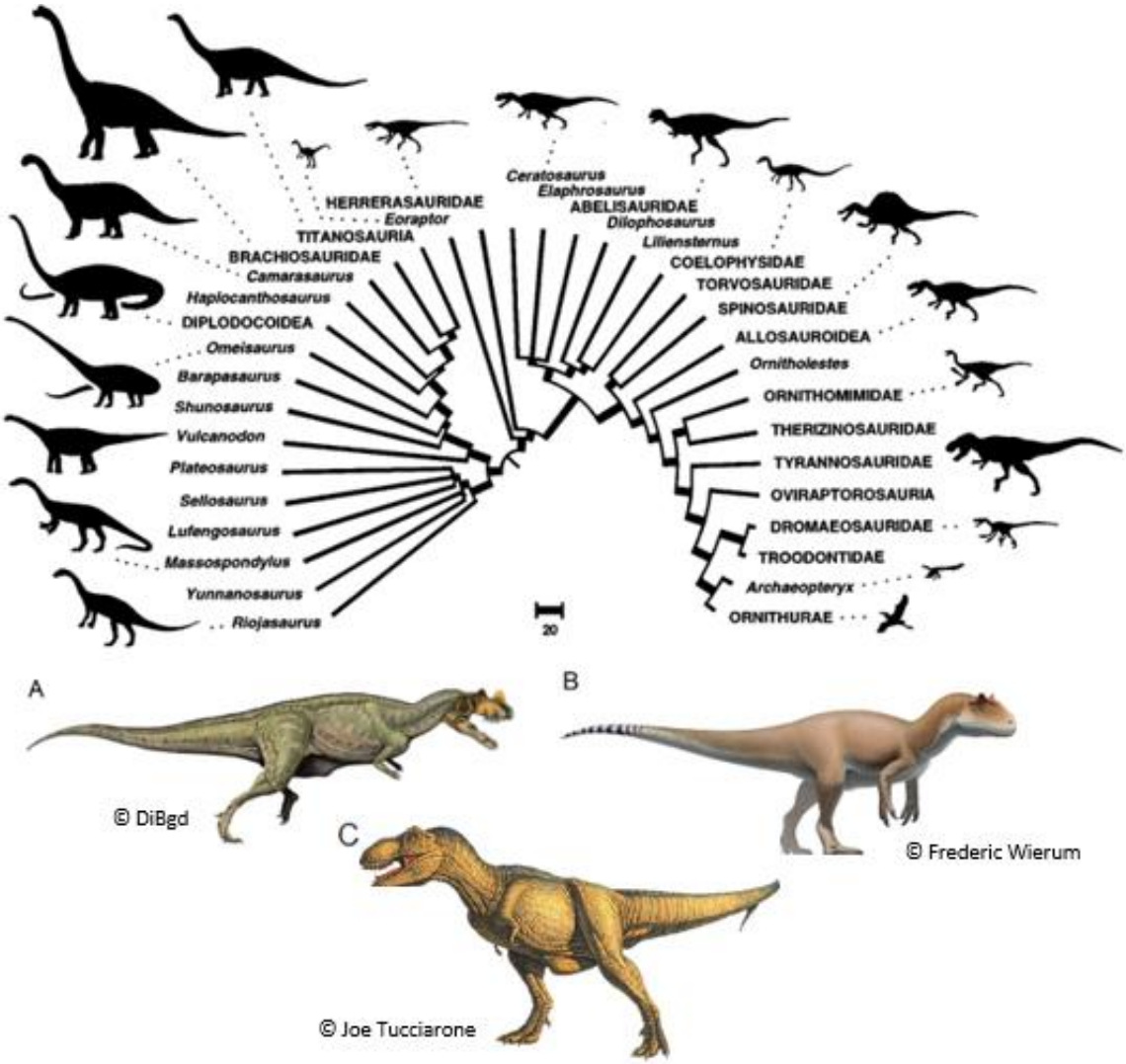

Figure 3 : Phylogénie des saurischiens (3) et quelques exemples de théropodes : A : Ceratosaurus nasicornis*, B :* Allosaurus fragilis*, C :* Tyrannosaurus rex

Sauropodomorpha est composé de dinosaures herbivores, caractérisés par des narines élargies et des couronnes dentaires plus hautes que chez les ornithischiens. Au niveau du squelette post-crânial, les sauropodomorphes ont un ongle du doigt I du pied élargi et plus

long que les autres phalanges. Le cou allongé est apparu à plusieurs reprise au sein de ce taxon. Ils sont définis comme *Plateosaurus engelhardti* (fig. 4A), *Saltasaurus loricatus*, leur ancêtre commun le plus récent et tous ses descendants.

Au cours du Trias supérieur, Sauropodomorpha se sépare en deux branches : Prosauropoda et Sauropoda. Les Prosauropodes dominent toute cette fin du Trias et le début du Jurassique. Ils disparaissent au cours du Jurassique moyen. Les sauropodes sont très discrets pendant cette période de prépondérance des prosauropodes, mais se diversifient rapidement dès que ceux-ci disparaissent. Divers taxons voient le jours, le principal étant Neosauropoda, dont le pic de diversité est atteint au cours du Jurassique supérieur. Les néosauropodes comprennent les diplodocidés (fig. 4B), les camarasauridés (fig. 4C), les brachiosauridés (fig. 4D) ou encore les titanosaures (fig. 4E).

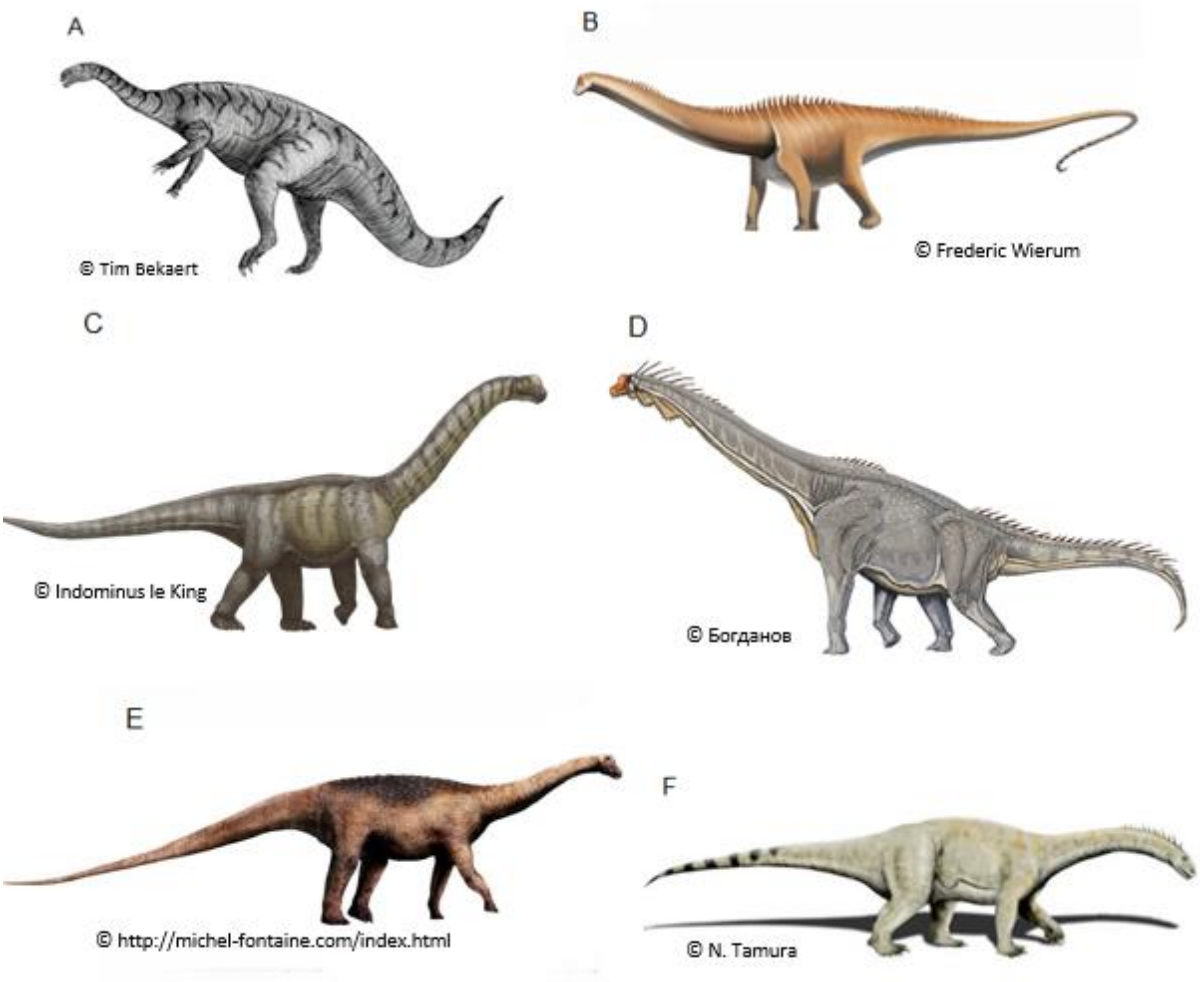

Figure 4 : Quelques sauropodomorphes : A : Plateosaurus engelhardti*, B :* Diplodocus Carnegii*, C :* Camarasaurus*, D :* Brachiosaurus altithorax*, E :* Saltasaurus loricatus*, D :* Vulcanodon

Les prosauropodes sont des bipèdes facultatifs, dont les plus grands représentant sont aussi grands que les plus petits sauropodes. Ce sont tous les sauropodomorphes plus proches de

Plateosaurus engelhardti que de *Saltasaurus loricatus*. Leurs dents sont lancéolées et délicates et ne présentent pas de table d'usure témoignant d'une absence d'occlusion dentaire, impliquant d'autres mécanismes pour réduire les aliments. Leur crâne est toujours petit par rapport au reste du corps, mais peut avoir un aspect large et bas, comme chez *Massospondylus*, ou un aspect étroit comme chez *Platéosaurus*.

Les sauropodes sont tous les sauropodomorphes plus proches de *Saltasaurus loricatus* que de *Plateosaurus engelhardti*. Le sauropode le plus basal connu à ce jour est *Vulcanodon* (fig. 4F). Trouvé en Afrique du Sud, dans l'étage du Jurassique inférieur, il présente déjà les quatre membres colonnaires, les avant-bras en pronation partielle et les doigts I et V du pied de taille augmentée, traits qui seront retrouvés par la suite chez les sauropodes plus tardifs. Il partage avec les prosauropodes le pubis plat et des métatarses compacts de digitigrade.

Tous les autres groupes de dinosaures sont primitivement bipèdes, avec des membres thoraciques courts, généralement moitié moins longs que les membres pelviens. La moitié de la longueur des membres pelviens est assurée par le métatarse. Le membre colonnaire des sauropodes vient d'un profond remaniement de cette architecture : les membres thoraciques représentent au moins 70% de la longueur des membres pelviens, grâce à une élongation des éléments distaux, parallèlement à un raccourcissement des membres pelviens. Lors de ce raccourcissement, le métatarse V n'est pas affecté, ce qui aboutit à une proportion relative des doigts I et V du pied plus importante que chez les autres dinosaures, assurant un pied à cinq doigts porteurs. Par ailleurs, chez les dinosaures basaux, la disposition des surfaces articulaires des membres et la courbure des os sont en faveur d'une position légèrement fléchie de la hanche, du genou, de l'épaule et du coude au repos. Chez les sauropodes, un meilleur alignement des articulations du genou et du coude assure un aspect en pilier aux membres. Enfin, la présence d'un épais cartilage articulaire est la dernière grande spécialisation observable sur les membres des sauropodes. Ce cartilage n'a jamais été retrouvé mais sa présence peut être inférée grâce aux surfaces articulaires particulièrement rugueuses et son épaisseur déterminée par la différence de volume entre l'acétabulum et la tête du fémur.

Eusauropoda est le groupe incluant *Shunosaurus lii*, *Saltatosaurus loricatu* leur ancêtre commun le plus récent et tous ses descendants (fig. 5). *Shunosaurus* et *Omeisaurus* sont des sauropodes du Jurassique moyen et supérieur de Chine. *Shunosaurus*, comme plus tard les néosauropodes, présente un cou allongé par une augmentation du nombre de vertèbres cervicales, qui passe de 10 à 13. Les vertèbres d'*Omeisaurus* sont creusées par des pleurocœles qui seront retrouvés chez tous les néosauropodes. Le crâne de ces deux sauropodes est caractérisé par une rétraction caudale des narines et l'occlusion dentaire.

L'occlusion dentaire est permise par un nombre similaire de dents sur les mâchoires inférieure et supérieure, des séries dentaires incurvées et non plus droites et au moins deux dents orientées transversalement. L'augmentation du nombre de vertèbres cervicales est permise, d'une part, par l'incorporation d'une vertèbre dorsale et, d'autre part, la duplication de deux vertèbres cervicales.

Neosauropoda est le groupe incluant *Diplodocus longus*, *Saltasaurus loricatus*, leur ancêtre commun le plus récent et tous ses descendants (fig. 5). Il comprend quatre superfamilles principales : les diplodocoïdes d'une part, et les camarasauridés, les brachiosauridés et les titanosaures d'autre part, qui font partie du clade des macronariens. Néosauropoda se distingue par une ossification réduite des éléments du tarse et du carpe. La diminution de taille de ces éléments peut être observée sur toute l'évolution des sauropodes, mais elle atteint son paroxysme chez les néosauropodes : la rangée carpale proximale a disparu et seulement deux os, voire moins, reste sur la rangée distale.

Les diplodocoïdes sont tous les néosauropodes plus proches de *Diplodocus longus* que de *Saltasaurus loricatus*. Ils sont facilement reconnaissables, par l'élévation encore plus marquée de leurs narines, jusqu'à une position caudale aux orbites, la rotation marquée de la portion postérieure du crâne, le museau carré, les dents en forme de batônnet et les processus épineux du cou et du tronc bifides.

Cette super-famille englobe, entre autres, les diplodocidés, représentés par *Diplodocus*, *Apatosaurus* ou encore *Barosaurus*, des espèces du Jurassique supérieur, dont le cou est encore allongé par rapport aux autres sauropodes par incorporation de deux autres vertèbres dorsales à la série cervicale ; les dicraeosauridés, au cou relativement court par rapport à l'ensemble des sauropodes, incarnés par *Dicraeosaurus*, au Jurassique supérieur, et *Amargasaurus*, au Crétacé inférieur ; et les rebbachisauridés, le dernier taxon à disparaitre, puisque *Nigersaurus*, *Rebbachisaurus*, et les autres espèces de cette famille ont tous vécu au Crétacé. Le nombre de vertèbres caudales des diplodocidés est presque doublé par rapport au compte habituel des sauropodes. Les 80 vertèbres caudales de cette famille sont par ailleurs biconvexes et particulièrement allongées. La longueur phénoménale de cette queue a été interprétée comme une adaptation à son utilisation comme fouet, à but de défense ou dans l'objectif de créer un son similaire au clac, comme moyen de communication. Le nombre de vertèbres caudales n'est pas connu chez les dicraeosauridés ou les rebbachisauridés, mais leur aspect, très similaire à celui observé chez les diplodicidés, laisse penser que la queue était tout aussi longue et effilée, avec une utilisation similaire.

Les macronariens sont tous les néosauropodes plus proches de *Saltasaurus loricatus* que de *Diplodocus longi* (fig. 5). Comme tous les néosauropodes, les premières traces de macronariens apparaissent pendant le Jurassique supérieur. Cependant, l'apparition simultanée de *Camarasaurus*, *Barosaurus* et de *Janenschia* suggère qu'ils étaient présents dès le Jurassique moyen. Cette thèse est également soutenue par la possible parenté d'empreintes de pas de cette époque avec un titanosaure. Les macronariens sont les seuls sauropodes encore présents à la fin du Crétacé, représentés par les titanosaures.

Les camarasauridés sont principalement connus par *Camarasaurus* (fig. 4C), du Jurassique supérieur. Ils sont identifiables par un cou relativement court, des dents larges en forme de spatule, implantées dans une mâchoire robuste, et des processus épineux bifides sur les vertèbres du cou et les premières vertèbres dorsales. Les brachiosauridés, dont *Brachiosaurus* (fig. 4D), du Jurassique supérieur, est le principal représentant, sont caractérisés par une ceinture pectorale élargie, des membres thoraciques allongés par rapport à la ceinture

pelvienne et aux membres pelviens. Leur cou est long, composé de 13 vertèbres à processus épineux simple.

Les titanosaures sont la famille la plus diversifiée de sauropodes, et en sont les principaux représentants au cours du Crétacé. Leur cou et leur queue sont généralement plutôt courts, le sternum et le coracoïde sont larges, les membres ont une conformation trapue, les carpes et les phalanges ne sont pas ossifiés. Aucun crâne complet de titanosaure n'a été retrouvé et les dents sont en batônnet avec l'extrémité en forme de ciseau. La conformation trapue des membres explique les empreintes écartées retrouvées chez certains sauropodes. Alors que chez tous les autres sauropodes les empreintes sont proches du plan sagittal du corps, voire le croisent aux allures rapides, les empreintes des titanosaures sont éloignées de ce plan.

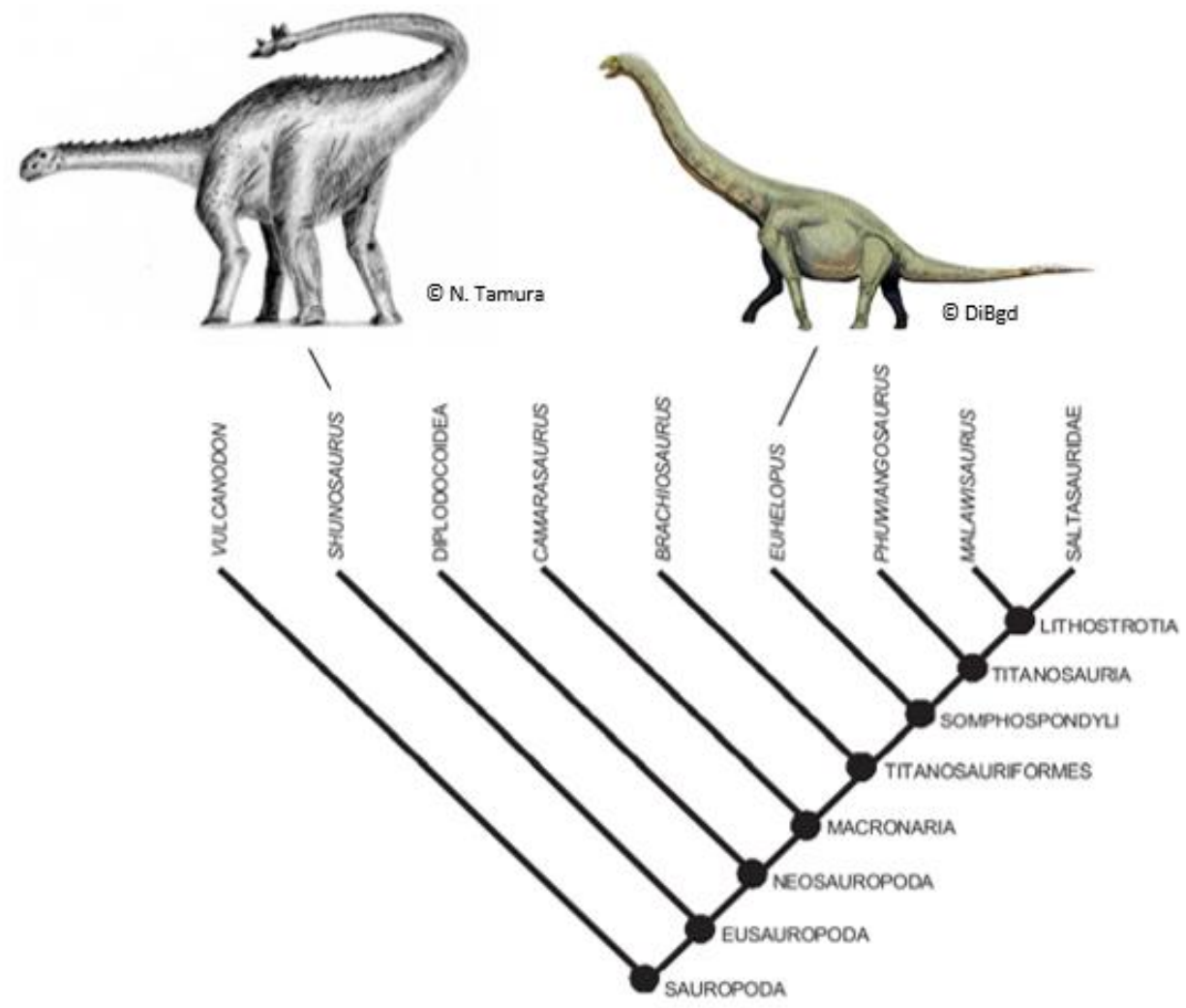

Figure 5 : Phylogénie simplifiée des sauropodes (5) et quelques exemples de sauropodes : Shunosaurus *et* Euhelopus

II. L'histoire évolutive des dinosaures et des sauropodes

Les dinosaures ont émergé au début du Trias supérieur (-223 à -201 millions d'années (Ma)) (6). Ils descendent de petits archosaures bipèdes, aux membres élancés, retrouvés dès le Trias moyen, il y a environ 240 millions d'années. *Lagerpeton* et *Marasuchus* sont les premiers dinosauromorphes. Ils partagent avec les dinosaures leur articulation de la cheville en forme de charnière et leurs trois doigts centraux du pied prédominants dans la locomotion. Les dinosaures ont émergé au sein d'un taxon de petits bipèdes et tous les dinosaures quadrupèdes ont subi une réversion vers cet état.

Au Carnien (-237 à -223 Ma), premier étage du Trias supérieur, les écosystèmes sont encore dominés par des rhynchosauriens, des pseudosuchiens et des gomphodotiens. Les dinosaures ne sont représentés que par des petits prédateurs bipèdes, comme *Herrerasaurus*, un théropode basal, ou *Pisanosaurus*, un ornithischien primitif. Il y a 230 millions d'années, donc, les deux grands groupes de dinosaures, les saurischiens et les ornithischiens étaient déjà apparus. Ils ne deviennent majoritaires que 15 millions d'années plus tard, au cours du Norien, quand les prosauropodes et les cératosauridés deviennent respectivement les herbivores et les carnivores dominants. Ils présentent alors déjà les innovations majeures de leurs clades : l'occlusion dentaire des ornithischiens ; la mâchoire coulissante et la main allongée des théropodes.

L'élément ayant permis le développement des dinosaures est encore inconnu. Se sont-ils montrés plus efficaces dans l'occupation des niches écologiques qu'ils en ont délogé leurs précédents occupants, ou ont-ils profité de la régression des anciens groupes majoritaires pour occuper de nouvelles niches, rien ne permet pour le moment de faire pencher la balance vers l'une ou l'autre de ces hypothèses.

Dès le Norien (-223 à -204.5 Ma), les sauropodomorphes atteignent un premier degré de gigantisme, avec par exemple *Plateosaurus* pesant déjà plus de 1000 kilogrammes. Mais ce n'est qu'au milieu du Jurassique, après l'extinction totale des prosauropodes, que les sauropodes deviennent dominants avec l'apparition des deux principaux clades de néosauropodes : les diplodocoïdes et les macronariens (7). Deux éléments semblent avoir conduit à cette augmentation de taille : l'apparition d'adaptations biomécaniques au gigantisme et la transition vers un régime herbivore. Les herbivores sont généralement plus grands que les carnivores et une grande taille est nécessaire pour un régime alimentaire basé sur l'exploitation de tout type de fourrage, même du plus grossier, en offrant une longueur de tube digestif plus importante.

Les changements du plan d'organisation des sauropodomorphes ont commencé avec une réduction de la taille de la tête, liée au changement de régime alimentaire. La réduction de la tête est une étape obligatoire pour l'évolution plus tardive d'un long cou. L'augmentation de la pneumatisation des vertèbres chez les eusauropodes est une étape importante dans l'élongation du cou, puisqu'en réduisant sa masse, elle limite l'action du poids. Ainsi, les dicraeosauridés, dont le cou est relativement court, présentent des vertèbres cervicales moins pneumatisées. Les forces importantes appliquées sur le cou peuvent expliquer l'évolution de vertèbres cervicales opisthocœles chez les sauropodes et de vertèbres procœles dans la partie

crâniale de la colonne dorsale des néosauropodes, des formes plus adaptées aux contraintes appliquées sur le cou que celle des vertèbres amphicœles. La transition vers des vertèbres opisthocœles apparait rapidement à la base de Sauropoda et coïncide avec l'augmentation du nombre de vertèbres cervicales de 10 à 12 (8).

L'évolution de la forme des membres a également joué un rôle fondamental dans l'adoption du plan d'organisation des sauropodes (fig. 7). Les sauropodomorphes dérivent de petits animaux bipèdes, la principale évolution a donc été le passage à la quadrupédie obligatoire, portée par des membres en pilier, situés sous le corps. Par la suite, les membres ont évolué au fur et à mesure que la taille a augmenté. En particulier, les membres sont devenus plus droits et les segments distaux sont devenus proportionnellement plus courts. Au niveau de la ceinture pectorale, le coracoïde subit une rotation dès les sauropodomorphes basaux, ce qui entraine une position plus verticale des membres thoraciques. Ce n'est qu'à partir des premiers sauropodes que la partie distale des membres reste en pronation. Le radius et l'ulna sont alors plus allongés et plus fins, et surtout plus droits. L'extrémité proximale de l'ulna est alors en forme de V, comme cela se retrouve chez tous les sauropodes par la suite, par élongation et élargissement de son processus latéral. Ces évolutions amènent au déplacement du radius d'une position cranio-latérale à une position cranio-médiale, devant l'ulna, imposant la pronation permanente. L'évolution des mains vers une organisation tubulaire est également une adaptation vers la fonction de soutien d'un poids important (fig. 6). Elle n'apparait que chez les néosauropodes, les mains des eusauropodes plus basaux sont composées de métacarpes robustes, les I, IV et V étant élargis. Les métacarpes sont alors arrangés en demi-cercle, considéré comme une étape intermédiaire avant l'organisation tubulaire. Dès les eusauropodes basaux, en revanche, une réduction du nombre de carpes peut être observée : un seul carpe s'articule avec les métacarpes I et II. Les doigts ne conservent que deux phalanges, hormis le I qui est généralement hypertrophié.

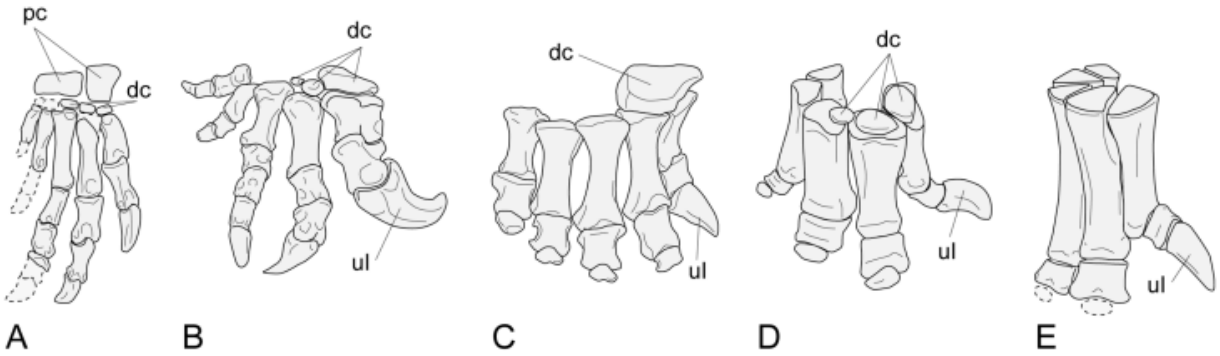

Figure 6 : Comparaison de la main droite du saurischien basal Eoraptor *(A), du sauropodomorphe basal* Massospondylus *(B), du sauropode basal* Tazoudasaurus *(C), de l'eusauropode basal* Shunosaurus *(D) et du néosauropode* Camarasaurus *(E). L'arrangement des métacarpes est de plus en plus circulaire et redressé. Les phalanges distales disparaissent et les proximales raccourcissent. La rangée proximale du carpe disparait à la base de Sauropodomorpha et la rangée distale est réduite chez les néosauropodes. dc : carpe distal, pc : carpe proximal, uI : ongle du doigt I (8)*

Au niveau de la ceinture pelvienne, le nombre de vertèbres sacrées est passé progressivement de deux chez les dinosauromorphes primitifs, à trois chez le sauropodomorphe basal *Eoraptor*, puis à quatre chez *Melanosaurus* et enfin à cinq chez les eusauropodes supérieurs et les néosauropodes. L'incorporation de vertèbres à la série sacrée suit l'augmentation du poids et semble donc une adaptation à une masse plus importante. Chez les sauropodes inférieurs, le développement de la crête iliaque offre un espace plus important pour la musculature des membres pelviens. Il est associé au déplacement distal du quatrième trochanter, site d'insertion du muscle *caudofemoralis longus*, principal muscle propulseur chez les reptiles : ainsi positionné, son bras de levier est allongé et il peut générer une force plus importante. Toutefois, cet emplacement implique des mouvements plus lents. Le pied est semi-plantigrade, composé de métatarses courts et larges et des phalanges réduites, là encore adaptées à supporter un poids important.

Les diplodocoïdes sont les acteurs majeurs du Jurassique supérieur, qui voit leur principale période de diversification. Ils évoluent alors aux côtés de macronariens, dont les titanosaures les plus basaux. Quand différentes espèces de sauropodes cohabitent, elles se nourrissent de végétaux différents, grâce à des spécialisations des dents, du crâne et de la mobilité du cou qui favorisent l'exploitation de différentes ressources par des espèces différentes. Les dicraeosauridés apparaissent d'abord en Afrique avant de migrer vers d'autres continents, dont l'Amérique du Sud, où l'on peut les retrouver au cours du Crétacé inférieur. Les rebbachisauridés atteignent une extension presque globale (9). Le Crétacé inférieur est l'apogée des macronariens : seuls quelques diplodocoïdes, principalement des dicraeosauridés et des rebbachosauridés, sont encore présents dans les dépôts de cette époque, et sont complètement éteints à l'aube du Crétacé supérieur. Le milieu du Crétacé marque une période charnière à cet égard avec une extinction sur tous les continents de nombreux taxons au sein des trois grands clades de dinosaures. Il n'a pas encore été déterminé si ces extinctions sont dues à une évolution de la flore ou à une évolution du climat. Les titanosaures prennent alors place dans les niches écologiques laissées vacantes. La diversification des titanosaures les amène à la plus grande richesse en espèce au sein de Sauropoda : 90 genres ont déjà été identifiés, et il en reste sans doute de nombreux à découvrir (10). Cette diversification passe en partie par des variations de taille importante dans le clade. Dès le Crétacé inférieur, différentes familles de macronariens s'imposent sur chaque continent : les brachiosauridés règnent sur l'Amérique du Nord, les euhelopodidés sur l'Asie et les titanosaures sur Gondwana (continent réunissant l'Amérique du Sud, l'Afrique, l'Antarctique, l'Inde et l'Australie). Des échanges ont lieu entre les continents, comme le montrent des fossiles de titanosaures en Laurasie (continent réunissant l'Amérique du Nord, l'Europe et l'Asie) (11).

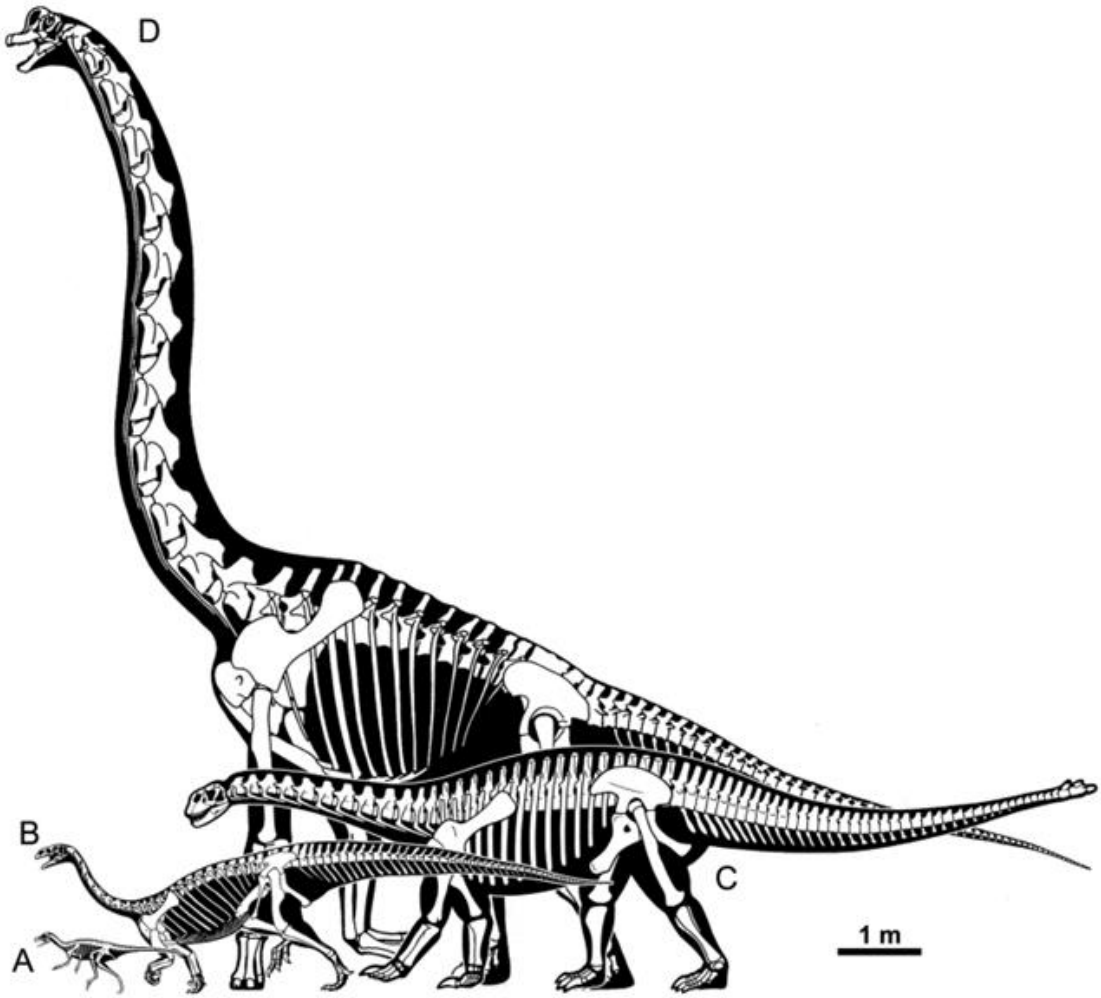

Figure 7 : Evolution de la taille et du plan d'organisation chez le saurischien basal Eoraptor *(A), le sauropodomorphe basal* Plateosaurus *(B), l'eusauropode basal* Shunosaurus *(C) et le macronarien basal* Brachiosaurus *(D) (8)*

Partie II : L'environnement des sauropodes

L'histoire des dinosaures commence au Trias moyen (-247 à -237 Ma), et se poursuit jusqu'à la fin du Mésozoïque (-66 Ma), une époque où notre planète était bien différente de celle que nous connaissons aujourd'hui, et cela par bien des aspects. Premièrement, le climat du Mésozoïque est globalement bien plus chaud, de 6 à 9°C de plus, en partie à cause d'une concentration atmosphérique en dioxyde de carbone plus élevée. Les continents sont également répartis différemment, avec pour conséquence une modification profonde de la circulation des courants océaniques et des masses d'air.

Période	Etage		Age (en millions d'années)
Crétacé	Supérieur	Maastrichien	-66
			-72
		Campanien	
			-84
		Santonien	
			-86
		Coniacien	
			-90
		Turonien	
			-94
		Cénomanien	
			-100,5
	Inférieur	Albien	
			-113
		Aptien	
			-126
		Barrémien	
			-131
		Hauterivien	
			-135
		Valanginien	
			-140
		Berriasien	
			-145
Jurassique	Supérieur	Tithonien	
			-152
		Kimméridgien	
			-157
		Oxfordien	
			-163,5
	Moyen	Callovien	
			-166
		Bathonien	
			-168
		Bajocien	
			-170
		Aalénien	
			-174
	Inférieur	Toarcien	
			-183
		Pliensbachien	
			-191
		Sinémurien	
			-199
		Hettangien	
			-201
Trias	Supérieur	Rhétien	
			-204,5
		Norien	
			-223
		Carnien	
			-237
	Moyen	Ladinien	
			-241,5
		Anisien	
			-247
	Inférieur	Scythien	
			-257

Figure 8 : Frise des temps géologiques du Mésozoïque (12–14)

L'étude des paléoclimats se base sur deux marqueurs principaux. La faune et la flore, sur la base des habitudes d'espèces actuelles, peuvent être utilisées. Des espèces proches sont considérées comme ayant des milieux de vie proches, cette prédiction est toutefois de moins en moins vraie à mesure que l'on s'éloigne dans le temps. Par exemple, les reptiles, ectothermes, et certaines espèces de mollusques aquatiques sont inféodés à des

températures élevées. Les roches sédimentaires sont également des marqueurs forts des climats : en milieu humide se déposeront des argiles kaoliniques ou des bauxites, en milieu aride, des évaporites ou des caliches.

Dans cette partie, seront présentés les différentes époques du Mésozoïque (fig. 8), les caractéristiques de leur atmosphère, leur climat général et des tableaux plus détaillés de certains écosystèmes où ont vécu des sauropodes.

I. Le Trias

1. Chronologie

Le Trias est la première époque du Mésozoïque. Elle s'étend entre -252.2 et -201.3 millions d'années avant notre ère. Le Trias inférieur se termine il y a 247 millions d'années et laisse place au Trias moyen, qui voit l'apparition des premiers dinosaures. Le Trias supérieur, qui voit la première diversification des dinosaures, commence il y a 237 millions d'années et se termine 36 millions d'années plus tard, en -201.3 millions d'années (12).

2. Composition de l'atmosphère

Au cours du Trias, l'oxygène atmosphérique atteint un nadir. La baisse du niveau d'oxygène commence dès le Permien et il ne retrouve une valeur comparable aux valeurs actuelles qu'au Jurassique supérieur. Au plus bas, l'oxygène ne représente plus que 10% des gaz atmosphériques (contre 21% aujourd'hui), juste à la frontière entre le Trias et le Jurassique (fig. 10) (15). Au commencement de la période, la concentration du dioxyde de carbone est d'environ 1000ppm. Elle augmente par la suite tout au long du Trias pour atteindre 2000 parties par million de volume (ppmV) au début du Jurassique (fig. 9) (16).

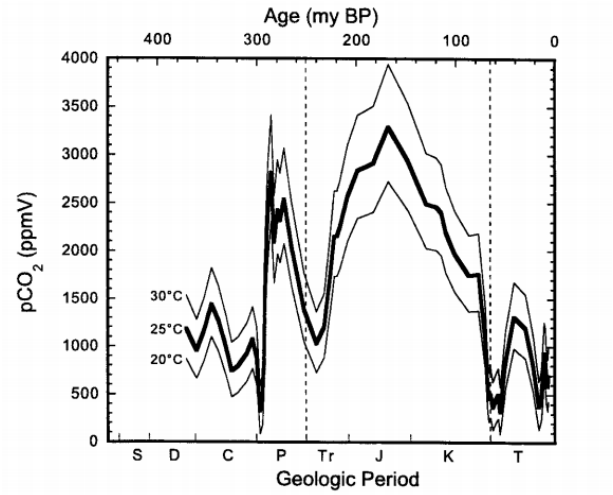

Figure 9 : Variation de la concentration atmosphérique en dioxyde de carbone au cours du Phanérozoïque. S : Silurien, D : Dévonien, C : Carbonifère, P : Permien, Tr : Trias, J : Jurassique, K : Crétacé, T : Tertiaire, ppmV : partie par million de volume, my : millions d'années (16)

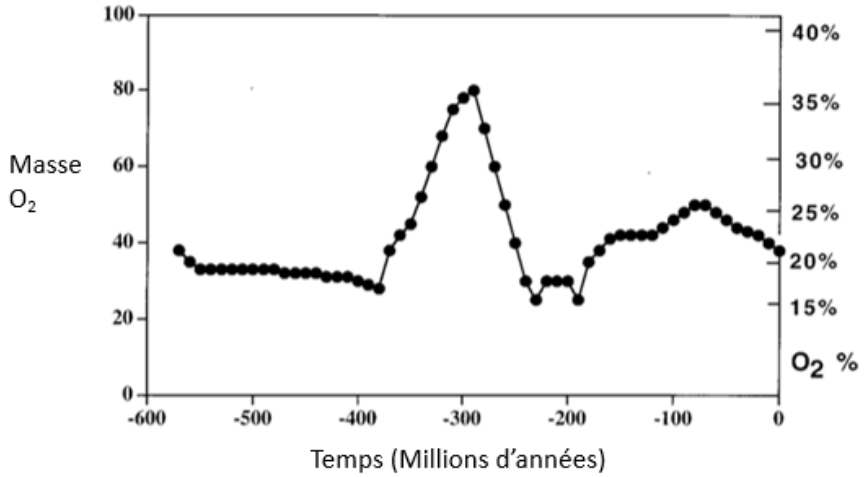

Figure 10 : Evolution du niveau d'oxygène dans l'atmosphère au cours du Phanérozoïque (17)

3. Généralités sur le climat

Au Trias, et comme depuis le début du Carbonifère, toutes les masses continentales sont accolées les unes aux autres au sein d'un supercontinent, la Pangée. Ce continent s'étend de manière quasi-symétrique de part et d'autre de l'équateur. La Pangée forme un croissant au creux duquel se trouve l'océan Téthys. Le reste du globe est occupé par l'océan Panthalassa (18).

Le climat du Trias est dominé par un régime de super-mousson. Téthys, situé au centre de la Pangée, se trouve à cheval entre les deux hémisphères. Les masses d'air qui le surplombent passent d'un hémisphère à l'autre, comme ce qui peut être observé actuellement au niveau de l'océan Indien. Ainsi, quand, dans l'hémisphère nord, l'été réchauffe la masse continentale, un gradient de pression important se met en place avec les eaux plus froides de l'hiver de l'hémisphère sud. Ce gradient de pression provoque de fortes précipitations dans hémisphère nord. L'inverse se produit lors de l'été de l'hémisphère sud.

Cinq biomes principaux peuvent être identifiés au Trias : climat tropical sec saisonnier, désertique, subtropical sec saisonnier, chaud tempéré et tempéré froid (fig. 12) (19). Deux royaumes floristiques prévalent alors : le royaume Lauraïque, dans l'hémisphère nord, est dominé par les conifères ; alors que le royaume Gondwanique, dans l'hémisphère sud, voit s'épanouir principalement des fougères, *Dicroidium* étant la plus notable (20).

Les températures sont globalement très chaudes, même si, au cours de l'hiver polaire, elles peuvent descendre jusqu'à -20°C, en Sibérie ou en Antarctique par exemple. En contrepartie, l'été dans ces régions est chaud, avec des températures allant jusqu'à 24°C. De telles températures, associées à des températures hivernales qui ne durent que quatre mois, empêchent la formation d'une calotte glaciaire. Les régions continentales entre les 15ème et 50ème parallèles sont chaudes, avec des températures supérieures à 20°C, et souvent comprises entre 30 et 40°C (fig. 11).

Du fait de la mousson, tout l'ouest de la Pangée, entre 40° Nord et 40° Sud subit un climat aride (21) alors que les côtes nord, sud et est de Téthys sont soumises à des précipitations saisonnières. Sur les côtes sud et est, la mousson commence à partir de mai et atteint un maximum en juillet avant de perdre en intensité entre août et novembre. La côte nord, commence à recevoir des précipitations en novembre, avec un maximum d'intensité en décembre puis une diminution jusqu'en avril. Cette côte reste toutefois moins humide que la côte sud. Le biome de la partie sud-ouest de Gondwana est subtropical saisonnier sec, alors que la partie orientale est sous le biome tropical saisonnier sec, plus humide.

La flore sibérienne est caduque et montre des anneaux de croissance, reflétant la saisonnalité des précipitations mais également de la luminosité. Elles permettent de classer cette région dans le biome tempéré froid, avec des hivers froids et des étés chauds. Au-dessus de 60° Nord, les températures dépassent 10°C dès avril et jusqu'à mi-octobre. La disponibilité en eau n'est pas un problème aux plus hautes latitudes. Les plantes de la zone entre 10° et 40° des deux hémisphères sont moins diversifiées et principalement représentées par des espèces à petites feuilles, adaptation à des climats secs. Sur une fine bande autour de l'équateur, la mousson maintient un climat tempéré chaud, qui assure la croissance d'une flore riche et diversifiée, composée de fougères, de cycadophytes, de fougères à grain, de conifères et de ginkgophytes. Cette zone tempérée remonte jusqu'au centre de la Sibérie et en Chine (22).

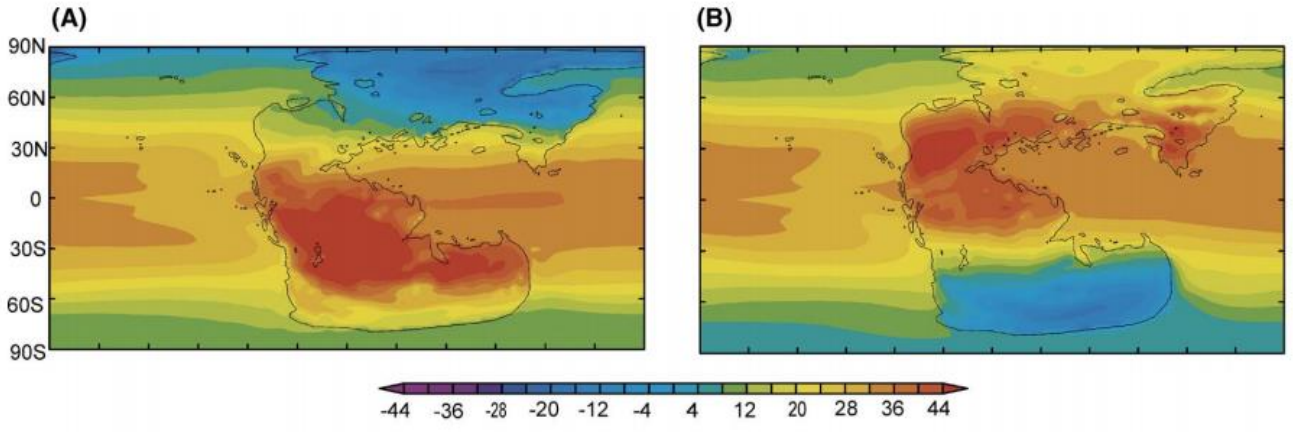

Figure 11 : Températures au cours du Trias supérieur entre décembre et février (A) et entre juin et août (B). L'échelle est en °C. (22)

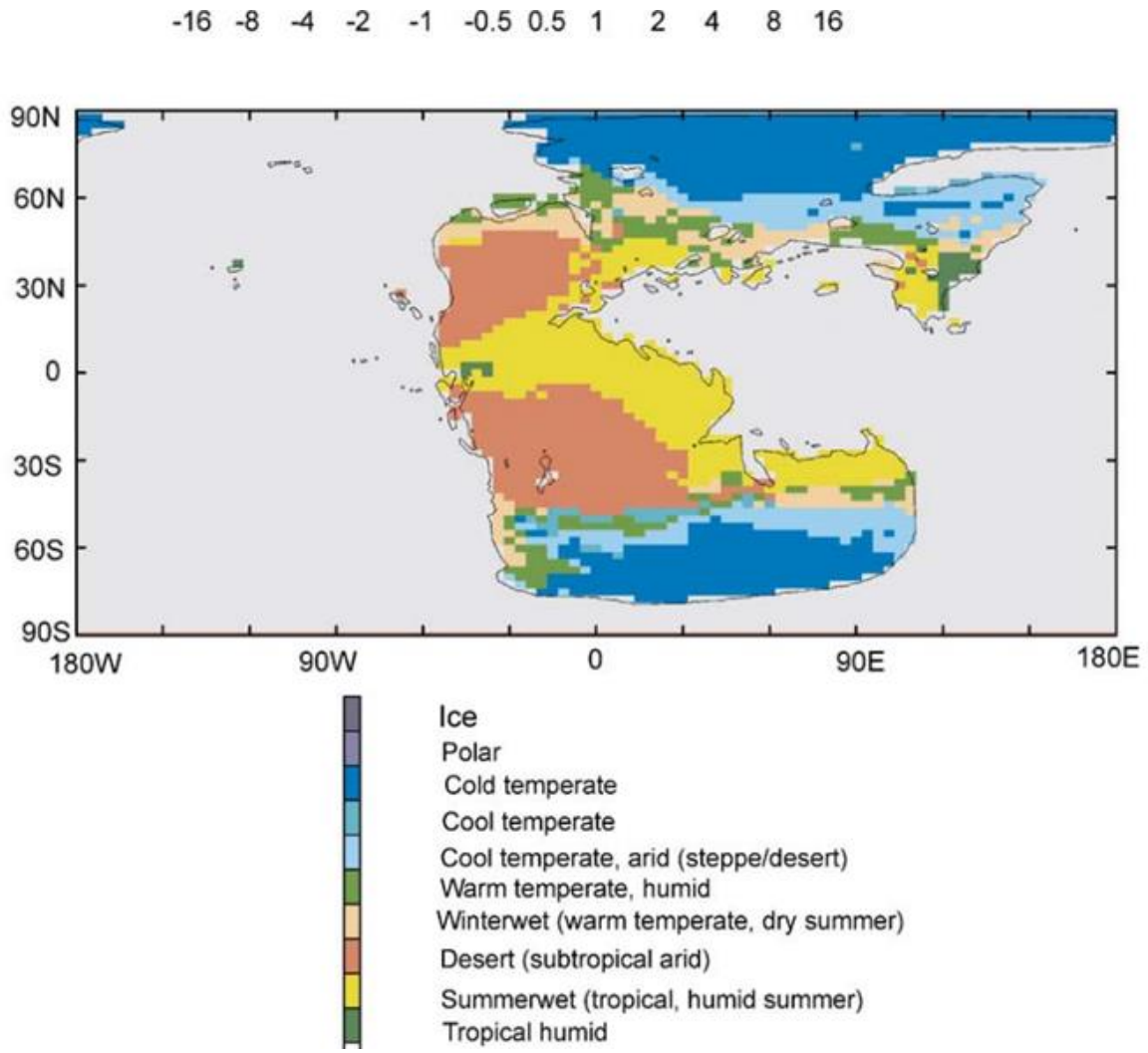

Figure 12 : Répartition des biomes du Trias supérieur ; Ice : calotte glaciaire, Polar : polaire, Cold temperate : tempéré froid, Cool temperate : tempéré frais, Cool temperate aride : tempéré frais et aride, Warm temperate humide : tempéré chaud et humide, Winterwet : subtropical saisonnier sec, Desert : désertique, Summerwet : tropical saisonnier sec, Tropical humid : tropical humide (22)

4. Exemples d'écosystèmes

La première période de diversification des dinosauriformes, qui donnera naissance aux dinosaures un à deux millions d'années plus tard (23), a lieu au cours du Carnien, premier étage du Trias supérieur. A cette époque, le climat se réchauffe et devient plus humide. Cet évènement est connu comme l'épisode pluvial du Carnien. Les formations de Chañares-Los Rastros, en Argentine, gardent une trace de cet évènement et de ses conséquences. Dans ce large bassin, une riche faune de vertébrés, composée de poissons, d'amphibiens, de thérapsides non mammaliens et de dinosauriformes prolifère, abritée par une forêt de conifères, ginkgophytes et de fougères (24). Le climat y est alors humide, avec présence de rivières, de lacs et de marais, et chaud, puisque la température varie entre 2.4 et 37°C. Cette période voit une augmentation relative de l'abondance des archosauromorphes dans les écosystèmes (25), parmi lesquels, les premiers dinosaures verront le jour.

A la fin du Trias, les climats de l'Afrique du Sud et de l'Amérique du Sud passent d'un régime chaud et humide à un régime semi-aride à aride. La formation de Chinle, dans l'ouest des Etats-Unis, révèle une tendance similaire, avec des sédiments du Norien dévoilant des fossiles d'amphibiens, de phytosaures et de poissons, témoins d'une présence constante d'eau dans la région alors que des sédiments plus tardifs du Rhétien attestent d'un climat semi-aride à aride (26). Des fougères et des conifères xérophytiques constituent la principale source de nourriture pour les herbivores de la région (fig. 13). De rares cycadophytes, prêles et ginkgophytes peuvent compléter leur régime alimentaire. La rareté de ces dernières plantes, plus intéressantes d'un point de vu nutritif, peut expliquer l'absence de grands sauropodomorphes dans cette région, et plus largement aux basses latitudes de la Pangée du Trias (27).

Figure 13 : Parc national de Petrified forest en Arizona, proche de la formation de Chinle. Des troncs fossilisés de conifères du Trias supérieur indiquent la présence d'une forêt à cette époque (28)

Au Trias supérieur, les sauropodes n'existent pas encore. Les prosauropodes, en revanche, foisonnent. La Suisse de cette époque est une côte plate et semi-aride. La mer est chaude, peu profonde et abrite divers reptiles marins. Le régime de méga-mousson qui contrôle le climat de l'époque provoque des inondations récurrentes. Pendant ces périodes d'humidité, les plantes se multiplient et permettent aux dinosaures de se développer, comme le sauropodomorphe *Plateosaurus*. La faune est également composée de théropodes, de tortues, de rhynchocéphales, ou encore des reptiles mammaliens (29).

II. Le Jurassique

1. Chronologie

Le Jurassique s'étend entre -201.3 et -145 millions d'années. Il est divisé en trois époques : le Jurassique inférieur, qui dure 27.2 millions d'années, le Jurassique moyen qui se termine en -163.5 millions d'années et le Jurassique supérieur (13).

2. Composition de l'atmosphère

Le niveau d'oxygène dans l'atmosphère atteint un minimum au tout début du Jurassique, représentant environ 13% des gaz de l'atmosphère. Il remonte par la suite lentement et, à la fin de cette période, atteint un niveau comparable au niveau actuel, autour de 20% (fig. 10) (15,17). Le dioxyde de carbone atteint 2100 ppmV à l'entrée du Jurassique, une valeur cinq fois plus importante que la valeur actuelle. Il continue à monter jusqu'à un pic de 3300ppmV au milieu de la période, suivi d'une diminution lente, avec une valeur de sortie de 3000ppmV (fig. 9) (16). Un effet de serre important se met alors en place, renforcé par la libération d'hydrates de méthane causée par le réchauffement des océans.

3. Généralités sur le climat

Le régime de méga-mousson prévaut encore au début du Jurassique mais la fragmentation de la Pangée, tout au long du Jurassique, réorganise peu à peu la circulation des courants océaniques et des masses d'air, si bien que dès le Jurassique moyen, le régime de la super-mousson ne domine plus le climat, qui devient plus aride (30,31). Le climat est alors plus homogène et le gradient de température entre les basses et les hautes latitudes est peu marqué. La température moyenne globale est alors de 21°C, la température moyenne au niveau des zones subtropicales est la plus élevée, autour de 45°C (fig. 14) (32).

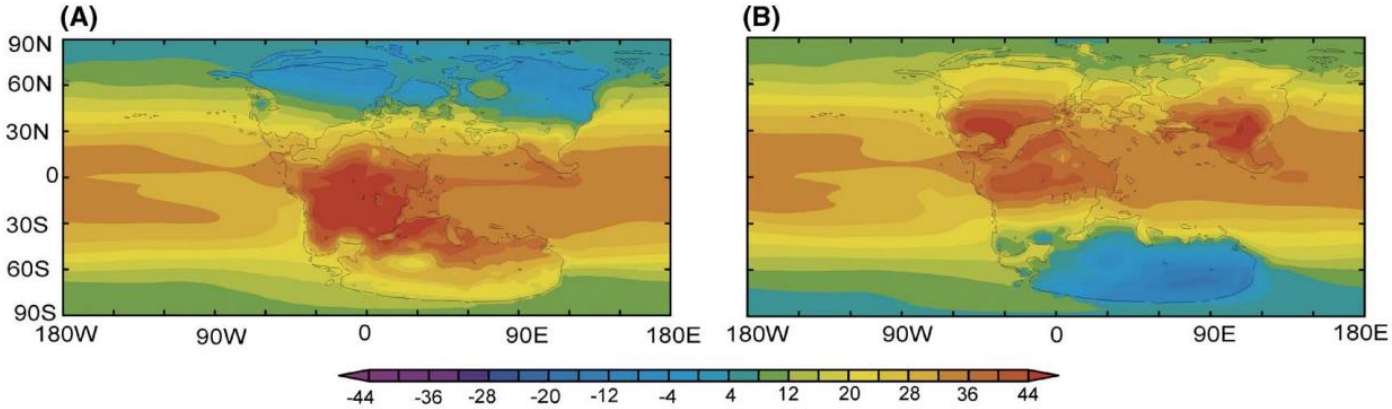

Figure 14 : Températures au cours du Jurassique supérieur entre décembre et février (A) et entre juin et août (B). L'échelle est en °C. (22)

Les biomes sont les mêmes qu'au Trias. La zone équatoriale est une région tropicale saisonnière sèche, bordée par une ceinture désertique. Aux latitudes supérieures s'étend le biome subtropical saisonnier sec et les hautes latitudes sont caractérisées par le biome tempéré chaud et tempéré froid aux pôles (fig. 15) (33).

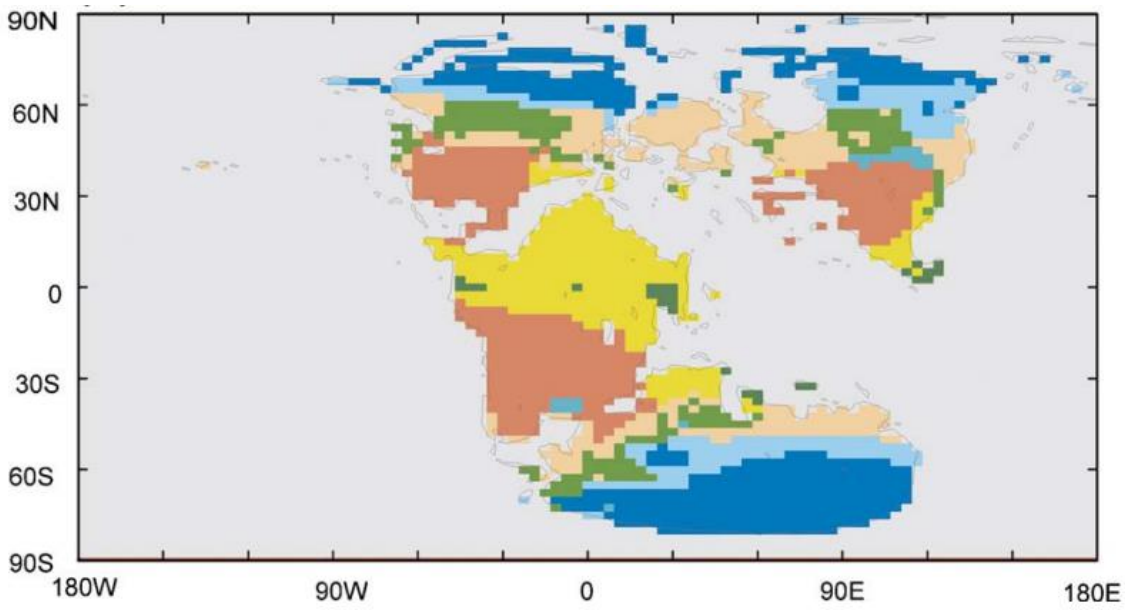

Figure 15 : Répartition des biomes au cours du Jurassique supérieur. Légende dans la figure 11. (22)

Contrairement à aujourd'hui, le maximum de diversité floristique n'est pas atteint au niveau de l'équateur mais aux latitudes moyennes des deux hémisphères, où se déploient des forêts de conifères, cycadophytes, ptéridospermées, fougères et prêles. Les basses latitudes, plus arides, sont peuplées de plantes xérophytiques, les quelques forêts sont composées de conifères et de cycadophytes microphylles. En région polaire, enfin, des forêts de conifères et gingkophytes se développent (34).

Une phase de refroidissement s'initie sur la fin du Jurassique, et se prolonge jusqu'au début du Crétacé (19).

4. Exemples d'écosystèmes

La formation de Cañadón Asfálto, en Patagonie (Argentine) date du début du Jurassique moyen. Elle recèle des restes de sauropodes, théropodes, ornithischiens, ptérosaures, rhynchocéphales, mammifères, poissons, tortues, grenouilles et crocodiliens. Cette biodiversité était abritée au sein d'une luxuriante forêt de conifères (29).

Au Jurassique moyen, l'Angleterre est située 15 à 25° plus au sud de sa position actuelle, au cœur de la ceinture subtropicale de l'hémisphère nord. Le climat y est alors plus chaud et

humide, avec des saisons peu marquées. Une forêt tropicale clairsemée occupe le Yorkshire actuel. Elle est composée de conifères, cycadophytes et ginkgophytes, séparés de vastes espaces herbagés recouverts de fougères, d'une variété impressionnante de prêles (260 espèces différentes retrouvées) et de bennettitales. Les dinosaures qui vivent dans cette région sont principalement connus par leurs empreintes de pas. Ils sont représentés par les trois principaux clades, ornithischiens, sauropodes et théropodes (35).

La formation la plus emblématique du Jurassique supérieur est la formation de Morrison, qui occupe tout l'ouest des Etats-Unis actuels. L'Amérique du Nord est située à cette période 650 kilomètres plus au sud, et une immense plaine inondable abrite une faune d'une richesse rarement égalée au Mésozoïque. Le climat y est alors plus chaud et constant. La partie sud de la formation est plutôt semi-aride, avec des alternances de périodes plus humides. Les trois grands groupes de dinosaures sont présents, les ornithischiens sont moins variés que les théropodes et les sauropodes, ces derniers étant représentés par un nombre très important d'espèces différentes. Des sites correspondant à des zones plus humides, principalement situées au nord de la formation (l'extrême nord étant même partiellement occupé par des marais (36)) dévoilent une faune aquatique et semi-aquatique composée de grenouilles, de tortues, de salamandres, de poissons et de crocodiliens. Des crocodiliens terrestres ont également été retrouvés, associés à des lézards, des serpents, des ptérosaures, des mammifères ou encore des rhynchocéphales.

Toutes ces espèces animales ont pu prospérer au sein de cette région grâce à une végétation abondante sur laquelle pouvaient s'appuyer les écosystèmes. Des algues vertes, des prêles, des fougères variées, des cycadophytes, des bennettitales, des gingkophytes et une grande diversité de conifères fournissaient une biomasse assez importante pour subvenir aux besoins des herbivores. Ces plantes étaient organisées soit en forêts, soit en savane, où les arbres et les fougères étaient principalement situées à proximité des cours d'eau (fig. 16).

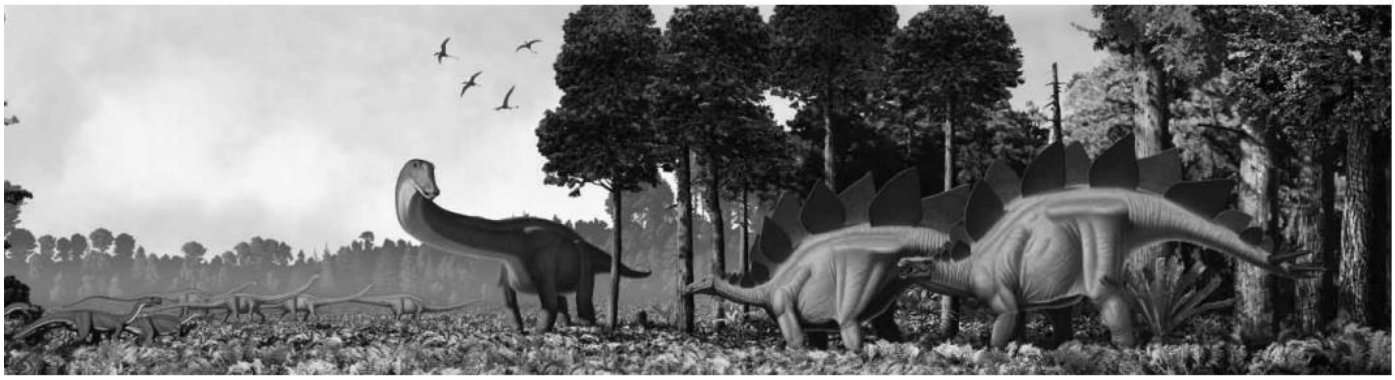

*Figure 16 : Reconstruction de la formation de Morrison. Sur cette image, un apatosaure rencontre deux stégosaures à l'orée d'une forêt. Un troupeau de diplodocus et un groupe d'*Ornitholestes *peuvent être vus dans l'arrière-plan, traversant un espace herbagé recouvert de fougères et bennettitales (37)*

A la même période, l'Afrique est au cœur de Gondwana. Le Congo est alors situé entre 10° et 20° Sud. Le climat y est aride et chaud, avec une température qui varie entre 25 et 40°C en moyenne. Ces conditions se retrouvent dans tout le centre de l'Afrique, en Ethiopie, Somalie et au Soudan. Les quelques cours d'eau créés lors des saisons des pluies, comme au niveau de la formation de Mugher Mudstone au centre de l'Ethiopie, sont colonisés par une faune riche composée de poissons, tortues, crocodiliens, mammifères et dinosaures, principalement des théropodes et des sauropodes.

Cette région est bordée au Sud par des forêts, avec un climat à la saisonnalité marquée, avec une saison des pluies intense, grâce à l'influence de la côte (38). Ces forêts sont composées de conifères variés, de fougères, de cycadophytes et de ginkgophytes. Elles sont peuplées de lézards, crocodiliens, ptérosaures et mammifères. Au moins 4 espèces de sauropodes sont présentes, aux côtés de théropodes et d'ornithischiens. Plus au sud, ces forêts laissent ensuite place à une côte avec des lagons, où des empreintes de sauropodes indiquent leur présence, au moins sur de courtes périodes en tant que zone de transit (39).

III. Le Crétacé

1. Chronologie

Le Crétacé est la dernière période du Mésozoïque. Il s'étend entre -145 et -66 millions d'années. -100.5 millions d'années signe le passage du Crétacé inférieur au Crétacé supérieur (14). Sa fin est marquée par une extinction de masse, au cours de laquelle 75% des espèces animales, dont les dinosaures non aviens disparaissent. Cette extinction de masse a vraisemblablement été causée par la chute d'un météore de 10km de diamètre dans l'actuel golfe du Mexique (28). Si la chute du météore a été le point d'arrêt de l'existence des dinosaures non aviens, il n'a pas encore été complètement défini si elle est l'unique raison de leur disparition, ou si d'autres facteurs ont entré en jeu, diminuant leur diversité bien avant l'impact fatal.

2. Composition de l'atmosphère

Au Crétacé, la concentration atmosphérique en oxygène est systématiquement élevée, autour de 20%. Elle augmente de nouveau à partir de -80 millions d'années, jusqu'à atteindre presque 25% à la fin de la période (fig. 10) (15,17). Le dioxyde de carbone continue sa diminution progressive tout au long du Crétacé, avec une chute brutale à la fin de la période, sa valeur à la frontière entre le Mésozoïque et le Cénozoïque est de 400ppm. Il reste néanmoins supérieur à 1500ppm sur la majeure partie de la période (fig. 9) (16).

3. Généralités sur le climat

Au cours du Crétacé, la dislocation de la Pangée est déjà bien avancée et la dérive des continents amène une activité volcanique particulièrement intense, qui rejette de grandes quantités de dioxyde de carbone dans l'atmosphère. Le climat oscille entre des périodes arides

et des périodes humides. Lors des phases arides, le climat est homogène sur l'ensemble du globe, alors qu'il est plus régionalisé, avec des côtes soumises au régime marin plus froides lors des phases humides (40).

Le climat reste toutefois chaud, avec une phase de refroidissement au cours de l'Aptien, allant jusqu'à la présence de calottes glaciaires au niveau des hautes latitudes, suivie d'une remontée rapide des températures dès l'Albien (fig. 18).

De nouveaux biomes apparaissent au Crétacé, associés à ces périodes d'humidité et de refroidissement : le tempéré froid et le tropical humide. Le climat subtropical saisonnier sec est moins étendu qu'au cours des époques précédentes (fig. 17) (19).

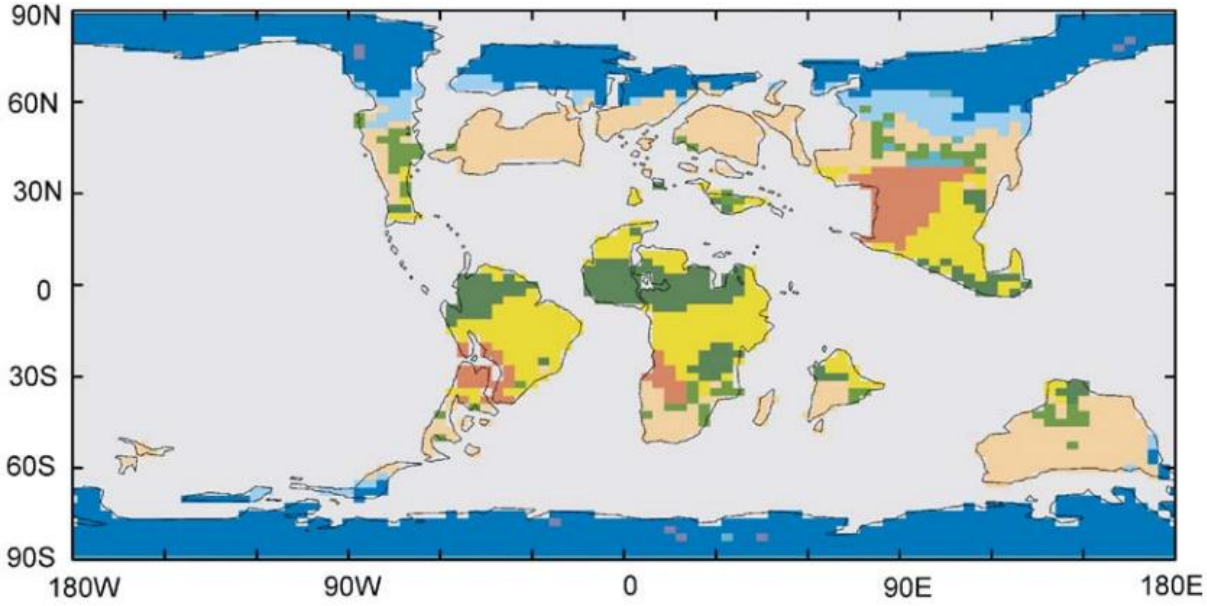

Figure 17 : Répartition des biomes au cours du Crétacé supérieur. Légende dans la figure 11. (22)

Au Crétacé, la partie orientale de l'Asie est une région particulièrement chaude, avec des températures supérieures à 40°C la majeure partie de l'année, avec des hivers doux et arides. Tout le centre de la Chine, jusqu'au nord de la Sibérie, en passant par la Mongolie est recouvert de steppes semi-arides. L'Asie du Sud-Est, au contraire, héberge une forêt tropicale humide. L'Europe, divisée en de multiples îles, situées entre 40° et 80° Nord, est sous un climat chaud, généralement au-dessus de 20°C. La majeure partie des précipitations tombe en été, et de larges forêts s'étendent sur ce territoire, caractéristique du biome subtropical saisonnier humide. La partie occidentale de l'Amérique du Nord est également sous ce type de climat, chaud et humide, alors que l'est est plus frais.

Le nord de l'Afrique et l'Amérique du Sud sont des régions chaudes, dont les températures dépassent facilement 30°C. Au sud du 30ème parallèle sud, les températures chutent, avec une

moyenne de 16°C, pouvant approcher 0°C en hiver. Le nord-ouest de l'Afrique, jusqu'au 30ème parallèle sud est aride à semi-aride, recouvert de déserts et de savanes.

Le sud-ouest de l'Amérique du Sud, au contraire, est largement humide et abrite une forêt tempérée dans le sud de la Patagonie. De même, la région la plus au sud de l'Afrique est humide tout au long de l'année, ce qui permet la croissance de forêts tempérées. L'Inde et l'Australie, qui sont alors des îles, sont des régions chaudes. De grandes forêts s'étendent sur la majeure partie du continent australien, sa partie septentrionale, comme l'Inde, est plus aride. Les températures peuvent descendre jusqu'à -30°C au cours des hivers polaires des pôles mais les étés sont doux, bien que courts. Si les pôles sont temporairement occupés par des calottes glaciaires, ils abritent, la plus grande partie du Crétacé des forêts tempérées. Les forêts tropicales remontent jusqu'à 42° de latitude.

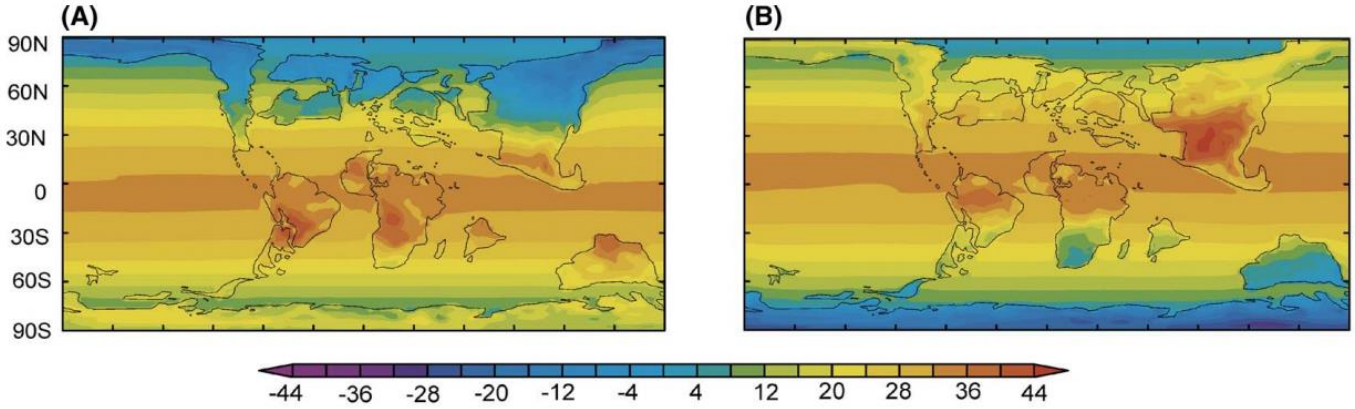

Figure 18 : Températures au cours du Crétacé supérieur entre décembre et février (A) et entre juin et août (B). L'échelle est en °C. (22)

Les plantes les plus caractéristiques du Jurassique, les cycadophytes et les bennettitales cèdent du terrain face aux conifères au début de la période. La fragmentation de Gondwana amène une régionalisation de plus en plus marquée des assemblages végétaux : en Australie les fougères sont prépondérantes en zone côtière, l'intérieur des terres est principalement peuplé de lycopodes, de mousses, de bennettitales, de ginkgophytes et des conifères podocarpacés. L'Amérique du Sud et l'Afrique sont caractérisées par des fougères et des conifères araucariacés. Le Crétacé supérieur est marqué par l'augmentation notable et rapide de l'importance des angiospermes dans les écosystèmes (41) : il y 125 millions d'années, apparait la première angiosperme retrouvée, sous la forme d'une toute petite plante herbacée et 33 millions d'années plus tard, pousse le premier arbre de cette famille (28).

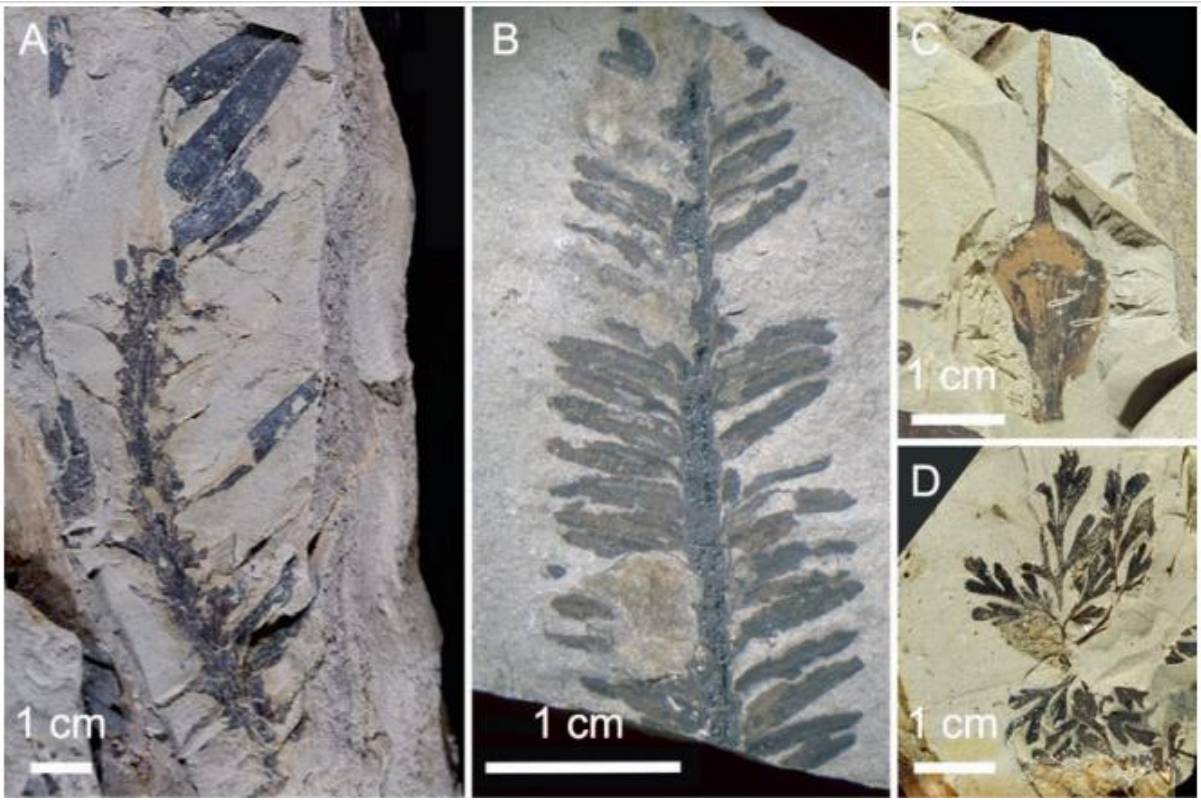

Figure 19 : Exemples de plantes du Crétacé inférieur. A : branche avec feuilles du conifère araucariacé Araucaria lanceolata *; B : conifère podocarpacé* Bellarinea *; C : cône du conifère araucariacé* Araucarites *; D : fronde de la fougère* Sphenopteris. *(28)*

4. Exemples d'écosystèmes

Au tout début du Crétacé, les formations de Öösh et Ondai Sair, dans le désert de Gobi, en Mongolie, révèlent une région lacustre soumise périodiquement à des phases de semi-aridité (29). Ces lacs abritent des poissons et des crustacés, et leurs alentours sont peuplés de dinosaures, des ptérosaures, des lézards et des mammifères. Au cours du Cénomanien et du Santonien, le climat est moins saisonnier et globalement plus humide. Une grande diversité de dinosaures vit dans cet environnement, mais également des crocodiliens, des tortues et des mammifères. La formation de Javkhlant, plus tardive, révèle une plaine alluviale soumise à des périodes de sécheresse. La diversité faunistique diminue. Les conditions deviennent encore plus arides au cours du Campanien, où les roches sédimentaires indiquent des conditions désertiques et chaudes. Cela n'empêche pas l'épanouissement d'une faune diverse, composée de dinosaures, dont des sauropodes, de crocodiliens, de lézards et de mammifères abondants et variés. La formation de Nemegt date du Campanien et du Maastrichtien. Le climat désertique a laissé place à une nouvelle période plus humide, avec des rivières et des lacs qui habillent le paysage. Les dinosaures atteignent leur plus haute diversité, parmi laquelle le sauropode *Nemegtosaurus* a été identifié pour la première fois. En revanche, les lézards et les mammifères sont rares.

A cette période, l'Europe est un large archipel dont les îles sont plus ou moins reliées entre elles à la faveur des fréquents épisodes de transgression et de régression marine (40). La plus grande île est le domaine Ibéro-Armoricain. Au tout début du Crétacé, le climat y est aride, les précipitations sont saisonnières et ne dépassent pas 500mm/an. La température annuelle moyenne varie entre 16 et 19°C. La côte est envahie d'un delta qui inonde les plaines alentours pendant la saison des pluies. Les végétaux présents sont adaptés à la sécheresse, et se composent de bennettitales et de conifères. Près des quelques rivières poussent des fougères et des fougères à grains. Des sauropodes, comme *Supersaurus*, naviguent dans ce paysage, mais sont peu à peu remplacés par les ornithischiens. Le rôle de prédateur est occupé par des théropodes et des crocodiliens. Les points d'eau abritent des tortues (fig. 20).

Figure 20 : Reconstruction de l'environnement du domaine Ibéro-Armoricain au cours du Crétacé supérieur. Un troupeau d'hadrosaures rencontre un titanosaure sur une plage. Divers vertébrés peuvent être vus en arrière-plan (29)

La région du Sahara est alors située proche de l'équateur et il s'y déploie un paysage de steppes arides, où la température peut atteindre 50°C. Des sauropodes y résident, plutôt de petit format, au côté de quelques théropodes, ornithischiens, de petits mammifères, crocodiles, serpents et lézards. Tous ces animaux doivent sans doute parcourir de longues distances à la recherche d'eau. Les plantes présentes sont principalement des conifères et des fougères adaptés au climat aride, puis peu à peu, des angiospermes herbacées (42).

Au nord du Sahara, le Maroc du Crétacé supérieur est une région côtière, périodiquement aride, irriguée par un grand delta, similaire à l'actuelle région du delta du fleuve Niger (43). Les rives du delta sont occupées par des conifères, des fougères et des angiospermes. De nombreux poissons habitent les bras du delta et les quelques lacs et étangs saumâtres qui l'entourent. Ces poissons servent de source principale de nourriture aux nombreux

crocodiliens et aux théropodes, dinosaures dominants dans la région. Des salamandres, des tortues, des iguanes, des serpents et des ptérosaures font également partie de cet écosystème dans lequel circulent de rares ornithischiens, des sauropodes rébbachisauridés et des titanosaures.

Alors qu'une grande partie de l'Australie est inondée par les océans, le Queensland est, au Crétacé, une plaine inondable couverte d'une forêt de conifères luxuriante (29). Les conifères sont généralement restés dominants au cours du Crétacé, associés à des fougères, des ginkgophytes, des bennettitales, des mousses et des prêles. Un peu avant le milieu du Crétacé, les angiospermes commencent à apparaitre et se répandent rapidement, jusqu'à occuper une place aussi importante que les conifères dès -95 millions. A cette époque, l'Australie est encore reliée à l'Antarctique, permettant des migrations entre la partie orientale et la partie occidentale de Gondwana. Les tétrapodes terrestres occupent tous les milieux : forêts, rivières, lacs. Les dinosaures ornithopodes sont les maîtres de cette région, et partagent leur territoire avec de petits théropodes, des tortues, des ptérosaures, des lézards et de nombreux mammifères. Un léger réchauffement au cours du Crétacé inférieur permet l'installation de crocodiliens. Quelques sauropodes sont également présents, comme *Austrosaurus*.

Cette partie montre la diversité des habitats qu'ont occupés les sauropodes au cours de leur 140 millions d'années d'existence. Ils ont occupé tous les continents, y compris l'Antarctique et se sont adaptés à des milieux variés, allant de conditions chaudes et arides à des forêts tempérées. Ils ont également dû faire face à des variations importantes de la composition de l'atmosphère, et, en particulier, s'adapter à des niveaux d'oxygène bas.

Cet aspect de la biologie des sauropodes explique des adaptations variées, malgré un plan d'organisation très conservé au sein de la famille.

Partie III : Les grandes fonctions physiologiques

I. Le système cardio-vasculaire

La fonction du système cardio-vasculaire est d'apporter à l'ensemble des organes les nutriments et l'oxygène dont ils ont besoin puis de les débarrasser de leurs déchets, dioxyde de carbone et déchets azotés. Pour ce faire, il fait circuler le sang dans les artères grâce à la pompe cardiaque. Cette pompe génère une pression qui permet au sang d'atteindre toutes les zones du corps, en particulier celles en hauteur. Et c'est sur ce dernier point que repose tout le problème chez les sauropodes. Le cou des sauropodes pouvait fréquemment mesurer autour de 7 mètres et est estimé avoir atteint 15 mètres chez *Supersaurus vivianae* (44). Si le cou était tenu vertical, comme l'on peut fréquemment le voir dans les représentations populaires, cela signifie que le cœur est capable de générer une pression assez élevée pour porter le sang à ces hauteurs. La physiologie des sauropodes ne pourra être comprise qu'en résolvant ce premier problème.

1. L'anatomie du cœur

Les tissus mous ne sont presque jamais conservés lors de la fossilisation, ce qui ne permet pas d'étudier la physiologie directement par l'anatomie des organes. En 2000, Fisher *et al*. (45) ont bien cru retrouver le premier cœur fossilisé, dans la cavité cœlomique d'un dinosaure ornithischien. Ce cœur révélait une anatomie à quatre cavités, mais un nouvel examen en 2011, avec des outils plus performants, a amené Cleland *et al*. (46) à classer cette structure comme artefact de diagénèse.

L'étude des animaux actuels peut tout de même apporter des informations quant à la possible anatomie du cœur des dinosaures. Il existe actuellement deux types de cœurs chez les vertébrés : le cœur à trois chambres des reptiles et le cœur à quatre chambres des mammifères, oiseaux et crocodiliens (47). Le cœur à trois cavités est divisé en deux atria et un ventricule. Ce dernier est plus ou moins cloisonné, de telle sorte qu'il forme fréquemment trois portions non séparées entre elles par des valves : le *cavum arteriosum*, le *cavum venosum* et le *cavum pulmonale*. Le cœur à quatre cavités comprend deux atria et deux ventricules. L'atrium gauche est relié au ventricule gauche par une valve et il en est de même entre l'atrium droit et le ventricule droit. Les deux ventricules ne communiquent pas.

Le cœur à trois cavités peut générer des pressions importantes tout aussi bien que le cœur à quatre, mais il n'est pas aussi performant pour séparer les pressions des circulations pulmonaire et systémique que le cœur à quatre cavités, ni pour séparer le sang oxygéné du sang non oxygéné (48,49). Lors d'un effort intense, le cœur à quatre cavités sera plus à même de générer une pression importante, sans risquer la création d'œdèmes pulmonaires, et plus efficace pour délivrer le dioxygène aux organes.

Dans l'hypothèse où les dinosaures sont des animaux à sang chaud, dont le métabolisme est intense (voir discussion dans la partie métabolisme et thermorégulation), un cœur à quatre cavités semble indispensable, puisqu'il est présent chez tous les animaux à sang chaud actuels

et qu'il est le seul à pouvoir supporter les efforts soutenus permis par un métabolisme intense. Par ailleurs, ce type de cœur est un trait commun à tous les archosaures actuels : il est présent chez les crocodiliens et les oiseaux, ce qui est un argument en faveur du caractère ancestral d'un tel cœur dans ce clade. Le consensus actuel est en faveur du cœur à quatre cavités chez les dinosaures.

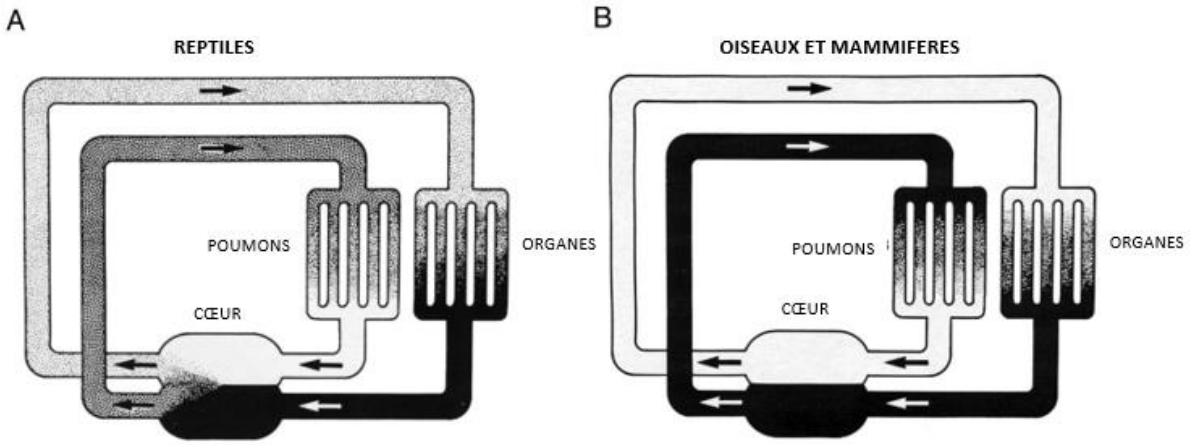

Figure 21 : Comparaison des systèmes cardiovasculaires avec un cœur à trois cavités (A) et un cœur à quatre cavités (B). Quand le cœur a trois cavités, le sang oxygéné (blanc) se mélange au sang non oxygéné (noir) à chaque cycle. Le sang qui arrive aux tissus n'est donc pas complètement oxygéné (gris). Quand le cœur a quatre cavités, les deux circulations sont complètement séparées, le sang qui arrive aux tissus est complètement oxygéné (blanc). (50)

2. Etude de la girafe

Le cou de la girafe mesure en moyenne 2 mètres de long, ce qui signifie que le cerveau est situé 2 mètres plus haut que le cœur. Le cœur de la girafe n'est pas pour autant plus gros que celui d'un autre mammifère de son poids : il représente 0.5% de son poids du corps. En revanche, la paroi du ventricule gauche est hypertrophiée, avec une épaisseur qui suit une fonction presque linéaire avec la longueur du cou (fig. 22) (51). Afin d'amener le sang en haut du crâne, ce n'est pas le volume d'éjection systolique du ventricule gauche qui augmente mais la fréquence cardiaque. La fréquence cardiaque de la girafe, mesurée dans des conditions allant de l'animal contenu, debout et stressé à l'animal sédaté en décubitus, a été évaluée entre 60 et 90 battements par minute, soit 1.5 fois de plus que ce qui est attendu pour un animal de cette taille. Les résistances vasculaires importantes jouent également un rôle majeur dans l'augmentation de la pression artérielle. Les parois des artères et des artérioles sont particulièrement épaisses et leur diamètre s'adapte à la posture par réflexe. La pression artérielle moyenne au niveau du cœur d'une girafe est d'environ 200-250mmHg, ce qui permet d'apporter le sang au cerveau avec une pression artérielle d'environ 100mmHg. Cette pression est presque deux fois plus élevée que celle attendue pour un mammifère de même masse corporelle (116mmHg).

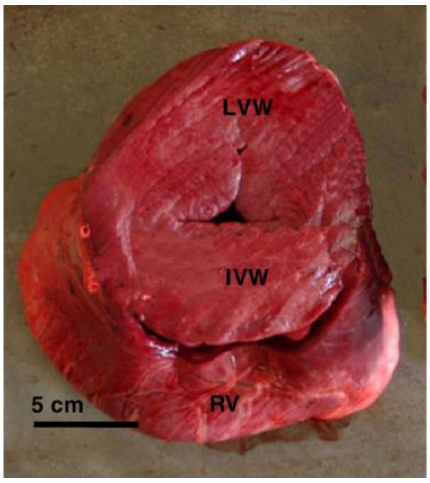

Figure 22 : Section transverse du cœur d'une girafe mâle de 1300kg. La paroi du ventricule gauche est particulièrement hypertrophiée. LVW : paroi du ventricule gauche, IVW : septum inter-ventriculaire, RV : paroi du ventricule droit (51)

En contrepartie, des adaptations à ces fortes pressions sont apparues dans les zones déclives du corps, pour lesquelles la pression est encore plus grande (elle peut atteindre 400mmHg chez les plus grands individus), mais aussi au niveau du cerveau, également soumis à des pressions augmentées lorsque la girafe baisse la tête pour boire (52). Tout d'abord, l'épaisseur de la paroi des artères des membres augmente au fur et à mesure que les artères s'éloignent du tronc, par une augmentation de l'épaisseur de la media et de la musculeuse. L'importante épaisseur de la musculeuse est due à une multiplication du nombre de couches de cellules musculaires, les artères sont alors capables de se contracter plus efficacement dans leur extrémité distale. Par ailleurs, les artères tibiales de la girafe sont dotées d'une structure de type sphincter, qui permet de réguler les résistances vasculaires. Cette structure est également retrouvée au niveau des membres thoraciques. Enfin, la membrane basale des vaisseaux sanguins des membres est particulièrement épaisse et imperméable aux protéines. Elle est liée très étroitement à la peau fine, non élastique via un tissu conjonctif riche en collagène, le tout fonctionnant à la manière de bas de contention.

Au niveau du cerveau, le *rete mirabile*, un réseau très développé de capillaires sanguins, stocke le sang qui arrive à la tête quand l'animal se penche. Ce système protège le cerveau contre une augmentation trop importante de la pression artérielle localement, qui pourrait créer des œdèmes cérébraux. A l'inverse, quand l'animal redresse la tête, le sang est remobilisé, ce qui évite une chute trop brutale de la pression qui pourrait conduire à une perte de conscience. Les valves des veines du cou de la girafe sont également fondamentales, puisqu'elles empêchent le sang de circuler à contre-courant vers le cerveau.

Si les sauropodes levaient leur cou, il est obligatoire que de telles adaptations soient apparues afin d'éviter les œdèmes des membres et de protéger le cerveau. En revanche, si le cœur de la girafe arrive à générer une pression adaptée à un cou de 2 mètres, la taille du cou des sauropodes est un enjeu d'une tout autre envergure.

3. Le modèle de la girafe appliqué aux sauropodes

Seymour (53) s'est penché sur l'exemple de *Barosaurus*, un sauropode dont le cou mesure 9 mètres de long. Si le cou est tenu à la verticale, et que la pression artérielle au niveau du cerveau est de 50mmHg, alors, d'après le principe de Pascal, la pression en bas de la colonne de sang est alors de 750mmHg. *Barosaurus* pèse le même poids qu'une baleine donc son cœur doit au moins être aussi gros. Or, le cœur de la baleine ne doit générer qu'une pression de 100mmHg. Selon Seymour, pour un animal de cette taille, engendrer une pression artérielle de 750mmHg nécessiterait alors un cœur d'une tonne, dont le diamètre du ventricule gauche en fin de diastole serait de 1.25 mètres. La paroi de ce ventricule devrait mesurer 41.5 centimètres d'épaisseur. Non seulement un tel cœur serait trop volumineux pour la cavité cœlomique, même de *Barosaurus*, mais son action serait particulièrement inefficace. Le travail nécessaire à la mise en mouvement de la paroi d'un ventricule aussi épais serait deux fois plus important que le travail nécessaire à mettre le sang en mouvement, sans compter que le temps nécessaire à la contraction complète serait une sérieuse limite à toute augmentation de la fréquence cardiaque.

Il semble donc impossible que le cœur ait pu supporter un cou porté verticalement, du moins sans adaptation particulière à ces conditions extrêmes. Plusieurs solutions ont été proposées.

4. Les adaptations à des pressions élevées

A. Adaptation comportementale

Seymour, à la suite de son calcul, propose simplement que les dinosaures ne dressaient pas le cou, mais le gardaient horizontal. Si le différentiel de hauteur entre le cœur et le cerveau reste modéré, le cœur n'a pas besoin de générer des pressions élevées pour irriguer le cerveau, le problème est alors résolu. L'intérêt d'un long cou n'est alors plus d'atteindre des végétaux situés en hauteur, inaccessibles aux autres herbivores mais soit de balayer le sol et d'exploiter une grande surface sans nécessiter de déplacement, ce qui est un mécanisme d'économie d'énergie intéressant pour des animaux de masse aussi élevée ; soit de manger plus bas, au fond des lacs. Seymour dépeint alors des sauropodes qui nagent et se nourrissent des algues au fond des lacs et des cours d'eau (fig. 23).

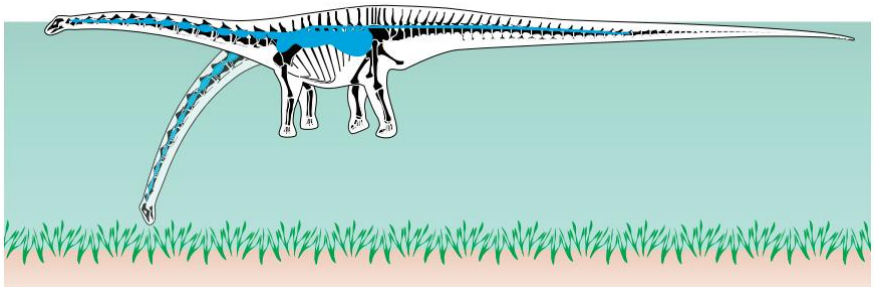

Figure 23 : Représentation d'un sauropode se nourrissant d'algues au fond d'un lac grâce à son long cou. Les zones en bleu au sein du squelette représentent les structures aériques (vertèbres pneumatisées, sacs aériens, poumons) (53)

Cette interprétation a cependant plusieurs défauts. Les vertèbres et certains os des sauropodes sont creux, leur densité est alors faible et, dans l'eau, les sauropodes flottaient en équilibre instable. Ils ne nageaient donc sans doute pas (54). Le nombre important de fossiles de sauropodes retrouvés en milieu fluvial suggère de nombreux accidents lors des traversées des cours d'eau, en particulier des animaux se retrouvant enlisés, ce qui écarte également une quelconque adaptation des sauropodes au milieu aquatique. De plus, l'analyse des isotopes du carbone présents dans les dents des sauropodes permet d'exclure une alimentation d'origine aquatique (55). Par ailleurs, et cela sera développé plus longuement dans une partie consacrée, le port du cou chez les sauropodes reste une question sujette à débat. Certaines études de l'anatomie des vertèbres et l'étude biomécanique du cou sont en faveur du port du cou redressé, au moins dans certains cas.

Un port de cou horizontal par les sauropodes, permettant d'exploiter une grande surface de nourriture sans bouger, pour s'adapter aux limites de leur système cardiovasculaire reste toutefois une théorie pertinente sur la biologie des sauropodes.

B. Adaptation grâce à des systèmes à valve

En 1992, Choy et Altman (56) proposent un modèle qui permet de supprimer la nécessité d'une pression artérielle élevée au niveau du cœur. Dans leur modèle, des pompes en série sont placées tout le long du cou, associées à des valves anti-retours (fig. 24A). Chaque pompe, ventricule gauche compris, n'a alors qu'à fournir le travail nécessaire pour déplacer le sang jusqu'à la pompe suivante. Si, comme chez les girafes, chaque cœur est capable de créer une pression de 200mmHg, cinq étages, cœur principal compris, sont nécessaires pour un cou de 12 mètres, chacun séparé de 2.44 mètres. Chaque cœur intermédiaire n'est constitué que d'une cavité, cloisonnée par des valves anti-retours à son entrée et à sa sortie. Le système nécessite une innervation performante par le système nerveux autonome afin de synchroniser leurs actions : lors de la systole du cœur n, le cœur n+1 doit être en diastole. Ainsi, de cœur en cœur, le sang peut arriver facilement au cerveau.

Sans aller jusqu'à imaginer des cœurs intermédiaires, Siegwarth *et al*. (57) proposent simplement la présence de valves dans les artères du cou. De la même manière que dans le modèle précédent, le cœur peut alors fournir une pression plus faible puisqu'il n'a pas à soutenir toute la colonne de sang. Les auteurs supposent également que, puisque les artères sont dotées d'une musculeuse, elles pourraient se contracter en accord avec la fréquence cardiaque et participer à l'effort de déplacer le sang. Chaque segment d'artère associé à une valve peut alors fonctionner comme une pompe, sans qu'un organe spécial soit consacré à ce travail. Là encore, le système nécessite une innervation efficace.

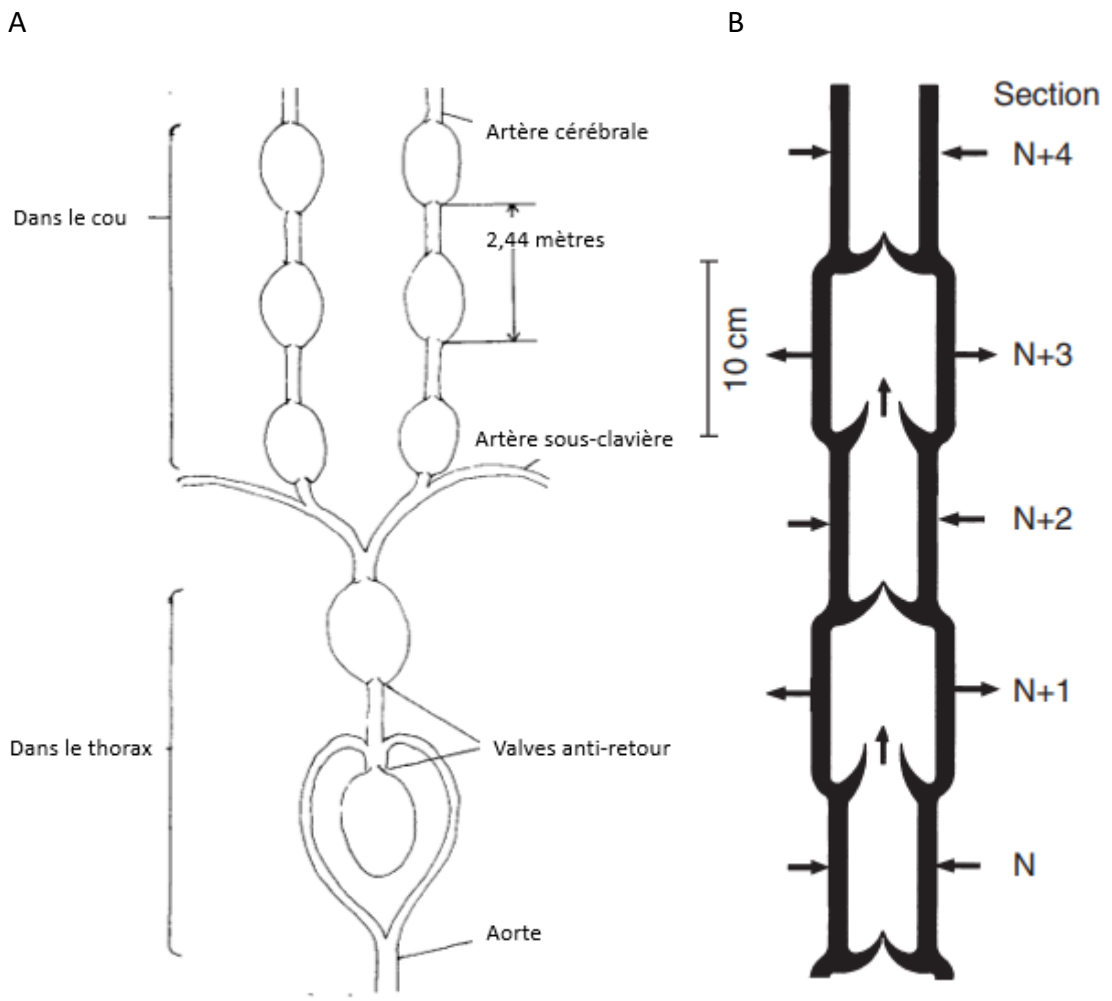

Figure 24 : A : Modèle de Choy et Altman. Les deux premiers cœurs sont situés dans le thorax puis les cœurs 3, 4 et 5 sont situés dans le cou. Chaque étage est séparé de 2.44m pour un cou de 12 mètres. (56) B : Modèle de Siegwarth et al. *Les artères du cou sont jalonnées de valves anti-retours. Lorsque la section N d'artère se contracte, la section N+1 se dilate. Les contractions des artères participent à la mise en mouvement du sang. (57)*

Cependant, ces modèles peuvent être remis en question pour plusieurs raisons. Aucune structure de ce type n'a jamais été mise en évidence et, en particulier, la présence de cœurs multiples semble peu probable. Par ailleurs, si les valves veineuses sont extrêmement courantes, les valves artérielles n'existent pas chez les vertébrés actuels et cet argument est, à lui seul, le point d'arrêt majeur à cette théorie. Des cas similaires de valves en séries sont néanmoins connus chez des poissons. Le *conus arteriosus* est la partie crâniale du cœur des poissons. Chez certaines espèces primitives, il est orné sur toute sa longueur de plusieurs rangées de valves semi-lunaires. Il apparaît brièvement lors du développement embryonnaire des vertébrés supérieurs. Le lancelet est un poisson intéressant, puisque son sang est mis en mouvement uniquement par la contraction des muscles lisses de ses artères. Le système cardio-vasculaire de ce poisson est toutefois très différent de celui des autres vertébrés, étant donné qu'il n'est pas centralisé mais divisé en de multiples bulbes contractiles.

Par ailleurs, la paroi des artères est plus épaisse que celle des veines, ce qui implique que, pour générer une contraction efficace, les artères doivent se contracter bien plus fort que les veines (58), ce qui pourrait rendre ce système peu efficace d'un point de vue énergétique.

Certains auteurs ont soutenu que ce type de modèle serait à l'origine d'un débit sanguin irrégulier, peu adapté à un organe si dépendant en nutriments comme le cerveau. Si cette remarque reste à relativiser, puisque le cœur produit également une pression de manière discontinue et génère pourtant un flux sanguin continu, il est fort probable qu'un tel système offre une compliance moins importante que celle de l'aorte et soit moins efficace pour lisser les flux sanguins.

Les modèles à valves sont des façons élégantes de résoudre le problème de l'irrigation du cerveau chez les sauropodes en autorisant un port de cou dressé. Il semble toutefois hautement improbable que toutes les innovations très particulières menant à ces systèmes, dont certaines vont à l'encontre de ce qui peut être observé chez les vertébrés actuels, aient pu voir le jour.

C. Proposition d'un modèle à syphon

En 1996, Badeer et Hicks (59) proposent un modèle dans lequel, le cœur n'a pas à pousser le sang jusqu'en haut du crâne, puisque le sang est aspiré grâce à une pression négative. Ils prennent l'exemple de *Barosaurus*, un dinosaure au cou long de 8 mètres et chez qui, si l'on fixe la pression au niveau du cœur comme la référence à 0mmHg, la pression au sommet du crâne serait alors de -640mmHg. La pression négative vient de la continuité du flux sanguin entre les artères et les veines. Le sang des veines du cou est mis en mouvement par la gravité et entraine avec lui le sang des artères. Le cœur n'a alors qu'une très faible pression à générer pour mettre en mouvement l'ensemble du sang.

Cette théorie a été testée par Hughes *et al*. (60,61) en 2016. Grâce à un modèle expérimental composé de tubes rigides qui ne se collabent pas en forme de U inversé. Dans un système fermé, de l'eau pouvait monter jusqu'à 14 mètres, grâce à une pompe générant une pression de seulement 240mmHg, soit une pression similaire à celle observée chez la girafe. Ce modèle met en avant les deux adaptations clés pour un tel système : des vaisseaux sanguins qui ne se collabent pas et un système clos. Ces adaptations forment toutefois les limites de cette théorie.

En effet, une pression négative aurait tendance à collaber les artères et les veines du sommet du crâne. Une première adaptation à ce problème pourrait être une augmentation de l'épaisseur de la paroi des vaisseaux. Au niveau de la boite crânienne, le collapsus pourrait être évité grâce à la structure rigide qu'elle apporte dans laquelle il peut être maintenu un liquide cérébrospinal à la même pression que celle du sang. Au niveau du cou, une telle structure rigide sur laquelle les vaisseaux pourraient s'ancrer serait aussi nécessaire et pourrait être représentée par du tissu conjonctif dense rattaché à une peau semi-rigide. Enfin, si la pression 0 est située quelque part dans le cou, la pression négative au sommet du crâne

n'a plus besoin d'être si basse, et impose moins de contraintes sur les vaisseaux, prévenant leur collapsus.

Dans un modèle à pression négative, toute bulle d'air peut briser la colonne de fluide et entrainer l'arrêt du système. Cela implique que le niveau de négativité de la pression ne peut pas dépasser un certain seuil, mesuré à -690mmHg, sans quoi des bulles commencent à se former dans le sang. Dans le modèle où le cœur génère 100mmHg par son action, la pression au niveau du cerveau de *Barosaurus* est alors de -540mmHg, ce qui laisse une marge de sécurité suffisante avec la pression seuil. Si la pression 0 est située au milieu du cou, la pression au niveau du cerveau remonte même à -225mmHg, éloignant encore plus le risque d'ébullition. Toutefois, la formation de bulle dans le sang n'est pas uniquement liée à l'ébullition de l'eau qui le compose. A partir d'une certaine pression, le dioxygène se dissocie de l'hémoglobine et passe à l'état gazeux (62). Une adaptation à ce phénomène pourrait être similaire à celle adoptée par l'oie à tête barrée : cet oiseau est capable de voler au-dessus de l'Himalaya, soit à des altitudes où la pression est telle que le dioxygène devrait se dissocier de l'hémoglobine. C'est grâce à une hémoglobine plus affine pour le dioxygène que ce phénomène est prévenu. Enfin, de l'air peut entrer dans la circulation à la faveur d'une blessure. Toute brèche dans la paroi entraine l'aspiration d'air et risque de briser la colonne de fluide. Il faut alors se demander si un tel modèle est viable, particulièrement chez des animaux herbivores, soumis à la prédation.

Les échanges au niveau des capillaires sanguins ont lieu en partie car la pression hydrostatique au sein du capillaire est supérieure à la pression hydrostatique du liquide interstitiel. Dans un modèle impliquant des pressions sanguines négatives, la pression du fluide interstitiel devrait donc également être négative pour que les échanges puissent avoir lieu. Une autre hypothèse place la diffusion passive comme facteur principal des échanges. Cependant, les mécanismes d'ultrafiltration, comme observés au niveau des yeux pour la formation de l'humeur aqueuse, ne peuvent pas s'expliquer uniquement par la diffusion passive. C'est là encore une limite importante à un tel modèle.

Si le modèle à siphon présenté ici offre une solution intéressante au problème de la circulation sanguine chez les sauropodes, ses nombreuses limites le rendent peu applicable à la situation *in vivo* chez les sauropodes.

D. L'adaptation du cerveau à l'anoxie

Le cerveau est un organe qui consomme une quantité importante d'énergie et qui nécessite donc un apport constant en glucose et surtout en dioxygène. Si cette demande en dioxygène peut être réduite, ou l'apport augmenté, l'irrigation du cerveau peut être diminuée sans provoquer de dommage. Une première hypothèse propose une augmentation de l'hématocrite et, par ce biais, de la capacité de transport du dioxygène jusqu'aux tissus (47). Puisque, quand il est irrigué, le cerveau reçoit plus de dioxygène, il peut supporter des périodes plus longues en son absence. Ces périodes correspondraient aux moments où l'animal lève la tête et où le cœur ne fournit pas une pression suffisante pour envoyer le sang jusqu'en haut du crâne. Il faut toutefois prendre en compte qu'une augmentation de

l'hématocrite augmente la viscosité du sang et donc le travail du cœur. Dans cette hypothèse, la nécessité d'un travail élevé pour irriguer le cerveau est remplacée par la nécessité d'un travail élevé pour déplacer le sang. Par ailleurs, une augmentation de l'hématocrite augmente le risque de thrombose dans les capillaires, dont l'issue peut être fatale. Cette hypothèse n'offre donc pas une solution satisfaisante.

Chez certains amphibiens, tortues, poissons et mammifères dont le mode de vie implique des apnées prolongées, le cerveau peut supporter des périodes d'hypoxie grâce à la neuroglobine, un pigment respiratoire, au même titre que l'hémoglobine, mais dont l'affinité pour le dioxygène est bien supérieure (50). Elle permet de limiter les dégâts liés à l'hypoxie, pendant une durée pouvant aller jusqu'à 12 minutes, offrant des plages où le sauropode peut lever la tête sans qu'elle soit irriguée.

Pour des animaux ayant existé sur une période aussi longue que celle des sauropodes, il reste cependant plus satisfaisant d'imaginer un système où le cerveau est perfusé en permanence et où l'animal ne risque pas de s'évanouir s'il ne baisse pas la tête assez fréquemment.

Aucune réponse satisfaisante ne peut être apportée au problème de la circulation chez les sauropodes. Si l'anatomie du cœur peut être considérée comme connue, avec un cœur à quatre cavités, similaire à celui des oiseaux et des mammifères, les mécanismes permettant la circulation jusqu'au cerveau sont loin d'être élucidés. L'adaptation comportementale de Seymour offre une explication intéressante et simple mais la question du port du cou rentre en jeu et n'est pas non plus complètement résolue.

II. Le système respiratoire

La respiration est la fonction qui permet d'assurer les échanges gazeux entre l'organisme et le milieu extérieur. L'air inspiré apporte du dioxygène et l'air expiré rejette du dioxyde de carbone, déchet du métabolisme. Cet échange a lieu au niveau d'un épithélium très fin, qui assure un contact rapproché entre l'air et le sang.

1. Le défi de la respiration chez les sauropodes

Comment respirer à travers un long cou ? Si la question se pose pour la girafe, dont le cou dépasse difficilement deux mètres, qu'en est-il des sauropodes ?

Une trachée extrêmement longue impose deux contraintes principales fortement liées entre elles. En premier lieu, un espace mort important : l'air présent dans cet espace, chargé en dioxyde de carbone, est aspiré de nouveau à chaque cycle respiratoire, limite l'apport d'oxygène et modifie l'équilibre acido-basique de l'organisme. De plus, un espace mort important suppose un effort plus important pour mettre en mouvement l'air. Deuxièmement, plus la longueur de la trachée augmente, plus les résistances à l'écoulement de l'air

augmentent également. Les résistances à l'écoulement dépendent également fortement du rayon de la trachée (à la puissance 4). Une augmentation de ce rayon permettrait donc de limiter les résistances, mais participerait à augmenter le volume de l'espace mort.

L'étude de la girafe donne une première idée pour comprendre comment le système respiratoire peut s'adapter à un long cou. La trachée de la girafe mesure aux alentours de 1.7 mètres de long, son diamètre interne est d'environ 3 centimètres. La fréquence respiratoire est de 8 à 10 mouvements par minute, le volume tidal est de 3.3 litres. Le volume mort de la trachée représente 1.9 litres et la fraction d'espace mort (volume d'espace mort rapporté au volume tidal) est de 0.3. Comparé à d'autres animaux de grande taille, la trachée est bien plus longue et bien plus fine, en revanche, la ventilation de la girafe est comparable à ce qui serait attendu pour un animal de son poids. Le flux d'air devient toutefois turbulent même après une légère augmentation du volume courant, ne permettant aux girafes que des efforts intenses de courte durée. Le système respiratoire de la girafe est donc fonctionnel mais atteint les limites des capacités permises par un système respiratoire de mammifère.

Il semble donc difficile d'imaginer les sauropodes avec ce type d'appareil respiratoire. Avec une trachée encore plus longue, très rapidement, soit l'espace mort, soit les résistances seraient tels qu'ils seraient incompatibles à la vie, incompatibilité surprenante venant d'un taxon qui n'a pas seulement existé, mais qui a proliféré, et conquis l'entièreté de la planète sur une si longue période d'existence (50).

2. Vision historique de la respiration chez les sauropodes

Les premières représentations des sauropodes les montraient souvent au fond de l'eau, respirant l'air à la surface grâce à leur long cou, qu'ils utilisaient comme tuba (fig. 25).

Figure 25 : Brontosaurus (à gauche) et Brachiosaurus (à droite) peints par C. Knight entre la fin du XIXème et le début du XXème siècle. Les premières représentations montrent des sauropodes au mode de vie aquatique (63)

Ce modèle offrait l'avantage d'expliquer par la même occasion comment les sauropodes pouvaient supporter leur propre poids (souvent largement surestimé à cette époque) ainsi que de résoudre le problème de la circulation sanguine : la poussée d'Archimède soutient la colonne de sang du cœur à la tête (50).

Plusieurs arguments permettent néanmoins de mettre à mal cette théorie. Tout d'abord, lorsque le sauropode se tient au fond de l'eau, son corps est soumis à la pression d'une colonne d'eau d'environ dix mètres soit environ deux atmosphères. La cage thoracique doit être capable de générer un effort assez important pour se dilater et permettre la ventilation, ce qui semble peu vraisemblable vu la pression nécessaire.

Par ailleurs, la pression sanguine évolue également en fonction de la profondeur, avec une pression plus élevée en profondeur. L'appareil respiratoire est entièrement à pression atmosphérique, ce qui aboutit à un différentiel de pression entre les alvéoles et les capillaires sanguins bien plus grand que ce que peut supporter leurs fines parois, conduisant à des hémorragies pulmonaires. (50,64)

Enfin, comme présenté plus haut, les vertèbres des sauropodes sont majoritairement occupées de cavités pneumatisées. La pneumatisation des vertèbres est un caractère qui se retrouve principalement chez les oiseaux et fortement lié à la présence de sacs aériens. En 2004, Henderson (54) réalise une étude de flottaison en se concentrant sur quatre espèces de sauropodes (*Apatasaurus*, *Brachiosaurus*, *Camarasaurus* et *Diplodocus*). Le calcul se base sur les densités des différents tissus : les tissus ont une densité évaluée à 1, les membres, du fait de leur proportion plus grande en os ont une densité de 1.050, la présence de sacs aériens (qui représentent 15% du volume du tronc chez les oiseaux actuels) et des poumons (qui représente entre 8 et 10% du volume du tronc chez les oiseaux actuels, estimé ici à 8%) au niveau de la cavité cœlomique diminue sa densité qui est estimée à 0.850. Le cou est composé en partie de vertèbres pneumatisées et la trachée le traverse, sa densité est donc estimée à 0.600 (la densité du cou d'une oie est de 0.300).

A partir de ces densités, une simulation informatique a permis de déterminer leur centre de gravité et leur centre de flottaison. Cette simulation montre que les sauropodes auraient eu tendance à flotter, leur cou jouant un rôle important pour dévier le corps vers le haut. En revanche, les centres de gravité sont toujours situés légèrement au-dessus du centre de flottaison ce qui indique que les dinosaures flottaient en équilibre instable. Ils auraient été capable de marcher dans l'eau mais auraient commencé à flotter dès que le niveau de l'eau aurait dépassé la poitrine. Il n'y a donc aucune chance que les dinosaures aient pu se tenir au fond de l'eau, comme les hippopotames.

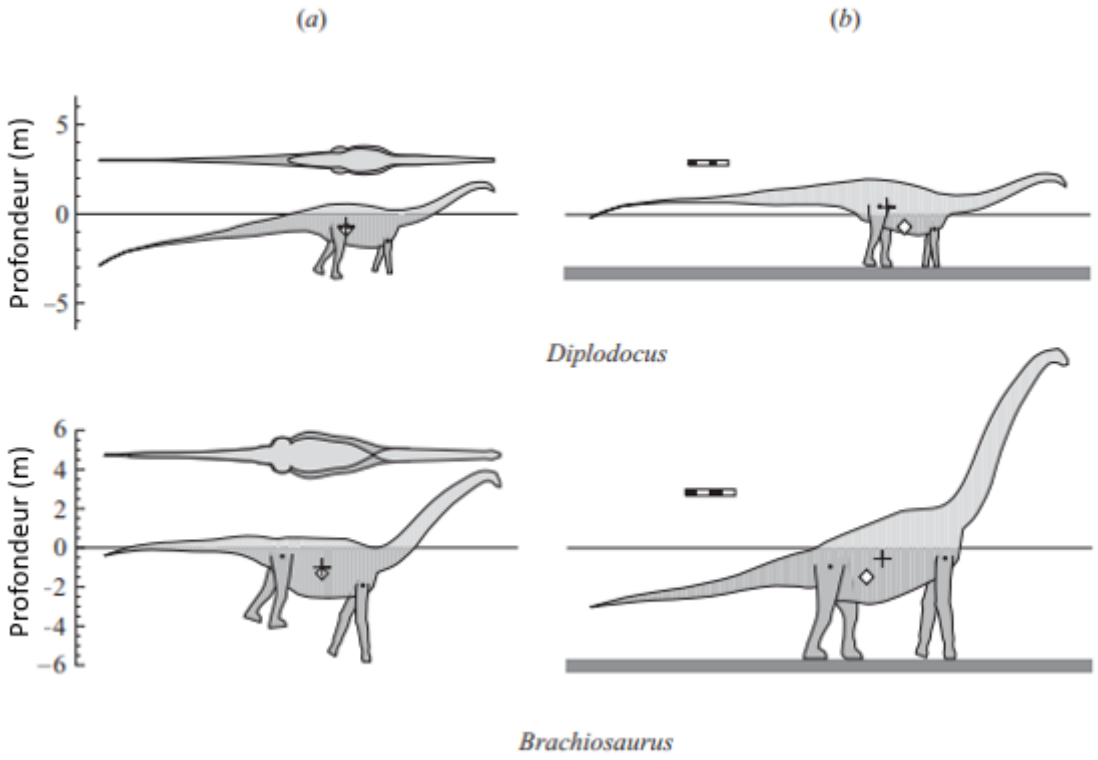

Figure 26 : (a) : Vues dorsale et latérale de Diplodocus *et* Brachiosaurus *flottant librement dans l'eau. Les structures aériques réduisent leur densité à 0.8. La croix représente le centre de masse et le diamant représente le centre de flottaison. Le centre de masse est toujours au-dessus du centre de flottaison, l'équilibre n'est pas stable (b) : Hauteur critique à partir de laquelle le sauropode commence à flotter :* Diplodocus *: 2.4m,* Brachiosaurus *: 4.3m. (d'après 53)*

3. Hypothèse d'un système respiratoire de crocodilien

Les dinosaures appartiennent au clade des archosaures qui comporte également les crocodiliens, les ptérosaures et les oiseaux, les lointains descendants des dinosaures. Les crocodiliens se séparent du reste du groupe assez tôt, laissant supposer que le poumon crocodilien est le poumon primitif des archosaures.

Le système respiratoire des crocodiliens est composé de deux poumons divisés en un nombre de chambres variable, toutes connectées de manière indépendante à une bronche. Les poumons sont attachés au foie par un septum de tissus conjonctif, le diaphragme. Le foie est lui-même relié à l'os pubien par les muscles diaphragmatiques. L'os pubien des crocodiliens est très solide et allongé. Lorsque les muscles diaphragmatiques se contractent, ils rétractent le foie qui entraine avec lui les poumons, les étirant et entrainant une augmentation de leur volume et donc l'inspiration. C'est la respiration par piston hépatique.

Ruben (65) s'appuie sur la similarité d'anatomie entre l'os pubien des théropodes et des crocodiliens comme premier argument de la présence d'un système respiratoire de ce type chez les dinosaures. Cet argument s'appuie également sur la découverte en 1996 d'un

spécimen de *Sinosauropteryx*, dinosaure de la famille des théropodes montrant une tache au niveau de l'abdomen crânial, à la position supposée du foie. Cette tâche très étendue suggère un foie bien développé, adapté au piston hépatique. Toutefois, après étude plus approfondie du fossile, il apparait que cette tâche n'est présente qu'à la surface, il semble alors beaucoup moins probable que le foie ait gardé sa forme générale tout en se réduisant à deux dimensions (66) et il parait plus probable que cette tâche soit un artefact de fossilisation.

Les études les plus récentes montrent que la respiration pubienne n'est pas le caractère basal chez les archosaures. Chez les crocodiliens les plus basaux, en effet, le pubis s'articule à la fois avec l'ischium et l'ilium, ce qui est incompatible avec la respiration pubienne des crocodiliens actuels. La respiration par piston hépatique apparait donc comme une évolution récente dans la branche des crocodiliens (67). Par ailleurs, les muscles impliqués dans la respiration pubienne sont également des muscles locomoteurs, et cette fonction semble avoir été la première, leur recrutement pour la respiration n'étant intervenu que dans un second temps (68).

La cage thoracique abrite les poumons et leurs structures sont corrélées. Schachner *et al*. (69) se sont intéressés à la forme de la cage thoracique chez les crocodiliens, les oiseaux et les dinosaures. Ils ont concentré leur attention sur la forme des processus transverses, des parapophyses et des côtes.

Chez les crocodiliens, les processus transverses ont tendance à s'allonger et s'élargir sur les dernières vertèbres thoraciques. Le plafond de la cavité thoracique est alors plat, ce qui aiderait au déplacement des viscères lors de l'expansion pulmonaire. Ce trait n'est retrouvé chez aucun dinosaure. Les thyréophoriens ont une structure proche, avec des processus transverses qui s'élargissent sur la fin de la série vertébrale, mais à un degré bien moindre par rapport à ce qui est observé chez les crocodiliens. De même, les parapophyses ont un aspect plus aviaire que crocodilien chez tous les dinosaures sauf les pachycéphlosaures, les psittacosaures et les ornithopodes basaux. Enfin, chez les crocodiliens, les premières côtes sont bicipitées et crochues alors que les dernières n'ont qu'une seule tête et sont plus droites. Bien qu'il soit rare de disposer d'une série complète de côtes pour une même espèce de dinosaure, la grande majorité des côtes retrouvées sont fortement crochues et bicipitées. Les seules exceptions sont les côtes caudales de *Psittacosaurus* et *Styracosaurus*.

Par ailleurs, l'articulation costo-vertébrale des oiseaux est telle qu'elle empêche quasi complètement les poumons de se s'expandre, cette absence d'expansion étant vue comme nécessaire à l'amincissement extrême de la barrière gaz-sang chez les oiseaux (les capillaires sanguins très fins sans structure de soutien associée, garants d'une barrière hémato-aérique très fine, ne doivent pas être mis sous tension par l'expansion pulmonaire). Là encore, l'étude de la morphologie de cette articulation chez les dinosaures montre une plus grande similarité avec la morphologie aviaire que la crocodilienne, avec une région cranio-dorsale toujours peu mobile, impliquant une régionalisation de la mise en mouvement de l'air et des échanges gazeux, comme chez les oiseaux (70).

L'anatomie de la cage thoracique n'est donc pas en faveur d'un système respiratoire de type crocodilien. Les quelques dinosaures avec des morphologies proches de celles des crocodiliens

étaient des bipèdes obligatoires. Or, la respiration au piston hépatique modifie le centre de gravité de l'animal, ce qui ne pose pas de problème pour les quadrupèdes mais peut être un fort désavantage pour des bipèdes.

Enfin, la respiration par piston hépatique chez animaux aussi gigantesques que les sauropodes semble très improbable étant donné l'énorme travail à fournir pour mettre en mouvement le foie et les autres viscères abdominaux, alors que le même résultat pourrait être atteint par une respiration costale (71).

4. Le système respiratoire aviaire

A. Organisation générale du système respiratoire aviaire

Le système respiratoire des oiseaux est actuellement le plus efficace pour sa capacité d'extraction de l'oxygène de l'air. Il permet aux oies à tête barrée de voler à une altitude de 9100 mètres et de passer au-dessus de l'Himalaya pour leurs migrations bisannuelles, une altitude où la fraction d'oxygène inspirée est trois fois inférieure à celle au niveau de la mer. L'endurance des oiseaux est également remarquable, la barge rousse est capable de voler sans s'arrêter sur 11680 kilomètres en 9 jours, sans manger et sans boire, alors même que le vol est le mode de locomotion le plus couteux en énergie (50).

Les poumons des oiseaux sont des structures très peu mobiles situées dans la partie dorsale du thorax. Ils sont reliés à la trachée par la mésobronche qui les traverse entièrement pour aboutir aux sacs aériens caudaux, des structures aériques situées dans l'abdomen (sac thoracique caudal et sac abdominal). De l'extrémité caudale de la mésobronche, s'individualisent les dorsobronches et de son extrémité crâniale s'individualisent les ventrobronches. Les ventrobronches et les dorsobronches sont reliées entre elles par une série des bronches en arcades, les parabronches.

L'air inspiré rentre par la trachée puis traverse la mésobronche. Après un temps de stockage dans les sacs aériens caudaux, il entre dans les dorsobronches puis les parabronches pour rejoindre les ventrobronches. Il est là encore stocké un temps dans les sacs aériens cette fois-ci crâniaux avant de repartir dans la trachée pour être expiré. Le flux de l'air est unidirectionnel, grâces à des valves aérodynamiques qui poussent l'air à emprunter cet unique chemin. L'air est mis en mouvement par les sacs aériens (fig. 27).

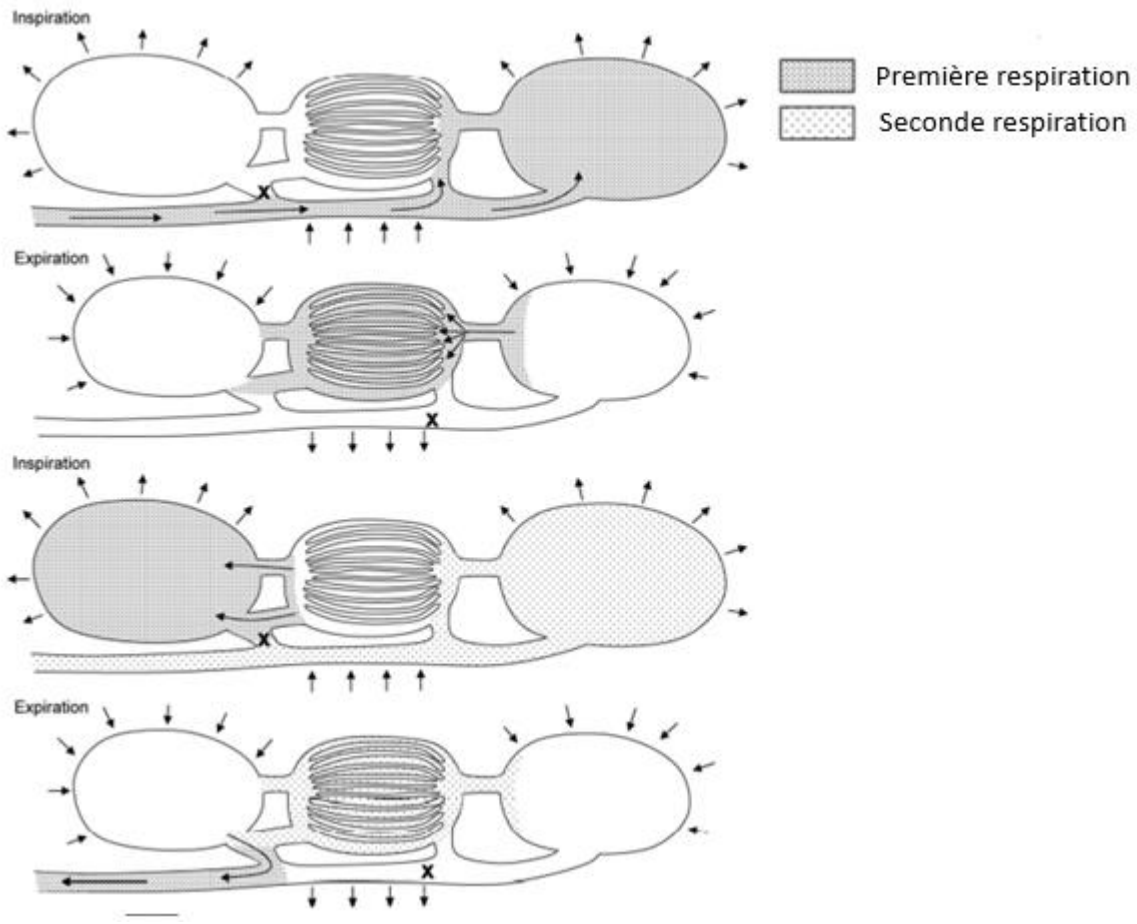

Figure 27 : Mécanisme de ventilation dans le système respiratoire aviaire : l'ovale gauche représente les sacs aériens cervical et thoraciques crâniaux, l'ovale de droite représente les sacs aériens abdominaux et thoraciques caudaux. A la première inspiration, l'air entre par la trachée et la bronche centrale pour aller dans les sacs caudaux. A la première expiration, cet air est amené dans les dorsobronches et les parabronches. A l'inspiration suivante, cet air est poussé dans les sacs crâniaux et sort du corps à l'expiration suivante par la trachée. Les flèches montrent les changements de pression à l'origine des mouvements d'air. Les croix indiquent les valves aérodynamiques, menant à une circulation à sens unique (d'après 49).

Les échanges gazeux ont lieu au niveau des parabronches. Ce sont des tubes étroits, présentant peu d'anastomoses entre eux, et desquels partent des capillaires aériques. Tout le long des parabronches et des capillaires aériques courent des capillaires sanguins. Une circulation à contre-courant de l'air et du sang permet une extraction très efficace du dioxygène (fig. 28) (72).

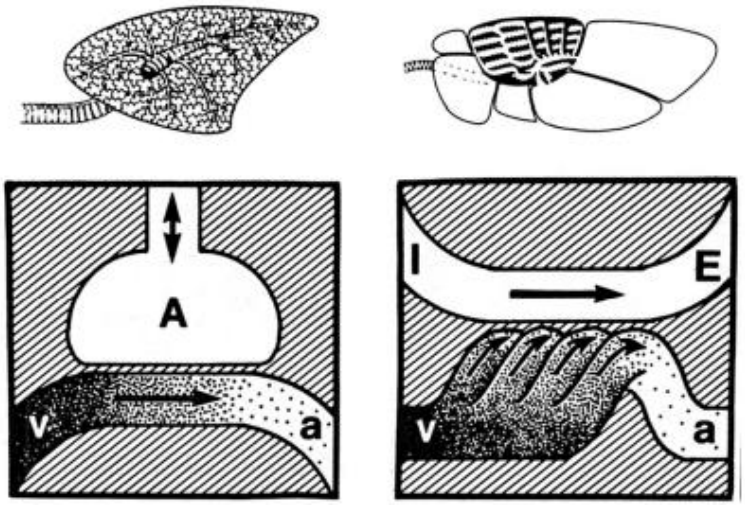

Figure 28 : Comparaison des échanges gazeux chez les mammifères (à gauche) et les oiseaux (à droite). Chez les mammifères, le sang non oxygéné (en noir) s'oxygène en passant dans un capillaire en contact avec une alvéole dans laquelle l'air est partiellement renouvelé à chaque cycle respiratoire. Chez les oiseaux, l'air inspiré passe à côté d'une série de capillaires dans lesquels le sang circule à contre-courant, assurant ainsi un gradient en oxygène toujours favorable à l'absorption d'oxygène (d'après 49).

B. Les avantages du système respiratoire aviaire

Les échanges gazeux et la mise en mouvement de l'air ne sont pas réalisés par les mêmes entités de l'arbre aérique. La mise en mouvement est permise par la contraction active et la dilatation passive des sacs aériens, alors que les échanges gazeux ont lieu au niveau des parabronches et des capillaires aériques. De plus, la circulation de l'air se fait en plusieurs temps : il faut plusieurs cycles respiratoires pour que l'air entre puis sorte là où il en faut un seul chez les mammifères. Tout l'air inspiré participe alors aux échanges gazeux, ce qui n'est pas le cas chez les mammifères. Par ailleurs, les échanges ont lieu tout au long du cycle respiratoire, et pas uniquement lors de l'inspiration.

Le volume de l'espace mort n'est donc pas une limite chez les oiseaux et la trachée peut être extrêmement longue chez ces espèces. En effet, elle fait parfois des boucles chez les oiseaux, preuve que ce volume ne limite pas les échanges gazeux. Une trachée de 800mm de long a, par exemple, été observée chez un *Phonygammus*, espèce d'oiseau de paradis d'une trentaine de centimètres de long (fig. 29) (73).

Ce système est le seul capable de résoudre le défi de l'espace mort titanesque provoqué par le cou des sauropodes (sans doute supérieurs à 100L dans bien des cas).

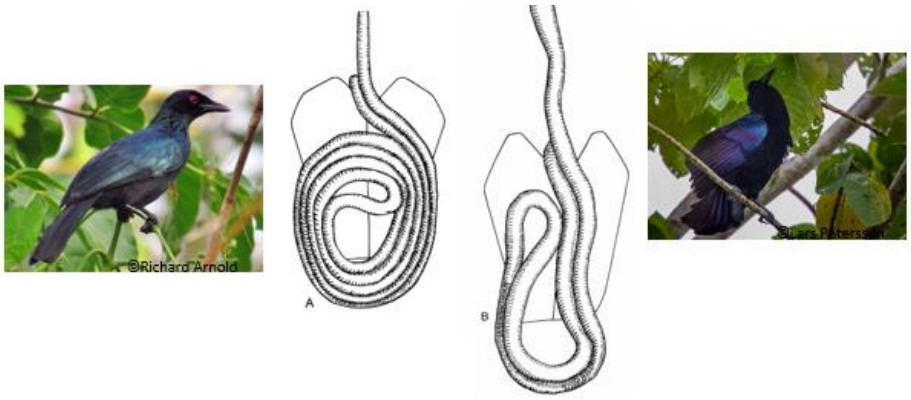

Figure 29 : Boucles de la trachée de Phonygammus keraudrenii *(A) et* Manucodia comri *(B) (d'après 72)*

C. Les arguments en faveur d'un tel système chez les dinosaures

L'étude des os de certains dinosaures révèle la présence de cavités pneumatisées en leur sein. En effet, de grandes cavités appelées pleurocœles sont présentes dans les vertèbres présacrées de la plupart des sauropodes (fig. 30) (74). On ne les retrouve pas chez les ornithischiens ni chez les prosauropodes, mais elles ont été identifiées chez les théropodes et les sauropodes. *Pantydraco caducus* et *Coelophysis bauri* sont respectivement le premier sauropodomorphe et le premier théropode à présenter des vertèbres pneumatisées. On peut aussi noter qu'elles sont présentes chez les ptérosaures.

La présence de telles cavités implique l'invasion des vertèbres par un tissu mou. Dans le monde vivant actuel, les animaux présentant la situation la plus proche sont les oiseaux, par ailleurs descendants des dinosaures. Les sacs aériens de leur système respiratoire envoient des diverticules aériques qui passent entre les viscères, les muscles et sous la peau et, s'ils entrent en contact avec un os, peuvent induire sa résorption, ce qui peut aboutir à la formation d'une trace, d'une fosse ou d'un foramen. En cas de formation d'un foramen, le diverticule peut alors entrer dans la cavité médullaire et remplacer les structures existantes par une série de chambres remplies d'air. Chez les oiseaux, le sac aérien cervical pneumatise les vertèbres cervicales, les côtes et les vertèbres thoraciques les plus crâniales ; le sac aérien abdominal pneumatise les vertèbres thoraciques les plus caudales, le synsacrum et les vertèbres caudales ; tandis que les poumons pneumatisent les vertèbres thoraciques adjacentes et les côtes. Les autres sacs aériens peuvent pneumatiser le sternum, la ceinture claviculaire, les côtes sternales, les os des membres thoraciques, ou ne rien pneumatiser (75).

D'autres organes peuvent entrainer la pneumatisation des os environnants, mais leur implication dans le cas des dinosaures semble moins probable. Les cavités nasales ne pneumatisent que les os du crâne ; le larynx et la trachée pneumatisent rarement les os mais forment plutôt des diverticules entre les organes ; enfin, les poumons ne pneumatisent que les vertèbres thoraciques et les côtes.

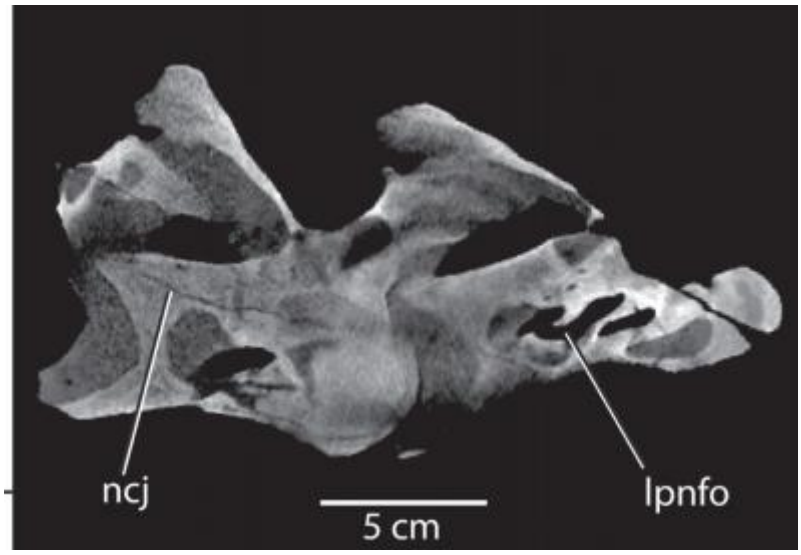

Figure 30 : Coupe sagittale d'une vertèbre cervicale d'un spécimen juvénile de Barosaurus*. La pneumatisation du corps est indiquée par lpnfo (fosse pneumatique latérale). njc : jonction neuro-centrale (76)*

L'hypothèse de diverticules de sacs aériens est soutenue par l'étude histologique du fond d'une fosse crénelée présente sur la face latéro-dorsale des prézygoapophyses des vertèbres cervicales d'un spécimen d'*Europasaurus holgeri* (dinosaure sauropode) (77). Cette étude met en évidence la présence d'un os trabéculaire secondaire et non d'os cortical, avec des trabécules dominées par des fibres parallèles, densément inclinées à 30-45° par rapport à la surface. Ces trabécules sont plus fines que les fibres de Sharpey, indice histologique de l'insertion d'un tendon, et qui sont retrouvées sur le reste de la prézygoapophyse étudiée. Ce tissu est retrouvé à l'étude histologique de la surface interne d'une vertèbre pneumatisée d'un *Diplodocus*. Il n'est pas retrouvé au niveau de l'os trabéculaire à l'intérieur de vertèbres non pneumatisées. Enfin, un tissu très semblable est retrouvé à l'étude histologique des surfaces en contact avec des diverticules de sacs aériens chez diverses espèces d'oiseaux, avec toujours une distinction nette avec le tissu d'attache des tendons.

La pneumatisation des vertèbres par divers sacs aériens est indiquée par la découverte de hiatus pneumatiques chez plusieurs individus, notamment de sauropodes (74,76). Un hiatus pneumatique correspond à une interruption dans la pneumatisation d'une série de vertèbres. Il est, en général, le signe d'une pneumatisation incomplète d'une série vertébrale par un sac aérien avant une reprise de la pneumatisation par le sac aérien suivant. Un hiatus pneumatique a pu être observé sur la cinquième vertèbre sacrée d'un spécimen d'*Haplocanthosaurus.* Un autre exemple de hiatus, caudo-dorsal cette fois, a été mis en évidence chez un *Barosaurus* juvénile. Chez les jeunes, les hiatus peuvent être signe d'une pneumatisation immature, l'invasion des vertèbres par les sacs aériens se poursuivant après l'éclosion. Le hiatus présenté chez cet individu est le plus fréquemment mis en évidence chez les poulets, chez qui il est dû à une pneumatisation incomplète par le sac cervical puis une reprise de la pneumatisation par le sac caudal, et donc une preuve de la pneumatisation de la colonne par différents sacs aériens.

D. Les arguments contre l'hypothèse d'un tel système

(i) Un appareil musculosquelettique inadéquate

Les détracteurs de l'hypothèse d'un système respiratoire de type aviaire chez les dinosaures soutiennent que les dinosaures ne possèdent pas un appareil musculosquelettique adéquat pour la mise en mouvement de l'air. La ventilation chez les oiseaux passe par un mouvement des côtes et du sternum, avec un mouvement de bascule de la pointe du sternum vers l'avant associé à un mouvement latéro-ventral des côtes, les deux étant liés par les cotes sternales. Or, le sternum ne serait pas assez large chez les dinosaures et ces derniers ne présentent pas de côtes sternales ossifiées (65,78).

Ces arguments peuvent être contrés par des exemples contemporains d'oiseaux : le kiwi (*Apteryx australis*) ne présente pas un sternum particulièrement développé (74). Les ratites, comme l'autruche et le casoar, présentent des côtes flottantes donc non reliées au sternum par des côtes sternales. Ces quelques exemples prouvent que ces structures ne sont pas nécessaires dans le cadre d'un système respiratoire aviaire.

(ii) Les sacs aériens ne sont pas présents chez tous les dinosaures

La pneumatisation des vertèbres est un trait qui n'a jamais été retrouvé chez les ornithischiens. Cette absence a pu être interprétée comme associée à une absence de sac aérien dans ce groupe de dinosaures et donc comme argument contre le système respiratoire aviaire chez les dinosaures en général.

La pneumatisation des vertèbres est un trait absent chez certains oiseaux, par exemple chez les pingouins ou les plongeons (79). Pour autant, ces oiseaux sont bien équipés de sacs aériens, l'absence de pneumatisation n'est donc pas une preuve de l'absence de sac aérien.

(iii) Une évolution des sacs aériens impossible en présence d'un diaphragme

Les détracteurs du modèle respiratoire aviaire soutiennent également que, comme le système crocodilien est ancestral, et puisque les crocodiles présentent un diaphragme, l'ancêtre commun aux dinosaures et aux crocodiles en présentait un (65). Les premiers sacs aériens ont alors dû faire hernie dans ce diaphragme pour se développer ce qui aurait été très désavantageux d'un point de vue de la survie. Mais il n'est pas improbable que le diaphragme des crocodiliens soit une apomorphie et non pas le caractère ancestral.

Le diaphragme des crocodiliens est très différent de celui des mammifères : c'est un feuillet non musculaire qui s'attache à la face crâniale du foie. Le muscle appelé *diaphragmaticus* est en réalité une paire de muscle reliant les gastralia les plus caudaux à l'ilium et est mis en jeu dans le cadre du piston hépatique (68,80). Ces adaptations sont fortement liées à la respiration par le piston hépatique, qui, comme précisé plus haut, serait une innovation récente dans l'évolution des crocodiliens.

Il est fondamental de noter que le raisonnement « l'évolution des sacs aériens est impossible s'il y a présence d'un diaphragme et l'ancêtre commun des crocodiles et des dinosaures présentait un diaphragme donc les dinosaures présentaient un diaphragme » rejette de fait la parenté possible entre les dinosaures et les oiseaux. Or cette parenté est à présent bien établie.

5. Un modèle intermédiaire entre les poumons aviaires et crocodiliens

Dès 2004, Perry et Sander (81) ont remarqué des similitudes entre les poumons crocodiliens et les poumons des oiseaux. Ce sont des poumons à chambres multiples dont seule la moitié antérieure de la bronche intrapulmonaire présente un support cartilagineux. Ces chambres (les bronches secondaires des oiseaux) sont longues et archées et émergent en rangs qui tournent dans le sens horaire autour de la bronche principale dans le poumon droit et dans l'autre sens dans le poumon gauche. Enfin, les bronches présentent un canevas de ramification très asymétrique plutôt que symétriquement dichotomique.

En 2013, en étudiant les mouvements de l'air dans le système respiratoire du crocodile du Nil, Schachner *et al*. (82,83) ont poussé plus loin le rapprochement entre les deux appareils respiratoires : le mouvement de l'air est unidirectionnel dans les deux cas (fig. 31). Des corrélations anatomiques basées sur l'étude du développement embryonnaire ont par ailleurs pu être dressées : la bronche cervicale ventrale des crocodiles serait un homologue du sac claviculaire embryonnaire des oiseaux, de la moitié latérale du sac interclaviculaire et de la première ventrobronche alors que les dorsobronches des crocodiles et des oiseaux sont homologues. Enfin, des similitudes fonctionnelles apparaissent : la bronche primaire des poumons crocodiliens se termine en région caudale par un élargissement qui présente sur ses surfaces ventrale et latérale de multiples ostia qui s'ouvrent sur des structures de type sac, peu vascularisées, les rendant proches anatomiquement et fonctionnellement parlant des latérobronches ou des sacs aériens thoraciques et abdominaux des oiseaux puisqu'ils participent principalement à la ventilation et non aux échanges. Les zones d'échange gazeux sont concentrées dans la partie médio-dorsale des poumons chez les crocodiliens, ce qui met en évidence une régionalisation fonctionnelle des poumons, similairement à ce qui est observé chez les oiseaux.

La ventilation passe chez ces deux groupes d'animaux par l'aspiration costale et l'utilisation de la musculature axiale, puis le piston hépatique prend, avec le vieillissement, une place de plus en plus prépondérante dans les mécanismes de ventilation des crocodiliens.

Tous ces parallèles entre les appareils respiratoires de ces deux clades laissent penser que l'appareil respiratoire des crocodiliens est la forme primitive de l'appareil respiratoire des archosaures. Les dinosaures auraient présenté un appareil intermédiaire présentant au moins les caractéristiques suivantes :

- Séparation des structures de ventilation et des structures d'échanges gazeux
- Circulation de l'air en sens unique

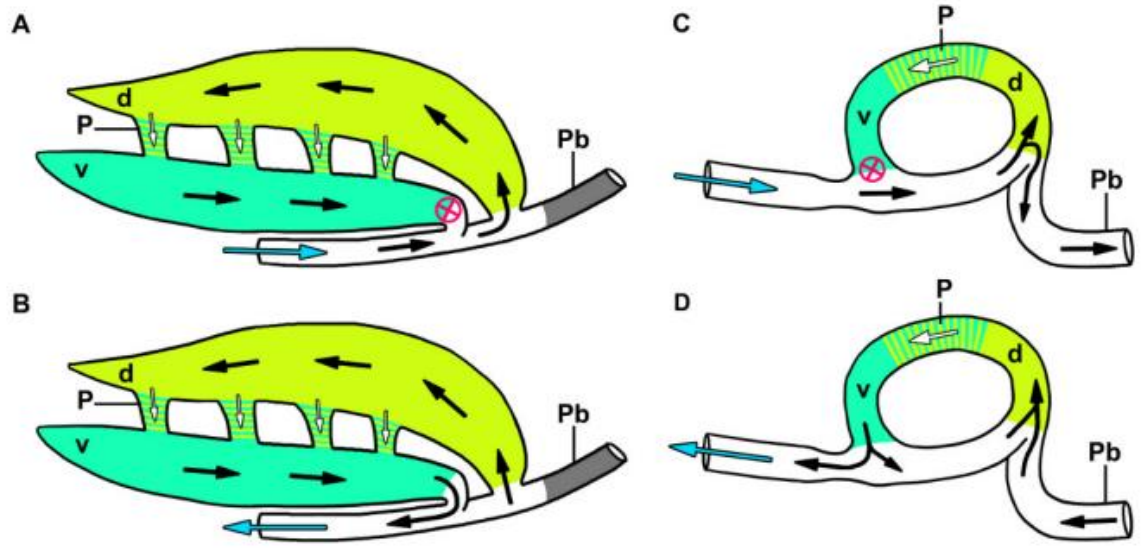

Figure 31 : Schéma montrant le flux d'air à l'inspiration (A) et l'expiration (B) chez les crocodiliens et à l'inspiration (C) et l'expiration (D) chez les oiseaux. Les flèches noires indiquent le flux d'air, les flèches blanches le flux à travers les parabronches et les bleues le flux à travers la trachée. Les croix rouges représentent les valves aérodynamiques. Les couleurs représentent les structures homologues. d : dorsobronches, P : parabronches, Pb : bronche primaire, v : ventrobronches (82).

Le système respiratoire des dinosaures est probablement une étape entre le système respiratoire observé chez les crocodiliens et celui observé chez les oiseaux. La séparation des structures de ventilation et des structures assurant les échanges gazeux permet de limiter l'impact d'un espace mort important au niveau de la trachée.

III. Métabolisme et thermorégulation

L'étude du métabolisme et de la thermorégulation chez les dinosaures passe par l'étude de l'appareil cardio-vasculaire, de l'appareil respiratoire, de l'histologie osseuse, des courbes de croissances, l'étude des isotopes de l'oxygène présents dans les tissus et de la présence éventuelle d'éléments d'isolation thermique.

1. Le métabolisme et la thermorégulation : définitions, diversité

On distingue actuellement les animaux à sang froid et les animaux à sang chaud : la température interne des premiers, représentés par les poissons et les reptiles, dépend du milieu extérieur. Ils peuvent toutefois la contrôler par des adaptations comportementales (se réchauffer en restant au soleil, se refroidir dans l'eau). Les seconds, actuellement les oiseaux et les mammifères, maintiennent leur température interne constante, quelques soient les conditions extérieures.

Derrière l'apparente simplicité de la dichotomie sang chaud/sang froid, la diversité des stratégies de régulation de la température forme en réalité un continuum. Commençons par définir quelques termes (84) :

- Poïkilotherme : se dit d'un organisme qui ne contrôle pas activement sa température interne, en opposition à
- Homéotherme : se dit d'un organisme qui maintient activement une température interne constante
- Ectotherme : se dit d'un organisme dont la source de chaleur est externe, en opposition à
- Endotherme : se dit d'un organisme dont la source de chaleur est son propre métabolisme

Dans la majorité des cas, les mammifères et les oiseaux sont donc homéothermes et endothermes alors que les reptiles et les poissons sont poïkilothermes et ectothermes. Ces affirmations se heurtent néanmoins à la réalité : certains poissons (certains requins de la famille des lamnidés et les thons) sont capables de maintenir une température corporelle supérieure à celle de leur milieu par divers mécanismes, incluant une génération de chaleur plus importante par leur propre métabolisme. Certains mammifères (les échinidés par exemple) au contraire, présentent des températures internes certes constantes, mais plus basses que les températures habituellement trouvées chez les autres mammifères (aux alentours de 27-33°C) (85). Cette diversité de thermorégulation a mené certains auteurs à définir deux autres termes :

- Mésothermie : se dit d'un organisme qui génère de la chaleur par son métabolisme et présente une température interne supérieure à la température du milieu mais ne possède de mécanismes pour maintenir cette température constante
- Basoendothermie : se dit d'un organisme endotherme dont l'intervalle dans lequel il maintient sa température est plus bas que celui des autres endothermes (86)

Enfin, chez certains grands animaux, le rapport surface/volume, un facteur important dans les pertes de chaleur vers l'extérieur, est si réduit que l'animal, perdant très peu de chaleur, peut garder une température approximativement constante sans générer de chaleur au-delà de ce qui est généré par le fonctionnement normal des organes internes. Cette stratégie est appelée gigantothermie ou homéothermie inertielle. Actuellement, le meilleur exemple d'organisme gigantotherme est la tortue luth, une tortue marine pouvant peser jusqu'à 900kg et qui est capable de maintenir une température interne aux alentours de 25°C même en eaux froides par sa grande taille mais aussi grâce à une couche de graisse isolante et des mécanismes d'échange de chaleur avec le milieu par une circulation sanguine à contre-courant (87). Ces divers niveaux de thermorégulation rendent d'autant plus compliqué la détermination précise de la stratégie adoptée par des organismes éteints.

La thermorégulation est fortement liée à l'intensité du métabolisme : les endothermes ont besoin de produire une grande quantité de chaleur pour maintenir leur température interne constante. Cette augmentation de l'intensité du métabolisme implique diverses adaptations : une quantité plus importante de mitochondries dans les cellules, et en particulier, une

augmentation de la surface totale de membrane mitochondriale, un système respiratoire plus efficace pour apporter l'O2 nécessaire à faire fonctionner le métabolisme, un système cardio-vasculaire plus performant, etc. (88).

Le point important ici est que la thermorégulation influe grandement sur le niveau d'activité et les capacités physiques des organismes. Non seulement les endothermes peuvent être actifs en permanence, quelle que soit la saison ou l'heure de la journée, mais ils sont capables d'effort de forte intensité sur de plus longues périodes. Les ectothermes, de leur côté, dépendant du soleil pour se réchauffer, doivent attendre les saisons assez chaudes et le lever du soleil pour commencer à être actifs et sont rapidement limités par la production importante d'acide lactique (dû au passage assez rapide à un métabolisme fermentaire anaérobie) lors d'efforts intenses. Ils ont besoin d'une longue période de récupération après ce type d'effort. Les ectothermes, même si les conditions du milieu leur permettent d'atteindre des températures internes équivalentes à celles des endothermes, ne peuvent pas fournir les mêmes efforts et surtout avoir la même endurance que les endothermes car ils ne sont pas équipés d'une machinerie métabolique assez performante (fig. 32). Cet effet est d'autant plus important que l'organisme est grand (89).

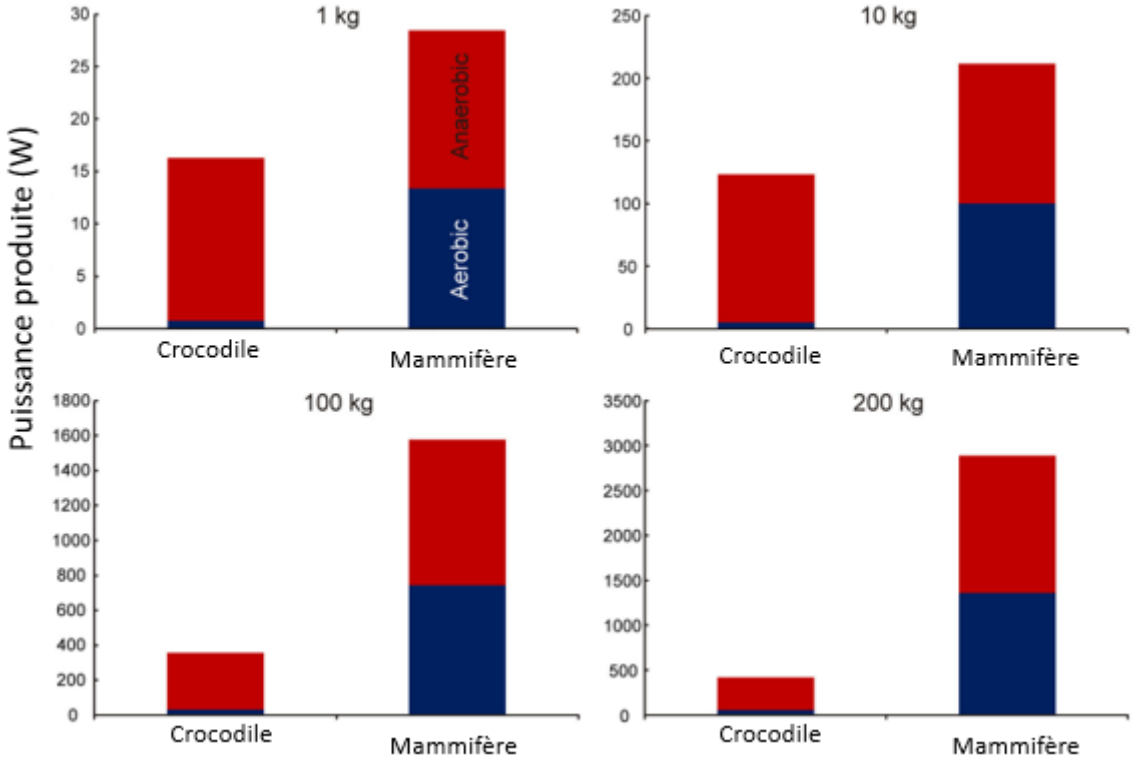

Figure 32 : Puissance produite par Crocodylus porosus *comparé à celle d'un mammifère de même taille. Bleu : Production d'énergie par un métabolisme aérobique. Rouge : Puissance produite par un métabolisme anaérobique. La production d'énergie est systématiquement plus élevée et dépend principalement du métabolisme aérobique chez les mammifères, alors que les voies métaboliques anaérobiques sont rapidement mises à contribution chez* Crocodylus. *(89)*

2. L'appareil cardio-vasculaire :

L'étude approfondie de l'appareil cardio-vasculaire des sauropodes a été réalisée dans la partie du même nom.

Il semble toutefois important de rappeler en quoi la présence d'un cœur à quatre cavités à la fois chez les crocodiliens actuels et les oiseaux est un argument en faveur de la présence d'un tel cœur comme caractère primitif aux archosaures (48) et d'un métabolisme intense chez les dinosaures.

Alors que tous les autres reptiles présentent un cœur à trois cavités, les crocodiliens présentent un cœur primitivement à quatre cavités, qui a évolué par la suite pour développer des shunts, adaptations aux apnées prolongées. Le faible niveau de métabolisme et donc la faible demande en oxygène des reptiles justifie que d'un point de vue évolutif, un cœur à trois cavités soit assez performant.

Un cœur à quatre cavités permet une séparation des circulations systémique et pulmonaire, permettant à la fois la séparation du sang oxygéné du sang non-oxygéné mais également des pressions. Par ailleurs, la capacité de développer une pression plus importante permet de mettre en mouvement un sang plus visqueux soit un sang avec un hématocrite plus important, et donc d'améliorer ses capacités de transport de l'oxygène. De plus, une pression plus importante se retrouve également au niveau des reins, augmentant la capacité de filtration et donc d'élimination des déchets du métabolisme, plus importants chez les organismes endothermes (90).

La présence d'un cœur à quatre cavités, très fortement lié à l'endothermie, comme caractère primitif des archosaures semble soutenir l'hypothèse que l'endothermie est également un caractère primitif des archosaures.

3. L'appareil respiratoire :

A. Architecture et physiologie des poumons

Là encore, l'étude du système respiratoire est réalisée plus en détail dans la partie idoine.

Il est toutefois important de rappeler que l'appareil respiratoire aviaire est le plus efficace de tous les systèmes existants actuellement. La découverte par Schachner *et al*. en 2013 (82) d'une circulation à sens unique dans les poumons du crocodile du Nile est en faveur du caractère ancestral d'un système respiratoire extrêmement efficace. Là encore, les reptiles ont habituellement des poumons très simples, en accord avec leurs faibles besoins en oxygène. La présence de ce type d'appareil respiratoire semble en faveur d'un métabolisme intense chez tous les archosaures, avec une réversion vers l'ectothermie chez les crocodiliens.

Cependant, Daniels and Pratt (91) ont tenté de vérifier la capacité de divers systèmes respiratoires à soutenir un métabolisme endotherme chez un sauropode de l'espèce *Mamenchisaurus hochuanensis*. Ils ont cherché à calculer le travail nécessaire à la respiration

pour différents types de poumons (de mammifère ou aviaire) et différentes intensités de métabolisme (de mammifère ou de reptile, calculées sur la base d'équations allométriques). Leur calcul est basé sur des fréquences respiratoires connues chez les différents métabolismes, la compliance des différents types de poumons, la longueur de la trachée (11m pour *Mamenchisaurus*). D'après leurs calculs, le système respiratoire aviaire pourrait supporter un métabolisme de mammifère au repos mais pas une augmentation de 10 fois ce métabolisme, ce qui arrive fréquemment lors d'exercices intenses. En effet, à ce niveau d'intensité du métabolisme, le gradient de pression à générer et le travail à fournir seraient bien supérieurs à ce qui couramment observé chez les oiseaux actuels. Leur étude est donc plutôt en défaveur d'un métabolisme intense chez au moins les sauropodes, voire tous les dinosaures.

B. Les cavités nasales

Les cornets nasaux sont des structures osseuses ou cartilagineuses présentes dans les cavités nasales. Ils permettent d'augmenter la surface de contact entre l'air et l'épithélium nasal de plus de 99% chez les oiseaux et mammifères actuels, chez qui ce sont des zones d'échange d'eau et de chaleur (92).

Les animaux dont le métabolisme est intense ont des besoins en oxygène augmentés, associés à une fréquence respiratoire plus élevée. Le passage d'air sec et froid (par rapport à la température interne de l'organisme) dans les voies respiratoires, aboutirait à de fortes pertes de chaleur et d'eau si aucun mécanisme compensatoire n'était mis en place. L'épithélium des cornets nasaux, richement vascularisé, permet, à l'inspiration, d'humidifier et de réchauffer l'air entrant et, à l'expiration, d'assécher et de refroidir l'air sortant. Ce mécanisme dépend grandement de l'importante surface d'échange offerte par les circonvolutions de cornets.

Les cornets nasaux ne sont retrouvés chez aucune espèce ectotherme, chez qui le métabolisme respiratoire ne représente que 5% du métabolisme respiratoire d'un endotherme de même poids, réduisant fortement de ce fait les pertes associées. Le principal corrélat anatomique de cette absence de cornet nasaux est la réduction du volume des cavités nasales chez les ectothermes. En coupe transversale, les cavités nasales d'un endotherme sont 4 fois plus larges que celles d'un ectotherme de même poids.

La présence de cornets nasaux est présentée comme un prérequis à l'endothermie par Ruben (92,93). L'étude de leur absence ou de leur présence devrait permettre de trancher la question du métabolisme chez les dinosaures.

L'étude des cavités nasales des dinosaures montre des cavités similaires en taille à celles des crocodiles, soit trop petites pour des cornets nasaux développés. Par ailleurs, des cornets nasaux de dinosaures fossilisés n'ont jamais été retrouvés, alors que c'est le cas d'ébauches de cornets de thérapsides du Paléozoïque moyen. Toutefois, la présence de crêtes longitudinales tout le long des os formant la cavité nasale et des analyses CFD (computational fluid dynamic) montrant un flux de l'air réaliste en présence de cornets sont en faveur de la présence de cornets nasaux chez *Stegoceras* (dinosaure ornithischien) et sans doute chez les

autres pachycéphalosauridés (94). Par ailleurs, les sauropodes avaient certes des têtes particulièrement petites, laissant peu de place au développement de cornets nasaux, mais ils étaient dotés d'un cou particulièrement long, associé à une longue trachée qui aurait très bien pu servir de zone d'échange de chaleur et d'humidité (95), bien que Ruben soutienne que la trachée ne peut pas être un lieu d'échange thermique puisque cela aboutirait à un refroidissement du sang des carotides, destiné au cerveau. Il faut toutefois noter que chez les oiseaux, les carotides sont situées dans des sillons à la face ventrale des vertèbres cervicales et sont séparées de la trachée par une épaisseur de muscle, limitant ces échanges parasites (96).

Enfin, la surface des cornets nasaux est effectivement très corrélée à l'intensité du métabolisme chez les mammifères mais ils sont absents chez de nombreuses espèces d'oiseaux, prouvant bien qu'ils ne sont pas indispensables à l'endothermie dans ce clade. Cette perte n'est même pas corrélée au milieu de vie, et des échanges de chaleur et d'eau ont lieu chez des émeus privés de leur cornets nasaux, ce qui démontre la possibilité d'échange au niveau de la trachée chez les oiseaux (96).

4. Etude de l'histologie osseuse et des courbes de croissance :

Les os sont les principales sources d'information qui nous sont parvenues sur les dinosaures. L'étude de leur histologie offre diverses informations, en particulier sur la croissance des dinosaures. La vitesse de la croissance peut être déterminée à partir de l'histologie osseuse et ce, par deux méthodes : les courbes de croissance et l'étude du type de tissu déposé.

A. Les courbes de croissance

a. Principe

Les animaux dont la croissance dure plusieurs années présentent des LACs (lignes d'arrêt de croissance) : ce sont des zones où le dépôt de l'os est plus lent qu'ailleurs voire s'arrête (fig. 33). Elles sont considérées comme étant annuelles, concordantes avec la saison la moins favorable, mais pourraient également être liées à des épisodes de stress, de maladie ou de manque de nourriture (97). Elles sont plus fréquentes chez les ectothermes (plus facilement soumis à des conditions défavorables) mais sont aussi présentes chez les endothermes (98,99). Il est donc possible de déterminer l'âge de l'individu à sa mort grâce à ces LACs. Il est par ailleurs possible de connaître son poids par différents types de calculs. Avec une population composée d'individus d'âges différents, il est alors possible de créer des courbes de croissance. En partant du principe que la croissance est sinon dictée, au moins influencée par le métabolisme, comparer les courbes de croissance des dinosaures à celles des espèces actuelles doit permettre d'avoir une idée de leur métabolisme.

Plusieurs études mettent en application cette méthode. La première, de Padian *et al*. (101) se base sur une étude qualitative des rythmes de croissance des dinosaures. Ainsi, *Maiasaurus*, un dinosaure ornithischien du Crétacé, aurait atteint 7m de long en 7 ans, ce qui représente un rythme de croissance très important même par rapport à un crocodilien du Crétacé,

Deinosuchus, qui aurait atteint 8m en 50 ans. Les petits dinosaures en revanche avaient des rythmes de croissances bien plus lents, et plus typiques des ectothermes. Padian *et al*. proposent donc que c'est l'augmentation de température interne permise par une masse plus importante qui permet une augmentation de la vitesse de croissance chez les grands dinosaures.

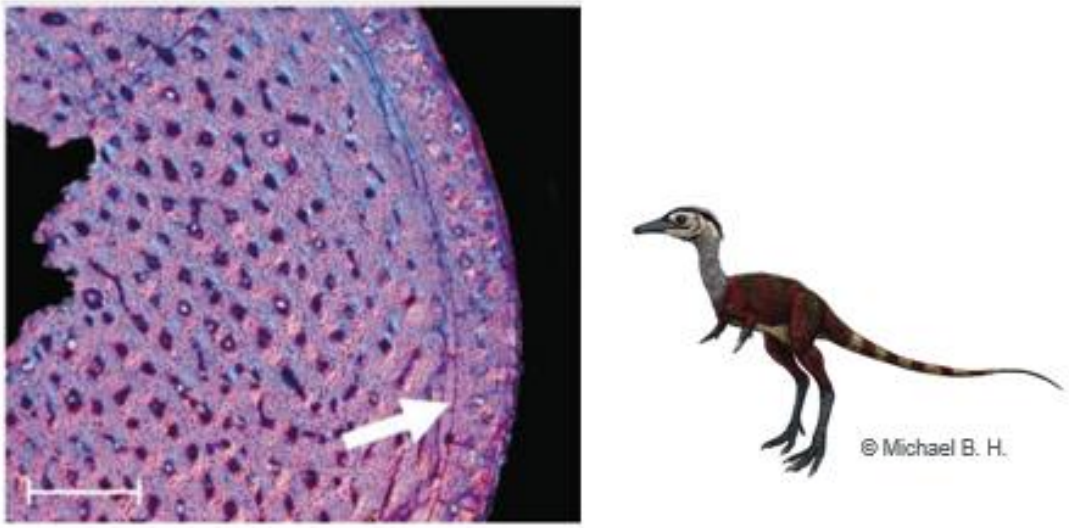

Figure 33 : Ligne d'arrêt de croissance (LAC) indiquée par la flèche sur une coupe histologique d'un fémur de Shuvuuia deserti (à droite)*. Barre d'échelle : 0.4mm (100)*

Werner et Griebeler (102) présentent les vitesses de croissance maximales rapportées au poids de 19 spécimens de dinosaures comparées à celle d'oiseaux, de mammifères, de reptiles et de poissons. Ils trouvent que la régression linéaire des dinosaures n'est pas statistiquement différente de celle des reptiles mais croise également l'intervalle à 95% de la régression des mammifères. Aucune conclusion claire ne peut être formulée à partir de cette étude.

Grady *et al*. (85) utilisent le même principe mais des méthodes statistiques différentes. Ils aboutissent à la conclusion que les dinosaures étaient mésothermes (fig. 34). Gillooly *et al*. (103) partent d'un modèle reliant la croissance maximale au poids et à la température interne, validé chez les reptiles, les mammifères et les oiseaux. L'application de ce modèle à 7 espèces de dinosaures montre que les dinosaures de moins d'une tonne avait une température interne de 25°C, soit une température comparable à celle du milieu extérieur. Les deux plus gros dinosaures, *Tyrannosaurus rex* (2.7t) et *Apatosaurus excelsus* (13t), avaient respectivement des températures internes de 32°C et 41°C. Leur modèle montre une grande dépendance de la température interne à la croissance, les petits dinosaures qui grandissent lentement étant alors plus froids que les grands dinosaures. Cependant leur modèle prévoit des températures impossibles, comme chez *Sauroposeidon* dont la température interne aurait atteint 48°C, une température létale pour tous les animaux actuels.

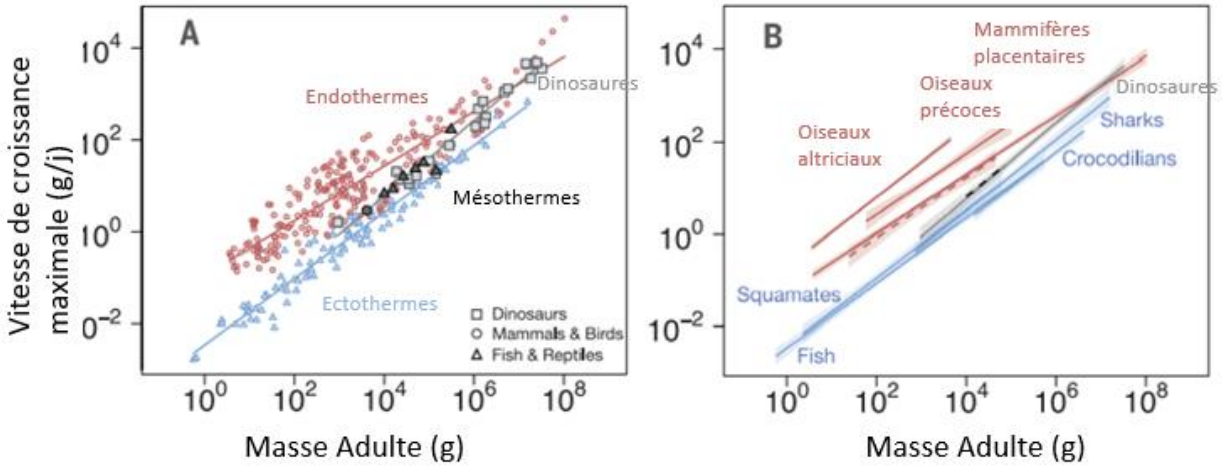

Figure 34 : Etude de Grady et al. : *vitesse de croissance rapportée à la masse de l'animal adulte A : selon le type de métabolisme ; B : selon le taxon, chaque courbe est représentée avec l'intervalle de confiance à 95% (d'après 84)*

b. Limites de la méthode

(i) Limites sur le tracé des courbes de croissance

Cependant cette méthode a deux limites, soulignées par Myhrvold dans deux articles (104,105). Premièrement, elle implique de tracer la courbe de croissance des dinosaures. Or les méthodes utilisées pour ce faire peuvent être critiquées (104). Il existe deux principales méthodes pour calculer les courbes de croissance. La, première est la méthode « os entier » (« whole-bone method ») qui consiste à :

- Estimer l'âge de l'individu en comptant le nombre de LACs sur une coupe d'os. Les LACs les plus anciennes ont tendance à être effacées, leur nombre est inféré par mesure des LACs sur des spécimens chez qui les premières LACs sont conservées. Cela permet de déterminer le diamètre moyen des LACs de chaque rang et donc en mesurant le diamètre d'un LACs de déterminer son rang (106). La méthode est plus précise pour les premières LACs et implique d'avoir un nombre suffisant de spécimens pour en améliorer la précision, ce qui est rarement le cas pour les dinosaures. De plus, diverses études de LACs portant sur les mêmes os peuvent aboutir à des comptages différents, montrant la difficulté d'estimer le nombre de LACs de manière objective. Enfin, le nombre de LACs chez un même individu varie selon l'os étudié (97).
- Estimer le poids de l'individu.
- Tracer la courbe de la masse selon l'âge sur un modèle sigmoïde.

L'autre méthode est la méthode longitudinale consiste à :

- Mesurer la distance entre chaque LAC ou entre le centre et chaque LAC
- Pour chaque LAC, estimer le poids du dinosaure à cet âge-là, les différentes séries sont alignées (en général à la main) pour être à la même échelle
- Faire une courbe de croissance sur un modèle sigmoïde.

L'avantage de ce modèle est que chaque spécimen donne une courbe de croissance à lui-seul. Sa plus grande limite est l'alignement des différentes séries qui ne se base pas sur des méthodes statistiques mais à l'appréciation de l'expérimentateur.

La plus grande limite rencontrée lors du tracé de courbes de croissance est le manque de données. Les études tracent des courbes en partant *a priori* du principe que la croissance suit une courbe sigmoïde mais n'ont pas assez de points pour déterminer avec précision les points importants d'une courbe sigmoïde comme le point d'inflexion et l'asymptote. Certaines données montrent seulement des croissances linéaires, donc sans asymptote, les conclusions tirées de ces données le sont en forçant ces courbes sur des modèles sigmoïdes ce qui les rend très approximatives.

(ii) Limites sur l'inférence du métabolisme à partir des courbes de croissance

Les études cherchant à inférer le métabolisme d'espèces éteintes à partir des courbes de croissance ont pour but de déterminer le statut métabolique d'un groupe à partir de l'étude d'autres groupes. Or s'il est correct d'observer qu'un métabolisme plus intense a permis de développer des croissances plus rapides, il n'est pas possible d'affirmer à partir des courbes de croissances d'un groupe qu'une espèce en particulier a un métabolisme élevé. Un tel raisonnement se nomme l'erreur écologique. Elle s'illustre facilement par l'exemple suivant : tous les mammifères sont endothermes mais certains mammifères (comme les monotrèmes) ont des taux de croissance plus bas que certains reptiles. En ne se basant que sur les courbes de croissance, ces mammifères seraient classés parmi les reptiles ectothermes.

Il semble en réalité compliqué d'établir un réel lien entre la vitesse de croissance d'un organisme et son niveau de métabolisme. La croissance, en effet, ne dépend pas uniquement du métabolisme, mais également des ressources du milieu (des crocodiles nourrit *ad libitum* grandissent plus qu'en condition naturelle), de la génétique, des soins parentaux et d'autres facteurs.

Les études du métabolisme basées sur les courbes de croissance devraient donc toujours être regardées avec un regard très critique.

B. Etude du type de tissu osseux

Deux types de tissu osseux peuvent être déposés lors de la croissance (107) :

- L'os lamellaire-zonaire : déposé en cas de croissance lente, il est caractérisé par des anneaux de croissance larges, un faible nombre de canaux vasculaires, des ostéons secondaires épars dans le cortex le plus âgé et une tendance au remaniement en os spongieux dans la partie la plus interne de l'os. Il est de nos jours retrouvé principalement chez les reptiles et les crocodiliens
- L'os fibrolamellaire : déposé en cas de croissance rapide, il est caractérisé par une matrice peu organisée, une vascularisation importante, des lacunes ostéocytaires

orientées de manière aléatoire et de nombreux ostéons primaires. Il est, de nos jours, retrouvé chez les oiseaux et les mammifères. Les crocodiles peuvent également déposer de l'os fibrolamellaire s'ils sont placés dans des conditions idéales de température et d'accès à la nourriture (88).

En 2007, Montes *et al*. (108) montrent que le métabolisme peut être déterminé à partir du tissu osseux, le tissu lamellaire-zonaire étant plutôt une caractéristique des ectothermes alors que le tissu fibrolamellaire étant plutôt associé à l'endothermie. De Ricqlès *et al.* (107) ont alors cherché à déterminer l'évolution de ce trait au sein des archosauromorphes. Ils proposent trois hypothèses de départ :

- Le tissu fibrolamellaire est le caractère ancestral
- Le tissu lamellaire-zonaire est le caractère ancestral
- Il n'y pas a pas de caractère ancestral, les différents tissus ont évolué plusieurs fois dans les différents groupes.

Les taxons étudiés comprennent les *Rhynchosauridae, Erythrosuchidae, Proterochampsidae, Euparkeriidae, Ornithosuchidae, Rauisuchidae, Sphenosuchidae, Sauropodomorpha et Ornithischia (fig. 35)*. Les rhynchosaures sont des archosauromorphes non-archosauriformes et sont définis comme représentant le caractère ancestral. L'étude de leurs os montre du tissu lamellaire-zonal. Au contraire, les archosaures les plus basaux, *Erythrosuchus* et *Chanaresuchus,* déposent de l'os fibrolamellaire. Le dépôt d'os lamellaire-zonaire ne se retrouve, parmi les archosaures étudiés, que chez *Mandasuchus*, placé comme archosaure basal dans l'étude de de Ricqlès mais qui appartient en réalité aux *Paracrocodylomorpha* (109) et *Hesperosuchus agilis*, un membre des *Crocodylomorpha*. La présence d'os lamellaire-zonaire dans ces groupes semble donc être une réversion, étant donné que des taxons plus basaux présentent de l'os fibrolamellaire.

La présence d'os fibrolamellaire chez les crocodiliens actuels peut alors être interprété comme une preuve que ce tissu n'est pas spécifique d'une croissance rapide (78) ou comme un argument en faveur d'une croissance rapide chez leurs ancêtres.

En 2016, Legendre *et al*. (90) reprennent la même idée mais étudient le tissu osseux avec des critères objectifs, définis par Cubo *et al.* (110) (densité vasculaire, densité en ostéocytes, forme des ostéocytes et surface des ostéocytes ; toujours sur une zone de croissance de l'os) chez 57 individus de 14 espèces actuelles et de 14 espèces éteintes. Comme de Ricqlès, ils trouvent que l'endothermie est présente chez les archosaures les plus basaux. Selon leurs résultats, il y aurait eu trois réversions vers l'ectothermie parmi les archosaures : pour les crocodiliens, les phytosaures et les protérosuchides. Toutes ces réversions peuvent être mises en parallèle avec des contraintes environnementales (milieu semi-aquatique) et une stratégie de prédation (chasse à l'affut) communes, pour lesquelles l'ectothermie est bien adaptée (l'eau offre une grande inertie thermique et la chasse à l'affut ne nécessite que de très courts instants d'activité intense qui peuvent parfaitement être soutenus par un métabolisme ectotherme). Les dinosaures auraient tous eu un métabolisme élevé, au moins aussi intense que celui des mammifères, celui des théropodes aurait même tendu vers un niveau aussi élevé que celui des oiseaux.

L'étude des courbes de croissance pour la détermination du métabolisme est une méthode qui peut être remise en question, en revanche, l'analyse du type de tissu osseux semble être pertinente. Cette analyse est largement en faveur de l'endothermie chez les dinosaures.

5. Micro-vascularisation et diamètre des globules rouges

On peut observer, chez les animaux actuels, que les endothermes ont des érythrocytes plus petits que ceux des ectothermes. Des érythrocytes plus petits permettent en effet une distance hémoglobine-cellule plus petite et un apport plus efficace en oxygène aux tissus, ce dont ont besoin les endothermes. Les capillaires laissent passer un érythrocyte à la fois, leur taille est donc fortement liée à celles de érythrocytes.

Huttenlocker et Farmer (111) ont étudié la micro-vascularisation des os longs chez des espèces actuelles et éteintes (amphibiens, tortues, squamates, synapsides et archosaures). Les érythrocytes les plus petits apparaissent dès les archosaures et les synapsides (ancêtres des mammifères) basaux. Les squamates et les tortues gardent toujours des érythrocytes de taille importante (fig. 35). Les érythrocytes des archosaures n'atteignent jamais des tailles aussi réduites que ceux des synapsides. En effet, chez ces derniers, la réduction de taille passe par la perte du noyau dans les globules rouges, alors que la simple réduction de la taille du génome, observée chez certains archosaures comme les oiseaux, n'est pas aussi efficace sur ce plan. Les canaux vasculaires des dinosaures ne sont donc pas aussi petits que ceux des mammifères mais ne sont jamais aussi larges que ceux des squamates, amphibiens et tortues, ce qui soutient l'idée de besoins élevés en oxygène.

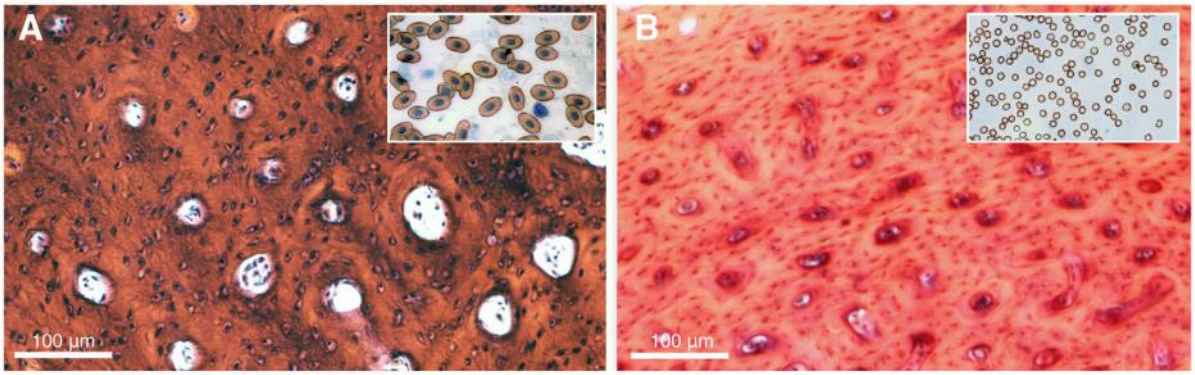

Figure 35 : Coupes histologiques d'os montrant leur micro-vascularisation. A : Ouaouaron (amphibien), B : lapin. Les vaisseaux sont plus larges chez l'amphibien. Les encadrés montrent les érythrocytes des deux espèces : alors que les deux espèces sont de taille similaire, les érythrocytes de l'amphibien sont bien plus grosses que celles du lapin (112)

L'une des principales limites de cette méthode est que la taille des érythrocytes est aussi fortement liée au milieu de vie. Les espèces vivant en milieux hypoxiques (ex : terrier) ont des

érythrocytes de taille diminuée. Cela représente cependant un argument de plus en faveur de l'endothermie chez les dinosaures.

6. Etude des isotopes

L'oxygène peut se présenter sous deux isotopes : ^{18}O et ^{16}O. La proportion de ces isotopes dans les phosphates et les carbonates varie en fonction de la température à laquelle ceux-ci se forment. Cette proportion peut être exprimée par le $\delta^{18}O$ calculé de la manière suivante :

$\delta^{18}O = 1000\,(\frac{(\frac{^{18}O}{^{16}O})_{échantillon}}{(\frac{^{18}O}{^{16}O})_{référence}} - 1)$ avec la référence généralement utilisée est l'eau océanique moyenne normalisée de Vienne (VSMOW, pour Vienna Standard Mean Ocean Water)(113).

Il est donc possible de calculer le $\delta^{18}O$ des os, de l'émail et de la dentine qui contiennent du phosphate dans leur apatite et des coquilles d'œufs qui contiennent du carbonate et, à partir de cette mesure, de déterminer la température de dépôt des minéraux. Le $\delta^{18}O$ des os dépend également du $\delta^{18}O$ de l'eau ingérée par les animaux étudiés, qui lui-même dépend du climat. On peut néanmoins comparer le $\delta^{18}O$ de dinosaures et d'animaux connus comme ectothermes (des reptiles dont les descendants sont eux-mêmes ectothermes) issus de gisements identiques (et qui auront donc ingéré la même de l'eau, issue du même climat) pour déterminer une température relative des dinosaures.

Amiot *et al*. (114) ont ainsi comparé le $\delta^{18}O$ de l'émail de 66 dents de dinosaures (ornithischiens, théropodes et sauropodes) à celui de l'émail de 63 dents de crocodiliens et de tortues issues des mêmes gisements. On s'attend à trouver des $\delta^{18}O$ plus élevés chez les endothermes par rapport aux ectothermes dans les hautes latitudes (> 50°) et inversement dans les basses latitudes (différence liée à la différence de climat).

D'après cette étude, les dinosaures des basses latitudes ont une température interne ($T°_{int}$) de 2°C inférieure à celle des tortues et crocodiliens. De nos jours, ces reptiles ont une $T°_{int}$ qui varie entre 35 et 39°C dans les basses latitudes, donc, en supposant des $T°_{int}$ identiques au Mésozoïque, la $T°_{int}$ des dinosaures aurait varié entre 33 et 37°C à ces latitudes. A l'opposé, dans les hautes latitudes, la $T°_{int}$ des dinosaures est en moyenne de 10°C supérieure à celle des reptiles de ces latitudes. Sachant que la $T°_{int}$ des reptiles actuels à ces latitudes reste au moins au-dessus de 26-28°C, la $T°_{int}$ des dinosaures aurait donc été d'environ 36-38°C (en supposant là encore que la $T°_{int}$ des reptiles de cette époque était similaire à celles des reptiles actuels de même latitude).

La $T°_{int}$ des dinosaures aurait varié dans l'intervalle des $T°_{int}$ des endothermes actuels et aurait été assez peu dépendante de la température extérieure, argument fort en faveur de l'endothermie. L'échantillon de dinosaure comporte, entre autres, des sauropodes, dont les températures sont similaires à celles des autres dinosaures étudiés (dont de petits théropodes et ornithischiens), ce qui laisse penser qu'ils étaient également endothermes plutôt que gigantothermes.

Il est toutefois important de noter que les dinosaures sont des animaux strictement terrestres alors que les tortues et les crocodiliens sont semi-aquatiques, ce qui implique des stratégies par rapports à l'eau différentes, qui peuvent avoir pour conséquence des $\delta^{18}O$ différents (les tortues et les crocodiliens ont été choisis malgré tout car retrouvés plus fréquemment que d'autres reptiles). Des variations peuvent aussi être la conséquence de régimes alimentaires différents étant donné que la teneur en ^{18}O des plantes dépend de l'hygrométrie. Le $\delta^{18}O$ des herbivores sera alors assez lié au climat alors que cet effet sera moins marqué chez les carnivores. Enfin, les dents sont formées au niveau d'une extrémité où la température est généralement moins bien contrôlée chez les endothermes actuels et donc souvent plus basse que la $T°_{int}$.

Pour échapper à la limite de la dépendance du $\delta^{18}O$ des tissus biologiques à celui de l'eau, il est possible de se tourner vers l'étude conjointe des isotopes de l'oxygène et du carbone. Le carbone peut se présenter sous trois 3 isotopes : le 12, le 13 et le 14. On s'intéresse ici aux isotopes 13 du carbone et 18 de l'oxygène. Le carbone et l'oxygène sont liés dans les molécules de carbonates retrouvées dans les molécules d'apatite et de calcite des os et des coquilles d'œufs. On peut mesurer la proportion de $^{47}CO_2$ produit lors de la digestion à l'acide phosphorique du tissu contenant le carbonate. Le $\Delta^{47}CO_2$ est défini comme la différence entre la proportion de $^{47}CO_2$ du tissu et la proportion de $^{47}CO_2$ qui serait obtenue si les isotopes étaient distribués de manière aléatoire (115). Le lien entre la température interne et le $\Delta^{47}CO_2$ a été testé sur diverses espèces animales contemporaines et montre une bonne corrélation (fig. 36). Le $\Delta^{47}CO_2$ peut toutefois être modifié lors des altérations diagenétiques des tissus biologiques.

En utilisant cette technique sur des dents de sauropodes, Eagle *et al*. (116) trouvent des températures internes de 38.2 +/- 1°C comme moyenne pour deux spécimens de *Brachiosaurus*, 35.7 +/- 1.3°C comme moyenne de cinq spécimens de *Camarasaurus* et 33.6 +/- 4°C pour un spécimen de diplodociné. En utilisant les minéraux des coquilles d'œufs bien préservées de deux oviraptoridés et de trois titanosaures, Eagles *et al*. (86) trouvent cette fois-ci des températures internes respectives de 31.9 +/-2.9°C et 37.6 +/- 1.9°C pour une température extérieure moyenne estimée à 26.3°C. Enfin Dawson *et al*. (117) ont également mesuré le $\Delta^{47}CO_2$ des coquilles d'œufs et les ont associées cette fois-ci à la mesure des $\Delta^{47}CO_2$ de coquilles de mollusques issus des mêmes gisements que les dinosaures, représentant les températures extérieures de la saison chaude (les mollusques grandissent principalement à cette période). Les tissus sont tous issus de zones de paléolatitudes assez élevées (55°N), une température interne élevée sera alors plus facilement reliable à une stratégie endotherme. Les mesures sont réalisées chez trois *Troodons* (dinosaures théropodes), un *Maiasaurus* (dinosaure ornithischien) et un œuf appartenant soit à un titanosaure nain (nanisme insulaire) soit à un hadrosauroïde (dinosaure ornithischien). Les $T°_{int}$ de *Troodon* sont mesurées à 38+/-4°C, 27+/-4°C et 28+/-3°C pour une température extérieure à 25+/-1°C ; celle de *Maiasaurus* est mesurée à 44+/-2°C pour une température extérieure de 28+/-2°C ; celle du dinosaure indéterminé est estimée à 36+/-1°C pour une température extérieure d'environ 30°C.

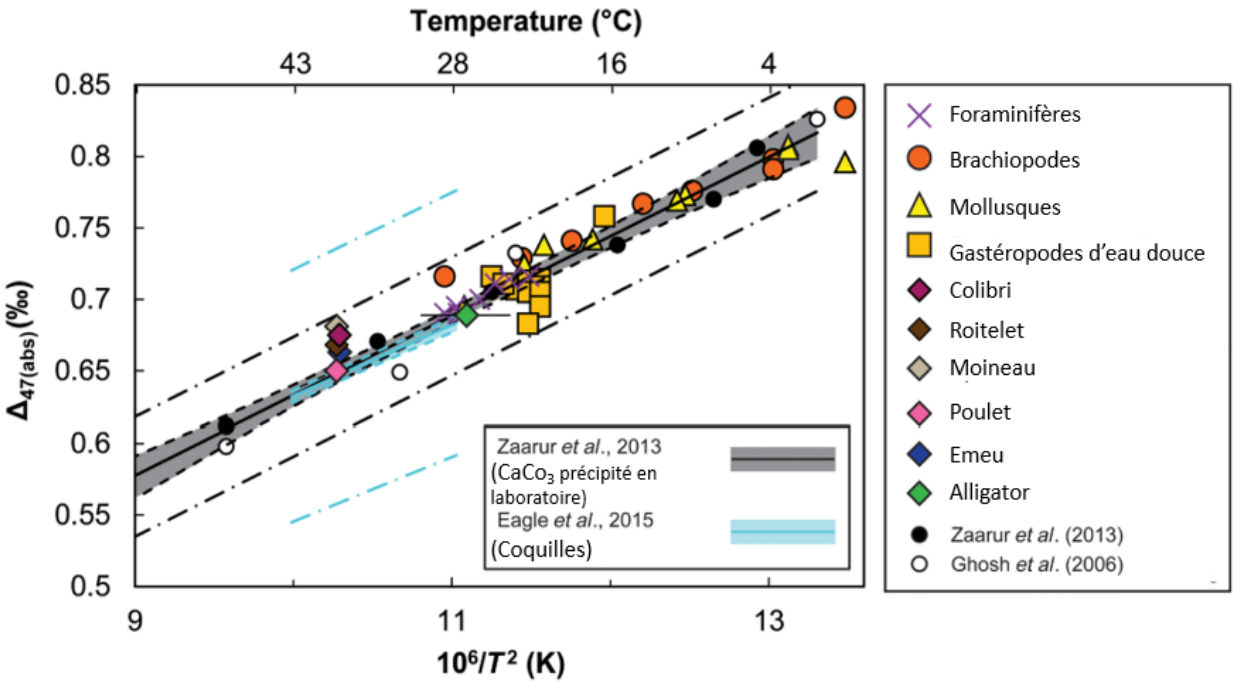

Figure 36 : $\Delta^{47}CO_2$ de coquilles de mollusques et d'œufs d'animaux actuels en fonction de la température. Une forte corrélation entre $\Delta^{47}CO_2$ et la température peut être mise en évidence (117)

Les coquilles d'œufs se forment dans le corps de la mère, et représentent donc la température interne plus précisément que les dents. Les températures trouvées par la mesure des $\Delta^{47}CO_2$ donnent des températures internes systématiquement supérieures aux températures extérieures. Elles entrent, pour certaines d'entre elles, dans l'intervalles des températures internes des endothermes actuels. Les températures basses parfois atteintes ne sont pas complètement en opposition avec l'hypothèse de dinosaures endothermes, des épisodes de torpeur existent chez les endothermes actuels et des baisses températures internes en période de stress ou juste avant la ponte ont été rapportées chez certains oiseaux (117).

Les conclusions tirées des études des isotopes de l'oxygène et du carbone des tissus biologiques sont mitigées mais leurs résultats sont une brique de plus dans l'argumentation en faveur de l'endothermie chez les dinosaures.

7. Présence d'une isolation thermique

La présence d'une couche d'isolation thermique, comme une couche de lard, de poils ou de plumes est un investissement important pour un organisme endotherme mais lui permet de maintenir plus efficacement une température interne constante. Des structures de type poils ont été retrouvées sur des fossiles de ptérosaures. De la même manière, des structures

proches des plumes très simplifiées (protoplumes) ont été retrouvées chez de multiples théropodes mais également chez des ornithischiens, comme *Psittacosaurus* (118). En revanche, les quelques impressions de peau de sauropodes retrouvées ne montrent que des écailles (fig. 37) (119,120).

Comme les structures retrouvées chez les ptérosaures et les dinosaures montrent quelques similitudes, il est toutefois possible d'envisager que leur présence est la condition ancestrale, associée à l'endothermie. La présence d'une peau écailleuse chez les sauropodes serait une réversion, liée possiblement à leur masse importante qui limite les pertes de chaleur. Si la parenté entre les poils des ptérosaures et les protoplumes des dinosaures était vérifiée, elle pourrait servir d'argument supplémentaire en faveur de l'endothermie à la base des archosaures.

Figure 37 : Empreinte de peau d'un embryon de titanosaure. Les écailles sont très distinctement visibles (d'après 119)

8. Etude de la biomécanique

Un métabolisme intense permet non seulement de maintenir la température du corps constante mais également de fournir une puissance plus importante pour d'autres fonctions, en particulier la locomotion. Des dinosaures endothermes seront capables de soutenir une vitesse bien supérieure à celle de dinosaures ectothermes. Au-delà de la vitesse, l'endurance sera bien supérieure chez des organismes endothermes. Dès les premiers dinosauriformes, comme *Marasuchus*, la présence de membres parasagittaux semble indiquer une adaptation à une locomotion plus efficace que ne le permettent les membres transverses des reptiles actuels (121).

Les modélisations biomécaniques se sont principalement concentrées sur les théropodes et les sauropodes basaux, bipèdes, car le problème de la répartition du poids chez les quadrupèdes, entre les antérieurs et les postérieurs, les rend plus difficiles.

Pontzer *et al*. (122) se sont d'abord demandé si un métabolisme ectotherme était capable de soutenir la marche et la course à partir de modèles de locomotions basés sur l'anatomie. Ils ont utilisé deux méthodes reconnues pour lier la locomotion à la consommation d'énergie, exprimée par la consommation d'oxygène maximale (VO_{2max}). Pour ces deux méthodes, les VO_{2max} obtenues par calcul pour les dinosaures sont comparées aux VO_{2max} mesurées chez 62 endothermes (oiseaux et mammifères) et 37 reptiles.

La première, basée sur la longueur effective des membres en position debout (hauteur de la hanche : HH), a été testé sur 28 espèces terrestres dont des mammifères, des oiseaux et des reptiles, et montre que la HH explique 98% des variations du coût de transport (COT en mL d'O_2/kg/m) avec un faible impact du poids. Le coût total de la locomotion sera le COT multiplié par le poids estimé de l'individu et par la vitesse. La vitesse peut, quant à elle, être déterminée par le nombre de Froude, défini de la façon suivante :

$$Fr = \frac{v^2}{(HH \times g)}$$

Avec Fr, le nombre de Froude : Fr = 0.25 pour la marche, Fr = 0.5 pour une course lente et Fr = 1 pour une course à vitesse modérée,
v, la vitesse
et g, l'accélération de la gravité (g = 9.98m/s^2)

Cette méthode montre que, chez les cinq plus gros dinosaures, un métabolisme ectotherme ne pourrait même pas supporter la marche. Chez les dinosaures plus légers, la marche et, chez *Archéopteryx* (le plus petit spécimen étudié), la course lente seraient possibles, mais chez aucune espèce un métabolisme ectotherme ne peut soutenir une course à vitesse modérée.

Cette méthode est intéressante car simple mais elle ne prend pas en compte l'anatomie des muscles ou des articulations.

La deuxième méthode se base sur le volume de muscle actif des muscles extenseurs par unité de force de réaction du sol et sur l'avantage mécanique effectif de l'articulation. Cette deuxième méthode montre que la VO_{2max} de tous les dinosaures est supérieure à la capacité des ectothermes pour la course à vitesse modérée. Les cinq dinosaures dont le poids dépasse 100kg ne sont même pas capables de supporter la marche avec un métabolisme ectotherme.

Ces deux analyses sont unanimes sur le fait qu'un métabolisme ectotherme n'aurait pas permis la locomotion chez les grandes espèces de théropodes, qui étaient donc obligatoirement endothermes, si étudiées uniquement de ce point de vue-là. Le doute plane encore sur les petites espèces, cependant, et bien que cela ne constitue en rien une preuve, toutes les espèces actuelles pourvues de membres parasagittaux sont des espèces actives. En effet, les membres parasagittaux permettent une augmentation de la longueur des foulées et donc une diminution du coût de la locomotion (123). La longueur de la foulée rapportée à la longueur du pied (ce qui permet de s'affranchir de la taille de l'animal) des dinosauriformes sont plus grandes que celles des archosaures de leurs temps, et celles des dinosaurifomes du Trias inférieur sont plus courtes que celles des dinosauriformes du Trias moyen et supérieur.

L'évolution de la digitigradie a permis une élongation du membre ainsi qu'une élévation de la hanche, et donc, là encore une diminution des coûts de transport (puisque, comme vu plus haut, la hauteur de la hanche explique 98% des variations du coût de transport). Toutes ces évolutions concordent avec une vision des petits théropodes comme des prédateurs actifs, or ce mode de vie est peu en accord avec l'ectothermie.

L'étude de la locomotion des dinosaures semble également indiquer un métabolisme endotherme chez les dinosaures.

9. Arguments écologiques

A. Le ratio proie/prédateur

Les ectothermes sont moins actifs et ont donc des besoins énergétiques plus bas que les endothermes de même poids. Les carnivores endothermes consomment en effet 10 fois plus de proies que les ectothermes. A l'échelle d'un écosystème, cela signifie un rapport proie/prédateur 10 fois plus grand dans un système ectotherme que dans un système endotherme, soit un rapport proie/prédateur de 100/1 à 450/1 pour des endothermes.

Bakker (124) soutient que ce genre de ratio est retrouvé au niveau de gisements canadiens et avance des ratios de 200/1 à 330/1. Farlow, lui, trouve des ratios beaucoup plus bas : 13/1 à la formation de Judith River (Montana, USA) et 23/1 à la formation de Hell creeck (Montana, USA), des résultats compatibles avec des systèmes ectothermes.

Cependant, comme le relève Benton (84), ce type de démarche est très facilement biaisée par la grande diversité des relations écologiques entre les différentes espèces par exemple, si des carnivores étaient les proies d'autres ou s'ils pratiquaient le cannibalisme. De même, la présence de charognards dans l'écosystème modifie le ratio. Enfin, il est possible que certaines espèces, de par leur taille plus importante, soient plus souvent retrouvées que d'autres, les gisements n'offrant alors pas un tableau fidèle des populations de dinosaures présentes.

B. La place des dinosaures dans les écosystèmes

Supposer les dinosaures semblables aux reptiles, c'est supposer qu'ils occupaient la même place dans les écosystèmes du Mésozoïque. Les mammifères primitifs sont apparus en même temps que les premiers dinosaures. Toutes choses étant égales par ailleurs, la même rivalité pour l'attribution des rôles de méga-herbivores et de méga-carnivores dans des milieux proches des milieux tropicaux et semi-désertiques actuels auraient dû aboutir à la même répartition entre les mammifères d'antan et les dinosaures, principaux reptiles de l'époque. Et pourtant, les dinosaures et les reptiles occupent des places très différentes dans les écosystèmes.

Les reptiles modernes dépassent de très loin les mammifères en nombre de petites espèces. Or les dinosaures, bien au contraire, ont produit très peu de petites espèces : aucune dont le poids adulte est inférieur à 50 grammes (le poids moyen des lézards actuels), très peu de moins de 4kilogrammes. Les dinosaures n'ont pas occupé cette niche si fortement accaparée par leurs supposés homologues contemporains.

Les grands prédateurs d'eau douce sont actuellement des reptiles de manière quasi-exclusive. Or de nos jours, nous ne connaissons aucun dinosaure aquatique. Tous les grands dinosaures carnivores sont des prédateurs attachés au milieu terrestre. Là encore, la répartition diffère entre les reptiles et les dinosaures. Il en va de même pour les petits prédateurs d'eau douce, principalement représentés par des reptiles et des amphibiens, d'autres animaux à sang froid. Les cours d'eau et les lacs abondent en petits serpents, grenouilles et tortues. Une fois de plus, les dinosaures n'ont jamais occupé cette niche.

Là où les reptiles actuels sont absents, c'est en tant que grand prédateur actif. Le seul représentant reptilien de cette catégorie est le dragon de Komodo, lézard de presque 100 kilogrammes, vivant sur des îles Indonésiennes, sans autre prédateur pour lui faire de l'ombre. Dans tout autre milieu où des mammifères ont pu saisir la place de grand prédateur, aucun reptile n'a pu l'occuper. Les dinosaures, n'ont pas été éclipsés par les premiers mammifères, et ce sont, au contraire, eux, qui ont limité l'évolution de grands mammifères durant tout leur règne.

Les seuls reptiles actuels ayant atteint des tailles impressionnantes l'ont fait grâce à des adaptation les permettant de se protéger des prédateurs mammifères : les tortues sont solidement protégées par leur carapace, les plus grands serpents passent la majeure partie de leur temps terrés à l'abris et ne sortent que pour chasser. Les plus grands dinosaures herbivores étaient rarement aussi protégés que les tortues et les grands prédateurs étaient bien trop imposants pour espérer se cacher efficacement.

Alors que la répartition des rôles entre les premiers dinosaures et les premiers mammifères aurait pu se faire telle que la répartition actuelle entre les mammifères et les reptiles, les dinosaures ont monopolisé les niches écologiques des mammifères endothermes actuels, ce qu'ils n'auraient vraisemblablement jamais réussi sans être eux-mêmes endothermes (125).

10. Le problème de l'évacuation de la chaleur chez les géants sauropodes

Les sauropodes, du fait de leur grande taille et donc de leur grande inertie thermique, sont on ne peut plus exposés au risque de surchauffe si aucune stratégie de thermolyse adéquate n'existe, risque d'autant plus important s'ils sont endothermes et génèrent une importante quantité de chaleur via leur propre métabolisme. Cependant, il semblerait que diverses stratégies aient pu permettre de limiter une élévation trop importante de la température interne.

A. Utilisation du cou comme site de thermolyse privilégié

Si le cou des sauropodes joue un rôle de zone de thermolyse privilégié, on peut s'attendre à ce que sa surface suive la variation du métabolisme en fonction de la masse avec un facteur d'allométrie proche de 1. En effet, si le facteur est inférieur à 1, alors quand le métabolisme augmente avec le poids, une masse critique est atteinte où la surface du cou n'est plus suffisante pour évacuer toute la chaleur produite. Cependant, tous les animaux ont d'autres mécanismes d'évacuation de la chaleur qui, dans le cas des sauropodes, doivent pouvoir compenser ce qui n'est pas éliminé par le cou si le facteur est inférieur à 1.

Henderson *et al*. (126) ont réalisé le calcul sur 16 sauropodes, en partant du principe que le métabolisme est fonction de la masse à l'exposant 0.75 (théorie allométrique). La surface du cou est mesurée entre l'entrée de la poitrine et la tangente au point le plus caudal du crâne et de la mandibule à partir de reconstructions informatiques en 3 dimensions, ayant également servies à estimer la masse.

La courbe représentant la surface du cou en fonction du métabolisme a une pente de 1.1664 avec R^2 = 0.9151 (fig. 38). Il y a donc une très bonne corrélation entre l'intensité du métabolisme chez les sauropodes et la surface du cou. La surface du cou augmente légèrement plus vite que l'intensité du métabolisme, il est donc possible de considérer que le cou joue un rôle majeur dans l'évacuation de la chaleur chez les sauropodes. Le coefficient de corrélation pourrait être augmenté en subdivisant les sauropodes en deux groupes (long cou et cou court), ces deux groupes formant deux droites parallèles (donc avec une pente identique) mais plus basse pour le groupe à cou court. Par ailleurs, la surface totale du corps n'augmente par rapport au métabolisme qu'avec un facteur allométrique de 0.9026, le cou suit donc une croissance bien différente du reste du corps, soutenant là encore l'hypothèse de sa fonction thermorégulatrice.

Il est possible que d'autres structures aient été utilisées pour augmenter la surface d'échange avec le milieu extérieur, comme le suggèrerait une crête dorsale retrouvée chez un diplodocidé en 1992 (119). La surface totale de cette crête aurait pu atteindre 7.9m^2, et, si elle avait été vascularisée, aurait permis d'offrir une zone d'échange de chaleur privilégiée. Cependant, le fait qu'une seule structure de ce type ait été retrouvée incite à la prudence quant aux conclusions qui peuvent en être tirées.

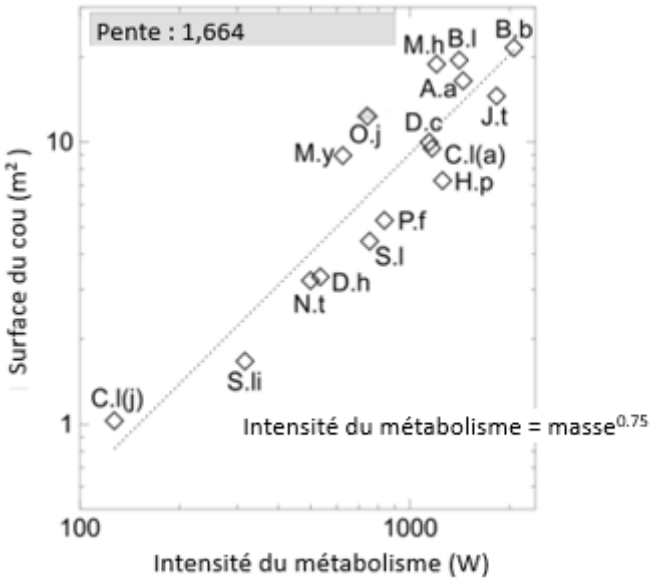

Figure 38 : Logarithme de la surface du cou en fonction du logarithme de l'intensité du métabolisme chez 16 sauropodes. La pente supérieure à 1 indique que la surface du cou augmente plus rapidement que l'intensité du métabolisme. A. l : Apatosaurus louisae*, B. l :* Barosaurus lentus*, B. b :* Brachiosaurus brancai*, C. l (a) :* Camarasaurus lentus *adulte, C. l (j) :* Camarasaurus lentus *juvénile, D. h :* Dicraeosaurus hansemanni*, D. c :* Diplodocus carnegii*, H. p :* Haplocanthosaurus priscus*, J. t :* Jobaria tiguidensis*, M. h :* Mamenchisaurus hochuanensis*, M. y :* Mamenchisaurus youngi*, N. t :* Nigersaurus taqueti*, O. j :* Omeisaurus junghsiensis*, P. f :* Patagosaurus fariasi*, S. l :* Saltasaurus loricatus*, S. li :* Shunosaurus lii *(d'après 126)*

B. Importance des zones de thermorégulation de la face

Chez les oiseaux actuels, trois sites principaux sont reconnus au niveau de la face pour la thermorégulation : les narines, la cavité orale et la région orbitaire. Tous ne sont pas d'importance égale chez les diverses espèces, la thermolyse est généralement concentrée sur un ou deux de ces sites. Ces sites fonctionnent par la présence d'un nombre très important de vaisseaux sanguins en contact avec le milieu extérieur, plus ou moins dilatés selon les besoins de l'organisme. Les vaisseaux sanguins laissent des canaux dans les os qui les supportent, dans le cas présent les os palatins, nasaux et maxillaires. En étudiant l'importance du réseau vasculaire dans ces trois régions, il est donc possible de déterminer s'ils étaient également d'importants lieux d'échange thermique chez les dinosaures.

Porter et Witmer (127) ont étudié les crânes de 16 spécimens de dinosaures, issus de 10 taxons différents et particulièrement les canaux contenant les anastomoses entre les vaisseaux nasaux, palatins et maxillaires. Le diamètre de ces vaisseaux est mesuré et rapporté au volume du crâne et mis en en regard de la masse corporelle de chaque espèce. On considère que 2/3 du diamètre des canaux est occupé par des vaisseaux sanguins, des nerfs pouvant également être présents, sauf preuve évidente du contraire. Le volume sanguin nécessaire à approvisionner les structures de la tête est calculé à partir du volume du crâne et

par analyse phylogénétique. Si les structures vasculaires permettent d'apporter plus de sang que ce qui est nécessaire, on peut considérer que ce surplus est lié à la thermorégulation.

Les sauropodes ont en général un foramen sous-nasal qui mène directement aux régions nasale et orale, avec des canaux palatins et nasaux très développés, laissant penser que les régions nasale et orale sont les plus importantes. De plus, le foramen sous-nasal n'héberge jamais de nerf chez les diapsides actuels, ce qui permet de conclure assez certainement qu'il est également exclusivement vasculaire chez les dinosaures. Le canal alvéolaire dorsal, qui aboutit au niveau de la fenêtre pré-antéorbitaire, est, lui, moins développé. Enfin, les canaux prémaxillaires sont de petite taille, laissant envisager une importance mineure de ceux-ci.

Les sauropodes avaient donc des zones d'échanges thermiques bien développées permettant d'éviter une surchauffe, en particulier du cerveau. Le risque de surchauffe ne peut donc pas être un argument contre l'endothermie chez les sauropodes, ceux-ci étant anatomiquement équipés pour faire face à cette problématique.

La question du métabolisme des sauropodes, et des dinosaures en général, reste en suspens. De nombreux arguments font pencher la balance en faveur de dinosaures endothermes au métabolisme intense, bien que sans doute intermédiaire entre les ectothermes et les endothermes, mais aucune preuve formelle n'a encore pu être apportée. Le métabolisme influence pourtant toutes les autres fonctions : la respiration et le système cardio-vasculaire, puisque les besoins en oxygène seront moindres si le métabolisme est bas, de même pour les besoins en nutriments, ce qui influence la fonction digestive.

IV. Le système digestif

Selon l'intensité du métabolisme, les besoins en nourritures ne seront pas les mêmes. Imaginons un sauropode. La première image qui nous viendra probablement à l'esprit sera un géant broutant paisiblement les feuilles au faîte des arbres des forêts de conifères. Le régime herbivore ne fait pas de doute en ce qui concerne les sauropodes. Les végétaux n'offrent pourtant pas la meilleure source d'énergie, en particulier pour des animaux aussi titanesques, au métabolisme possiblement intense. L'appareil digestif a donc évolué en conséquence.

1. Le régime alimentaire des sauropodes

A. Des sauropodes carnivores…

Il ne fait à présent aucun doute que les sauropodes sont herbivores. Cependant, certains auteurs ont émis l'hypothèse d'un régime alimentaire plus diversifié.

a. L'origine des sauropodes

Il faut tout d'abord noter que les sauropodes descendent de dinosaures primitifs, tous carnivores, comme *Herrerasaurus* et *Staurikosaurus* qui possèdent tous les deux une denture ainsi que d'autres éléments du crânes (par exemple leur articulation inter-mandibulaire) propre à un régime carnivore. Les plus proches cousins des sauropodes, les théropodes, sont également carnivores.

Il semblerait que le régime herbivore strict ne soit apparu qu'à la transition entre les prosauropodes et les sauropodes. Les prosauropodes montrent, en effet, certaines adaptations à la consommation de proies. Leurs dents prémaxillaires et maxillaires antérieures sont recourbées et portent parfois des très fines dentelures sur leur bord distal. Ces dents sont très similaires aux dents des iguanes, reptiles principalement herbivores qui consomment pourtant de petites proies. Les prosauropodes présentent également des griffes longues et acérées sur le premier doigt des mains qui aurait tout aussi bien pu servir à leur défense qu'à la consommation de charognes.

Par ailleurs, certaines caractéristiques souvent jugées indispensables aux herbivores, comme l'articulation de la mâchoire déplacée ventralement, une parfaite occlusion dentaire ou une éminence coronoïde bien développée, sont absents chez certains prosauropodes, suggérant que des régimes alimentaires variés ont évolué dans ce clade (128).

Les prosauropodes étaient donc vraisemblablement omnivores, mais une comparaison entre leurs crânes et ceux de sauropodes permet de montrer l'évolution vers un régime entièrement herbivore (129). Tout d'abord, on peut remarquer une modification de la forme du crâne entre les prosauropodes et les sauropodes. Premièrement le crâne est plus court chez les seconds, avec un museau moins allongé, ce qui entraine une diminution du nombre de dents. Ces évolutions permettent une morsure plus puissante chez les sauropodes. En revanche, la vitesse de fermeture de la mâchoire est diminuée, mais des herbivores en ressentent peu les conséquences.

L'étude des dents des deux clades montre également une différence importante. Alors que les dents des prosauropodes évoluent le long d'une série, concordant avec leur régime alimentaire omnivore et la nécessité de dents différentes pour les différents aliments consommés, les sauropodes présentent une homodontie cohérente avec une unique fonction pour toutes les dents. Les dents des sauropodes sont spatulées et l'occlusion dentaire est totale permettant une meilleure prise alimentaire. Le raccourcissement et l'élargissement du museau, la diminution du nombre de dents ainsi que l'évolution de leur forme sont tous des arguments en faveur de la spécialisation des dents dans la récolte de végétaux fibreux et durs.

b. Les autres régimes alimentaires proposés

Malgré les éléments en faveur du régime herbivore chez les sauropodes, certains auteurs ont imaginé d'autres types d'alimentation.

Haas, en 1963 (130), considère qu'un régime uniquement à base de végétaux ne pourrait pas fournir assez d'énergie à des animaux de la taille des plus grands sauropodes. Il envisage alors la consommation de crustacés à coquille molle, que les sauropodes auraient pu ratisser sur les rochers grâce à leurs dents (ce qui expliquerait par ailleurs la localisation uniquement crâniale des dents chez certains sauropodes) ou attraper lors de période de flottaison desdits crustacés. Les crustacés auraient été présents en assez grande quantité pour fournir une source d'énergie importante aux sauropodes. La coquille des mollusques aurait pu facilement être digérée par un pH gastrique acide associé à des gastrolithes. L'alimentation à base de mollusque proposée par Haas aurait été à l'origine d'une table d'usure des dents sur la face linguale de celles-ci. Hors, ce type d'usure n'a jamais été retrouvée chez des sauropodes (131).

La même année, un spécimen de sauropode est trouvé en Utah avec ce qu'il semble être son gésier et son contenu fossilisés (132). Ce gésier contient des débris de plantes, mais également des débris osseux en assez grande quantité. Le nombre d'os retrouvé laisse envisager que la quantité de viande associée était importante et était sans doute une partie importante de l'alimentation de ce spécimen. Cette découverte amène Stokes à penser que les sauropodes sont omnivores, se nourrissant de tout ce qu'ils peuvent trouver pour pourvoir à leurs besoins énergétiques colossaux.

Mais la diagénèse crée bien souvent des structures semblables à des organes qui ne sont en réalité que des artefacts de fossilisation et la plus grande prudence est de mise quant à l'interprétation d'éléments supposés issus de tissus mous. Nous avons déjà parlé de Ruben qui pensait avoir trouvé un foie de dinosaure (78,93) ou du faux cœur retrouvé par Fisher *et al*. (45,46). Là encore, une surinterprétation semble avoir donné lieu à cette théorie de sauropodes omnivores. Les sauropodes n'avaient pas une stature adaptée à la chasse. S'ils s'étaient nourris de viande, s'eut été de charognes. Cependant, aucune de leurs dents n'était adaptée à la consommation de chaire, au contraire des théropodes. Aucun argument ne peut supporter l'hypothèse de sauropodes carnivores.

B. … Ou herbivores

a. Les plantes du Mésozoïque

Il est difficile, voire impossible, de déterminer avec précision quelles plantes étaient consommées par les dinosaures. Les restes de contenus gastriques sont rares et, comme vu précédemment, à interpréter avec une grande précaution. Par ailleurs, quand bien même un contenu digestif était retrouvé, il serait le témoin du dernier repas du dinosaure, et potentiellement non représentatif de son régime alimentaire général. De nombreux coprolithes ont été retrouvés (133), contenant des débris végétaux, des graines et des pollens, mais leur attribution à une espèce précise ou même à un type de dinosaure est toujours délicate (134).

Si le Trias est dominé par les fougères, les éléments végétaux principaux des paysages du reste du Mésozoïque sont les conifères. Les angiospermes, dont font partie les graminées qui composent la base des savanes actuelles, n'ont été abondantes qu'à partir du milieu du

Crétacé (58). Les bennettitales (ordre éteint de palmiers), les cycadophytes (groupe de plantes proches des palmiers), des ginkgophytes et des équisétacées (famille de plantes dont les prêles sont les uniques descendants actuels) sont les autres végétaux qui prédominent à cette période.

La partie suivante est consacrée à ces plantes du Mésozoïque, leurs habitats, la biomasse qu'elles peuvent produire (et donc la quantité de nourriture qu'elles peuvent représenter pour les sauropodes), leur valeur nutritive et leur association avec les sauropodes.

(i) Les conifères

Les araucariacées (fig. 19A et 19C)) est une famille de conifères dont les représentants actuels mesurent en moyenne 30 mètres de haut et poussent principalement dans les régions tropicales et subtropicales. Ils y forment une canopée assez dense. Les spécimens fossiles retrouvés montrent des arbres de grande taille, à croissance plutôt lente. Ils présentent des bourgeons épicormiques, situés au niveau du tronc ou des taillis, qui leur permettent de se régénérer rapidement après un dommage. De tels bourgeons ont été retrouvés sur des spécimens du Jurassique. De nos jours, des rats et certains oiseaux consomment ces plantes. Ils représentent une bonne source d'énergie mais uniquement si le temps de fermentation est assez long. Ils ne fournissent en revanche pas assez de protéines pour être consommés seuls. Les fossiles sont fréquemment rencontrés associés à des fossiles de sauropodes. Tous ces éléments laissent penser que ces arbres faisaient très probablement partie de l'alimentation des sauropodes.

Les cheirolepidiacées est un groupe éteint de conifères, développé principalement au Trias supérieur, perdant petit à petit de l'importance au Crétacé inférieur. Les restes retrouvés montrent une grande diversité morphologique puisque certains arbres peuvent atteindre 23 mètres, alors que d'autres, bas étaient regroupés en fourrés denses. Des formes succulentes ont peut-être également existé. Une grande diversité d'habitats est aussi reconnue : ils étaient présents aussi bien en régions arides et semi-arides qu'en zones tempérées humides. Leur capacité de régénération n'est pas connue mais leur longévité pouvait être très longue, jusqu'à plusieurs centaines d'années. Aucune espèce actuelle n'est assez proche pour qu'une étude de leur valeur nutritive ne soit envisageable, mais leur forte présence, souvent associée à des squelettes de sauropodes en font une source probable de nourriture pour ces derniers.

Les podocarpacées (fig. 19B) est un autre groupe dont il reste actuellement 18 genres existants, représentés par des arbres de 20 à 40 mètres de haut ainsi que des buissons poussant principalement en zones tempérées chaudes et en zones subtropicales dans l'hémisphère sud. Ces arbres grandissent généralement lentement mais peuvent vivre jusqu'à 1000 ans. Ils produisent peu de biomasse, bien que la présence de bourgeons épicormiques leur offre une bonne capacité de régénération. Les espèces actuelles présentent toutes une mauvaise digestibilité mais sont consommées par quelques espèces animales. Les spécimens du Jurassique ont des feuilles plus courtes, offrant sans doute moins de biomasse disponible pour les herbivores. Des sauropodes ont été retrouvés associés à des fossiles issus de ce groupe. Les podocarpacées devaient être consommés par les sauropodes, sans pour autant

être leur fourrage principal, étant donné la faible biomasse produite et leur mauvaise digestibilité.

Les cupressacées, représentés actuellement par 27 genres répartis sur tous les continents (excepté l'Antarctique), sont trouvés dès le Trias moyen. Ils peuvent présenter une croissance très rapide, atteindre des tailles exceptionnelles (jusqu'à 112 mètres pour *Sequoia sempervirens*), et sont deuxièmes dans le classement de la longévité. Ils offrent donc une biomasse importante, sont très digestibles et sont d'ailleurs consommés par de nombreux animaux actuels. Leur association fréquente avec des dépouilles de sauropodes ne laisse pas de doute sur leur part importante dans le régime alimentaire de ceux-ci.

Les pinacées est une famille de conifères apparue au Trias et caractérisée par ses feuilles en forme d'aiguilles. Ils sont de nos jours présents principalement dans l'hémisphère nord, dans les forêts boréales mais aussi au niveau des plaines. Leur capacité à former de véritables forêts leur permet de produire une biomasse importante, avec une capacité de régénération variable mais souvent bonne. Ils sont fréquemment consommés de nos jours, et présentent une bonne digestibilité. Ils ont également été mis en évidence à proximité de sauropodes et ont très probablement été consommés par eux.

(ii) Equisetum

Les prêles (equisétacées) sont une famille de plantes, aujourd'hui toutes herbacées, ayant peu évolué morphologiquement depuis le Trias. Elles se développent par des rhizomes, ce qui permet une croissance rapide, aussi bien sur des sols secs qu'humides. La tige est un cylindre creux, qui offre peu de biomasse, mais la croissance en larges fourrés et la grande facilité de régénération à partir du rhizome en fait une source abondante de nourriture. Elles sont, par ailleurs, une excellente source d'énergie. La faible évolution morphologique laisse imaginer une faible évolution des conditions de vie. Actuellement, les prêles font partie de l'alimentation de mammifères et d'oiseaux. Elles ont une large distribution au Mésozoïque, fréquemment associées à des sauropodes, pour qui elles étaient sans aucun doute une source majeure de nourriture.

(iii) Ginkgophytes

Le *Ginkgo biloba* est le dernier représentant des ginkgophytes, un groupe de plantes autrefois très diversifié. Le ginkgo peut vivre jusqu'à 3000 ans, atteindre jusqu'à 60 mètres de haut (avec une hauteur moyenne entre 20 et 30 mètres). Les ginkgophytes existaient également sous forme d'arbustes au Mésozoïque. Le ginkgo présente une grande tolérance climatique, une forte capacité de régénération mais une croissance lente et une reproduction sexuée peu efficace en zone de forêt. 10% de la biomasse de la plante est représentée par les feuilles, ce qui constitue une part importante et une source intéressante de nourriture. Les graines, en particulier, sont actuellement consommées par de nombreuses espèces animales. Des restes de gingkophytes ont été retrouvés avec des sauropodes, dont ils étaient également sans aucun doute, une source majeure de nourriture.

(iv) Les fougères

Les marattiacées est un groupe de fougères tropicales se présentant soit par des frondes à même le sol, soit par des frondes situées en haut d'une tige. Les 6 genres encore existants vivent tous en milieu tropical chaud et humide, à l'ombre de la canopée. Leurs frondes peuvent mesurer jusqu'à 8 mètres de long mais leur croissance, peu étudiée, semble plutôt lente. Les marattiacées n'ont jamais été retrouvées avec des restes de sauropodes, et étaient sans doute peu accessibles à ces derniers.

Les osmundacées sont retrouvées dès le Permien jusqu'à nos jours, où elles se développent sur les terrains humides de la majeure partie des continents. Les frondes se développent à même le sol et présentent une très bonne capacité de régénération. Des osmundacées ont été retrouvées avec des sauropodes et constituaient probablement une part mineure, mais récurrente, de leur régime alimentaire.

(v) Les cycadophytes

Les cycadophytes sont une famille de palmiers, représentée par 12 genres actuellement. Ils présentent des frondes persistantes, peuvent vivre plusieurs centaines d'années dans une grande variété d'environnements allant des zones tropicales et subtropicales aux régions tempérées chaudes, en passant par les zones arides. Leur croissance est lente et produit peu de biomasse : les frondes poussent de manière discontinue et leur reproduction végétative est lente également. Leur digestibilité est assez mauvaise et les espèces actuelles produisent des composés très toxiques. Ils apparaissent au cours du Carbonifère et sont retrouvés avec des sauropodes pour lesquels ils étaient néanmoins peu probablement une source de nourriture.

(vi) Les bennettitales

Les bennettitales constituent un groupe de palmier apparu au cours du Trias et disparu à la fin du Crétacé. Ils formaient souvent le bas étage des forêts du Trias puis se sont adaptés aux climats chauds et arides du Jurassique et du Crétacé. Ils présentaient des frondes plus courtes que celles des cycadophytes, ce qui laisse supposer que leur production de biomasse était moindre, mais l'absence d'information sur leur croissance, ainsi que sur leur capacité de régénération ne permet pas de dresser un tableau complet les concernant. De même, leur digestibilité est inconnue. Ils ont été retrouvés avec des sauropodes, sans qu'il soit possible de déterminer leur rôle dans leur alimentation.

De nombreuses autres plantes, dont il ne reste aucun descendant, ont également été retrouvées, soit sous forme de pollen, soit sous forme végétative. Ces plantes jouaient sans aucun doute un rôle dans l'alimentation des sauropodes qui ne pourra jamais être exploré. Les gymnospermes et les fougères, groupes auxquels appartiennent ces plantes, sont des

groupes très larges, avec de très grandes disparités en leur sein, aussi bien du point de vue de la croissance, que de celui de la digestibilité. Il n'est pas impossible qu'un taxon clé de l'alimentation des sauropodes fasse partie de ces espèces inconnues, masquant tout un pan du régime alimentaire de ces animaux.

Bien que les informations concernant certains taxons soient vouées à rester parcellaires, l'étude des taxons actuels révèle des informations précieuses, en particulier, en ce qui concerne la digestibilité. L'absence d'espèce actuelle permettant de couvrir les besoins de ces titans ne permet pas d'affirmer l'absence de telles espèces au cours du Mésozoïque.

b. Leur valeur nutritive

Si les sauropodes devaient se nourrir des plantes suscitées, celles-ci devaient pouvoir fournir les nutriments nécessaires à de tels géants. Il a longtemps été pensé que ces plantes étaient de valeur nutritive bien moindre que les angiospermes, du fait de leur écorce coriace, de leurs feuilles épineuses, dures et de leur richesse en composés peu digestes. Il en résultait que les sauropodes auraient dû consommer une quantité phénoménale de plante pour couvrir leurs besoins. Il semblait même peu envisageable qu'avec une telle source énergétique, les sauropodes aient pu soutenir un métabolisme élevé d'endotherme.

En 2008, Hummel *et al*. (135) ont voulu déterminer la qualité nutritionnelle des plantes du Jurassique. La digestion des plantes chez les herbivores passe toujours par une fermentation, dans une poche fermentaire située soit en amont de l'estomac (comme chez les ruminants), soit en aval (dans le caecum, comme chez le cheval). Pour les familles de plantes ayant laissé des descendants (Equisetum (prêles) ; ginkgo ; dicksoniacées, matoniacées et osmundacées (fougères) ; araucariacées, podocarpacées, taxodiacées (conifères)), une fermentation a été menée sur 72h dans un incubateur à 39°C par des micro-organismes ruminaux de panse de mouton (fig. 39). La relation entre la production de gaz et l'énergie métabolisable (EM) a été déterminée sur des plantes herbacées, utilisées comme témoin. L'expérience simule ici une fermentation par des ruminants. Pour des animaux dont la chambre fermentaire est caudale, une relation linéaire entre l'EM mesurée et l'EM qui serait obtenue dans de telles conditions a été déterminée. La matière sèche, les protéines brutes, les fibres pariétales (neutral detergent fibre, NDF), les acides gras (par extraction à l'éther) sont également mesurés.

Leur expérience permet de réfuter l'idée selon laquelle la valeur nutritive des plantes du Mésozoïque est mauvaise. Les feuilles de gymnospermes (conifères et ginkgo) et de fougères présentent, de manière générale, une énergie métabolisable seulement légèrement inférieure à celle des plantes herbacées. Le ginkgo et certains conifères (araucariacées) ont même des niveaux énergétiques comparables. Equisetum, longtemps considérée comme trop riche en silice pour être une source alimentaire, présente en réalité une énergie métabolisable élevée, même légèrement supérieure à celle de l'herbe. En revanche, les podocarpacées et les cycadophytes ont des niveaux énergétiques bas.

En ce qui concerne les protéines, toutes les plantes du Jurassique ont des teneurs plus basses, au mieux équivalentes, aux plantes herbacées actuelles. Le ginkgo est la plante la plus riche

(15.6% de la matière sèche (MS)), suivi par equisetum (11.7% de la MS) et les fougères (11.5% de la MS). Les cycadophytes, pauvres en énergie font en revanche partie des sources potentiellement importantes de protéines de l'époque avec des protéines brutes mesurées à 11.4%. Les araucariacées, au contraire, sont une source d'énergie exclusivement, avec des protéines brutes à 4.4% de la MS.

La teneur en fibre est globalement équivalente entre l'herbe et les plantes du Jurassique, avec un NDF estimé aux alentours de 60. Equisetum est moins fibreuse, avec un NDF de 48.

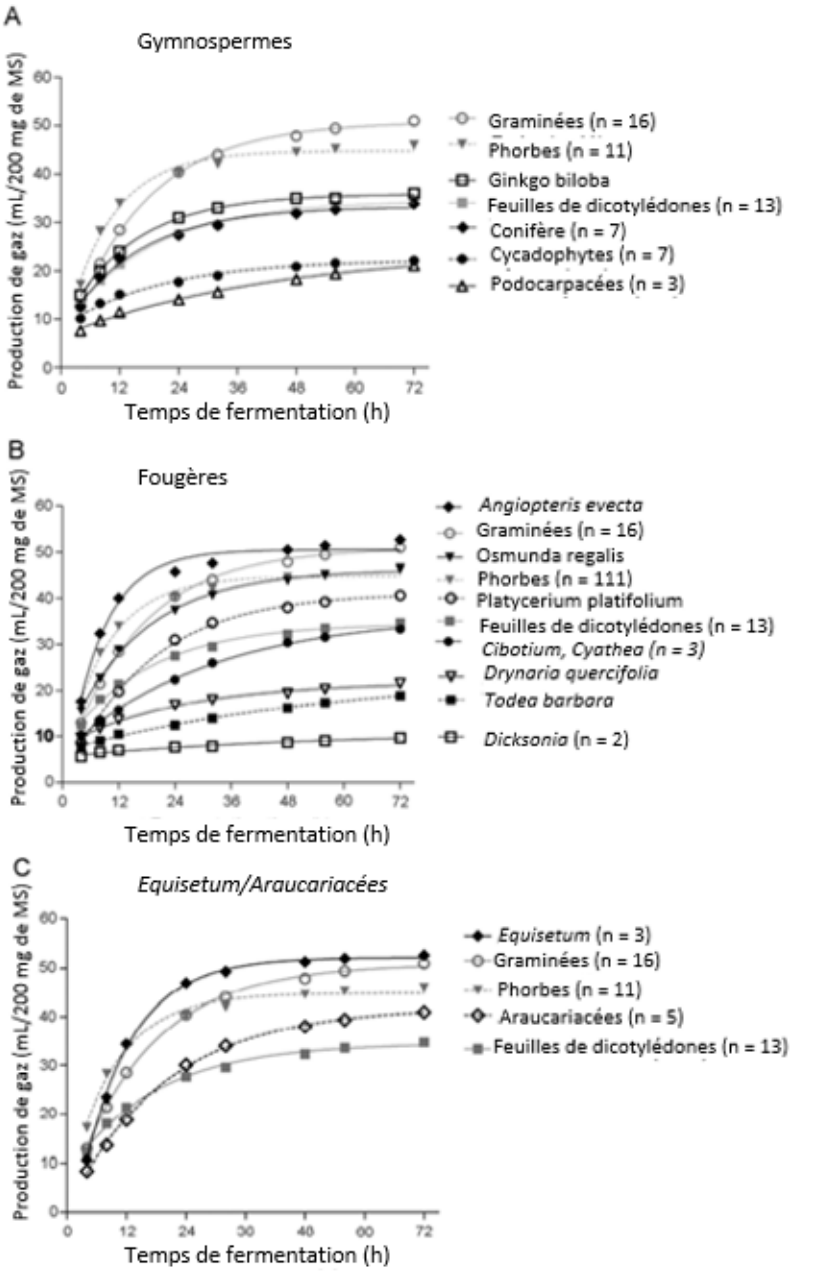

Figure 39 : Production de gaz par fermentation de plantes proches des plantes du Jurassique, comparée à des angiospermes (dicot leaf browse). A : chez des gymnospermes, B : chez des fougères, C : chez des araucariacées et equisetum. Les araucariacées produisent une quantité importante de gaz mais seulement si la fermentation dure assez longtemps (d'après 135)

Il est important de noter que la flore microbienne utilisée dans cette expérience est une flore spécialisée dans la fermentation de plantes herbacées et non pas des différentes plantes testées. Il est fort probable que la symbiose entre les sauropodes et leur flore ait sélectionné des micro-organismes plus efficaces dans la digestion des plantes de l'époque, avec comme conséquence, des valeurs nutritionnelles supérieures à celles mesurées.

Un autre point à relever, est la différence de la composition de l'atmosphère entre le Mésozoïque et notre époque. On sait que l'atmosphère était plus riche en dioxyde de carbone il y a 200 millions d'années, Gill *et al*. (136) ont donc tenté de reproduire ces conditions pour déterminer si elles ont pu exercer une influence sur l'énergie métabolisable des plantes et leur teneur en azote.

Les tests ont été réalisés sur *Polypodium vulgare* (une fougère), *Equisetum hyemale*, *Ranunculus acris* (un équivalent des angiospermes du Crétacé inférieur), *Metasequoia* (conifère taxodiacé), *Ginkgo biloba* et *Araucaria araucana* (conifère araucariacé). Les plantes ont poussé pendant 3 mois sous des teneurs de CO_2 variant entre 400, 800, 1200 et 2000ppmV, puis les graines issues de ces plantes ont été cultivées 3 mois dans les mêmes atmosphères.

L'énergie métabolisable varie significativement selon la teneur en CO_2 de l'atmosphère, avec une valeur maximale pour une teneur en CO_2 de 1200ppm pour 5 des 6 taxons étudiés. En revanche, la richesse en azote des plantes ne suit pas de tendance nette.

L'étude de la valeur nutritive des plantes ayant poussé sous l'atmosphère actuelle sous-estime donc probablement la valeur énergétique de celles-ci, mais influence vraisemblablement peu l'estimation de la teneur en azote.

2. Etude de l'appareil masticatoire

Les dents sont des éléments très fréquemment retrouvés lors des recherches paléontologiques, associées, ou non, au crâne dont elles sont issues. Chez les animaux actuels, on note une forte corrélation entre le régime alimentaire des animaux et la morphologie de leurs dents. Leur étude semble donc fondamentale pour comprendre le comportement alimentaire des sauropodes.

A. Caractéristiques générales

Rapidement dans l'évolution des sauropodes, on retrouve les caractéristiques principales des dents de sauropodes, conservées par la suite au cours de l'évolution de ce clade (137). Les dents des sauropodes sont caractérisées par

- Une homodontie, soit un aspect semblable des dents sur toute la série dentaire
- Une forme spatulée avec une base élargie avec une face linguale concaves, retrouvée dès *Amygdalodon patagonicus*, sauropode du Jurassique moyen, alors qu'elle est absente chez *Kunmingosaurus wudingensis*, sauropode plus basal du Jurassique inférieur, qui présente des dents de forme lancéolée

- Un sillon buccal en face mésiale et distale des dents (les premières apparitions de ce type de sillon sont uniquement distales, comme chez *Chinshakiangosaurus chunghoensis*, sauropode du Jurassique inférieur)
- Un plissement de l'émail caractéristique, qui apparait, d'abord peu développé, chez les premiers anchisauria comme *Mussaurus patagonicus* ou *Anchisaurus polyzelus* alors que les dents des sauropodomorphes plus basaux, comme *Plateosaurus*, sont lisses.

La présence de fines dentelures sur les dents est un caractère inconstant au cours de l'évolution des sauropodes. De même, l'occlusion dentaire est présente chez tous les Eusauropodes mais son évolution est passée par diverses étapes.

Le crâne classique des sauropodes est acinétique, c'est-à-dire qu'il ne présente pas d'articulation mobile entre les os du crânes (131). L'extrémité rostrale du crâne des prosauropodes est fine et pointue, elle devient arrondie chez les sauropodes. Les narines sont toujours situées très caudalement (entre les orbites chez *Diplodocus* par exemple), ce qui a laissé certains auteurs penser que les sauropodes arboraient une trompe. Cependant, l'étude du crâne révèle un foramen facial, qui abrite le nerf facial, de petite taille chez les sauropodes. Or le nerf facial, qui innerve la trompe chez les mammifères actuels, est très développé dans les espèces qui en possèdent une (138).

L'absence de crête sur la mandibule et la mâchoire supérieure est un indice d'absence de joue charnue chez les sauropodes, ce qui permet une ouverture plus grande de la bouche, mais limite la capacité de mastication. L'appareil hyoïde est robuste chez de nombreux sauropodes (*Brachiosaurus*, *Camarasaurus*, *Omeisaurus*) ce qui pourrait indiquer une langue puissante, potentiellement utilisée pour la préhension. Les mandibules des sauropodes sont robustes et profondes au niveau de la symphyse, ce qui augmente la force des portions de mâchoire portant les dents.

L'anatomie du crâne et la forme des dents sont en faveur d'une absence de mastication chez les sauropodes. En effet, l'absence de joue et la musculature masticatoire trop faible ne permet pas ce genre de mouvement. De même, les dents, en particulier celles des diplodocidés et des titanosaures, sont trop fines et fragiles pour une mastication efficace.

B. Etudes spéciales

Cependant, les dents de sauropodes présentent également une certaine diversité au sein des différents groupes qui composent cet ordre. Cette hétérogénéité est le fruit de l'adaptation des divers groupes à des niches écologiques différentes (131).

a. Paramètres étudiés

(i) Les micro-usures

La séparation des niches écologiques chez les sauropodes passe avant tout par la consommation d'aliments se différenciant par leur fibrosité et leur hauteur. Elle se manifeste sur les fossiles par une adaptation de la forme des dents et des os de la mâchoires (qui *in vivo*

exerçaient une influence sur l'orientation et l'efficacité des muscles masticateurs). La fibrosité des aliments consommés et leur hauteur entraînent également des répercussions sur les micro-usures observées à la surface des dents.

L'étude des micro-usures a largement été utilisée pour prédire le type de végétation consommé préférentiellement par différentes espèces de sauropode, avec toutefois des variations dans l'interprétation des différentes figures observées :

- Les fosses : ce sont des éléments profonds et subcirculaires. Leur nombre est lié à la quantité de poussière ingérée en même temps que la plante. Les animaux consommant des plantes en hauteur en présentent moins que ceux qui consomment des plantes au niveau du sol. Selon Fiorillo (139), les fosses sont également liées à la fibrosité de l'aliment.
- Les gouges : ce sont des éléments aplatis au pôles, aux contours irréguliers. Elles sont liées à la consommation de spores ou de graines.
- Les rayures : ce sont des éléments au moins 4 fois plus longs que larges selon Whitlock et Farke (140), et 2 fois plus longs que larges chez Fiorillo. La quantité de poussière n'a pas d'influence sur le nombre de rayures, en revanche, elle diminue leur largeur. Un aliment siliceux va provoquer des rayures plus larges et un aliment ligneux, des rayures grossières. Leur orientation n'est pas interprétée de la même manière par tous les auteurs : selon Fiorillo, l'orientation dépend de l'orientation du mouvement de la mâchoire, alors que pour Whitlock et Farke, des rayures suivant toutes le même axe sont signe d'aliment peu fibreux, au contraire, des rayures non orientées sont provoquées par un aliment cassant.

(ii) La forme des dents

Button *et al.* (141) distinguent deux grandes tendances : les sauropodes à couronnes larges, dont les dents et le crâne robuste sont adaptés à une action de cisaillement des végétaux qui leur permet de consommer des végétaux plus grossiers ; et les sauropodes à couronnes étroites, dont les dents en forme de bâtonnet et le crâne plus léger seraient associés à une consommation d'éléments moins fibreux, ce qui passe par une plus grande sélection de la ration. La plus grande sélection de l'aliment peut par exemple passer par l'effeuillage des branches avec l'utilisation des dents comme râteau.

En étudiant les dents d'embryons de *Lufengosaurus*, un sauropodomorphe, Reisz *et al.* (142) ont pu observer que les différentes générations de dents présentes dans la mâchoire sont de formes différentes. Elles évoluent progressivement de dents allongées et cylindriques, proches des dents à couronne étroite, à des dents de plus en plus aplaties labio-lingualement, proches des dents à couronne large (fig. 40). Ils émettent alors l'hypothèse que les dents à couronne étroite sont un caractère embryologique conservé par certaines espèces, une pédomorphose, ce qui pourrait expliquer son apparition dans diverses familles de sauropodes.

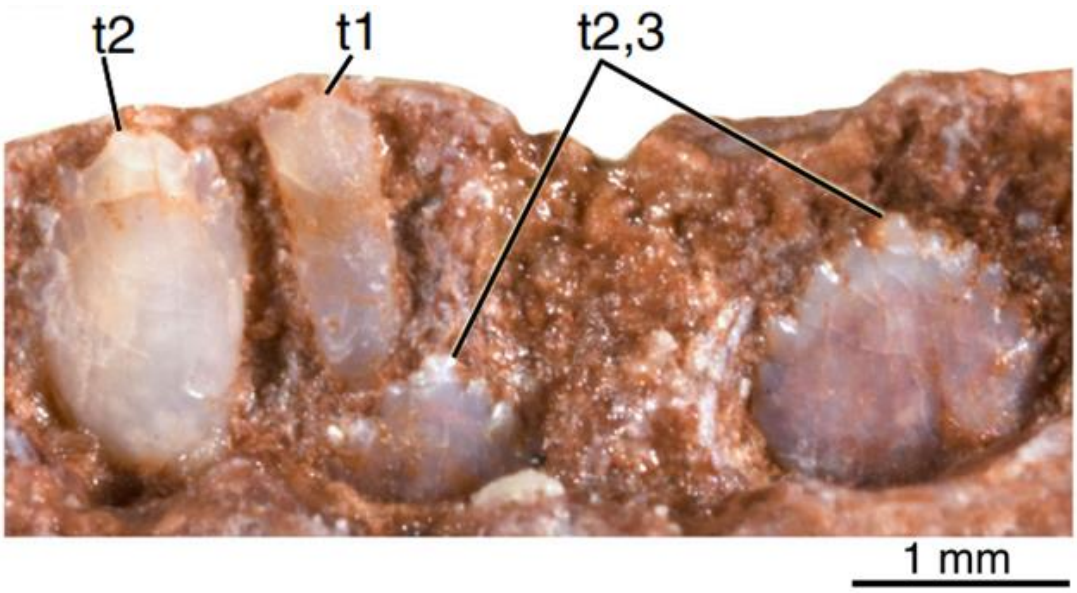

Figure 40 : Vue latérale d'un os maxillaire gauche d'embryon de Lufengosaurus *montrant quatre dents embryonnaires. t1 : dent 1, dent embryonnaire la plus âgée, t2-3 : dents de remplacement plus jeunes. La dent la plus âgée a une forme cylindrique avec une couronne étroite alors que les dents de remplacement ont un aspect spatulé rappelant les dents à couronne large (142)*

(iii) Les isotopes du carbone

Selon le type de photosynthèse utilisée par la plante, ses conditions de développement (luminosité, stress hydrique, disponibilité des nutriments, température), elle s'enrichie plus ou moins en carbone 13, l'un des trois isotopes du carbone. Le carbone ingéré par l'animal sert ensuite de base à la production de sa propre matière organique, en particulier, l'hydroxyapatite présente dans l'émail (fig. 41). L'étude des isotopes du carbone présents dans l'émail des sauropodes peut alors être un indicateur de son alimentation (55). Cette mesure est représentée par le $\delta^{13}C$, la différence de concentration en ^{13}C dans la dent par rapport à une concentration purement aléatoire. Cette approche reste toutefois assez peu précise du fait du peu de connaissance des profils d'isotopes dans les plantes du Mésozoïque (en particulier pour les espèces éteintes), du peu de différence entre les profils isotopiques des différentes plantes et des altérations diagenétiques.

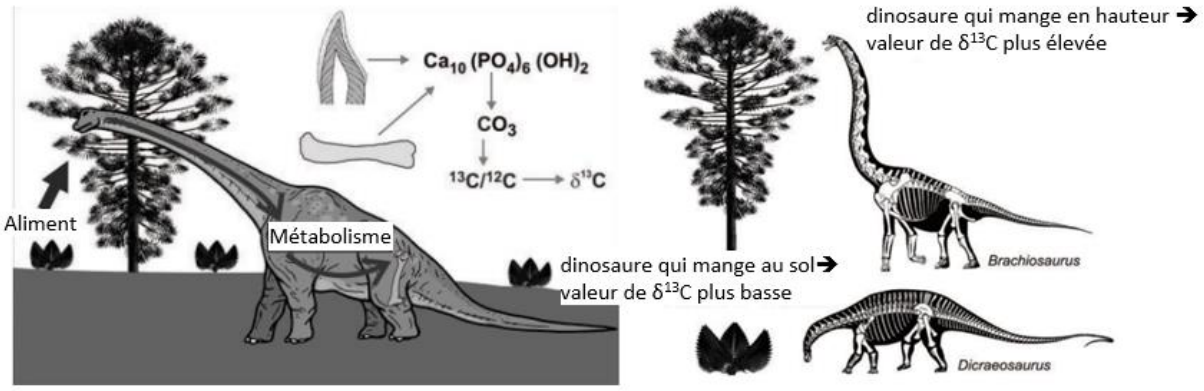

Figure 41 : Représentation schématique de la détermination de l'alimentation par les isotopes du carbone. L'animal consomme certains isotopes qui seront intégrés dans son hydroxyapatite par le métabolisme. En fonction des plantes consommées, la proportion en isotope varie (d'après 54)

(iv) La forme du museau

Whitlock et Farke (140) distinguent une autre dichotomie basée sur la forme du museau : certains sauropodes présentent des museaux fins, qui seraient plutôt adaptés au broutage (défini ici comme la consommation de végétaux en hauteur) ; d'autres présentent des museaux carrés, qui seraient plutôt liés au pâturage (défini ici comme la consommation de végétaux situés au sol). Cette interprétation se base sur l'observation d'espèces herbivores actuelles comme les rhinocéros : le rhinocéros blanc (*Ceratotherium simum*), au museau carré, est un pâtureur, tandis que le rhinocéros noir (*Diceros bicornis*), au museau fin, se nourrit de feuilles et jeunes pousses d'arbre. Cette différence de forme du museau peut être mesurée grâce au rapport entre la largeur de l'arcade incisive sur la profondeur de cette même arcade. Les auteurs définissent ainsi l'index d'arcade (IA), qui caractérise un museau carré s'il est supérieur à 1, et un museau fin s'il est inférieur à 1 (fig. 42).

Les parties suivantes sont consacrées à l'étude des spécificités des appareils masticatoires de quelques genres de sauropode. Pour chaque genre, seront évoqués la myologie, reconstituée à partir de l'étude des crânes (143), la forme des dents, les figures de micro-usure observées à leur surface, et éventuellement d'autres paramètres disponibles dans la littérature, le tout permettant d'émettre des hypothèses quant à la niche écologique occupée par le genre étudié. Un paramètre non pris en compte dans cette partie est la position et la mobilité du cou, qui dicte la hauteur que peuvent atteindre les différentes espèces.

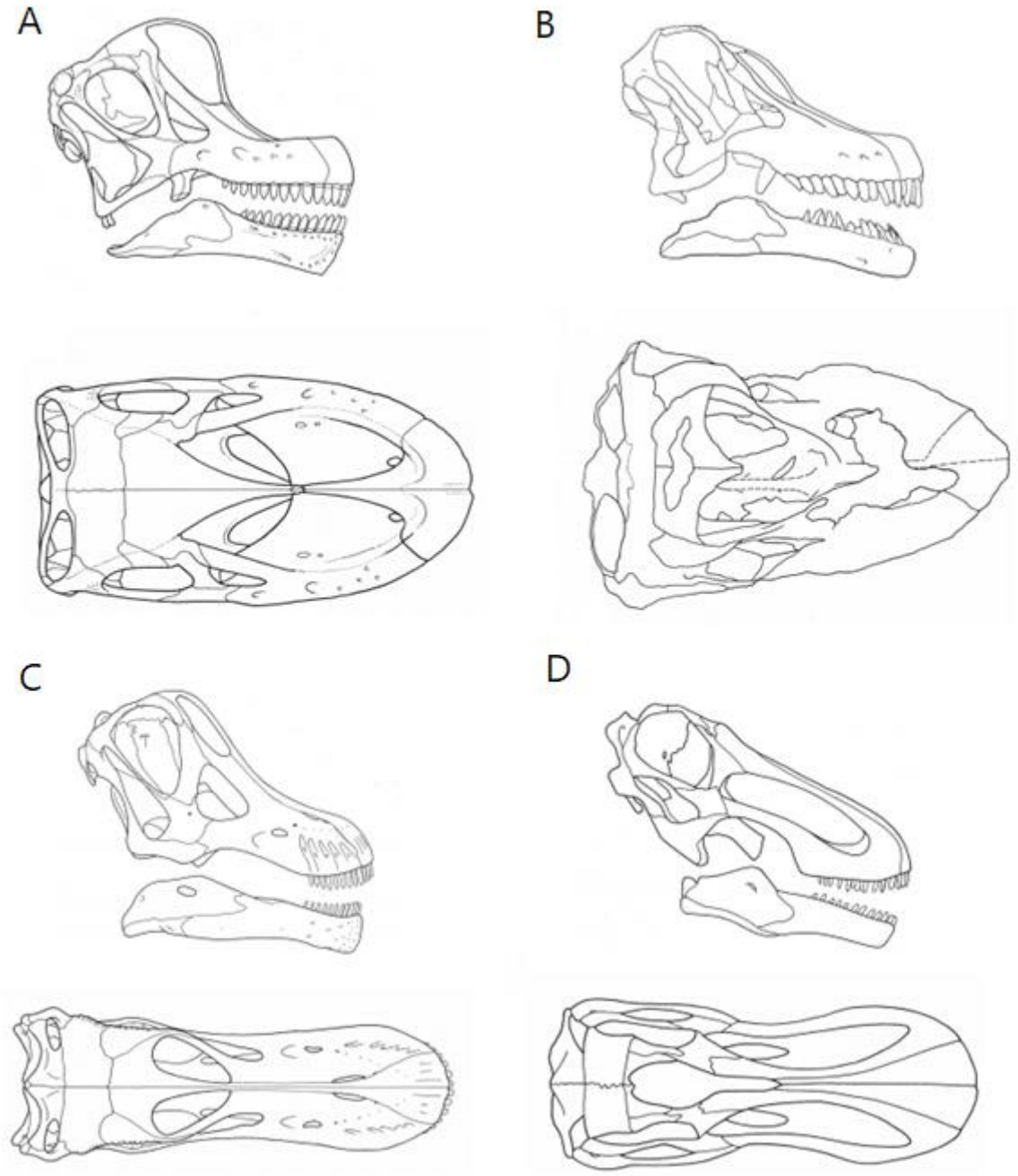

Figure 42 : Diversité des formes de crâne et de museau chez les sauropodes. A : Giraffatitan brancai*, B :* Sarmientosaurus musacchioi*, C :* Nemegtosaurus mongoliensis*, D :* Rapetosaurus krausei *(d'après 143)*

b. Diplodocus

Upchurch et Barrett (131) décrivent les dents de *Diplodocus* comme longues et élancées, elliptiques en section transverse par une légère courbure linguale mais dont les bords médial et distal sont parallèles (fig. 45A). Elles ne présentent pas de sillon labial ou lingual, ni de dentelure et leur apex est arrondi. Ces dents sont procombantes, c'est-à-dire que leur grand

axe est orienté rostro-ventralement pour les dents supérieures et rostro-dorsalement pour les dents inférieures. Les dents supérieures un légèrement plus longues et robustes que les inférieures. Ces dents entrent dans la catégorie « dents à couronne étroite » définie par Button. Leurs tables d'usure sont larges, apicales, avec un angle de 45° sur la face labiale.

Les micro-usures décrites par Christiansen (145) sont principalement de fines rayures, plutôt en faveur d'une alimentation basée sur une végétation peu abrasive. Whitlock et Farke (140), remarquent, eux, de nombreuses fosses, plutôt en accord avec une nourriture située proche du sol. Selon leurs observations, les rayures sont plutôt parallèles, ce qui est cohérent avec la consommation d'un aliment tendre, de type fougère, récolté près du sol. Upchurch et Barrett (131) mettent en avant de fines rayures orientées labio-lingualement et de larges fosses, qu'ils considèrent cohérentes avec un effeuillage. Fiorillo (139), enfin, remarque principalement des rayures, fines et grossières, qu'il met en lien soit avec une alimentation peu fibreuse, soit avec une alimentation en hauteur.

Le profil d'isotope du carbone de *Diplodocus* est en faveur d'ingestion de plantes à $\delta^{13}C$ bas, comme les fougères et les prêles, et serait donc plutôt en faveur d'une consommation de plantes proches du sol.

En ce qui concerne la myologie, l'os carré est orienté avec un angle faible, contrairement à ce qui peut être observé chez les autres sauropodes et la chambre adductrice présente une fenêtre infratemporale étroite. Ces deux traits impliquent une musculature temporale faible par rapport à la musculature ptérygoïdienne. L'importance prise par la musculature ptérygoïdienne et son axe d'action, plus vertical, rendent le crâne adapté à l'effeuillage (146). Toutefois, la cavité glénoïde de petite taille et au processus articulaire allongé indique que les mouvements antéro-postérieurs de la mâchoire sont très limités (147). Si *Diplodocus* se nourrit par effeuillage, le mouvement doit alors être mené par la musculature du cou. Les marges ventrales de l'os maxillaire et de l'os dentaire ont pu former un feuillet osseux se chevauchant quand les mâchoires étaient closes, servant alors de joue pour limiter que le contenu buccale ne sorte par les marges latérales (131).

Les études biomécaniques des contraintes subies par le crâne de *Diplodocus* montrent que l'écorçage n'est pas un mode d'alimentation envisageable, car imposerait des contraintes trop importantes. En revanche l'effeuillage et le cisaillement des végétaux sont compatibles avec la structure du crâne. Les contraintes imposées aux dents seraient alors élevées et pourrait expliquer un renouvellement fréquent (148). Avec le même type d'analyse, Button *et al*. (141) met en évidence une force de morsure assez faible, peu en accord avec la consommation d'aliments grossiers, comme le laissait déjà imaginer le type de micro-usures. Par ailleurs, les auteurs constatent une musculature cranio-cervicale de ventro-flexion importante, indiquant que les mouvements de la tête auraient été d'une grande importance, comme on peut l'attendre dans le cadre d'une alimentation par effeuillage.

Les crânes de sauropodes sont des structures fragiles, le plus souvent observées par leur face latérale qui est directement apparente, emprisonnée dans sa matrice. Tschopp *et al*. (149) ont pu observer la face médiale d'un crane de *Diplodocus* et ont pu mettre en évidence que les os du crâne sont liés entre eux par des zones de superposition. Ce pattern est observé chez

d'autres dinosaures, comme *Allosaurus* (dinosaure théropode) et a été interprété comme un mécanisme d'absorption des chocs lors des mouvements de la mâchoire. Une même fonction, associée à l'effeuillage chez les sauropodes, est retenue par les auteurs.

Le museau de *Diploducus* est carré, son index d'arcade étant de 1.2 (140). Selon l'interprétation de l'auteur, *Diplodocus* se nourrirait plutôt de plantes basses, et non par effeuillage comme suggéré par ailleurs.

Comme mentionné plus haut, *Diplodocus* présentait vraisemblablement un taux de renouvellement des dents élevé. Chez les sauropodes, chaque alvéole comprend plusieurs de dents de remplacement. Les lignes de Von Ebner (fig. 43) représentent les dépôts quotidiens de dentine sur les dents lors de leur formation. La soustraction du nombre de ligne de Von Ebner entre deux dents consécutives d'une même alvéole permet de calculer le temps de renouvellement des dents. Ainsi, chez *Diplodocus*, les dents mettent environ 185 jours à se former et sont remplacées tous les 35 jours. Bien qu'important, ce n'est pourtant pas le taux de renouvellement le plus élevé chez les sauropodes, étant donné que celui de *Nigersaurus*, est estimé à 14 jours (150,151).

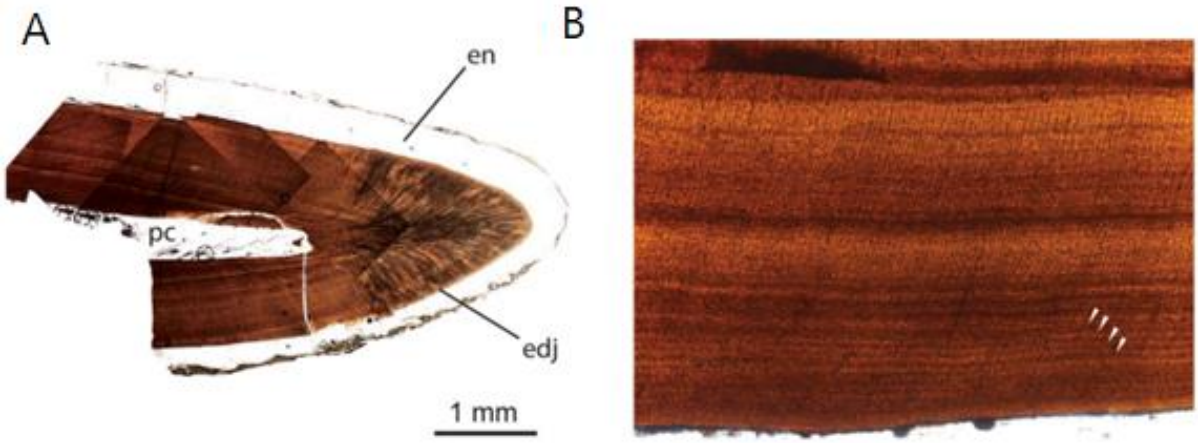

Figure 43 : A : Coupe longitudinale d'une dent de Diplodocus*. B : Grossissement, les flèches blanches indiquent des lignes de Von Ebner consécutives. edj : jonction émail-dentine, en : émail (151)*

Les informations obtenues sur le type d'aliment consommé par *Diplodocus* sont assez contradictoires : une partie semble indiquer qu'ils consommaient des aliments près du sol, mais l'autre est en faveur d'une alimentation par effeuillage, donc en hauteur. La seule certitude est que les végétaux consommés étaient peu fibreux.

c. Brachiosaurus

Upchurch et Barrett (131) décrivent les dents des brachiosauridés comme spatulées, assez élancées et dont la couronne est seulement légèrement élargie médio-distalement (fig. 45B).

Ces dents présentent quelques dentelures à l'apex des dents non usées. Les tables d'usure typiques des sauropodes, médiale et distale ne sont présentes que sur quelques dents. Au contraire, la plupart portent une facette d'usure subtriangulaire à l'apex de la couronne, sur la face ventro-linguale pour les dents supérieures et dorso-labiale pour les dents inférieures.

Les micro-usures de *Brachiosaurus* décrites par Fiorillo (139) sont constituées de larges rayures et de fosses. Whitlock et Farke rapportent un pattern similaire et remarquent que les rayures sont fréquemment entrecroisées, ce qui indique la consommation d'un aliment grossier.

L'analyse des isotopes du carbone (55) dans l'émail montre un $\delta^{13}C$ bas, ce qui serait plutôt en accord avec une alimentation à base de fougères et de prêles. Cependant, le spécimen étudié provient d'un environnement plus sec que celui des autres espèces. Or, la valeur du $\delta^{13}C$ peut être influencée par le stress hydrique subi par les plantes. Les auteurs n'excluent donc pas une alimentation à base de conifères (sauf araucariacées).

Upchurch et Barrett (131) décrivent des muscles adducteurs de la mâchoire très inclinés, ce qui implique des mouvements principalement verticaux, possiblement associés à des mouvements de cisaillement. Chez les sauropodes à couronnes larges, Nabavizadeh (146) rapporte une musculature adductrice dont l'avantage mécanique est optimisé par son origine sur une éminence coronoïde élevée et l'extension ventrale chambre adductrice. Ces traits sont associés à une force de morsure supérieure à celle de *Diplodocus*.

L'index d'arcade calculé par Whitlock et Farke (140) est de 0.6, ce qui indique un museau fin, adapté à une alimentation sélective en hauteur.

Le taux de renouvellement des dents de *Brachiosaurus* n'est pas connu, mais il possédait au moins trois dents de remplacement (151).

Le mécanisme d'alimentation de *Brachiosaurus* n'est pas entièrement résolu. La plupart des auteurs évoquent une alimentation en hauteur du fait de la conformation générale de son corps, avec des membres antérieurs plus longs que les postérieurs, sans que cet *a priori* ne puisse être confirmé par l'étude de l'appareil masticatoire.

d. Camarasaurus

Les dents de *Camarasaurus* sont larges, avec une face linguale de concavité marquée et sans dentelure (fig. 45C). La base de la couronne est élargie labio-lingualement et la face labiale est striée de sillons parallèles aux bords mésial et distal. Les tables d'usure sont généralement mésiales et distales, plus marquées sur les dents placées rostralement (131).

Les micro-usures observées par Fiorillo (139) se composent de rayures, les larges étant plus fréquentes que les fines, et de fosses. Ce pattern serait lié à une alimentation plutôt fibreuse. Cependant, Fiorillo remarque quelques individus dont le pattern de micro-usure est proche de celui de *Diplodocus*. Il émet l'hypothèse qu'il s'agit de dents de jeunes individus qui consommeraient des plantes plus tendres, potentiellement pour des raisons d'accessibilité, les plantes consommées par les adultes étant trop hautes. Pour Christiansen (145), la table

d'usure est présente sur toutes les dents, même celles situées très distalement dans la série dentaire et les micro-usures sont composées, comme décrit par Fiorillo, de larges rayures irrégulières et de fosses. Selon cet auteur, ces éléments sont également en faveur d'une alimentation fibreuse, et il ajoute que *Camarasaurus* utilise toutes ses dents dans la prise de nourriture.

Le profil d'isotope de *Camarasaurus* (55) est intermédiaire, et est interprété comme indice d'une stratégie alimentaire généraliste, en accord avec ses dents élargies, qui permettent de consommer de la nourriture grossière.

Christiansen (145) dépeint un crâne adapté à supporter le stress compressif généré par la mastication, grâce à une large zone d'insertion des muscles adducteurs postérieurs et externes. De même, le processus coronoïde est très développé et la mâchoire inférieure est très massive. Ces observations sont en accord avec l'étude biomécanique de Young *et al*. (148), qui indique que *Camarasaurus* est capable de générer une morsure d'une force supérieure à celle de *Diplodocus*, là encore, en accord avec l'idée que cette espèce est adaptée à la consommation d'aliments fibreux. Upchurch et Barrett (131) ajoutent que l'articulation de la mâchoire et la musculature sont adaptées à des mouvements antéro-postérieurs et verticaux, argument de plus en faveur d'une stratégie alimentaire généraliste.

L'index d'arcade de Camarasaurus est de 0.4. La forme de son museau est donc en faveur d'un comportement de broutage.

Le rythme de remplacement de *Camarasaurus*, calculé comme pour *Diplodocus* à partir des lignes de Von Ebner, est de 62 jours, avec une durée de formation des dents estimée à 315 jours (151). L'émail mesure environ 1 millimètre d'épaisseur, sans doute lié à une plus grande résistance des dents que chez *Diplodocus* et donc un taux de remplacement plus bas. En étudiant les dents de remplacement de *Camarasaurus*, Wiersma et Sander (152) ont remarqué qu'avant de tomber, la racine de la dent usée est déjà presque entièrement résorbée, et, pourtant, la dent tient encore en place. Ils émettent l'hypothèse qu'une structure en forme de bec, formée de tissus conjonctifs kératinisés, maintient ces dents. Ce « bec » aurait eu comme principale fonction de protéger la base des dents de l'usure mais il est possible qu'il ait participé à la prise alimentaire.

Pour *Camarasaurus*, toutes les informations convergent vers une stratégie généraliste, basée sur la consommation d'aliments grossiers, aussi bien en hauteur que près du sol.

e. Les titanosaures

La morphologie des dents de titanosaures est très similaire de celle de *Diplodocus* puisqu'elles sont longues et élancées et dépourvues de dentelures (fig. 45D). La face labiale est légèrement concave chez certaines espèces. Les bords mésial et distal se rencontrent en une crête acérée qui descend sur la dent, leur donnant un aspect en ciseau. Toutes les dents fonctionnelles présentent au moins une facette d'usure, issue de l'occlusion dentaire mais certaines dents présentent jusqu'à quatre facettes. La majorité des dents ont une table d'usure labiale, plus développée, et une table d'usure linguale.

Les micro-usures observables sur ces facettes sont principalement de fines rayures orientées parallèlement au grand axe de la facette, indiquant des mouvements principalement verticaux de la mâchoire. Des petites fosses sont également présentes (fig. 44). L'alimentation inférée à partir de ce pattern de micro-usure serait plutôt basée sur des végétaux tendres, mais la très grande diversité des titanosaures, et leur grande diversité d'habitat laisse supposer des régimes alimentaires variés.

Les crânes de titanosaures sont encore mal connus. En particulier, peu d'information sur la musculature ou la forme de la mâchoire ont pu être tirées de l'étude des spécimens connus. Si les crânes de titanosaures les plus basaux restent proches de ceux de *Brachiosaurus*, les espèces plus tardives ont des crânes de bas et allongés comme chez *Diplodocus* (144). Un mode d'alimentation similaire à celui observé chez ce dernier, basé sur l'effeuillage des branches, est donc suggéré mais, là encore, la grande diversité des titanosaures a sans doute donné lieu à une grande variabilité dans les modes d'alimentation.

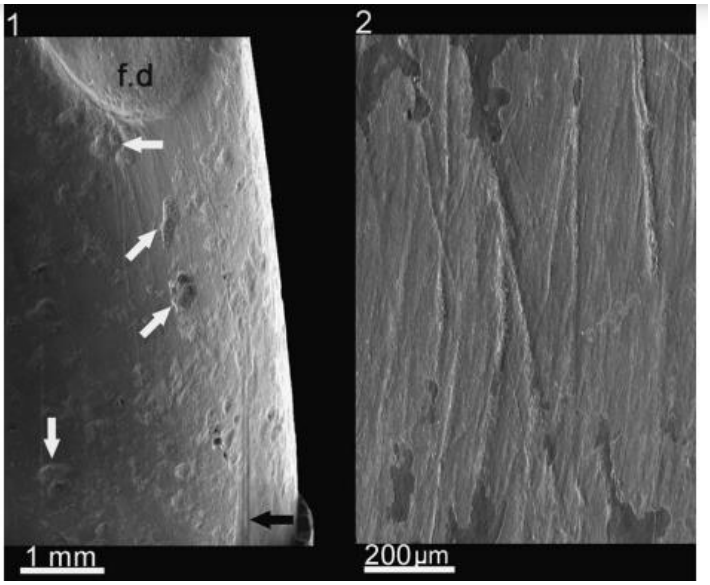

Figure 44 : Dent de titanosaure indéterminé. 1 : Facette d'usure avec micro-usures, les flèches blanches montrent des fosses et les flèches noires montrent des rayures. 2 : Détail de la facette d'usure, de fines rayures sont observables. f.d : facette d'usure (153)

Les alvéoles dentaires contiennent en général trois dents de remplacement. Les dents sont remplacées de manière successive : les dents les plus distales sont remplacées en premier et une vague de remplacement parcourt la mandibule vers sa partie crâniale. Le taux de remplacement des dents n'a pas été calculé, mais la faible différence de taille entre la dent fonctionnelle et la première de remplacement suggère un temps d'utilisation court (153).

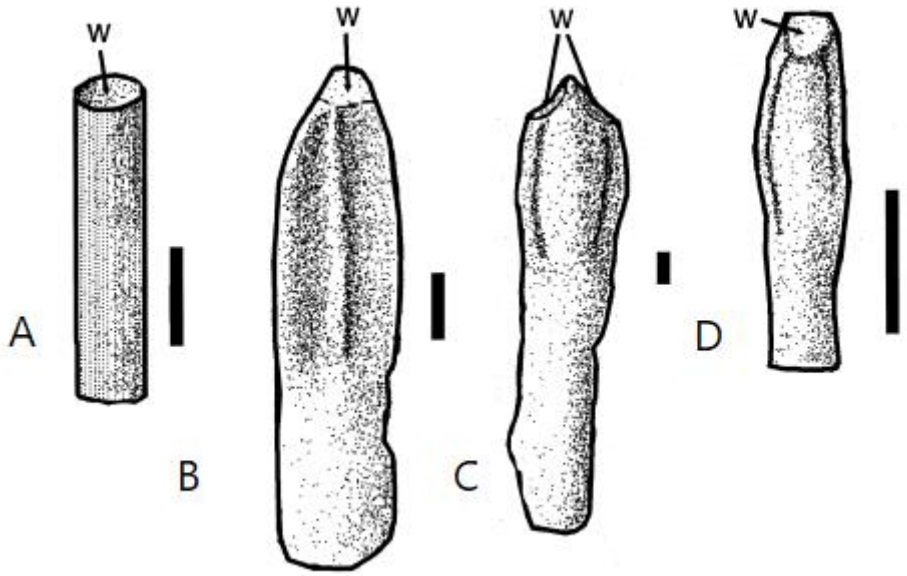

Figure 45 : Diversité de la morphologie des dents de sauropodes. A : Diplodocus*, B :* Brachiosaurus*, C :* Camarasaurus*, D : titanosaure non identifié. w : table d'usure (d'après 130)*

Les sauropodes présentaient des stratégies alimentaires très variées liées à des besoins énergétiques très importants, qui devaient être comblés par la consommation d'une quantité effroyable de végétaux. Or, les nombreuses espèces de sauropodes n'auraient pu s'alimenter sans avoir un fort impact sur la flore sans la consommation de plantes diverses, à des hauteurs différentes.

3. La digestion

A. L'estomac

L'estomac est la poche du tractus digestif où a lieu la digestion enzymatique des aliments. Chez les oiseaux, il présente une partie très musculeuse, le gésier, qui permet, par ses contractions, la réduction des aliments en de fines particules qui offriront une surface de contact plus importante avec les enzymes, et les micro-organismes de fermentation par la suite. L'effet abrasif du gésier est augmenté chez les oiseaux par l'ingestion de petits cailloux, les gastrolithes. Ce gésier est une adaptation à l'absence de mastication. Les sauropodes ne machaient probablement pas leurs aliments non plus, l'existence de gésiers chez les sauropodes n'est donc pas improbable. Cette hypothèse a été soutenue par la découverte, dès 1907, de potentiels gastrolithes. En 1985, un nouveau sauropode est découvert associé à 64 pierres polies, situées proches des côtes abdominales, soit à la place supposée de l'estomac, et ont donc été interprétées comme étant des gastrolithes (154).

L'étude des gastrolithes des oiseaux met cependant en doute cette interprétation (155). L'étude porte sur 300 autruches d'élevage, de poids connu, dont le poids absolu et relatif des gastrolithes est mesuré lors de l'abattage des animaux. Le choix s'est porté sur les autruches

en partie car leur régime alimentaire est composé de matériel végétal fibreux, sans doute proche de celui des sauropodes. L'étude est complétée par une revue de la bibliographie portant sur 26 espèces d'oiseaux de toute taille et de tout régime alimentaire. Le poids relatif des gastrolithes est relativement constant chez les oiseaux, de l'ordre de 1% du poids du corps. Au contraire, chez les 3 sauropodes étudiés, le poids relatif maximum est de 0.03% (15kg de pierres chez un *Seismosaurus* de 50 tonnes), soit une quantité bien moindre, sans doute inférieure à celle nécessaire pour une réduction efficace des aliments. On peut noter également que les gastrolithes retrouvés avec les sauropodes sont toujours de petite taille par rapport à la carcasse.

Par ailleurs, les pierres retrouvées dans les carcasses sont toujours polies. Or l'expérience montre que les gastrolithes ont plutôt tendance à être des pierres rugueuses, modelées par l'environnement extrêmement abrasif du gésier (156). La nature des pierres retrouvées est également peu en accord avec une fonction de gastrolithe. Ce sont souvent des roches peu résistantes comme des grès ou des siltites.

Enfin, bien peu de restes de gastrolithes de sauropodes ont été retrouvés (157). En comparaison, il est très fréquent de trouver des restes de gésiers chez des oiseaux ou des crocodiles. L'explication la plus probable est, qu'au vu de la stratégie très peu sélective d'ingestion de végétaux, les sauropodes aient avalé accidentellement des pierres, lesquelles auraient par la suite stagné plus ou moins longtemps dans l'estomac. La consommation de pierre, aurait toutefois pu être intentionnelle, comme source de calcium par exemple.

B. Une chambre de fermentation

Les chambres de fermentation sont présentes chez la grande majorité des herbivores actuels et chez tous les herbivores de plus de 200 kilogrammes (158). L'absence de production d'enzyme en capacité d'hydrolyser la cellulose contenue dans tous les végétaux oblige les vertébrés en consommant à s'associer à des micro-organismes pour aboutir à une digestion efficace de leurs aliments. Le panda est un exemple d'animal herbivore ne présentant pas de poche de fermentation. La majeure partie de ses journées est occupée à manger 30-40 kilogrammes de bambous, pour n'en retirer qu'une quantité d'énergie bien faible, prouvant par là-même une digestion terriblement inefficace. Avec un système digestif semblable, des sauropodes 100 fois plus lourds auraient dû consommer une quantité effroyable de végétaux pour subvenir à leurs besoins.

Les poches de fermentation sont présentes chez des mammifères, des oiseaux, des reptiles (tortues, iguanes) et des poissons. Une telle convergence anatomique chez des groupes aussi divers montre là encore l'efficacité de ce mécanisme. Elles se présentent soit sous la forme d'un fermenteur antérieur, situé en amont de l'estomac glandulaire, soit sous la forme d'un fermenteur postérieur, en aval de l'estomac glandulaire. (158)

Le fermenteur antérieur, le moins courant, est présent chez les ruminants, les camélidés, l'hippopotame, le pécari, le singe colobus, le paresseux, le kangourou, le hamster et le campagnol. Il n'a été rapporté que chez un seul oiseau, le hoazin huppé, et jamais chez des

reptiles. Les aliments arrivent directement de la bouche de l'animal dans le fermenteur, n'ayant subis comme processus de réduction que la mastication. Les fermentations étant bien plus efficaces sur de fines particules, le fermenteur antérieur n'est vraiment intéressant que si la mastication est intense, ce qui n'était pas le cas des sauropodes (159).

La poche de fermentation postérieure, en revanche, permet une première digestion par l'estomac glandulaire. Son principal intérêt est de permettre une ingestion plus importante qu'un fermenteur antérieur. En effet, quel que soit le niveau de consommation, l'estomac glandulaire effectue une première digestion qui permet l'absorption de tous les nutriments qui peuvent être digérés par l'animal lui-même. Puis le reste du bol alimentaire demeure dans le fermenteur, plus ou moins longtemps selon s'il est poussé ou non par l'arrivée d'un nouveau bol. Si la consommation est faible, le temps de rétention est long, ce qui permet une meilleure fermentation des fibres. Si la consommation est importante, le temps de rétention est faible et la fermentation des fibres est incomplète, mais la partie la plus digestible de l'aliment aura été absorbée quoi qu'il en soit (159).

Chez les fermenteurs antérieurs, au contraire, tout est digéré par les micro-organismes. Le temps de fermentation a donc plutôt intérêt à être long, ce qui limite nécessairement la prise alimentaire. Le fermenteur antérieur soulève également le problème des acides gras polyinsaturés. Chez les ruminants, ils sont en grande partie réduits ce qui limite la quantité absorbée. Puisque la réduction de ces acides gras est le fait de la flore ruminale, il est possible qu'un temps de rétention long dans le rumen soit à l'origine d'une plus grande réduction des acides gras. Or, compte tenu du temps de rétention qui serait nécessaire dans le cas d'animaux qui ne machent pas leurs aliments, les sauropodes ne pourraient pas couvrir leurs besoins en acides gras polyinsaturés avec un fermenteur antérieur.

Par ailleurs, un fermenteur antérieur est moins adapté à un changement alimentaire qui pourrait avoir lieu au cours du développement de l'animal. Bien qu'un tel changement n'ait pas été reporté chez les sauropodes, il est observé chez diverses espèces comme des amphibiens dont les têtards sont herbivores et les adultes insectivores ; ou chez des oiseaux ou des lézards, dont les petits sont carnivores et les adultes herbivores. Les poches de fermentation ne sont pas adaptées à la digestion de protéines animales, puisque des phénomènes de putréfaction ont lieu. Pour une poche antérieure, la consommation de telles protéines nécessite un court-circuit de celle-ci (gouttière œsophagienne du veau par exemple). Pour une poche postérieure, son action peut être modulée, comme expliqué plus haut, par une ingestion plus ou moins importante, le tout permettant une modulation plus aisée.

En revanche, un fermenteur antérieur présente l'avantage de détruire d'éventuelles toxines présentes dans les végétaux consommés. Les descendants des végétaux du Mésozoïque sont rarement toxiques, comme vu plus haut, mais rien ne permet d'exclure complètement une adaptation de ces végétaux à leur forte consommation par la production de composés toxiques. Dans cette situation, si l'avantage de la détoxification permise par une flore ruminale est supérieur aux inconvénients du fermenteur antérieur présentés ce-dessus, il est probable que l'évolution ait sélectionné cette conformation (159). L'intérêt est d'autant plus important, si l'on considère que plus la masse d'un animal augmente, plus son métabolisme est bas,

proportionnellement à son poids, puisque le métabolisme évolue à l'exposant 0.75 du poids. Cette baisse du métabolisme est potentiellement accompagnée par une moindre capacité de détoxification par les organes filtres (160)

Hors du cadre précédant, la présence d'un fermenteur postérieur semble plus probable chez les sauropodes, au vu de tous les arguments en sa faveur.

C. Les intestins

La capacité d'absorption des nutriments est influencée par la capacité à les digérer mais également par la surface offerte par le tube digestif, en particulier les intestins, pour les échanges entre le bol alimentaire et l'organisme.

La masse de tout organe peut être inférée à partir d'équations allométriques, qui les relient à la masse de l'animal par une expression du type :

$$Y = a \times PV^b$$

Avec Y, la masse de l'organe étudiée, PV, le poids vif de l'animal et a et b, des constantes.

Les constantes a et b varient en fonction du groupe d'animaux étudié, influencées principalement par l'intensité du métabolisme.

Franz et al (161), en 2009, ont déterminé les équations allométriques de la masse des organes, dont le tube digestif, pour les reptiles, les oiseaux et les mammifères (fig. 46). Chez ces trois groupes d'animaux, le tube digestif varie presque proportionnellement à la masse de l'animal (b est toujours proche de 1).

Les auteurs ont ensuite déterminé le volume occupé dans la cavité cœlomique par les organes (excepté le mésentère, la graisse abdominale et les organes reproducteurs) d'un *Brachiosaurus brancai* de 38 tonnes. Ils ont pour cela utilisé les coefficients a et b des reptiles, en supposant que les dinosaures sont ectothermes. Ils aboutissent à des organes occupant 17.6m3, dans une cavité cœlomique dont le volume est estimé à 32m3.

L'utilisation des équations propres aux reptiles ne prend pas en compte la présence de sacs aériens, caractéristiques du système respiratoire aviaire, présenté par les dinosaures. Les sacs aériens représentent environ 20% du volume total de l'animal, ce qui correspondrait dans notre cas à 9.5m3. Au total, 27.1m3 sont occupés par les organes, ce qui laisse une place considérable pour une augmentation de taille de certains viscères, en particulier du tube digestif. Un tube digestif de taille augmentée, permettrait une augmentation du temps de rétention du bol alimentaire et donc une plus grande efficacité des fermentations et de la digestion, sans impacter la prise alimentaire pour autant.

Le temps de rétention pour le volume du tube digestif prévu par les équations des reptiles serait alors estimé entre 4 et 8 jours. Avec un intestin deux fois plus gros, le temps de rétention passerait entre 8 et 16 jours. Ces temps de rétention seraient plus que suffisants pour permettre une digestion complète des aliments consommés par le sauropode, ce qui

permettraient de fournir assez d'énergie pour soutenir un métabolisme intense d'endotherme.

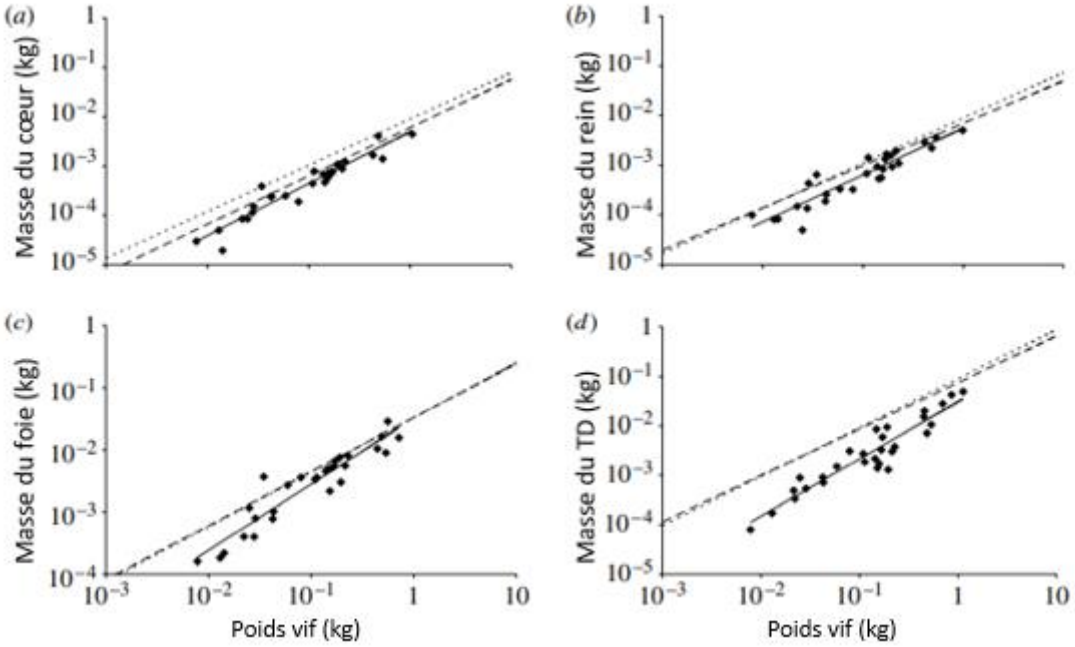

Figure 46 : Corrélation entre la masse corporelle et la masse des organes chez les reptiles (ligne continue et diamants), les mammifères (ligne en tirets) et les oiseaux (ligne en pointillés) pour le cœur (a), les reins (b), le foie (c) et le tractus digestif (TD) (d). (161)

Il a longtemps été considéré que les animaux les plus gros avaient une capacité digestive plus importante que les petits, ce qui leur permettaient de manger du fourrage plus grossier. Cependant cette étude permet de mettre en évidence un autre facteur plus important : alors que les besoins énergétiques sont fonction de la masse à l'exposant 0.75, le contenu du tube digestif est fonction de la masse à l'exposant 1. Les animaux de grande taille ne digèrent pas mieux, ils mangent plus. Etant donné les tailles titanesques des sauropodes, leur capacité d'ingestion importante est peut-être la seule réponse nécessaire à la couverture de leurs besoins énergétiques (158,160).

D. Les fèces

Des coprolithes, des restes fossilisés de fèces, ont été retrouvés à de nombreuses reprises, à de diverses localisations. Les coprolithes fournissent des informations sur le régime alimentaire récent des animaux qui les ont produits, il est cependant rare de pouvoir les rattacher avec certitude à une espèce de dinosaure.

En Inde, des coprolithes datant du Crétacé supérieur, avec seuls des restes de titanosaures à proximité, ont été retrouvés (162). Ces coprolithes contenaient des restes de gymnospermes,

des colonies bactériennes, des spores de champignons, des restes d'algues, des phytolithes (concrétions de silices présentes dans les tissus végétaux, caractéristiques des espèces dont elles sont issues) de cycadophytes et de l'herbe. Si l'origine de ces coprolithes pouvait être confirmée, leur découverte serait une véritable avancée dans l'étude du régime des titanosaures. En particulier, ils seraient la preuve d'un régime plus varié que précédemment imaginé, incluant la consommation d'algues (163).

Cependant, ces coprolithes ne mesurent que 10 centimètres de diamètre, ce qui semble bien petit, par rapport à la taille de leurs supposés émetteurs. Le doute plane toujours sur la provenance réelle de ces coprolithes. Il en va de même pour tous les coprolithes retrouvés, bien que leur contenu soit toujours très informatif sur le régime alimentaire de l'animal émetteur, il n'est jamais possible de les rattacher à une espèce avec certitude.

Il est maintenant établi avec certitude que les sauropodes sont des herbivores se nourrissant principalement de conifères, de prêles et d'autres gymnospermes. Il est très probable que les sauropodes aient pu satisfaire les besoins énergétiques gigantesques imposés par un métabolisme intense simplement en mangeant des quantités titanesques de fourrages, avec un temps de rétention si long que la digestion en est presque totale.

V. La reproduction

La reproduction est la fonction qui permet la production de nouveaux organismes au sein d'une espèce. La reproduction sexuée nécessite la rencontre des gamètes mâles et femelles afin d'engendrer une cellule œuf qui se multipliera pour former un embryon qui, enfin, donnera un petit.

1. Le rapprochement des partenaires

La rencontre des gamètes nécessite tout d'abord le rapprochement d'un individu mâle et d'un individu femelle. Pour les espèces éteintes, il ne reste malheureusement aucune trace des comportements, qui ne sont pas conservés par fossilisation. Chez les espèces actuelles, cependant, le rapprochement des partenaires passe en premier lieu par une reconnaissance intraspécifique, une reconnaissance du sexe opposé puis des comportements complexes qui constituent la parade nuptiale.

A. Reconnaissance du sexe opposé

En ce qui concerne la reconnaissance du sexe opposé, aucun élément ne permet à l'heure actuelle de déterminer le sexe d'un fossile. Chez les sauropodes particulièrement, aucune forme de dimorphisme sexuel n'a pu être mise en évidence de manière certaine, la limite étant le plus souvent le trop faible nombre de spécimens connus, qui ne permet pas une étude

statistique concluante (164). Le type le plus courant de dimorphisme sexuel est la différence de taille selon le sexe. Rencontré chez les crocodiliens et les oiseaux, ce type de dimorphisme était vraisemblablement présent chez les dinosaures également. Il a par exemple été rapporté l'existence de deux morphotypes de *Camarasaurus* : un grand et un petit (165). Cependant, il est impossible de déterminer avec certitude si ces deux morphotypes correspondent à un dimorphisme sexuel ou à deux espèces différentes.

D'autres caractères ont été évoqués comme dimorphisme sexuel chez les sauropodes. Chez *Camarasaurus*, *Diplodocus* ou encore *Apatosaurus*, certains individus présentent une fusion des vertèbres caudales. Ce trait a été interprété comme une adaptation à la position en trépied (position dans laquelle le sauropode se cambre sur ses deux postérieurs en prenant appui sur sa queue) ou une adaptation au combat. Cependant, ce trait n'est présent que chez 50% des individus pour *Apatosaurus* et *Diplodocus* et 25% des individus chez *Camarasaurus*. Une troisième interprétation a donc été qu'il s'agit d'une adaptation des femelles permettant un mouvement de la queue dorsolatéral, afin de laisser un accès au mâle au cloaque lors du coït (165).

Enfin, certains auteurs ont cru reconnaitre la présence d'os médullaire sur les os longs de certains dinosaures. L'os médullaire est un tissu reproducteur spécifique des oiseaux, qui sert de réserve de calcium pour la production de la couche minérale des œufs (166). Il se forme, sous influence d'hormones sexuelles, à la surface endostéale de la cavité médullaire des os longs avant et pendant la ponte, puis est résorbé petit à petit. Cependant, si la structure retrouvée chez des théropodes et des ornithischiens (et donc sans doute présente chez les sauropodes par encadrement phylogénétique) est très similaire à celle retrouvée chez les oiseaux, rien ne permet d'affirmer avec certitude que sa fonction est la même.

B. Communication

Chez les oiseaux et les crocodiliens, les deux clades formant l'encadrement phylogénétique des dinosaures, la parade nuptiale passe par des vocalisations et des démonstrations visuelles.

La découverte de plusieurs impressions de peau de sauropode montre une peau composée d'écailles non chevauchantes mais également, chez des diplodocidés, d'épines dermiques alignées, associées à des vertèbres caudales (119). Chez *Amargasaurus cazaui*, de telles épines dermiques ont été retrouvées sur le cou et toute la longueur du dos de l'animal. Les épines du cou sont les plus longues et sont arrangées par paire. Il est possible que ces épines dermiques aient été associées à une membrane, utilisées comme démonstration visuelle intraspécifique, qui aurait pu changer de couleur en période de reproduction.

Les vocalisations sont utilisées par les crocodiles et les oiseaux entre les partenaires sexuels en période de reproduction. Les sauropodes aussi ont donc vraisemblablement utilisé des signaux acoustiques pour communiquer entre eux. En plus des vocalisations, il a été émis l'hypothèse que la queue effilée de certaines espèces, comme *Apatosaurus* et *Diplodocus*, ait pu être utilisée pour la production de sons. Tel un fouet, un mouvement de la queue à une vitesse supersonique aurait créé un clac. Ce son aurait pu servir de défense, de moyen de

communication au sein d'un groupe ou de parade nuptiale. La fusion des vertèbres caudales aurait alors pu être une adaptation aux fortes contraintes exercées sur la queue lors de ce comportement.

Le spectre d'audition des sauropodes, déterminé à partir de la taille de la cochlée, est assez large pour permettre une communication via un répertoire de signaux sonores variés, bien que plus réduit que celui des oiseaux actuels.

On sait que les sauropodes vivaient en communauté (165). De très nombreuses traces de troupeaux ont été retrouvées éparpillées sur le globe. Ces traces montrent des empreintes de pas de divers individus, rapprochées et allant dans la même direction. Toutefois, la composition des troupeaux, en particulier si les mâles et les femelles se déplaçaient au sein des même groupe ne peut être déterminée. Trois types de groupes ont été retrouvés : des groupes composés uniquement d'adultes, des groupes composés uniquement d'individus juvéniles et des groupes mixtes. Il n'est pas exclu que les groupes mixtes soient constitués des femelles et des petits, similairement à ce qui est observé chez les éléphants, avec les mâles se déplaçant à part.

C. Les appareils reproducteurs

a. Le cloaque

Le cloaque est l'organe qui sert à la reproduction et à l'éliminations des déchets azotés et issus du tractus digestif chez les oiseaux et les crocodiliens (165). Sa structure est extrêmement conservée entre ces deux taxons. Il est divisé en trois parties séparées entre elles par des membranes musculeuses : le coprodeum, auquel s'abouche le tube digestif, l'urodeum, qui reçoit les uretères et les canaux déférents chez le mâle, les oviductes chez la femelle, et le proctodeum. Cette dernière portion abrite le phallus chez les crocodiliens et certains oiseaux.

Un cloaque a pu être observé chez un spécimen de *Psittacosaurus* (dinosaure ornithischien) (167). Chez un individu subadulte, une observation à la lumière fluorescente a, en effet, permis l'identification du cloaque sous la forme d'une aire noirâtre, tachetée, située entre l'ischium et le troisième arc hémal (fig. 47). Les arcs hémaux sont une série de pièces osseuses en arc, situées sur la face ventrale des vertèbres caudales, et dont la principale fonction est de protéger les nerfs et les vaisseaux sanguins qui parcourent la queue.

L'orifice cloaqual est entouré de plis radiaux et d'écailles larges, biconvexes dont les grands axes sont parallèles à ces plis. L'orientation de l'orifice varie selon les clades : il est longitudinal, entouré d'écailles elliptiques ou polygonales orientées radialement chez les crocodiliens, transverse et recouvert d'une ou deux écailles cloaquales modifiées chez les reptiles et rond ou carré entouré d'une zone nue chez les oiseaux. Chez l'individu étudié, le cloaque est longitudinal et entouré d'écailles cloaquales en rosette, rappelant l'aspect des cloaques de crocodiliens.

L'ouverture est située juste distalement à l'ischium, à la hauteur de l'articulation entre la cinquième et sixième vertèbre caudale. Les autres tissus mous n'ont malheureusement pas été conservés, il est impossible de déterminer si cet individu est un mâle ou une femelle.

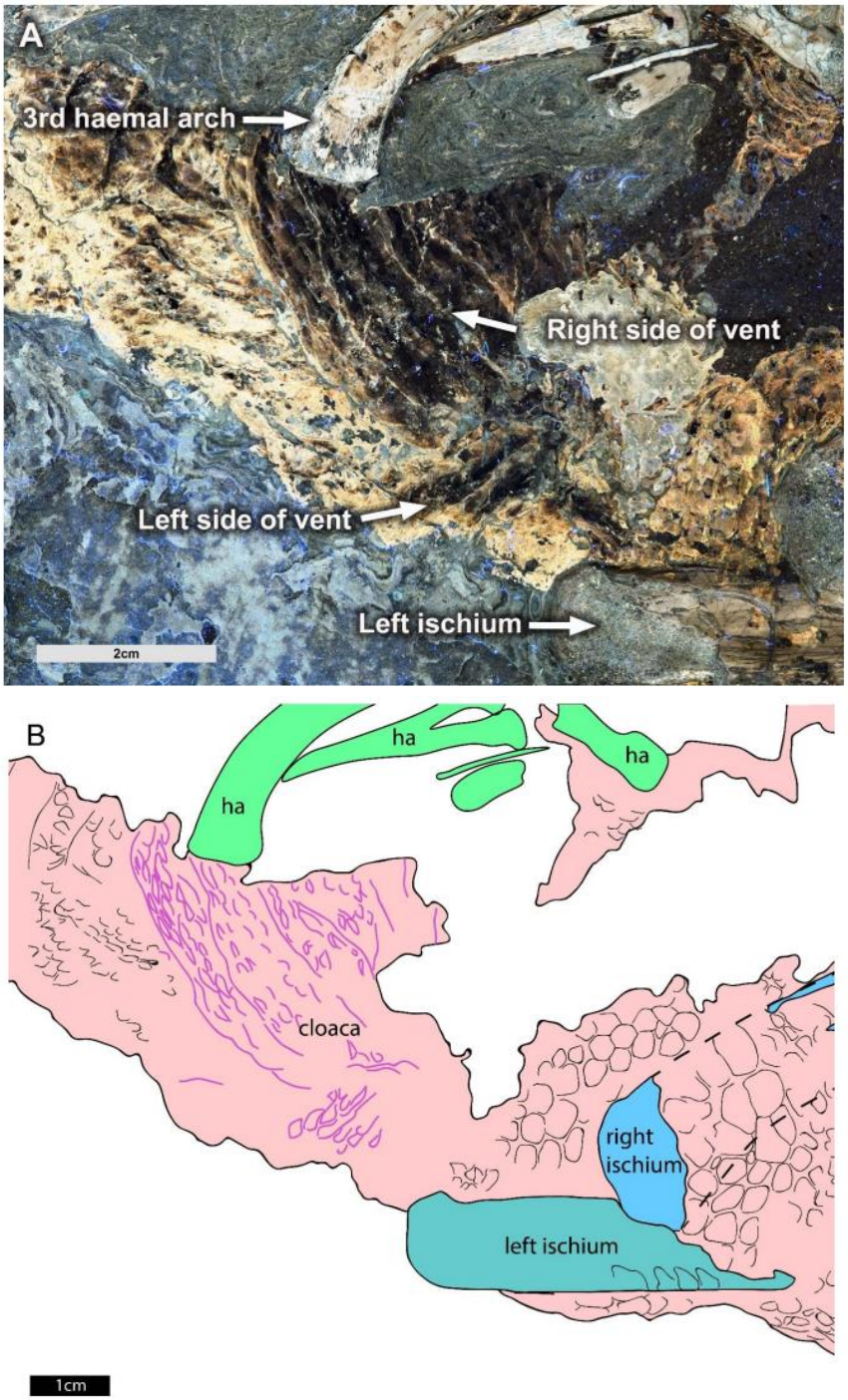

Figure 47 : Cloaque de Psittacosaurus*. A : Vue latérale droite. Le cloaque correspond à la zone noirâtre. Les flèches indiquent de haut en bas : 3ème arc hémal, côté droit de l'orifice cloaqual, côté gauche de l'orifice cloaqual, ischium gauche. B : schéma d'interprétation, la peau est en rose, les détails du cloaque en violet, les arcs hémaux (ha) en vert et les ischia droit (right ischium) et gauche (left ischium) sont en bleu. (d'après 166)*

b. Appareil génital mâle

Seuls deux clades d'oiseaux, les ratites et les ansériformes, présentent encore un phallus. Les phallus des oiseaux et des crocodiliens sont similaires (165). Ce sont des structures cylindriques constituées de tissu conjonctif avec un sillon médial permettant de conduire le sperme dans le tractus génital de la femelle. Les propriétés érectiles du phallus viennent des tissus spongieux situés dans le tissu conjonctif, qui peuvent se gonfler de sang chez les crocodiliens et de lymphe chez les oiseaux. Chez les crocodiles, toutefois, l'éversion complète du phallus nécessite en plus la contraction de muscles. La particularité du phallus des oiseaux est le développement majeur du corps caverneux gauche, qui amène le phallus à être dévié vers la gauche.

Le reste des appareils reproducteurs des crocodiliens et des oiseaux est également très semblable, avec des testicules paires, situés proches des reins et des canaux déférents.

Les oiseaux qui présentent encore un phallus, font partie des clades d'oiseaux les plus basaux. La similarité de leurs organes reproducteurs avec ceux des crocodiles est donc largement en faveur de la présence d'un phallus également chez les dinosaures, phallus perdu plus tard dans l'évolution des oiseaux, sans doute en lien avec l'apparition du vol.

c. Appareil génital femelle

Les appareils femelles des oiseaux et des crocodiliens partagent également une organisation commune (165). Les ovaires sont situés dans la cavité cœlomique. Il faut toutefois noter que l'ovaire droit des oiseaux est, en règle générale, atrophié et non fonctionnel. Le tractus est ensuite divisé en cinq régions distinctes, chacune accomplissant une tâche précise dans la formation des œufs, telle une « chaîne de production » : l'infundibulum reçoit les cellules-œufs des ovaires, le magnum produit l'albumen de l'œuf, l'isthme sécrète la membrane coquillère, puis viennent l'utérus et le vagin. Chez les crocodiliens les différentes sections, au nombre sept, sont nommées différemment mais assurent les mêmes fonctions.

Une organisation très similaire du tractus génital femelle peut être inférée chez les dinosaures à partir d'œufs anormaux retrouvés à plusieurs reprises. Ces œufs sont composés de plusieurs coquilles superposées les unes aux autres. Ce type d'anomalie peut être observé chez les oiseaux ou les crocodiliens et résulte d'un temps de rétention trop long de l'œuf au niveau de l'isthme ou de la chambre coquillère.

Chez les crocodiliens, l'ovulation est dite polyautochronique, c'est-à-dire que plusieurs ovocytes sont ovulés en même temps par les deux ovaires fonctionnels. Chez les oiseaux, au contraire, un seul ovocyte est produit à la fois et par le seul ovaire gauche, l'ovulation est dite monoautochronique (165). Un dinosaure cœlurosaurien (théropode) a été retrouvé avec deux œufs dans sa cavité cœlomique, en faveur du fonctionnement des deux oviductes chez les dinosaures. De plus, au vu du grand nombre d'œufs produits par les sauropodes, il semble pertinent d'envisager un mode de fonctionnement plutôt polyautochronique.

D. *Le coït*

Lors du coït, les deux partenaires se rapprochent et le mâle vient déposer le sperme dans les voies génitales de la femelle par intromission du phallus dans le vagin. Or, pour des animaux aussi massifs que les sauropodes, la mise en contact des cloaques des partenaires passait vraisemblablement par une gymnastique complexe.

En 1975, Halstead émet l'hypothèse que les sauropodes adoptaient une posture similaire à celle des crocodiles : le mâle monte avec ses antérieurs sur la femelle accroupie. L'un des postérieurs est passé sur la croupe tandis que le second reste au sol. La femelle relève sa queue sur le côté et la queue du mâle passe sous elle pour permettre la mise en contact des cloaques. Il faut cependant noter que certaines espèces avaient des queues potentiellement trop rigides pour permettre un tel mouvement, sans compter que la femelle devait supporter sur son dos le poids d'un mâle de plusieurs dizaines de tonnes. Il faut toutefois relativiser ce dernier argument, étant donné que le poids supporter par la femelle ne serait pas plus élevé que celui que doit supporter un seul membre lors de la marche.

Une hypothèse pour contrer ce problème consiste à dépeindre le coït comme ayant lieu en milieu aquatique. L'eau permettrait aux sauropodes de s'affranchir de toute limitation de poids. Bien que les sauropodes flottent en équilibre instable, le mâle aurait pu plaquer la femelle au sol en montant sur elle afin de mettre les cloaques en contact. Le doigt I des mains des sauropodes arbore un ongle particulièrement développé, qui aurait pu servir au mâle à se maintenir plus fermement sur la femelle (168). Seuls les titanosaures ont perdu cet ongle, mais sont également la seule famille à présenter une posture avec les membres écartés, qui pourrait assurer une plus grande stabilité du mâle (fig. 48).

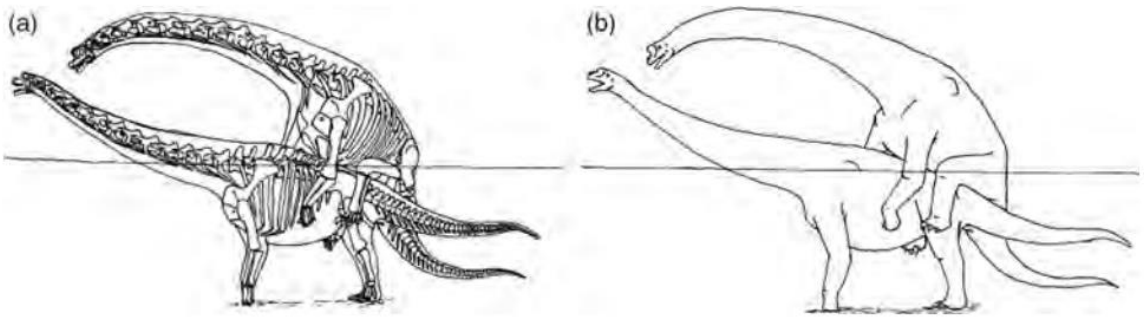

Figure 48 : Possible position de coït en milieu aquatique pour Brachiosaurus*. (a) : représentation des squelettes. (b) : représentation des animaux (165)*

Les mâles et les femelles se déplaçaient probablement en groupe, et communiquaient *via* des signaux visuels et acoustiques au moment de la saison de reproduction. Lors du coït, le mâle déposait la semence dans les voies génitales de la femelle, qui, sans doute par une physiologie proche de celle des crocodiliens, déposait une multitude d'œufs dans un nid.

2. Les œufs

La découverte d'un squelette d'embryon de *Camarasaurus* dans le corps d'un adulte en 1883 a servi de base à l'hypothèse que les sauropodes étaient ovovivipares, comme d'autres reptiles de leur époque, les plésiosaures (169). Cependant, le nombre important d'œufs découverts par la suite, en particulier dans le sud de la France, en Roumanie ou encore en Argentine a permis de rétablir l'oviparité dans cette famille. Les œufs des sauropodes sont étonnamment petits par rapport à leurs émetteurs. Le volume du plus gros œuf de sauropode retrouvé est de 5 litres, alors que les œufs du Moa géant, plus grand oiseau ayant jamais existé, avaient un volume de 9 litres. Les petits des sauropodes étaient donc particulièrement petits par rapport à leurs parents.

A. Structure

a. Généralités

Tous les œufs des amniotes sont constitués selon la même structure : le jaune est entouré de l'albumen qui contenu dans une membrane coquillère, elle-même entourée par une coquille cristalline (170). Seules les tortues pondent des œufs dont la coquille est constituée de cristaux d'aragonite, alors que la coquille est constituée de cristaux de calcite dans tous les autres taxons. La teneur en calcite est parfois très faible chez certains reptiles, aboutissant à la formation d'œufs souples, à la coquille parcheminée.

La couche cristalline des œufs d'oiseaux, est composée de cristaux de calcite organisés en colonne, entremêlés d'une matrice de protéines. La surface interne de la coquille est composée de cônes de croissance radiaire d'où partent les cristaux (mamillas) qui s'ancrent sur la membrane coquillère. Des pores cheminent entre les cristaux et permettent les échanges gazeux et d'eau au cours de l'incubation (fig. 49).

La structure générale des œufs de dinosaures est la même. Le jaune et l'albumen, comme tous les tissus mous ne sont jamais retrouvés, mais des embryons *in ovo* ont fréquemment été mis en évidence. La membrane coquillère a pu être identifiée sur de multiples œufs retrouvés en Argentine (171). Enfin, la coquille est le principal élément retrouvé et étudié et qui permet la classification des œufs fossiles.

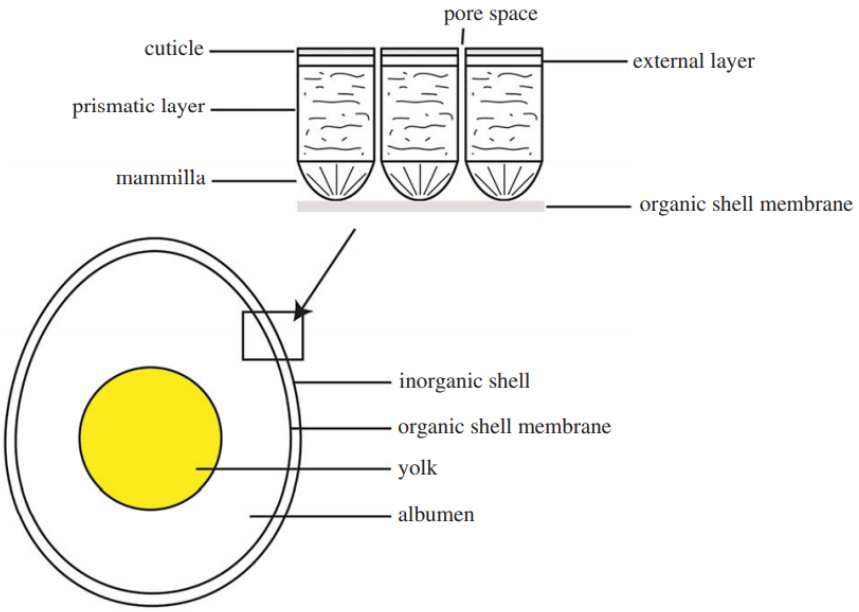

Figure 49 : Organisation générale d'un œuf d'amniote. Le jaune (yolk) est entouré de l'albumen, lui-même entouré de la membrane coquillère (organic shell membrane). La coquille (inorganic shell) est la dernière couche. Elle est constituée cônes de croissance (mammila) d'où part la couche cristalline (prismatic layer), entrecoupée de pores (pore space). La cuticule (cuticle) recouvre la couche cristalline (170)

b. Classification

Devant la grande diversité des œufs de dinosaures retrouvés, une classification a été mise en place, basée sur différents critères (172,173) : le morphotype, qui dépend de la macrostructure et qui décrit les unités de croissance de la coquille, leur taille, leur forme et leur orientation ; et l'organisation des pores. Les œufs peuvent alors être regroupés en familles, genres et espèces selon ces critères. Il est toutefois important de noter qu'une même famille d'œufs peut être produite par des dinosaures très dissemblables, et qu'au contraire, des dinosaures très proches phylogénétiquement peuvent produire des œufs de familles différentes. Le seul moyen de déterminer avec certitude l'origine d'un œuf est la découverte d'un embryon *in ovo*. La présence de jeunes ou d'adultes à proximité d'un nid peut être utilisée comme une forte indication d'origine, mais le lien reste douteux.

Les sauropodes ont produit des œufs appartenant à deux familles différentes. Les mégaloolithides sont des œufs associés aux sauropodes, et en particulier à des titanosaures, et à un hadrosauroïde, *Telmatosaurus*. Ils sont caractérisés par un morphotype tubosphérulithique (173), c'est-à-dire que la structure de la coquille consiste en des unités nettement séparées les unes des autres, avec des lignes d'accrétion courbées, formant un pattern en éventail (fig. 50A). Ils présentent fréquemment une ornementation de type compactituberculée (fig. 50E), distinguée par son aspect parcheminé où la coquille est recouverte par des tubercules formant des dômes à la surface de chaque unité. Enfin, le système de pore est généralement de type tubocanaliculé (fig. 50C). Ce système se définit par des pores larges dont le diamètre diminue vers le centre de la coquille. De nombreuses

coquilles montrent également des systèmes de pore complexes et ramifiés, aboutissant à des pores en forme de Y, qui correspondent à un système multicanaliculé (fig. 50D).

Les favéoloolithidés est une famille d'œufs fossiles qui a été associé uniquement aux sauropodes. Leur morphotype est filisphérulithique, où les cristaux croissent en structures rayonnantes dans chaque unité, chaque unité formant une fine colonne (fig. 50B). Ces colonnes sont organisées de telle façon qu'un complexe système de pore de type multicanaliculé se développe entre elles (fig. 50D). Ces œufs ne sont généralement pas ornementés.

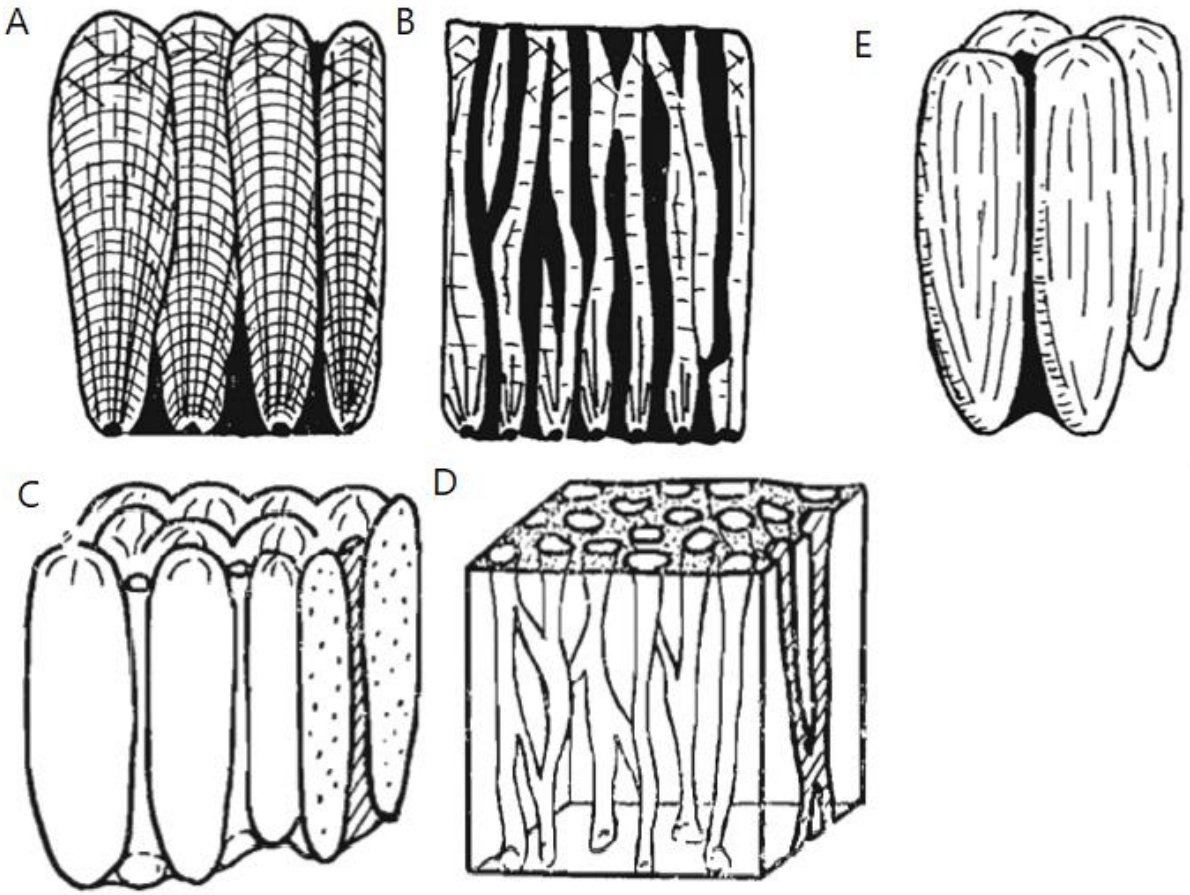

Figure 50 : Morphotypes (A, B), systèmes de pore (C, D) et ornementation des œufs de sauropodes. A : œuf tubosphérulithique, B : œuf filisphérulithique, C : système de pore tubocanaliculé, D : système de pore multicanaliculé, E : ornementation compactituberculée. (d'après 172)

c. Evolution

Il peut être intéressant de noter que la majeure partie des œufs de dinosaures retrouvés datent du Crétacé. Pour expliquer cette disparition des œufs plus anciens une hypothèse peut être que les dinosaures ne pondaient pas dans des milieux favorables à la fossilisation, mais

une autre théorie est que les premiers œufs de dinosaures étaient mous et donc de mauvais candidats à une fossilisation.

En effet, Norell *et al*. (174) décrivent deux œufs, l'un du prosauropode *Mussaurus patagonicus*, datant de la frontière entre Trias supérieur et le Jurassique inférieur (environ -205 millions d'années), et l'autre de l'ornithischien *Protoceratops*, datant du Campanien (Crétacé supérieur, entre -83 et -72 millions d'années). L'analyse histologique de la coquille de ces œufs montre un film carboné marron foncé, semi-transparent, organisé en plusieurs couches, d'une épaisseur maximale de 123µm. Aucun minéral ne peut être identifié dans la coquille, ce qui démontre la nature souple de ces coquilles. Cette découverte, associée à la connaissance de longue date de la grande diversité de structure des œufs est en faveur d'une apparition à de multiples reprises de la coquille minéralisée dans l'évolution des dinosaures.

Cette théorie est soutenue par la découverte des plus anciennes coquilles minéralisées de sauropodomorphe (175). Ces œufs datent du Sinémurien (Jurassique inférieur, entre -201 et -194 millions) et ont été retrouvés en Chine et en Afrique du Sud. Les œufs chinois ont été pondus par *Lufengosaurus*, et montrent une coquille composée de cristaux de calcite, particulièrement fine avec une épaisseur comprise entre 60 et 90µm. Les œufs sud-africains ont été pondus par *Massospondylus*. Leur coquille est également composée de cristaux de calcite et fine, d'une épaisseur mesurée entre 80 et 100µm (176). Garcia *et al*. (177) rapportent également la découverte d'un œuf mégaloolithide du Bajocien (Jurassique moyen, entre -176 et -167 millions d'années) dont l'épaisseur, mesurée entre 150 et 250µm, est au moins trois fois moins épaisse que celles des mégaloolithides du Crétacé.

L'épaisseur de la coquille des œufs des espèces actuelles et des autres espèces de dinosaures varie en fonction de la masse de l'œuf. Pour les œufs suscités, l'épaisseur est systématiquement très inférieure à ce qui serait attendue pour leur masse s'ils suivaient la même courbe de régression, de la même façon que les œufs souples des espèces actuelles tombent en très en deçà de cette régression. Ces œufs seraient alors l'étape intermédiaire entre la coquille souple et la coquille dure.

Il peut être intéressant de noter que des œufs souples, pondus par des ptérosaures, ont également été retrouvés. Ainsi, le cladogramme des archosaures soutient que l'état ancestral de la coquille d'œuf est la coquille souple, avec une minéralisation ayant évoluée indépendamment au sein des différentes familles d'archosaures et également des différentes familles de dinosaures. Stein *et al*. (175) soutiennent que toutes ces évolutions ont eu lieu après le Sinémurien, époque où le niveau d'oxygène atmosphérique est monté à des valeurs proches des valeurs actuelles, après une longue période où il était bas. Chez les crocodiliens actuels, il a été observé qu'un faible niveau d'oxygène limite la formation de la coquille et, pour ces auteurs, un mécanisme similaire aurait bloqué la formation de coquilles plus épaisses jusqu'à la remontée du niveau d'oxygène atmosphérique.

d. Les œufs pathologiques

Des œufs pathologiques ont pu être observés à maintes reprises et sur tous les sites où des œufs de dinosaures ont été trouvés. Ces œufs sont issus d'un temps de rétention trop long dans les voies génitales femelles, ayant abouti à une accumulation de couches cristallines (fig. 51). Les pores de ces couches cristallines ne sont pas alignés et bloquent les échanges gazeux, ce qui provoque la mort de l'embryon. Chez les espèces actuelles, ces œufs sont fréquemment produits dans des situations de stress (178).

Trois types d'anomalies ont été reconnus (179). Les anomalies de type I se reconnaissent par la présence de deux couches de structure et d'épaisseur normale. Le type II est défini par la présence d'une première couche d'aspect normal à laquelle se superpose une deuxième couche plus fine, à laquelle il manque les centres de calcification. Le troisième type, enfin, est constitué de tous les œufs sur lesquels plus de trois couches peuvent être identifiées, les couches supérieures étant privées des centres de calcification.

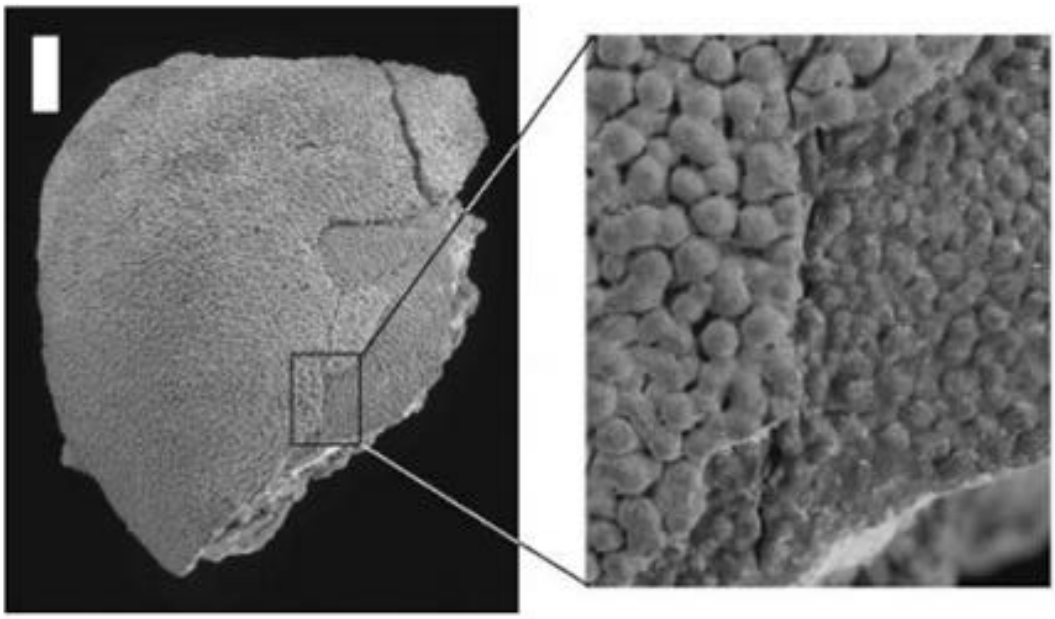

Figure 51 : Coquille pathologique d'œuf mégaloolithide. Deux couches de coquilles sont présentes.

B. Le nid

Les sauropodes pondaient toujours plusieurs œufs à la fois et les laissaient incuber dans des nids (fig. 52), où la chaleur nécessaire provenait de l'environnement. En effet, les sauropodes ne pouvaient pas couver leurs œufs comme les oiseaux actuels, puisqu'ils étaient bien trop lourds et qu'ils auraient tout bonnement écrasé les œufs. Les sauropodes ont donc adopté des stratégies rappelant celles des crocodiliens, des tortues ou des mégapodes, les seuls oiseaux actuels dont l'incubation ne dépend pas de la chaleur d'un adulte (180).

Les nids des sauropodes sont encore mal compris de nos jours. En particulier, il n'a pas encore été entièrement déterminé si les sauropodes laissaient leurs nids ouverts ou s'ils les recouvraient. L'étude des nids passe à la fois par l'étude des sédiments du terrain où sont retrouvés les œufs (181) et par l'études des caractéristiques des œufs eux-mêmes.

Figure 52 : Nid de titanosaure. (182)

a. L'étude des sédiments

L'étude des sédiments de la formation argentine de Auca Mahuevo, formation où a été retrouvé le plus grand nombre d'œufs de dinosaures, montre que les nids consistent en des dépressions circulaires à subelliptiques, ou en forme de haricot, mesurant ente 100 et 140cm et d'une profondeur de 10 à 18cm (181). Les sédiments qui recouvrent les œufs ne sont pas les mêmes que ceux dans lesquels le nid a été creusé, ce qui est faveur d'un recouvrement secondaire, par exemple lors d'une crue, par les sédiments portés par le cours d'eau. Certains auteurs, cependant, n'excluent pas que ces nids soient en réalité des empreintes pas, dans lesquelles des œufs auraient été transportés également à la faveur d'une crue (180).

b. L'étude de la conductance de l'eau

La structure de la coquille d'un œuf permet des échanges plus ou moins intenses de gaz et d'humidité, qui sont adaptés au milieu dans lequel l'œuf est incubé. Ainsi, chez les espèces qui enterrent leurs œufs, comme les tortues ou les crocodiles, le réseau de pore est très développé pour favoriser des échanges importants, étant donné le caractère anoxique et humide du nid. Au contraire, les œufs d'oiseaux, incubés à l'air libres, se dessècheraient trop vite si leurs pores étaient aussi développés, d'où une structure moins perméable.

La méthode la plus utilisée pour déterminer la perméabilité des œufs est la détermination de la conductance de la vapeur d'eau (notée G_{H2O}). Cette valeur mesure la quantité d'eau perdue par un œuf par unité de temps et de gradient de pression partielle en vapeur d'eau ($mgH_2O/j/Torr$).

Tous les mégaloolithides ne présentent pas la même G_{H2O}. D'après Jackson *et al*. (183), les œufs trouvés sur le site de Auca Mahuevo en Argentine, de l'ooespèce *Megaloolithus patagonicus*, présentent une G_{H2O} bien plus faible que les œufs trouvés sur la formation de

Pinyes, dans les Pyrénées espagnoles, appartenant, eux, à l'ooespèce *Megaloolithus siruguei*. La G_{H2O} des premiers est estimée à 341mgH_2O/j/Torr, alors que celle des seconds est de 3979mgH_2O/j/Torr. Cette différence est interprétée comme une différence de stratégie de nidification, avec des œufs argentins pondus à même le sol et des œufs espagnoles enterrés.

Le nombre d'œufs par couvée est également cohérent avec cette interprétation : Seymour, en 1979, théorisait que si les sauropodes enterraient leurs œufs, alors la couvée ne pouvait pas compter plus de treize œufs, nombre au-dessus duquel les apports en oxygène permis par le substrat n'auraient plus été suffisants, en particulier à la fin du développement embryonnaire, quand le métabolisme des embryons atteint son maximum. Or les couvées argentines sont plus grandes, avec en moyenne trente œufs (entre vingt et quarante), que les couvées espagnoles, dont le nombre d'œufs ne dépasse pas treize. Vila *et al*. (182) n'excluent néanmoins pas que ces nids ne soient en réalité pas complets. Ils ont en effet retrouvé des nids contenant plus de treize œufs (jusqu'à vingt-huit œufs) et envisagent que les nids en contenant moins aient été érodés, privant l'observateur de la totalité des œufs.

Cependant, les calculs de Jackson *et al*. sont remis en question par Grellet-Tinner *et al*. (184), qui obtiennent une valeur de 1934mgH_2O/j/Torr pour les œufs de la formation de Aucua Mahuevo. Ils proposent que la faible valeur obtenue par Jackson *et al*. serait due à une sous-estimation de la densité de pores et la non prise en compte de leur forme en Y, qui assure une augmentation de la G_{H2O} tout préservant mieux la résistance de la coquille que des pores droits.

La principale limite de ces études est le mode de détermination de la conductance de la vapeur d'eau (185). Pour les espèces actuelles, la vitesse de perte en eau est directement mesurée sur des œufs. Pour les espèces éteintes, elle est calculée à partir de la loi de Fick sur la diffusion. Pour cette raison, Tanaka *et al*. (185) se sont intéressés à la porosité de la coquille plutôt qu'à G_{H2O}. La porosité peut être simplement déterminée par division de la surface des pores (somme de la surface de tous les pores de la coquille) par leur longueur et est directement proportionnelle à la conductance de la vapeur d'eau calculée d'après la loi de Fick. Après avoir calculé la porosité des œufs de 127 espèces d'oiseaux et de crocodiliens, leur étude met en évidence une forte corrélation entre la porosité et le poids de l'œuf chez les espèces dont le nid est découvert, et peu de corrélation chez les espèces dont le nid est couvert. La porosité des œufs incubés dans des nids couverts est systématiquement plus élevée que ce qui serait attendu pour des œufs incubés dans des nids découverts de même masse. Le calcul de la porosité d'œufs mégaloolithides amène à la conclusion qu'ils étaient tous incubés dans des nids couverts.

c. Les sources de chaleur

Si l'incubation dépend de la chaleur issue de l'environnement, cette source de chaleur peut soit être issue du rayonnement solaire, soit de la décomposition microbienne de végétaux entassés autour des œufs, soit d'une source de chaleur géothermale.

Chez les archosaures actuels, la température du nid est fonction des matériaux ou du substrat ayant servis à construire le nid (186). De même, le type de structure du nid va dépendre de la source de chaleur. Ainsi, si la chaleur est d'origine organique, généralement issue de la décomposition microbienne de végétaux, alors le nid aura tendance à se présenter sous la forme d'un monticule et sa température ne dépendra pas de la température du milieu extérieur. Au contraire, si la chaleur provient d'une source non organique, en particulier le rayonnement solaire, alors le nid sera plus souvent enterré, en général dans du sable, et sa température sera fortement liée à celle du milieu extérieur, avec une différence de température plus grande que pour les nids à chaleur organique. De nos jours, ces nids ne sont trouvés qu'aux latitudes basses, là où l'ensoleillement est suffisant pour maintenir une température convenable. Les limites de latitudes étaient sans doute repoussées plus au nord et au sud au Crétacé, au vu du climat globalement plus chaud de cette époque.

Suivant cette logique, les œufs mégloolithides sont en règle générale retrouvés dans des sédiments fins et donc vraisemblablement enterrés sous des monticules composés de poussière et de matière organique. Les favéoloolithides, en revanche, sont principalement associés à des sédiments grossiers, du sable, ce qui indique qu'ils étaient probablement enterrés. Il faut toutefois noter que les nids de sauropodes n'ont jamais été retrouvés associés à des débris végétaux (187), ce qui peut mettre en doute cette interprétation.

Hechenleitner *et al*. (180) supportent pourtant l'hypothèse de l'utilisation de monticules de végétaux pour l'incubation. Selon eux, la disposition des œufs de certaines couvées retrouvées dans le sud de la France et dans le nord-est de l'Espagne peut faire penser à celle des œufs dans certains nids de mégapodes. En effet, certains mégapodes construisent de grands monticules de végétaux dans lesquels ils creusent des tunnels où sont dispersés les œufs. Une fois érodées, ces structures donneraient des petits groupes d'œufs éparpillés dans un cercle d'environ trois mètres de diamètre, comme observé en France et en Espagne. De plus, les ornementations offrent une surface de contact plus grande avec les fluides acides produits lors de la dégradation des végétaux, et ralentit ainsi la dissolution de la coquille (180). Ces ornementations peuvent donc être des arguments en faveur de l'utilisation de monticules de végétaux (188).

L'utilisation de la chaleur géothermale a été mise en évidence à Sanagasta, en Argentine (189) ou en Corée du Sud (180). Sur le site argentin, tous les nids sont confinés sur une partie de la formation où peuvent être trouvées des traces d'activité hydrothermale illustrées par des geysers ou des sources chaudes. Les œufs sont situés dans un rayon de 1 à 3 mètres autour des reliques d'activité hydrothermale. Ils occupent toute l'épaisseur de l'horizon, qui s'étend sur 1.5 mètres. Le nombre de nids dans l'espace et le temps est fortement suggestif d'un comportement de nidification en colonie et d'une fidélité au site de nidification.

Il est intéressant de noter que les œufs trouvés sur ce site, tous des favéoloolithides, sont plus épais que les autres représentants de cet ootaxon. Le plus épais atteint en effet 7.94mm, et les coquilles montrent une ornementation complexe et un réseau de pore très développé, leur donnant un aspect spongieux. Ces particularités peuvent être mises en lien avec le milieu hydrothermal. Le réseau de pore est adapté à des échanges gazeux dans un milieu très

humide. Les fluides hydrothermaux sont acides et peuvent expliquer l'épaisseur et les ornementations.

En effet, une coquille plus épaisse est nécessaire afin d'éviter la dissolution complète des coquilles le temps de l'incubation. Cette dissolution par les fluides acides peut être mis en évidence, puisque certains œufs présentent une coquille amincie. L'amincissement de la coquille serait même nécessaire pour l'éclosion puisque, pour une coquille de 7mm d'épaisseur, la force à déployer par le nouveau-né pour la briser serait au moins quatorze fois supérieure à celle à déployer pour la plupart des autres œufs de sauropodes (190). Si la coquille est amincie jusqu'à 1.6mm, alors la force nécessaire au nouveau-né revient dans les valeurs usuelles.

La température des fluides de ces sources est estimée entre 60 et 100°C, soit une température largement suffisante pour maintenir une chaleur adéquate au développement des embryons.

En Argentine, les sites de Los Llanos et de Auca Mahuevo sont tous les deux caractérisés par des climats arides à semi-arides, dont les températures maximales pouvaient fréquemment dépasser les 30°C (191). Ces sites n'offrent pas d'indication sur l'utilisation de chaleur hydrothermale ou de végétaux, et la chaleur issue du rayonnement solaire semble être la source de chaleur qui ait servi à l'incubation des œufs déposés (188)

C. Construction du nid

Que les sauropodes aient recouvert leur œufs ou non , les œufs étaient déposés dans des excavations et il est fort probable que ces excavations aient été créées grâce à leurs membres postérieurs (168). Les mains des sauropodes sont caractérisées par la perte des ongles sur tous les doigts, à l'exception du doigt I. Au contraire, les pieds présentent une hypertrophie des ongles sur les doigts II et III, avec des ongles écrasés latéro-latéralement, élargis dorso-ventralement à l'extrémité proximale et recourbés latéralement (fig.53). La tubérosité du muscle fléchisseur, située à l'extrémité proximale de l'ongle, n'est pas centrée, ce qui induit une rotation latérale de l'ongle lors de la flexion de la plante du pied. Cette position amène la face médiale de l'ongle contre le substrat.

Ces pieds sont étonnamment très semblables à ceux des tortues. De même, le mouvement de la griffe lors de la flexion du pieds peut être rapproché du mouvement effectué par les tortues lorsqu'elles creusent leur nid. Les autres méthodes mises en œuvre par les animaux actuels pour creuser sont soit l'utilisation des membres antérieurs, mais la perte des ongles sur ces membres semble exclure cette possibilité pour les sauropodes, et l'utilisation des dents chez les rats-taupes. Les dents des sauropodes, en particulier de titanosaures et des diplodocidés, semblent toutefois bien frêles et fragiles pour une telle tâche. La construction d'un nid est une étape clé dans la reproduction d'un organisme et participe donc fortement à sa valeur sélective. La sélection d'un trait permettant la construction plus efficace de ce nid est alors plutôt attendue.

Figure 53 : Reconstruction du pied droit d'un diplodocidé. Les ongles sont orientés latéralement (168)

D. L'incubation

La durée d'incubation est un caractère primordial quand il est question d'œufs. Premièrement, l'incubation est une période où l'œuf est entièrement vulnérable ; plus la durée est courte, plus la survie augmente (192). D'autre part, si les parents surveillent leur nid, la durée d'incubation correspond à la durée minimale qu'un adulte consacre à la reproduction par saison (cette durée peut être augmentée si les adultes prodiguent aussi des soins parentaux post-éclosion). De cette façon, la durée d'incubation va potentiellement avoir un impact sur le nombre de couvées qu'une femelle peut produire par an.

Trois principales méthodes ont été utilisées pour déterminer la durée d'incubation. La première est une simple relation allométrique entre la durée d'incubation et la masse des œufs, déterminée chez les crocodiliens et les oiseaux (192). Dans cette étude, les sauropodes sont représentés comme des animaux précoces (voir partie suivante), par analogie avec les grands herbivores actuels, et avec comme argument supplémentaire que la différence de taille entre les adultes et les nouveau-nés aurait empêcher les premiers d'apporter des soins intensifs aux seconds. La relation allométrique appliquée aux sauropodes, dont les œufs pèsent entre 1.5 et 5.0kg, donne des durées d'incubation comprises entre 65 et 82 jours.

La deuxième repose sur l'analyse de la relation entre la durée d'incubation et des paramètres liés à l'œuf et au type de nid. En effet, Tanaka *et al*. (193) montrent que chez les archosaures actuels, la durée d'incubation est corrélée plus précisément à la masse de l'œuf, la porosité de la coquille, la densité des pores et au type de nid qu'à la masse seule. Le type de nid influence en particulier l'humidité du milieu, les nids recouverts permettant de maintenir un

environnement plus humide. A partir de ce modèle, les auteurs calculent une période d'incubation comprise entre 36 et 136 jours. Une durée plutôt courte peut également être inférée de l'étude histologique des embryons : une haute vascularisation est associée à une croissance plus rapide et donc à une incubation plus courte.

Une troisième méthode consiste à calculer le métabolisme des embryons (194). Dans ce contexte, le métabolisme doit être capable de fournir assez d'énergie pour à la fois subvenir aux besoins des cellules déjà existantes mais également permettre la formation de nouvelles cellules sur un temps donné. Puisque toute croissance embryonnaire commence par un ovocyte fécondé, de masse considérée comme connue de 6.4mg, et se termine quand l'embryon atteint sa masse à l'éclosion, qui peut être calculée comme représentant 70% de la masse de l'œuf, on connait la quantité de biomasse qui doit être produite sur cette période. L'étude des êtres vivants actuels a permis de déterminer l'énergie nécessaire à la production d'un gramme de biomasse. A partir de ces données, il est possible de déterminer le temps nécessaire à la croissance de l'embryon. Le modèle testé sur les oiseaux donne des durées d'incubation très proches de celles observées. Appliqué à différentes espèces de sauropodes (*Alamosaurus sanjuanensis*, un mamenchisauridé non identifié, *Apatosaurus* et *Rapetosaurus krausei*) le modèle prévoit des durées allant de 67 à 78 jours.

Les principales limites de ce modèle sont, premièrement, l'inférence de la masse des œufs, estimées à partir de la même équation dépendant de la masse adulte qu'utilisée chez les oiseaux, alors que les œufs de dinosaures sont généralement bien plus petits par rapport au poids de la mère que ce qui est observé chez les oiseaux. Deuxièmement, il repose sur la connaissance du métabolisme des dinosaures, or ce point est encore hautement controversé.

Une période d'incubation courte implique une croissance rapide de l'embryon, comme observée chez des spécimens de sauropodomorphe (identifiés soit comme *Massospondylus* soit comme *Lufengosaurus*) (195). Ces spécimens représentent différents stades ontologiques et la section longitudinale des vertèbres montre que les régions médiales sont composées d'os spongieux caractérisé par un grand nombre de cavités vasculaires, témoin d'une croissance rapide. De même, la section du fémur met en évidence une large proportion de l'espace occupée par les cavités vasculaires.

Les sauropodes pondent des œufs de structures variées dans des nids. Selon l'espèce, le nid est recouvert de sédiments et chauffé grâce au soleil ou à une activité géothermale proche, ou bien recouvert d'un monticule de végétaux, dont la décomposition microbienne produit de la chaleur. La durée d'incubation est *a priori* courte, permettant de réduire le temps où les œufs sont vulnérables. Une fois que la croissance embryonnaire arrive à son terme, l'œuf éclot et laisse sortir un nouveau-né.

3. Les petits et les soins parentaux

A. Les soins parentaux

Les soins parentaux peuvent être divisés en deux temps : les soins pré-éclosion et les soins post-éclosion. Les soins pré-éclosion consistent en la surveillance du nid pendant la période d'incubation, en continue ou par intermittence, afin de le protéger des prédateurs. Ils peuvent aussi compter l'aide prodiguée aux nouveau-nés par un adulte au moment de l'éclosion. Les soins post-éclosion vont d'une simple protection des jeunes, car les jeunes restent proches des adultes, à des soins bien plus intensifs comme ceux montrés par un grand nombre d'oiseaux actuels, où les parents apportent la nourriture aux petits. Le type de soin va dépendre du niveau de précocité des nouveau-nés : dans les espèces dites précoces, les petits sont rapidement autonomes après la naissance ; alors que dans les espèces dites altriciales, les petits naissent sans être capables de se nourrir ou de se déplacer seuls. La précocité n'exclue pas forcément des soins parentaux, en revanche, l'altricialité les implique.

Tous les archosaures démontrent des soins pré-éclosion, cependant aucune information sur ce comportement ne peut être obtenue à partir de l'étude des fossiles. De même, tous les archosaures actuels prodiguent des soins post-éclosion (165). Les femelles crocodiles gardent leurs petits vers elles pendant plusieurs mois à plusieurs années. Une communication par vocalisation permet à la mère d'appeler ses petits et aux petits de signaler s'ils sont en danger (196). Chez les oiseaux, les soins peuvent être prodigués par la mère, par le père ou, le plus souvent, par les deux parents (197).

a. Etude du niveau de précocité

Des critères anatomiques observés sur le nouveau-né peuvent être reliés au niveau de précocité d'une espèce. Curry Rogers *et al*. (198) décrivent un jeune *Rapetosaurus krausei*, sauropode malgache : sa taille est de 35 centimètres, son poids est estimé à 35 kilogrammes. L'histologie osseuse montre des « lignes d'éclosions », démarcation histologique entre l'os embryonnaire et l'os formé après l'éclosion. Si la croissance de l'os est linéaire, ils estiment alors que le petit, à l'éclosion, mesurait 20 centimètres et pesait entre 2.5 et 4.3 kilogrammes, ce qui correspond au poids estimé à partir de la taille des œufs. Par ailleurs, le cartilage calcifié de la région limitrophe entre l'épiphyse et la métaphyse des os est plutôt fin. Enfin, l'étude histologique des os des membres pelviens dévoile des zones de tissu osseux remodelé.

Cette description est en faveur de la précocité chez ce jeune pour plusieurs raisons. Premièrement, le remodelage osseux peut être lié à cinq mécanismes différents : un métabolisme intense, des contraintes biomécaniques, le vieillissement, la réparation de micro-fractures ou l'alternance de stockage/mobilisation du calcium et du phosphore osseux. Au vu du jeune âge de l'animal, l'application de contraintes biomécaniques sur les os semble le mécanisme en jeu le plus probable, indiquant que le jeune a rapidement été capable de se déplacer, signe de précocité. Deuxièmement, le cartilage calcifié est généralement épais chez les espèces altriciales, car leur croissance est plus rapide, et fin dans les espèces précoces, étayant l'hypothèse de la précocité dans cette espèce.

Un autre critère anatomique qui peut être utilisé est l'état d'ossification de la ceinture pelvienne (199). En effet, si le jeune peut se déplacer rapidement après sa naissance, les membres doivent être capables de supporter son poids. Or, l'étude des embryons et des juvéniles et plutôt en faveur de la précocité chez les sauropodes. Cette interprétation est toutefois remise en question par Horner *et al.* (200).

La précocité des sauropodes peut également être inférée par l'étude des sites de nidification. Les fragments de coquilles d'œufs sont généralement larges, indiquant qu'ils ont uniquement subi une fracturation lors de l'éclosion mais qu'ils n'ont pas été abondamment piétinés. Cette observation est plutôt en faveur d'un abandon rapide des sites de nidifications après l'éclosion.

b. Etude des groupes

Si les sauropodes prodiguaient des soins parentaux, alors il devrait être courant de retrouver des groupes d'adultes associés à des jeunes. Comme présenté plus haut, la composition des groupes de sauropode est variable : uniquement des adultes, uniquement des jeunes ou mixte.

Ces groupes peuvent être représentés par des squelettes associés ensembles, comme à la carrière de Mother's Day, où un groupe de sept jeunes diplodicidés a été retrouvé (201). Les fossiles ne montrent pas de signes de déplacement, or les os des jeunes, plus petits, sont plus à même d'être déplacés après la mort de l'animal. Donc si des adultes avaient été présents avec ces jeunes, leurs restes auraient dû être retrouvés. Il est par ailleurs difficile d'envisager une cause de mort assez brutale pour tuer sept jeunes d'un coup, mais qui n'aurait emporté aucun adulte. De même, ont été retrouvés plusieurs juvéniles *Alamosaurus* à la formation de Big Bend, au Texas, ou encore des jeunes *Bellusaurus* en Chine. (202). Des groupes mixtes ont été retrouvés en Allemagne (*Europasaurus*) et en Argentine (*Patagosaurus*) (202).

Les groupes peuvent également être étudiés grâce aux empreintes pas qu'ils ont laissé. L'étude des empreintes de pas est l'ichnologie. Toute empreinte ne peut pas être associée avec certitude à une espèce de dinosaure. La création d'ichnoespèce permet de se référer à un type d'empreinte de pas, sans en connaître l'auteur. Myers et Fiorillo (202) se sont penchés sur l'étude de treize ensembles de traces laissés par des sauropodes. Sur ces treize, neuf ne comprennent qu'une seule classe d'âge, cinq d'entre eux ne sont composés que de jeunes ou de subadultes, les quatre autres ne sont composés que d'adultes. Castanera *et al*. (203) rapportent cinq ensembles de traces laissés par des sauropodes dans la péninsule ibérique. Parmi eux, des groupes sont composés uniquement d'individus de la même taille, d'autres de jeunes et adultes, et, enfin, d'autres uniquement de jeunes. Des traces d'un groupe mixte retrouvées au Texas, ont même été interprétées comme preuve de comportements sociaux complexes, avec les jeunes entourés par les adultes, supposément pour assurer leur protection (165).

Pour les espèces particulièrement grandes, le coût de synchronisation des activités entre les jeunes et les adultes était sans doute très important, en particulier lors des déplacements où

les jeunes auraient eu du mal à suivre le rythme des adultes (202). La ségrégation des classes d'âge observée *via* les fossiles semble plus fréquente chez les espèces les plus grandes, ce qui serait en accord avec cette interprétation. Dans les espèces où les classes d'âges sont séparées, les petits se seraient rassemblés dès la naissance, comme mécanisme de protection et auraient par la suite grandi ensemble, formant plus tard des groupes d'adultes.

c. Etude phylogénétique

Chez les archosaures actuels, le volume d'une couvée est corrélé au type de soins parentaux apportés : chez les espèces qui ne montrent pas de soins parentaux, le volume sera plus grand que chez les espèces où les soins sont prodigués par la mère, qui lui-même sera plus grand que chez les espèces où les deux parents s'occupent des petits, et le volume le plus faible sera retrouvé chez les espèces à soins paternels (204). La construction des arbres phylogénétiques les plus probables en ce qui concerne l'évolution des soins parentaux chez les diapsides, en prenant en compte les oiseaux, les tortues, les squamates, les crocodiliens et les ptérosaures, montre que l'état ancestral le plus probable est l'absence de soins parentaux. A cette conclusion peut s'ajouter celle que la polygamie était également l'état ancestral le plus probable, cette dernière étant plus fréquemment liée à l'absence de soins parentaux que la polygynie ou la polyandrie.

B. Croissance des petits

Une fois nés, les petits doivent grandir jusqu'à atteindre leur maturité sexuelle afin de commencer un nouveau cycle de reproduction. La croissance des individus peut être suivie par l'observation macroscopique des os et l'histologie osseuse. Les squelettes de juvéniles peuvent être reconnus par l'absence de fusion des arcs vertébraux avec les corps ou bien des sutures du crâne ou du bassin. D'un point de vue histologique, la croissance peut être suivie grâce aux lignes d'arrêt de croissance (LACs), qui correspondent à des zones de réduction du taux de dépôt des os, et qui sont considérées comme annuelles (120). A partir des LACs, il est possible de construire des courbes de croissance. Les courbes de croissance sont en règle générales sigmoïdes, et l'inflexion de la courbe correspond au moment de la maturité sexuelle chez la plupart des espèces actuelles (fig. 54).

L'os médullaire, présenté plus haut, peut être considéré comme une preuve que la maturité sexuelle a été atteinte (205). De l'os médullaire a été retrouvé chez des théropodes et des ornithischiens et peut alors être considéré comme une apomorphie de tous les dinosaures. Lee *et al*. (205) se sont intéressés à l'âge de divers spécimens exhibant de l'os médullaire, afin d'obtenir une valeur minimale de l'âge auquel ces espèces sont sexuellement matures, et a confronté ces données à des courbes de croissance. Chez toutes les espèces étudiées, l'individu est encore en croissance. Si le rythme de croissance est bien plus élevé que celui des reptiles, la stratégie adoptée par les dinosaures en ce qui concerne la maturité sexuelle est plus proche de ce groupe que celle des oiseaux, qui ne sont matures qu'une fois leur croissance terminée. L'âge de la maturité sexuelle chez les sauropodes a été étudié par Klein et Sander (206), et, comme chez les autres dinosaures, il serait atteint bien avant la fin de la

croissance de l'animal, quand celui-ci aurait atteint environ cinquante pourcents de sa taille adulte.

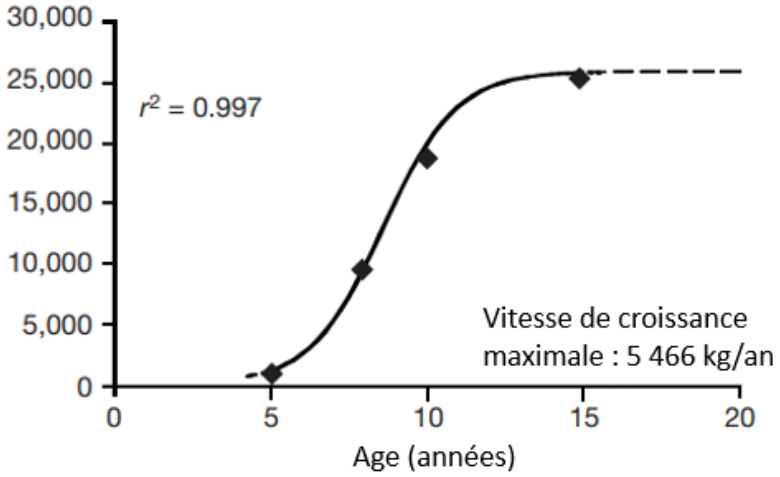

*Figure 54 : Exemple de courbe de croissance, cas d'*Apatosaurus excelsus*. La courbe a une forme sigmoïde. Le point d'inflexion est atteint aux alentours de 8 ans, ce qui correspond à la maturité sexuelle. La croissance ne se termine en revanche que vers 12 ans (120).*

Il est exclu que les sauropodes aient apporté des soins intensifs à leurs petits du fait de la différence trop importante de taille entre les adultes et les nouveau-nés. Selon les espèces, les petits, précoces, auraient soit suivi le groupe de leurs parents et grandi auprès d'eux, soit auraient été livrés à eux-mêmes et se seraient alors rassemblés, comme mécanisme de protection. Leur croissance très rapide leur aurait permis d'atteindre en quelques années la maturité sexuelle nécessaire à initier un nouveau cycle de reproduction. Au bout de plusieurs dizaines d'années, enfin, ils auraient atteint leur taille adulte.

4. La prolificité

Les nids découverts permettent d'avoir une idée du nombre d'œufs pondus par couvée mais n'apportent pas d'information sur le nombre de couvées annuelles. Chez les animaux actuels, une relation allométrique entre la masse d'œuf produite annuellement et la masse de la mère existe (fig. 55). Cette relation varie en fonction du groupe étudié : les crocodiliens produisent une masse plus faible que les oiseaux. La stratégie varie également. Les oiseaux produisent peu de gros œufs, alors que les crocodiliens ou les tortues pondent une multitude de petits œufs. Chez les oiseaux, le nombre d'œufs varie également selon la stratégie nidifuge ou nidicole de l'espèce. La taille des couvées de sauropodes fait plutôt penser à la stratégie des crocodiliens et des tortues (207,208).

En appliquant aux sauropodes les relations allométriques du poids des portées annuelles par rapport au poids de la mère, il est possible d'inférer le nombre de portées produites par an. Si la relation des crocodiliens et des tortues est appliquée, il est alors attendu que les sauropodes

pondent entre 16 et 340 œufs par ans. Si la relation des oiseaux est appliquée, ce nombre est compris entre 40 et 847. Quoiqu'il en soit, il semble peu probable que les sauropodes aient produit une seule couvée de 30 œufs par an. Jusqu'à 13 couvées annuelles seraient nécessaires pour atteindre le nombre d'œufs attendu dans un modèle de reproduction type oiseau. Il faut toutefois prendre en compte le temps alloué à la surveillance des nids qui occuperait également une place non négligeable dans la vie du sauropode et limiterait le nombre de couvées possible. Mais il est très probable que les sauropodes aient pondu au moins deux fois par an.

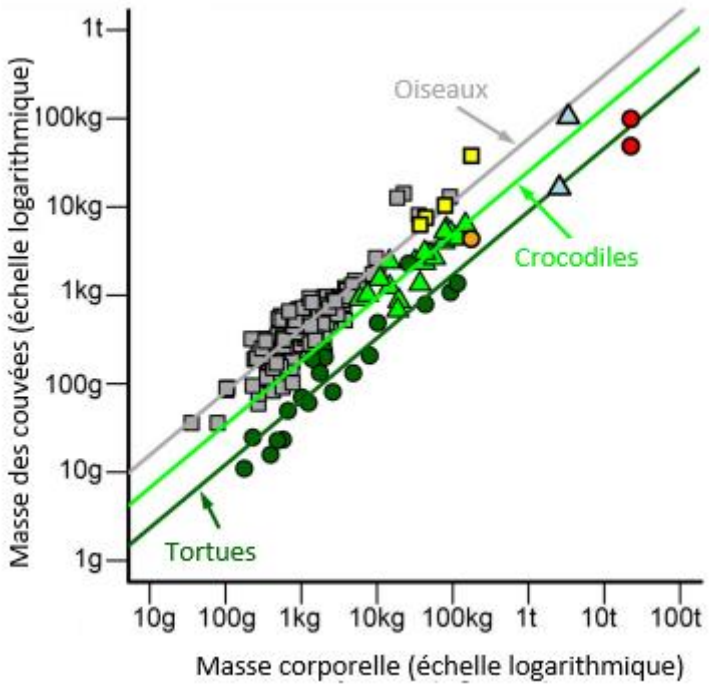

Figure 55 : Logarithme de la masse des couvées annuelles en fonction du logarithme de la masse de la mère. Carrés gris : oiseaux, triangles verts : crocodiliens, ronds verts : tortues, carrés jaunes : théropodes, triangles bleus : hadrosaures, cercles rouges : sauropodes. Les sauropodes sont sur la droite de régression des tortues. (207)

VI. Le système nerveux

Le système nerveux permet à l'organisme, à la fois d'intégrer des informations issues de l'environnement de l'animal, via les organes sensoriels, et de faire circuler l'information dans l'organisme de manière rapide et efficace. Les traces laissées par le système nerveux sur les fossiles sont peu nombreuses. Les reliques du système nerveux périphériques sont essentiellement les foramens des différents nerfs crâniens et le labyrinthe de l'oreille interne. Le système nerveux central peut, quant à lui, être étudié par le biais des empreintes laissées par le cerveau sur la boîte crânienne, les endocastes.

Dans cette partie, nous allons passer en revue les minces connaissances sur les différentes fonctions du système nerveux, obtenues par l'étude des endocastes, de l'oreille interne et des espèces actuelles constituant l'encadrement phylogénétique des dinosaures, les crocodiliens et les oiseaux.

1. L'audition

L'audition chez les oiseaux et les crocodiliens passe par des voies similaires (196). L'oreille est divisée en trois parties : l'oreille externe, moyenne et interne. L'oreille externe permet de collecter les ondes sonores qui font vibrer le tympan. L'onde est ensuite transmise à un unique osselet dans l'oreille moyenne, la columelle, équivalent de l'étrier des mammifères. Enfin, la columelle fait vibrer l'endolymphe contenue dans l'oreille interne et l'onde sonore arrive à la lagéna, l'équivalent de la cochlée chez les mammifères.

L'organisation très similaire chez ces deux clades permet d'envisager une structure similaire chez les dinosaures, bien que ni les structures de l'oreille externe, ni celles de l'oreille moyenne n'aient été retrouvées. De même, les oiseaux et les crocodiliens localisent la source d'un son grâce à un canal intéraural (en déterminant la différence entre l'instant d'arrivée du son à chaque oreille), vraisemblablement présent chez les dinosaures également.

Les ondes sonores sont finalement captées par la papille basilaire, organe auditif du labyrinthe membraneux, formé de cellules auditives ciliées recouvertes par la membrane tectoriale. La longueur de la papille basilaire est influencée par la masse de l'animal et influence l'intervalle de fréquences sonores qui peuvent être entendues par un animal (209). Ainsi, chez les oiseaux et les crocodiliens, la longueur de la papille basilaire est proportionnelle à la masse de l'animal. Les seules exceptions à cette règle sont les chouettes, des oiseaux dont la technique de chasse est extrêmement spécialisée et basée sur l'ouïe. Au contraire, la longueur de la papille basilaire est inversement proportionnelle à la fréquence mieux entendue et à la limite supérieure du champ acoustique d'une espèce. Une papille acoustique longue permettra d'entendre des sons de fréquence basse et inversement.

La membrane basilaire n'est pas conservée lors de la diagénèse, mais sa longueur peut être estimée comme étant deux tiers de la longueur de la cochlée. Chez un sauropode de 75 tonnes, dont la papille basilaire mesure 10.7mm, la fréquence la mieux entendue sera alors de 700Hz et la limite supérieure du champ acoustique de 1800Hz.

La longueur de la cochlée peut également être reliée à la complexité des vocalisations et du niveau de socialité d'une espèce (210). Les crocodiliens et les oiseaux communiquent par vocalisations, ce mode de communication a donc très probablement été utilisé par les dinosaures (196). Les fréquences entendues sont liées aux fréquences produites lors des vocalisations. Les animaux produisant des sons plus graves sont principalement des animaux qui vivent en milieu boisé, ce qui facilite la communication (211). Les sauropodes entendaient principalement des sons graves, mais ce champ acoustique est sans doute plus lié à leur taille qu'à leur milieu de vie.

2. L'olfaction

L'olfaction passe premièrement par la captation de molécules aromatiques par la muqueuse olfactive qui tapisse une partie des cavités nasales. L'information circule par la suite par les nerfs olfactifs jusqu'aux bulbes olfactifs. Les bulbes olfactifs sont une région de l'encéphale, habituellement situés rostralement, qui intègrent en premier lieu l'information olfactive, avant de la faire circuler, *via* le tractus olfactif, vers d'autres régions du système nerveux central.

A. Les narines et les cavités nasales

Les narines des sauropodes ont très souvent été représentées comme situées très caudalement sur le chanfrein (212). En effet, comme chez de nombreuses espèces, l'espace osseux qui délimite les narines est très étendu (allant parfois jusqu'à la moitié de la longueur du crâne chez les sauropodes) alors que la réelle ouverture des narines est bien plus petite et rien ne permet de situer cette ouverture. Cependant, ainsi placées, il en résultait que l'air ne circulait que dans une faible portion des cavités nasales. Les possibilités d'échanges thermiques et d'humidité, ainsi que de captation de molécules odorantes s'en trouvaient alors grandement limitées.

De plus, ce positionnement n'est pas soutenu par l'étude des espèces actuelles, qui montre que les narines sont toujours situées sur la partie rostrale des narines osseuses. Par ailleurs, chez les diapsides, le plexus vasculaire du vestibule nasal se trouve dans la région des narines et prend souvent la forme d'un corps caverneux, qui peut être identifié sur les crânes des sauropodes, en région rostrale ou rostro-ventrale. Une position rostrale ou rostro-ventrale semble donc plus pertinente, tant d'un point de vue fonctionnel, puisqu'elle permet un contact prolongé entre l'air et la muqueuse des cavités nasales, que d'un point de vue de la similarité avec ce qui peut être observé chez des espèces actuelles.

B. Les bulbes et le tractus olfactifs

Les endocastes de sauropodes retrouvés gardent généralement une empreinte claire des bulbes olfactifs (fig. 56). Comme chez la majeure partie des vertébrés actuels, les bulbes olfactifs des sauropodes sont situés en région rostrale de la boîte crânienne. Ils sont souvent très inclinés chez les sauropodes. La taille des bulbes olfactifs rapportée à la taille de l'encéphale peut être utilisée comme marqueur des capacités olfactives d'un animal (213). Ainsi, le ratio olfactif peut être calculé de la manière suivante :

$$ratio\ olfactif = \frac{diamètre\ le\ plus\ long\ des\ bulbes\ olfactifs}{diamètre\ le\ plus\ long\ des\ hémisphères\ cérébraux} \times 100$$

Comparés aux ratios olfactifs d'autres espèces de dinosaures, les ratios olfactifs des sauropodes sont fréquemment plus élevés que ceux attendus pour des espèces de même taille. Mais la taille des bulbes olfactifs est très variable selon l'espèce (214–216) et, si

Camarasaurus présente un ratio considéré comme élevé, *Diplodocus*, au contraire, présente un ratio considéré comme faible.

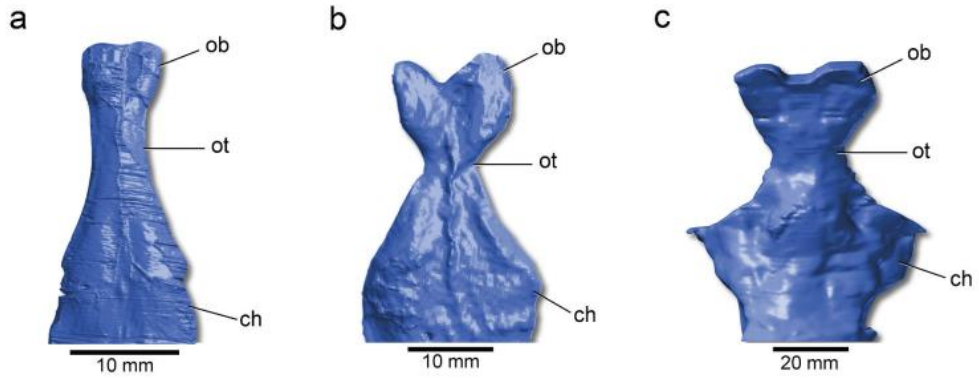

Figure 56 : Endocastes des bulbes et tractus olfactifs de quelques sauropodes. a : Buriolestes schultzi*, b :* Macrocollum itaquii*, c :* Spinophorosaurus nigerensis*. La taille des bulbes est très variable selon les espèces. ob : bulbe olfactif, ot : tractus olfactif, ch : hémisphères cérébraux. (d'après 212)*

L'olfaction est un sens primordial pour la recherche de nourriture, en particulier chez les carnivores et charognards, la détection de danger et la communication intraspécifique. Cependant, chez les sauropodes, des herbivores peu soumis à la prédation, l'olfaction présente un avantage évolutif moindre, ayant pu mener à une perte de capacités olfactives chez certaines espèces.

Les tractus olfactifs sont en règle générale courts, du fait de la forme générale du crâne des sauropodes. Chez *Bonantitan*, par exemple, ils sont longs de 3mm (215).

3. Equilibre

L'oreille interne n'est pas seulement un organe auditif, elle joue également un rôle fondamental dans l'équilibre. La deuxième partie du labyrinthe est composée des trois canaux semi-circulaires : l'antérieur, le postérieur et le latéral. Les trois canaux semi-circulaires sont orientés dans les 3 plans de l'espace. Ils contiennent de l'endolymphe. Lors des mouvements de la tête, les mouvements de l'endolymphe mettent en mouvement les cellules ciliées de l'épithélium. Le positionnement orthogonal des trois canaux semi-circulaires permet alors à l'organisme d'interpréter la position de la tête dans l'espace.

Les canaux semi-circulaires des sauropodes présentent une organisation générale tout à fait similaire à celle connue chez les vertébrés actuels. Les canaux sont cependant de taille variable : le canal semi-circulaire antérieur est en règle générale le plus grand, le latéral est le plus petit. La condition ancestrale, partagée par les prosauropodes, *Giraffatitan* ou encore *Diplodocus*, consiste en un canal antérieur deux fois plus grand que le postérieur (214,217).

Les titanosaures, au contraire, présentent un canal antérieur seulement légèrement plus grand que le postérieur (fig. 57).

Leurs tailles sont très variables selon l'espèce, avec, par exemple, un canal semi-circulaire latéral dont le diamètre interne est de 4mm chez *Bonatitan* contre 14mm chez Antarctosaurus, et un diamètre du tube de 2.6mm chez *Bonatitan* contre 4mm chez *Antarctosaurus* (215). De manière générale, les canaux des sauropodes restent toutefois courts et épais, une morphologie similaire à ceux des crocodiles ou des cétacés. Ces derniers présentent des canaux de petite taille associés à une musculature oculaire réduite, le tout résultant à des mouvements des yeux et du cou diminués.

Plus l'angle entre les canaux semi-circulaires est proche de l'orthogonalité, plus la sensibilité vestibulaire est bonne et plus les mouvements de la tête et des yeux peuvent être rapides (218). Cet angle est variable selon les espèces. Chez *Bonatitan*, l'angle entre les canaux antérieur et postérieur est de 90°, alors qu'il est de 100° chez *Antarctosaurus* et de 63° chez *Sarmientosaurus* (144).

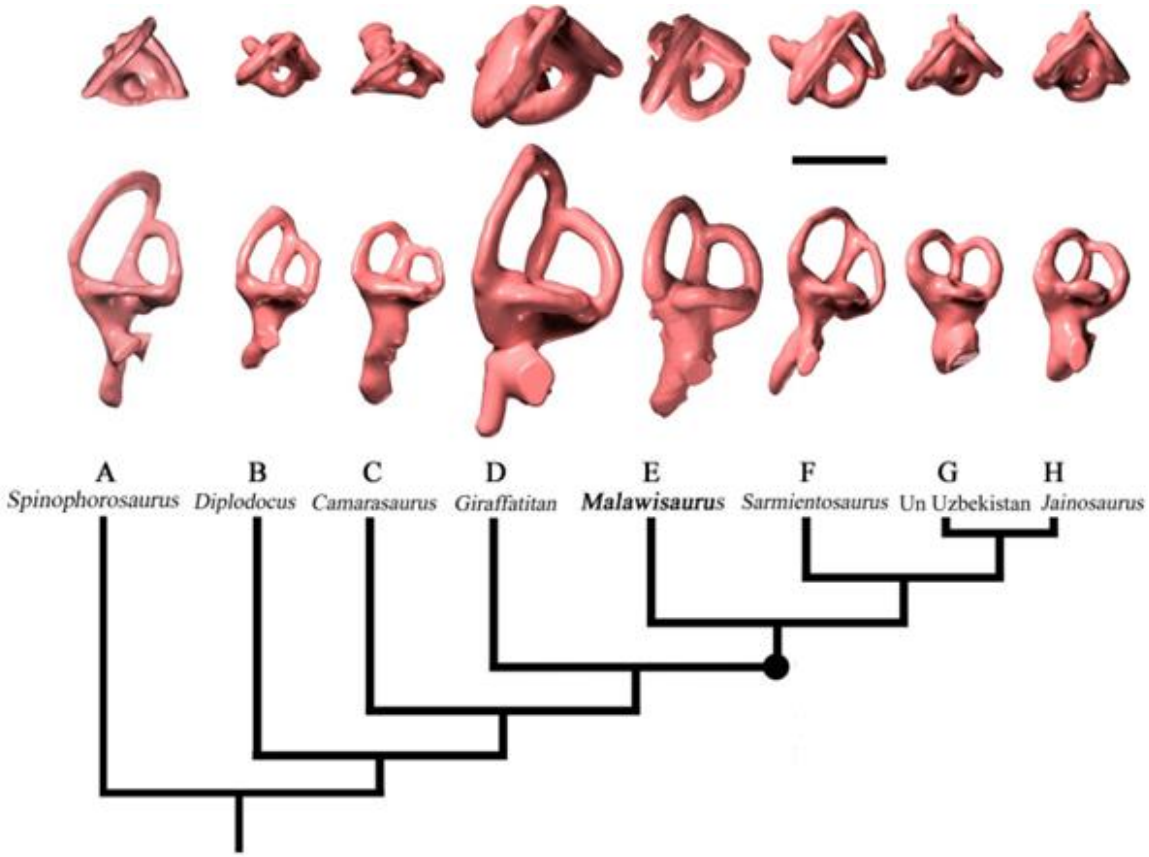

Figure 57 : Diversité des labyrinthes osseux chez les sauropodes. La diversité s'exprime à la fois par les variations de proportion entre le canal semi-circulaire antérieur et le latéral, mais aussi par les différences d'angle entre les canaux (218)

Le lobe flocculonodulaire du cervelet est la région phylogénétiquement la plus ancienne du cervelet. Il est lié au système de l'équilibration, puisqu'il coordonne les informations entrantes

issues des appareils vestibulaire et périphérique. Il participe aux réflexes vestibulo-colique et vestibulo-oculaire (215). Il contrôle également la coordination des yeux. Ces réflexes permettent en particulier d'adapter la position de la tête en fonction des mouvements du reste du corps pour maintenir le regard fixe. Sa position peut être inférée grâce au récessus flocculaire, présent sur l'endocaste. Ce récessus est réduit chez les sauropodes, voire absent, comme chez les titanosaures (215). La réduction de ce récessus est une apomorphie des sauropodes, puisqu'il est présent chez tous les sauropodomorphes basaux (217). Elle pourrait être associée à la transition vers la quadrupédie obligatoire, moins exigeante en agilité que la bipédie.

La perte du récessus flocculaire chez les titanosaures peut être mis en lien avec la réduction de taille du canal semi-circulaire antérieur. Ces deux apomorphies des titanosaures conduisent à une perte d'agilité dans ce clade par rapport aux autres sauropodes, en particulier en ce qui concerne les mouvements de la tête. Toutefois, les sauropodes dans leur globalité sont dotés d'oreilles internes et de cervelet d'animaux lents et peu agiles.

4. La nociception et la douleur

La nociception permet la perception et l'intégration de stimuli douloureux. C'est un mécanisme de défense, connu dans l'ensemble du monde animal (219). La perception d'une douleur à la suite d'une blessure amène à l'adoption de comportements visant à protéger l'organisme et à permettre la guérison. Ces comportements incluent un isolement par rapport au groupe, une réduction de l'exploration du milieu et de la recherche de nourriture mais également une moindre utilisation du membre douloureux.

De très nombreux fossiles de dinosaures montrent des fractures apparues du vivant de l'animal, et parmi elles, des fractures guéries. La formation d'un cal osseux nécessite qu'aucune contrainte ne soit exercée sur l'os, et implique donc que, lorsque la fracture est située au niveau d'un membre, ce membre n'a pas été utilisé lors de la locomotion. Cette restriction de mouvement n'aurait pu être permise que par la perception d'une douleur par l'animal. Des empreintes de pas de dinosaures quadrupèdes boiteux ont également été retrouvées à plusieurs reprises (220), et bien que les boiteries peuvent être purement mécaniques, leur présence étaye l'existence de douleur chez ces animaux.

Les mécanismes de perception et de transmission de la douleur ne peuvent toutefois pas être déterminés à partir de l'étude des fossiles. Cependant, ces mécanismes sont similaires chez les crocodiliens et les oiseaux, avec des fibres nerveuses présentes au niveau de la peau, des muscles, des articulations et des viscères, des voies afférentes situées dans la corne dorsale de la substance grise de la moëlle épinière puis une intégration au niveau du cortex, suivant des voies similaires à celles trouvées chez les mammifères (221,222). Il semble alors très probable que les dinosaures aient également perçu et intégré les stimuli douloureux par des voies très similaires.

5. L'hypophyse

L'hypophyse, ou glande pituitaire, est une glande située à la base du cerveau, au niveau de la fosse hypophysaire, dont la fonction est de réguler les productions hormonales de l'organisme. Elle est subdivisée en deux parties, la neurohypophyse, caudale, et l'adénohypophyse, crâniale. Ces deux parties peuvent être visualisées chez certains sauropodes, comme *Bonatitan* (215), chez qui la fosse hypophysaire est divisée.

La particularité de la fosse hypophysaire des sauropodes est sa très grande taille (223). Bien que cette fosse ne contienne pas seulement l'hypophyse, mais également d'autres structures telles que les carotides cérébrales, les nerfs abduscens (VI) et oculomoteur (III) et des veines issues de l'orbite, l'espace laissé libre pour la glande pituitaire reste important (214). La taille de l'hypophyse est liée à la taille de l'animal mais varie également au cours de sa vie, en fonction de l'âge et du stade physiologique. En particulier, l'hypophyse atteint sa taille maximale pendant la gestation (215,223). Les hypothèses évoquées pour expliquer un tel élargissement de l'hypophyse sont soit liées au gigantisme des sauropodes, soit liées à la reproduction.

La première hypothèse est que les sauropodes présentent un hyperpituitarisme menant à une production exagérée d'hormone de croissance, ce qui expliquerait leur taille titanesque. L'autre hypothèse est que la fosse hypophysaire est élargie pour laisser la place à la glande d'augmenter de volume pendant les saisons de reproduction, en lien avec la production d'un nombre important d'œufs. Cependant, cette seconde hypothèse trouve un moindre soutien dans l'observation des espèces actuelles, puisque les crocodiliens ou les tortues pondent également une quantité notable d'œufs sans pour autant présenter une hypophyse surdéveloppée.

6. Niveau d'encéphalisation

Le quotient d'encéphalisation est une mesure qui permet de comparer la taille des cerveaux d'espèces de tailles différentes. Il est calculé de la manière suivante :

$$QE = \frac{E_a}{E_e}$$

Avec QE, le coefficient d'encéphalisation, E_a, la masse du cerveau de l'animal étudié et E_e, la masse du cerveau d'un animal théorique, si le volume du cerveau suivait une relation allométrique selon le poids de l'animal. Le coefficient allométrique est défini pour chaque groupe d'animaux, comme les reptiles ou les mammifères. Le coefficient des reptiles est utilisé pour les sauropodes.

Le quotient d'encéphalisation permet d'évaluer l'intelligence d'une espèce. Bien que d'autres facteurs entrent en jeu dans le développement de l'intelligence, comme le nombre de neurones ou la complexité des connexions synaptiques entre ces neurones, apprécier la taille du cerveau est un premier par pour inférer les capacités intellectuelles d'espèces disparues (224).

Le calcul du quotient d'encéphalisation nécessite une estimation de la masse du cerveau de l'organisme étudié. Le volume de l'endocaste peut être facilement calculé grâce à l'imagerie en trois dimensions (examen tomodensitométrique). Le volume du cerveau est considéré comme ne représentant que la moitié du volume de l'endocaste chez les sauropodes, puisqu'une vascularisation importante, représentée par de larges sinus veineux, et les méninges occupent une partie de la boîte crânienne (214). Enfin, la masse est déterminée par le produit du volume du cerveau par sa densité, 1.036 (223).

Le quotient d'encéphalisation des sauropodes est généralement bas. Chez *Limaysaurus tessonei*, un rebbachisauridé, le quotient d'encéphalisation est évalué entre 0.47 et 0.66, ce qui signifie que le volume du cerveau de ce dinosaure représente entre 47% et 66% de ce qui est attendu pour un reptile de même taille (216). Cette valeur est dans l'intervalle des valeurs trouvées chez les sauropodes. *Diplodocus*, avec une masse de 13 tonnes et un cerveau d'environ 55 grammes, présente un quotient d'encéphalisation évalué à 0.41.

Les sauropodes présentent donc des cerveaux particulièrement simples et petits par rapport à leur taille. Ce n'est pas une caractéristique partagée par tous les dinosaures puisque les théropodes, au contraire, présentent des cerveaux bien développés. *Tyrannosaurus rex*, le théropode le plus connu, présentait pour sa part un quotient d'encéphalisation estimé à 2.7. Son cerveau était donc presque 3 fois plus gros qu'attendu pour un reptile de sa taille. Une telle disparité dans l'évolution du cerveau est sans doute à mettre sur le compte du mode de vie. Les théropodes étaient des prédateurs actifs ; bipèdes, alors que les sauropodes étaient des herbivores massifs, quadrupèdes, peu soumis à la prédation.

L'étude du système nerveux des sauropodes permet de peindre un tableau d'animaux lents et peu agiles. Leur ouïe leur permettait d'entendre des fréquences basses et de communiquer par vocalisation ; et leur odorat, plus ou moins développé, pouvait être utilisé pour la recherche de nourriture.

VII. Le cou

L'élément anatomique le plus frappant des sauropodes, celui qui les caractérise avant tout parmi les autres dinosaures, est leur cou d'une longueur absolue et relative non égalée chez aucun animal actuel, ni aucun autre groupe d'animaux ayant jamais existé sur Terre (fig. 58). Le long cou a commencé à évoluer tôt au sein de *Sauropoda* (225) grâce à deux mécanismes principaux : augmentation du nombre de vertèbres cervicales, soit par incorporation des premières vertèbres dorsales, soit par duplication de vertèbres cervicales ; et élongation des vertèbres. Divers facteurs ont pu favoriser l'évolution d'un long cou, que ce soit la possibilité d'atteindre des végétaux hors d'atteintes pour les autres herbivores, de la même espèce ou non, une démonstration visuelle vis-à-vis d'un potentiel partenaire sexuel ou un mécanisme de thermorégulation. Ces différents facteurs d'évolution ne s'excluent pas forcément mutuellement et plusieurs forces évolutives ont pu amener à l'élongation du cou.

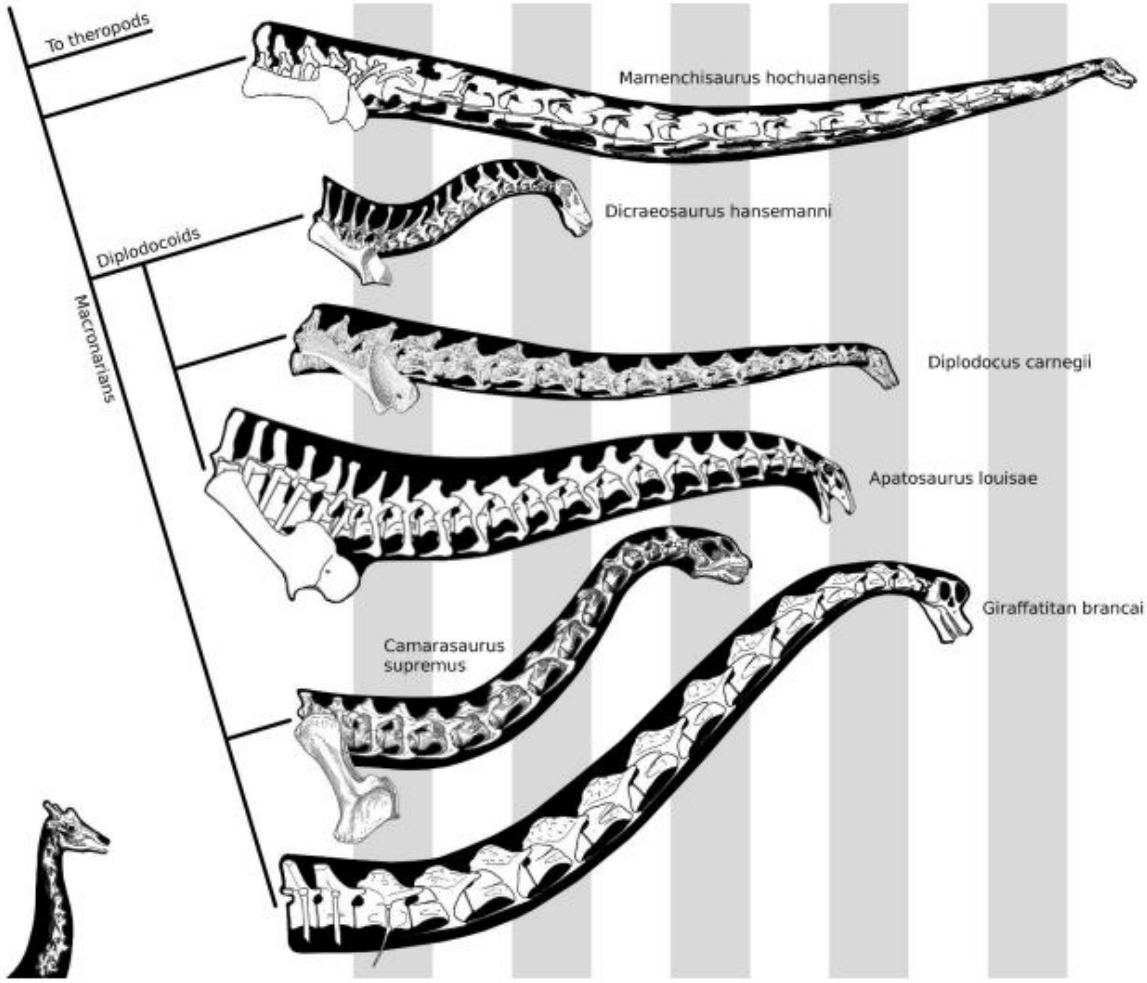

Figure 58 : Longueur du cou de divers sauropodes, en comparaison au cou de la girafe. La longueur du cou a varié à plusieurs reprises dans l'évolution des sauropodes. Les barres blanches et grises représentent chacune 1 mètre. (226).

La position du cou, que ce soit au repos ou lors de l'alimentation, reste soumise à débat. Sa flexibilité reste également un point non résolu de la biologie des sauropodes, alors même qu'ils sont des éléments clés à la compréhension de leur mode de vie. Bien que le plan d'organisation de tous les sauropodes soit similaire, quatre membres en piliers, un tronc massif et un long cou, quelques différences anatomiques impliquent des grandes variations de mobilité du cou et des hauteurs atteignables.

Les vertèbres cervicales des sauropodes sont opisthocoeles, c'est-à-dire que leur extrémité crâniale est convexe et s'emboite dans l'extrémité caudale concave de la vertèbre suivante. L'articulation entre les corps vertébraux passe également par les zygapophyses : la prézygapophyse d'une vertèbre s'articule avec la postzygapohyse de la vertèbre suivante. Les vertèbres sont par ailleurs bordées de côtes cervicales. Ces côtes sont des structures paires, fixées à la vertèbre ventralement par le capitulum, rattaché à la parapophyse, sur le corps ou

l'arc vertébral, et dorsalement par le tuberculum, relié à la diapophyse, sur l'arc vertébral. Elles sont parées de deux processus, l'un crânial et l'autre caudal. Le processus caudal est plus ou moins court : chez certains dinosaures, comme *Diplodocus*, il n'est pas plus long que le corps vertébral et ne croise pas l'articulation intervertébrale, alors que chez d'autres, il peut s'étendre sur la longueur de plus de deux vertèbres, comme chez *Giraffatitan*.

1. Pourquoi un long cou ?

A. La sélection sexuelle

Comme l'hypothèse de la sélection sexuelle a été émise chez l'animal actuel le plus semblable aux sauropodes, la girafe, elle a été proposée pour expliquer l'apparition de tels cous chez ces dinosaures. Senter (227) expose six propositions qui, si vérifiées chez les sauropodes, seraient de bons indicateurs d'une sélection sexuelle.

La première proposition indique que, si sélection sexuelle il y a, alors un dimorphisme sexuel doit pouvoir être observé : le cou sera plus long chez les individus d'un sexe que de l'autre, se traduisant dans l'ensemble des fossiles par une distribution bimodale de la longueur du cou. Cette distribution bimodale n'a pas été observée, tous les individus d'une même espèce ont des cous de longueur similaire par rapport à la longueur du corps. Cependant, la majeure partie des espèces ne sont connues que par un individu et les espèces pour lesquelles plusieurs spécimens sont connus, leur nombre est trop faible pour qu'une analyse statistique rigoureuse puisse être menée. La seconde proposition veut que le cou soit utilisé pour une démonstration visuelle ou des démonstrations de dominance. Ces dernières s'illustrent chez les girafes par des parades basées sur des combats de cou. Ces combats ont mené à un épaississement du crâne chez les girafes, comme adaptation pour protéger les organes internes à la boite crânienne. Ce type d'adaptation n'est pas présente chez les sauropodes, dont les crânes sont au contraire très fragiles. Chez les éléphants, les mâles ne se battent pas mais essaient de paraître plus grands que leur opposant. Une telle forme de démonstration de dominance ne laisse aucune trace sur les fossiles, et ne pourrait pas être inférée par ce biais.

Senter soutient que la sélection sexuelle favorise des traits qui n'ont par ailleurs pas d'intérêt pour la survie de l'animal. La possibilité d'attraper le feuillage des plus hauts arbres de la canopée pourrait passer par une augmentation de la longueur des membres, avec un cou qui augmenterait en conséquence afin de permettre à l'animal d'atteindre le sol pour boire. Or, ce n'est pas ce qui est observé chez les sauropodes, chez qui le cou est bien plus long que la hauteur des membres. Par ailleurs, l'auteur soutient que, puisque différentes espèces de sauropodes peuvent atteindre des hauteurs similaires, la sélection d'un long cou ne permet pas la répartition des espèces dans différentes niches écologiques et donc n'apporte aucun avantage. Au contraire, ce cou est considéré comme un coût important par l'auteur étant donné l'énergie nécessaire à soutenir une telle structure. Le cou est par ailleurs considéré comme une zone de vulnérabilité vis-à-vis des prédateurs.

La reproduction est une fonction qui n'apparait qu'à partir de la maturité sexuelle de l'animal. Selon un modèle de sélection sexuelle, un long cou n'est attendu que chez les individus

matures, la croissance du cou devrait donc être plus importante que celle du reste du corps. De même que, bien souvent, trop peu de spécimens d'une même espèce sont connus pour une étude statistique satisfaisante d'un éventuel dimorphisme sexuel, trop peu de spécimens de stades ontologiques différents sont en général connus pour étudier une éventuelle croissance allométrique du cou. Toutefois, une telle tendance semble apparaître chez *Camarasaurus*.

Enfin, la dernière proposition de Senter est que l'augmentation d'un caractère sélectionné sexuellement n'est pas en lien avec l'évolution de la taille des autres caractères : chez les sauropodes, il n'y a pas de lien entre la longueur du cou et la longueur des membres.

Tous ces arguments sont repris et réfutés par Taylor *et al*. (226). Premièrement, le lien strict entre sélection sexuelle et dimorphisme soutenu par Senter n'est pas exact : ce mode de sélection peut amener à sélectionner le même trait chez les deux sexes, aboutissant à une exagération de ce trait chez tous les individus de la même espèce. La deuxième proposition ne peut ni être vérifiée, ni être écartée dans l'état actuel des connaissances. En revanche, rien n'indique que la sélection sexuelle ne puisse pas marcher de concert avec d'autres mécanismes de sélection. Un trait sélectionner par ce mécanisme peut également être avantageux pour la survie : la sélection d'un long cou, même si elle ne permet pas aux différentes espèces de sauropode d'atteindre des hauteurs différentes, leur permet au moins d'atteindre une végétation plus élevée que d'autres dinosaures herbivores. Par ailleurs, la différence de niche écologique ne se base pas seulement sur la hauteur que peuvent atteindre les dinosaures, mais également sur leur dentition ou la forme de leur museau (140). Le coût en termes de vulnérabilité face aux prédateurs d'un long cou est également surestimé selon Taylor *et al*. Il est peu probable qu'un prédateur ait réussi à déchirer une artère ou une veine d'un simple coup de dent. Une certaine épaisseur de muscle devait être présente et protéger les structures sensibles. Et, bien qu'un long cou représente une dépense d'énergie certaine pour l'organisme, elle est à mettre en regard des avantages qu'il apporte.

Les traits sélectionnés via sélection sexuelle ont tendance à suivre une croissance allométrique, cependant, cette tendance ne se confirme pas toujours. De plus, un trait qui suit une croissance allométrique n'est pas obligatoirement un trait lié à la reproduction. Donc, bien que le cou de *Camarasaurus* suive une croissance allométrique par rapport au reste du corps, il est impossible d'affirmer avec certitude un lien avec une sélection sexuelle. Enfin, la proposition de Senter selon laquelle, sans sélection sexuelle, la longueur des membres aurait dû évoluer avec la longueur du cou implique que le cou n'a pour unique fonction que la possibilité d'atteindre de hauts végétaux. C'est écarter l'intérêt d'un long cou pour l'augmentation de l'aire d'alimentation dans les trois dimensions de l'espace, et pas seulement verticale.

L'état actuel des connaissances ne permet pas d'invoquer la sélection sexuelle comme principale force de sélection imposée sur le cou. Ce mécanisme a pu entrer en jeu, il semble toutefois être resté minoritaire dans l'évolution des sauropodes.

B. Le cou comme moyen d'économie d'énergie

Que les sauropodes puissent lever leur cou ou non, un cou très long permet d'atteindre une aire plus importante sans bouger. Ne pas avoir à bouger pour atteindre des aliments épars, comme l'étaient probablement la végétation des savanes du Mésozoïque, est un gain d'énergie considérable pour des animaux pesant plusieurs dizaines de tonnes. Ruxton et Wilkinson (228) se sont intéressés à ce problème avec un modèle simple.

Prenons un dinosaure dont le cou de longueur L (en mètres) est à une hauteur H (en mètres) de la végétation qui lui sert d'aliment. Le dinosaure peut donc atteindre la végétation située à une distance R (en mètres), calculée grâce au théorème de Pythagore :

$$R = \sqrt{L^2 - H^2}$$

S'il peut tourner son cou à 90° par rapport à son tronc, il peut atteindre tout un arc de cercle de corde 2R. S'il déplace son cou à une vitesse v (en m.s-1), il peut balayer cet arc à un taux de 2vR. Pour un animal de masse M (en kg), le travail (W en $J.s^{-1}$) nécessaire pour se déplacer à une vitesse v peut être calculé ainsi :

$$W = 10.8vM^{0.68}$$

Le coût énergétique (E en $J.m^{-2}$) pour exploiter une unité de surface de fourrage revient alors à

$$E = \frac{10.8vM^{0.68}}{2vR} = \frac{10.8M^{0.68}}{2\sqrt{L^2 - H^2}}$$

Donc l'énergie nécessaire pour l'exploitation d'une unité de surface augmente avec la masse et la hauteur du cou mais diminue avec sa longueur. Quand la longueur du cou augmente, l'énergie nécessaire diminue exponentiellement. Appliquée à *Brachiosaurus*, sauropode de 26 tonnes, dont le cou est situé à 6 mètres du sol, cette équation permet de montrer que, pour un cou de 6 mètres (longueur minimale pour que la tête puisse toucher le sol), l'exploitation d'un mètre carré d'aliment demande 10kJ ; pour un cou de 9 mètres (longueur réelle du cou de *Brachiosaurus*), l'énergie nécessaire est de 2kJ ; pour un cou de 12 mètres, il faut 1kJ (fig. 59).

La longueur du cou de *Brachiosaurus* semble donc être un compromis entre la diminution du coût énergétique de l'alimentation et du coût énergétique du cou lui-même. L'argumentation présentée ci-dessus reste valable que le dinosaure se nourrisse au sol ou pas (si l'aliment est plus haut, H diminue) et que la flexibilité du cou soit aussi grande que celle supposée ici ou non. Il est plus intéressant, d'un point de vue énergétique, pour un animal de très grande stature, de ne déplacer qu'une partie de son corps pour récolter sa nourriture plutôt que de déplacer son corps en entier.

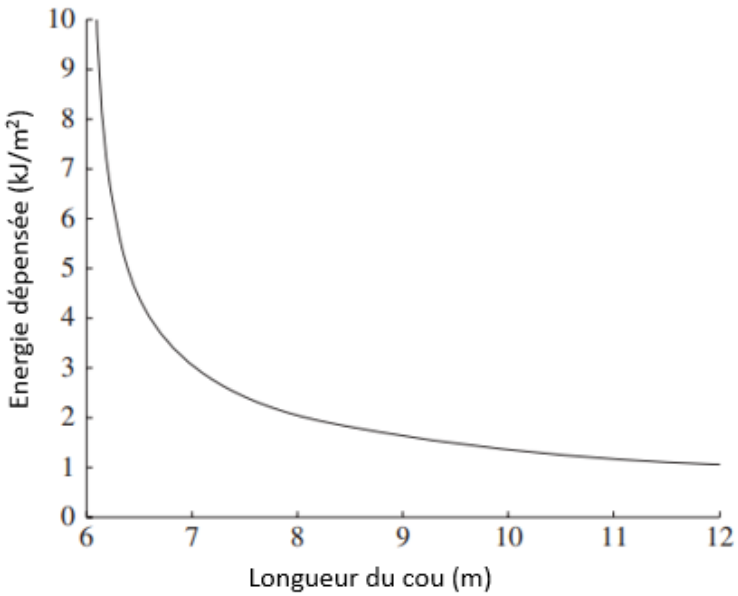

Figure 59 : Evolution de la dépense énergétique par mètre carré balayé en fonction de la longueur du cou chez Brachiosaurus*. La dépense diminue de manière exponentielle : l'augmentation de la longueur du cou est très intéressante jusqu'à un certain point à partir duquel une forte augmentation ne permet qu'une faible économie d'énergie (228)*

2. La position du cou et les hauteurs atteintes

Déterminer la position du cou et la hauteur qu'il peut atteindre est un point important quand il s'agit de l'alimentation des sauropodes. Le long cou a longtemps été pensé comme un moyen d'atteindre des végétaux plus élevés, à la façon d'une girafe. En revanche, si le cou ne peut pas être redressé, il peut alors servir à atteindre une plus large surface au sol sans bouger.

A. A partir de la position neutre

La position neutre peut être définie comme celle où zygapophyses de toutes les vertèbres sont dans un état de superposition maximale. Cette position reflète la position du cou au repos ou lors de la locomotion chez les animaux actuels.

La reconstruction des cous de divers dinosaures par Stevens et Parrish (229) révèle des cous généralement assez rectilignes. Le cou d'*Apatosaurus louisae* montre une très légère dorsiflexion sur la partie centrale (fig. 60A), *Diplodocus carnegii* présente un cou rectiligne, incliné ventralement (fig. 60F), le cou *Dicraeosaurus hansemanni* montre une ventroflexion sur son segment crânial et son segment caudal (fig. 60C), *Euhelopus zdanskyi* présente un cou rectiligne (fig. 60E), le cou de *Camarasaurs lentus* est courbé ventralement sur son segment moyen, le cou de *Brachiosaurus brancai* est légèrement courbé dorsalement dans son segment moyen (fig. 60B) et le cou de *Cetiosaurus* se courbe ventralement sur son segment crânial (fig. 60D). Il faut noter que, du fait de la rareté des séries vertébrales complètes, certaines de ces reconstructions sont issues de vertèbres appartenant à des individus

différents, ce qui peut induire des erreurs. Ces reconstructions sont souvent réalisées à partir de photographies, alignées informatiquement. Si des vertèbres d'individus différents ne sont pas de la même taille, elles sont mises à l'échelle. Cette mise à l'échelle met possiblement de côté des variations allométriques liées à la croissance.

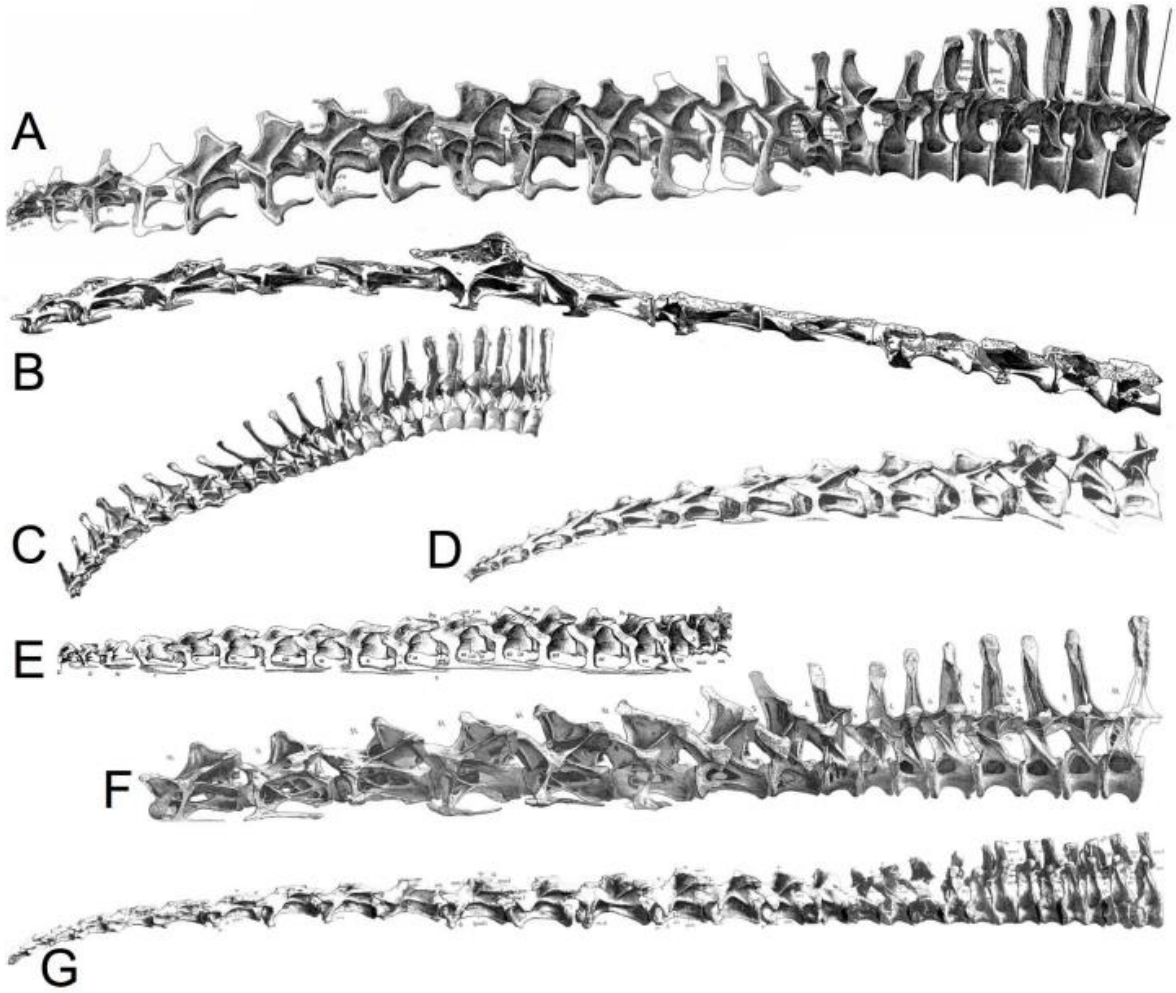

*Figure 60 : Cous en position neutre d'*Apatosaurus louisae *(A),* Brachiosaurus brancai *(B),* Dicraeosaurus hansemanni *(C),* Cetiosaurus oxoniensis *(D),* Euhelopus zdanskyi *(E),* Diplodocus carnegii *(F),* Mamenchisaurus youngi *(G) (230)*

Les positions neutres de ces sauropodes sont généralement opposées à l'idée d'un port de cou relevé, permettant à l'animal d'exploiter son environnement en hauteur. Cette méthode de détermination de la position normale du cou est plutôt en faveur de sauropodes mangeant, au mieux, les végétaux situés à hauteur de leurs épaules. Cette configuration implique une moindre répartition des niches écologiques que si une ségrégation verticale est possible.

B. A partir d'une étude biomécanique

Toute la colonne subit la force du poids et des forces flexions qui dépendent de la distribution de la masse, de la posture et des échanges de force entre l'animal et le substrat. Afin de maintenir le cou dans une position, ces forces doivent être contrebalancées par la tension de la musculature épaxiale, des tendons et des ligaments qui agissent selon un certain bras de levier. Selon Christian (231,232), dans une position neutre, les forces doivent être réparties uniformément tout le long de la colonne. Cet auteur a ainsi calculé la répartition de ces forces pour différentes positions du cou chez *Brachiosaurus*, *Diplodocus*, *Dicraeosaurus* et *Euhelopus* afin de déterminer la position la plus probable.

La position neutre biomécanique chez *Brachiosaurus* correspond à une position où le cou est tenu verticalement avec un angle proche de 90° par rapport à l'horizontale (fig. 61). Au contraire, chez *Diplodocus*, la position neutre déterminée par cette méthode est plutôt horizontale ou éventuellement une position légèrement relevée (fig. 61). *Dicraeosaurus* aussi tenait vraisemblablement son cou horizontalement. Chez ces deux espèces, l'étude biomécanique n'exclue pas le port plus vertical pendant de courtes périodes, pour des comportements alimentaires exceptionnels par exemple. Enfin, *Euhelopus* maintenait son cou droit, avec un angle entre 40° et 50°, une position similaire à celle des girafes.

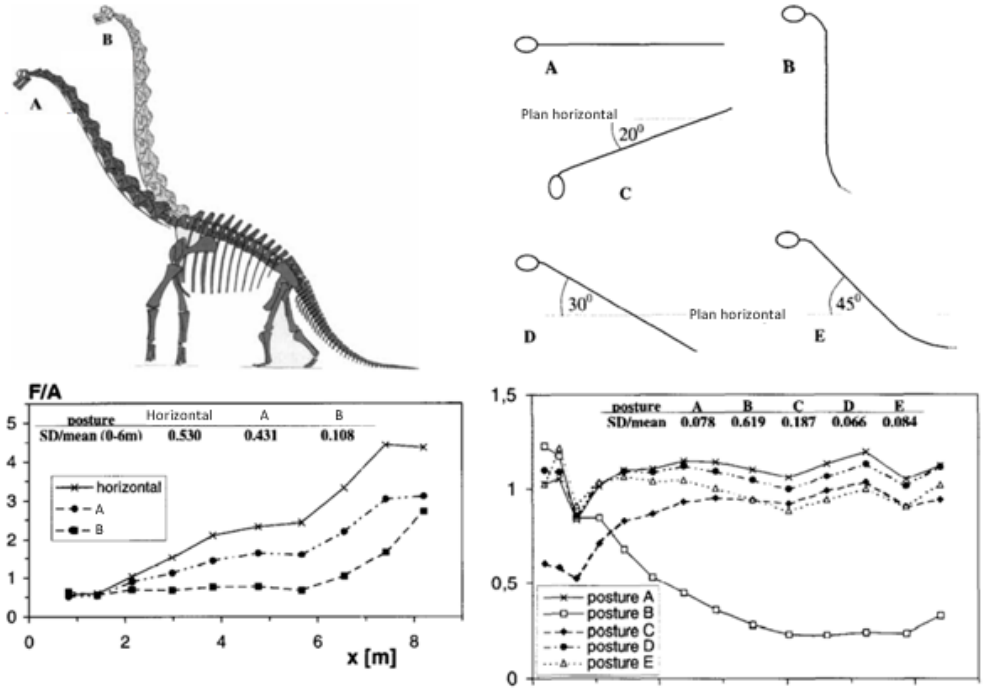

Figure 61 : Contraintes subies par les différentes articulations intervertébrales chez Brachiosaurus *(à gauche) et* Diplodocus *(à droite). Les schémas au-dessus des courbes représentent les différentes positions testées, chaque courbe correspond à une position. L'estimation des contraintes au niveau des différentes articulations du cou n'est pas absolue mais uniquement relative, puisque l'objectif est seulement de déterminer la situation où les contraintes sont les mieux réparties (position pour laquelle l'écart-type (SD/mean) est le plus bas). F/A : contraintes (d'après 230)*

Il est intéressant de noter que pour *Brachiosaurus*, si la masse du cou est réévaluée à la baisse, une position avec un angle de 60° semble plus probable, soulignant que c'est l'action du poids qui rend le port horizontal non viable d'un point de vue biomécanique, avec un bras de levier trop important pour que la musculature du cou, située caudalement, le soutienne (233).

C. A partir de l'étude des animaux actuels

Taylor *et al*. (234) remarquent que chez les animaux actuels, le port du cou est rarement similaire à la position neutre comme définie plus haut, par le chevauchement maximal des zygapophyses. Au contraire, chez la majeure partie d'entre eux, le cou est en ventroflexion maximale à sa base et en dorsiflexion maximale dans sa partie la plus crâniale, formant un S. La flexion et l'extension atteintes sont bien plus importantes que celles attendues d'après l'étude des os seuls, ce qui supposerait un rôle primordial des cartilages articulaires. Ces auteurs considèrent que cette position du cou, érigée en S, serait la condition ancestrale des tétrapodes, bien que plus marquée chez les animaux aux membres parasagittaux.

L'intérêt du port de cou en S est de réduire le moment de flexion du cou sous son propre poids. Dans cette position, les ligaments élastiques dorsaux (des ligaments situés entre les processus épineux de deux vertèbres consécutives (235)) sont étirés et apportent une stabilité sans nécessiter d'effort puissant de l'animal (236). Au contraire, un cou tenu horizontalement imposerait une telle force à l'extrémité crâniale du cou, que d'importantes forces compressives seraient nécessaires pour la contrebalancer. Aucune structure du cou ne semble adaptée à soutenir de telles forces. Les côtes cervicales sont trop fines tout le long de la série pour ce rôles et l'aire des surfaces articulaires intervertébrales n'est pas assez importante pour soutenir de telles forces compressives (233).

Ces observations sont réfutées par Stevens (230) : cette position en S n'est pas observée chez tous les amniotes et, chez les oiseaux par exemple, elle dérive de la position neutre, grâces à des vertèbres cunéiformes qui entrainent une courbure du cou. Selon cet auteur, étant donné que ce type de vertèbres n'est pas présent chez les sauropodes, il est peu probable qu'ils aient été capables de maintenir une telle position.

L'utilisation de la position neutre pour déterminer la hauteur habituelle à laquelle les animaux se nourrissent n'est toutefois pas pertinente : l'autruche tient son cou en S, la tête relevée, mais mange près du sol, la plupart des ongulé portent leur cou légèrement au-dessus de l'horizontal, mais mangent soit au sol, soit vont chercher les ressources végétales en hauteur, sur des branches d'arbres et la girafe broute de la hauteur de ses épaules au plus qu'elle peut atteindre (237). Or, c'est la hauteur adoptée pour la récolte de nourriture qui est l'information la plus pertinente pour l'étude de la biologie des sauropodes.

D. *Le rôle des structures annexes*

a. Le ligament nuchal

La majeure partie des néosauropodes ont des processus épineux bifides. Le ligament nuchal n'est pas conservé sur les fossiles, mais l'étude des animaux actuels permet d'analyser son anatomie et son action dans une telle situation. Chez le nandou d'Amérique, un ratite qui présente des processus épineux bifides, le ligament nuchal s'attache sur l'extrémité des deux épines et est élargi entre. L'ankole watusi, un bovidé africain aux cornes impressionnantes qui imposent une tête de poids important au bout du cou, présente également ce type de processus épineux, associé à un double ligament nuchal. A partir de ces observations, Woodruff (63) propose la reconstruction suivante pour ce ligament : le ligament prend origine sur les premières vertèbres dorsales, court dorsalement le long des vertèbres cervicales et envoie une branche pour l'extrémité de chaque processus épineux. A partir de la troisième ou deuxième vertèbre cervicale jusqu'à la protubérance occipitale, là où les processus sont plus bas, le ligament ne se divise plus mais s'élargit. L'action du ligament nuchal est renforcée par des ligaments élastiques dorsaux qui s'insèrent, au niveau de chaque articulation, sur les tubérosités médianes situées sur les processus épineux.

Un tel ligament divisé pourrait jouer un rôle important dans les mouvements latéraux du cou : lorsque le cou est tourné d'un côté, le ligament du côté opposé est étiré et stocke de l'énergie élastique, qui, quand elle est restituée, permet de ramener le cou dans l'axe sagittal avec une contraction limitée des muscles du cou (fig. 62). Son action serait fondamentale dans le cadre de sauropodes exploitant l'espace par balayage horizontal plutôt que vertical. Ce type de mouvement entraine toutefois une torsion du cou, pour laquelle d'autres structures sont nécessaires afin de limiter son effet.

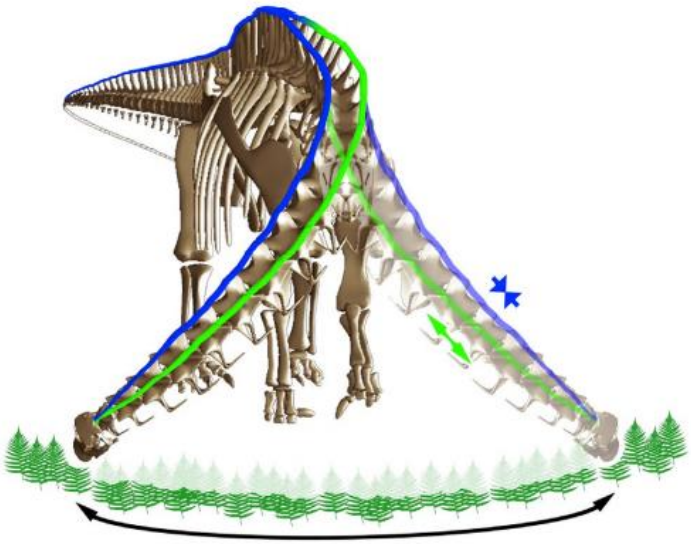

Figure 62 : Représentation schématique de l'action du ligament nuchal chez un sauropode à processus épineux bifides, Apatosaurus louisae*. La branche en compression (bleue) et la branche sous tension (verte) permettent une exploitation du rebond élastique par le cou lors du balayage horizontal du sol. (63)*

b. Les côtes cervicales

L'étude histologique des processus caudaux des côtes cervicales a montré qu'ils sont composés de fibres de collagène orientées et minéralisées, et sont donc en réalité des tendons ossifiés. Chez le crocodile, qui doit subir d'importantes forces de torsion lorsqu'il tourne sur lui-même afin de tuer sa proie, la stabilité est apportée par les muscles scalènes, qui s'insèrent sur les côtes thoraciques les plus crâniales et sur les côtes cervicales. Les cotes cervicales pourraient donc correspondre aux tendons de ce muscle chez les sauropodes, qui apporterait la stabilité contre les torsions subies lors des flexions latérales du cou. Les flexions latérales du cou n'imposent pas uniquement une torsion sur le segment caudale du cou, mais également une abduction de l'épaule, qui pourrait expliquer l'orientation du grand axe de la tête de l'humérus transversalement au plan sagittal.

Les tendons ossifiés que représentent les côtes cervicales permettent également la transmission des tensions le long du cou jusqu'aux muscles, situés à la base du cou. La position caudale des muscles permet de réduire la masse du cou et donc la force du poids qui s'applique sur lui. Le rôle de ces muscles ventrolatéraux est alors double : si la contraction est unilatérale, elle permet une flexion latérale du cou, si la contraction est bilatérale, elle permet une flexion ventrale. Cependant, de longs tendons ossifiés devaient sévèrement limiter la flexibilité latérale du cou dans les espèces où les côtes cervicales étaient plus longues que les corps vertébraux (236).

c. Les cartilages intervertébraux

Les cartilages sont des structures trop fragiles pour être préservées lors de la fossilisation. Le cartilage situé entre les corps vertébraux peut, par son épaisseur, réellement influencer l'angle entre deux vertèbres, et donc la position neutre du cou d'un animal. Par son épaisseur, le cartilage d'une vertèbre oblige la vertèbre suivante à être déviée dorsalement pour maintenir les surfaces articulaires en contact. Un cartilage cunéiforme peut également entrainer une courbure du cou, ventrale ou dorsale. L'épaisseur du cartilage ne peut pas être précisément déterminée à partir de la distances entre deux vertèbres articulées : au cours de la décomposition du cadavre du dinosaure, le cartilage sèche et se rétracte, rapprochant les vertèbres entre elles (237).

Taylor (238) s'est intéressé à l'effet de l'épaisseur du cartilage sur la courbure du cou chez *Apatosaurus* et *Diplodocus*. La longueur entre les vertèbres de séries retrouvées articulées a permis d'estimer que l'épaisseur du cartilage varie entre 4.5 et 18% de la longueur des vertèbres. Pour *Apatosaurus*, si des épaisseurs de cartilage de 4.5%, 10% et 18% sont appliquées, l'angle du cou serait respectivement de 70°, 155° et 279°. Pour *Diplodocus*, avec les mêmes épaisseurs, l'angle serait respectivement de 108°, 241° (fig. 63) et 434°. L'angle est plus important chez *Diplodocus* car ses vertèbres sont plus allongées. Si les valeurs pour un cartilage épais comme 18% de la longueur du corps vertébral sont irréalistes, les valeurs pour 4.5% et 10% permettent une flexibilité ventre-dorsale du cou plus marquée que celle permise par les os seuls.

Figure 63 : Effet de l'ajout d'un cartilage dont l'épaisseur représente 10% de la longueur des vertèbres sur la position du cou en position neutre (état où les zygapophyses sont en superposition maximale) chez Diplodocus carnegii *mis en regard de la position neutre sans cartilage. (238)*

3. La flexibilité du cou

Si le cou permet d'atteindre une plus grande aire ou un plus grand volume de nourriture à exploiter, connaitre sa flexibilité est primordiale. Il a longtemps été considéré que la flexibilité du cou pouvait être déterminée à partir des os seuls : les zygapophyses doivent garder un chevauchement d'au moins 50% pour la flexibilité latérale et ventrale et les postzygapophyses entrent en contact avec la vertèbre suivante et limitent la dorsiflexion.

L'étude de l'autruche, un oiseau au long cou qui, comme celui des sauropodes et constitué de plus que sept vertèbres, associé aux tissus mous permet de dresser un tableau plus précis des limites de la flexibilité du cou (239). Chez l'autruche, la flexibilité du cou varie en trois segments : la partie centrale est la plus flexible, les parties crâniale et caudale sont moins souples. La musculature, en particulier dorsale, du fait de son volume important, limite grandement la flexibilité, plus que ne la limitent les os seuls. La plus grande limite à la flexion ventrale est la présence des ligaments élastiques dorsaux. Le retrait des cartilages permet également d'augmenter la flexibilité. Donc, contrairement à ce qui a longtemps été envisagé, les tissus mous, en particulier les cartilages, ne permettent pas d'augmenter la flexibilité mais la réduisent. Cette réduction de flexibilité est encore plus marquée chez les jeunes autruches (240).

Une même augmentation de la flexibilité avec l'âge est observée par Vidal *et al*. (241) chez la girafe et *Spinophorosaurus nigerensis*. Pour ce dernier, la flexibilité du cou chez l'adulte permet d'atteindre en dorsiflexion un angle maximal de 120° (angle entre l'axe de l'axis et l'axe de la première vertèbre dorsale). La hauteur de sa tête est alors de 7.16 mètres. La

ventroflexion maximale créé un angle de 70° et la flexion latérale permet à l'animal de toucher son tronc. Chez le jeune, les angles maximaux atteints sont 79° en dorsiflexion, 53° en ventroflexion et 80° latéralement, ce qui lui permet également de toucher son tronc.

Cette différence dans la flexibilité du cou est vraisemblablement due à la croissance allométrique des vertèbres : elles sont proportionnellement plus longues chez les adultes que chez les jeunes. La croissance allométrique est avérée chez les girafes mais reste soumise à débat chez les dinosaures. Comme mentionné plus haut, elle est fortement suspectée chez *Camarasaurus*. Chez *Spinophorosaurus*, la différence de proportion peut être observée entre les deux individus étudiés, mais il serait nécessaire de connaître les stades ontogéniques intermédiaires pour conclure.

4. L'importance de la colonne dorsale

Si le cou doit être rectiligne, dans la continuité des vertèbres dorsales, comme prévu par Steven et Parrish (229,230,242), la hauteur atteignable par le dinosaure varie également en fonction de l'angle du dos. *Spinophorosaurus* est décrit par Vidal *et al*. (243) avec un sacrum formant un angle de 20° par rapport à l'horizontale, qui amorce une pente cranio-dorsale du dos, soutenue par des membres thoraciques plus longs que les membres pelviens. Les deux dernières vertèbres dorsales sont cunéiformes, chacune ajoutant un angle de 5° à l'axe du dos. La suite du dos est rectiligne, en légère ventroflexion. Le cou s'insère dans la continuité du dos, rectiligne. La tête, en position neutre, est alors située à 5 mètres du sol (fig. 64).

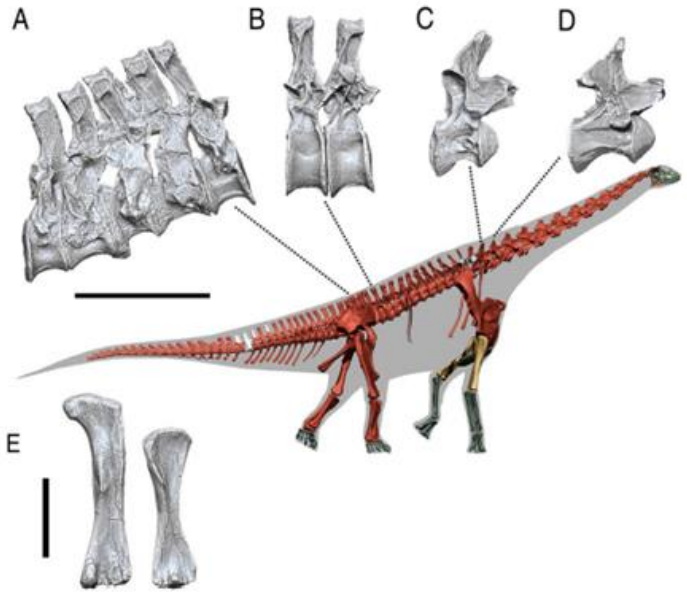

Figure 64 : Les traits anatomiques de Spinophorosaurus nigerensis *qui aboutissent à une colonne dorsale inclinée. A : sacrum montrant un angle de 20°, B : 12ème et 13ème vertèbres dorsales, légèrement cunéiformes, C : 1ère vertèbre dorsale partiellement cervicalisée, D : 12ème vertèbre cervicale, E : humérus et fémur, l'humérus est plus grand. Barre d'échelle de A à E : 50cm. (d'après 242)*

Paul (237) relève également l'importance de la hauteur des épaules dans la hauteur maximale atteinte. Passant en revue diverses espèces, il souligne que celles dont les membres thoraciques sont plus longs que les pelviens, imposant de ce fait une pente cranio-dorsale à leur dos, atteignent des hauteurs plus élevées. Ces dinosaures sont représentés par *Brachiosaurus*, *Giraffatitan*, *Camarasaurus* ou encore *Euhelopus*. Au contraire, la série dorsale de *Mamenchisaurus* est plutôt orientée cranio-ventralement (244). Les vertèbres verticales, en position neutre, sont plutôt horizontales, si bien que, même si *Mamenchisaurus* est le sauropode dont le nombre de vertèbres cervicales est le plus grand (19 vertèbres), il est loin d'être celui capable d'atteindre les hauteurs les plus élevées.

5. Les limites imposées par le système cardio-vasculaire

Une des principales limites du port du cou vertical a été exposée plus tôt dans ce travail : il nécessite un cœur capable de fournir un travail suffisant afin d'amener le sang au cerveau alors situé à plusieurs mètres de hauteur.

Seymour (245) prend l'exemple le plus extrême pour illustrer son propos : si *Mamenchisaurus* peut lever son cou à 90°, alors son cerveau serait 9 mètres plus haut que le cœur, donc le cœur doit être capable de fournir une pression de 750mmHg pour l'irriguer avec une pression résiduelle de 50mmHg. Or, pour fournir une telle pression, le fonctionnement cœur devrait consommer 49% des besoins énergétiques du corps, soit une part bien trop importante pour la survie de l'animal.

Christian soutient que cet effort est intéressant, mis en comparaison avec le coût énergétique de la locomotion : si les dinosaures doivent se déplacer pour accéder à la même quantité de nourriture que celle à laquelle ils peuvent avoir accès en balayant verticalement leur environnement (en plus d'horizontalement), alors ils consomment une quantité d'énergie rapidement équivalente (232). Il calcule que, pour *Brachiosaurus*, parcourir 100 mètres demande autant d'énergie que de garder le cou 11.6 minutes à l'horizontale ou 3.8 minutes avec un angle de 40°. Pour *Euhelopus*, ces temps sont respectivement de 32.2 minutes et 12.9 minutes. Lever le cou n'apporte donc pas le même avantage énergétique à toutes les espèces, comme il est attendu au vu de l'extrême diversité anatomique des sauropodes, mais peut être plus intéressant que de parcourir de longues distances. Paul (237) plaide également pour un port du cou relevé, et assure que la principale force évolutive ayant amené à l'élongation du cou est la possibilité d'atteindre des plantes hors d'atteinte des autres herbivores. Selon lui, le système cardio-vasculaire se serait forcément adapté pour faire face à une telle contrainte, d'une façon ou d'une autre.

Les questions concernant le cou des sauropodes sont loin d'avoir trouvé leurs réponses. De très nombreuses limites empêchent d'obtenir des données fiables sur la position habituelle et la flexibilité du cou : les vertèbres sont généralement très déformées par la fossilisation et souvent très abimées (246), les séries vertébrales sont rarement complètes, ce qui oblige à

extrapoler la forme des vertèbres manquantes, les tissus mous, qui ont un rôle fondamental dans le champs des mouvements possibles, ne sont jamais conservés.

La seule certitude est l'importance du cou dans le plan d'organisation des sauropodes, au vu de sa forte conservation dans la famille.

Partie IV : Le gigantisme

L'étude des grandes fonctions biologiques des sauropodes nous permet d'envisager les points clés de leur anatomie et de leur physiologie qui ont rendu possible l'évolution vers le gigantisme.

I. Evolution du gigantisme

Les plus grands sauropodes sont bien loin des premiers dinosauriformes qui évoluent au Trias moyen dans l'actuelle Argentine. Parmi eux, *Marasuchus* (fig. 65A) et *Pseudolagosuchus* ne pèsent alors pas plus de 1 kilogramme (247). Les premiers sauropodomorphes sont à peine plus gros : *Saturnalia* et *Pantydraco* pèsent en moyenne 10 kilogrammes. L'évolution vers une taille plus importante est par la suite rapide puisque dès le Norien, des prosauropodes comme *Plateosaurus* ou *Riojasaurus* ont une masse estimée à plus de 2 voire 4 tonnes. Elle est associée à une croissance plus rapide, comme le révèle l'histologie osseuse de *Lessemsaurus* (248). Cette évolution vers une masse plus importante n'est cependant pas linéaire au sein des sauropodomorphes : *Anchisaurus* (fig. 65B) est phylogénétiquement plus proche des sauropodes que des sauropodomorphes les plus basaux, et pourtant, il ne pèse pas plus de 50 kilogrammes.

Dès la fin du Trias, des fémurs géants de sauropodes sont retrouvés, ce qui indique la rapidité de cette évolution. C'est au cours du Jurassique que les eusauropodes apparaissent et commencent à atteindre les plus hautes tailles. *Turiasaurus* (fig. 65C), un eusoraupode basal du Jurassique supérieur atteint ainsi entre 40 et 48 tonnes. De très grandes tailles sont également atteintes au Jurassique supérieur au sein des diplodocoïdes : *Amphicoelias*, *Seismosaurus* et *Supersaurus* sont les plus grands représentant de cette famille. De telles masses, supérieures à 30 tonnes, ont évoluées à de multiples reprises au cours de l'évolution des sauropodes (10). On les retrouve également chez les titanosaures, la famille à laquelle appartiennent les plus grands représentants des sauropodes, mais également les plus petits. *Sauroposeidon* et *Argentinosaurus* dépassent largement les autres sauropodes, dont la masse reste généralement dans l'intervalle entre 15 et 40 tonnes, et atteignent des masses comprises entre 70 et 90 tonnes.

Dès la fin du Jurassique, principalement en Europe, certaines espèces vont à l'encontre de ce schéma évolutif et, au contraire, diminuent de taille. Ce processus est principalement observé sur des territoires insulaires comme la France et l'Espagne du Crétacé supérieur, où le titanosaure *Ampelosaurus* évolue, ou encore en Roumanie du Crétacé inférieur, où vit *Magyarosaurus* (fig. 65D), un autre titanosaure de 700-1000 kilogrammes.

Le gigantisme est donc variable au sein des sauropodes mais il est systématiquement associé à un plan d'organisation extrêmement conservé : quatre membres en pilier, un tronc cylindrique et un long cou au bout duquel est placé une petite tête.

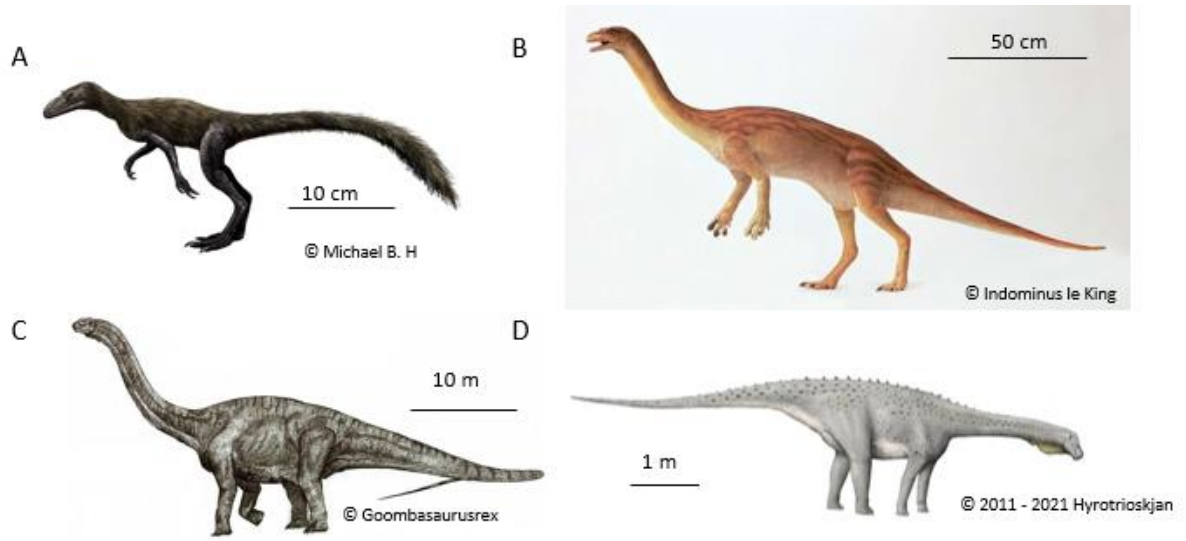

Figure 65 : Evolution du gigantisme chez les sauropodes. A : Marasuchus*, B :* Anchisaurus*, C :* Turiasaurus*, D :* Magyarosaurus

II. Les innovations ayant permis le gigantisme

Sander (7) identifie cinq traits majeurs dans l'évolution du gigantisme : la production de nombreux petits de petite taille, l'absence de mastication et l'absence de gésier, le système respiratoire avien, le métabolisme intense. Ces traits en impliquent d'autres et interagissent entre eux et, dans certains cas, produisent des rétrocontrôles positifs.

Les facteurs extérieurs ont eu globalement peu d'effet dans l'évolution vers le gigantisme. La concentration élevée en dioxyde de carbone tout au long du Mésozoïque a bien entrainé une hausse de la productivité végétale mais ces végétaux ne sont pas de meilleure valeur nutritive. De plus, si la concentration en dioxyde de carbone avait eu un réel impact sur la productivité primaire des écosystèmes, il est peu probable que seuls les sauropodes en aient tiré parti. Enfin, l'apparition des sauropodes ou leurs épisodes de diversification ne peuvent pas être reliés aux variations de la concentration du dioxyde de carbone dans l'atmosphère. Il a également été émis l'hypothèse que des niveaux en oxygène atmosphériques plus élevés ont participé à l'augmentation de taille des sauropodes en leur permettant de couvrir leurs besoins. Cette hypothèse est fausse, puisque les niveaux d'oxygène étaient au contraire bas à la fin du Trias et au début du Jurassique, lorsque les premiers sauropodes de grande taille sont apparus. Par ailleurs, tout comme pour le dioxyde de carbone, les augmentations de tailles ayant eu lieu par la suite ne sont pas corrélées avec les fluctuations de la concentration atmosphérique en oxygène. Les températures sont globalement plus élevées tout au long du Mésozoïque et ont pu présenter un intérêt chez tous les animaux endothermes, en réduisant le coût énergétique de la thermorégulation. Mais là encore, il n'y a aucune raison pour que seuls les sauropodes aient profité de cet avantage, si tous les dinosaures, et d'autres archosaures, sont endothermes.

1. La reproduction

L'oviparité a l'avantage, par rapport à la viviparité, de permettre de produire une descendance nombreuse, en revanche, elle impose une taille limitée aux petits, du fait des propriétés physiques des œufs. Les petits des sauropodes sont particulièrement petits par rapport à leurs parents, et cette différence de taille implique deux principales conséquences. Premièrement, elle exclue toute forme de soins parentaux post-éclosions, les parents risquant plus d'écraser leurs petits que de réellement les aider, et diminue donc un budget énergétique alloué à la reproduction par portée. Les sauropodes peuvent donc pondre plusieurs fois par an, ce qui augmente encore leur prolificité. La deuxième conséquence de la différence de taille est qu'elle impose l'exploitation de ressources différentes par les petits et les adultes. Le port du cou reste sujet à débat mais, même si tenu horizontalement, un adulte peu atteindre toute la végétation située à hauteur d'épaule, soit plusieurs mètres, une hauteur inaccessible aux plus jeunes. Cette séparation des niches écologiques en fonction de la classe d'âge peut représenter un avantage dans un milieu fréquemment perturbé, puisqu'il augmente la probabilité que des individus trouvent des conditions qui leur sont favorables.

La prolificité des ovipares est également un avantage certain après une perturbation du milieu, puisqu'elle permet de repeupler l'écosystème plus rapidement. Plus un animal est grand, plus sa densité de population va être faible, du fait de la limitation des ressources. Or, une densité de population plus basse augmente le risque d'extinction d'une espèce. Avoir une descendance nombreuse permet de contrebalancer cet effet et autorise les sauropodes à accroitre en taille sans pour autant risquer l'extinction.

Une grande prolificité n'est toutefois pas le seul facteur à entrer en jeu. La vitesse de croissance est également un point important, puisqu'elle joue sur la rapidité à laquelle la maturité sexuelle va être atteinte. La prédation des grands carnivores a dû être une pression évolutive importante dans l'augmentation de la vitesse de croissance chez les sauropodes. A partir d'une certaine taille, les carnivores ont plutôt tendance à chasser des proies de leur taille, ce choix étant plus intéressant d'un point de vue énergétique. Si les sauropodes adultes ne sont plus concernés par la prédation (leur poids est généralement dix fois plus élevé que celui du plus grand prédateur de l'écosystème dans lequel ils évoluent les mettant à l'abris de toute attaque) ce n'est pas le cas des jeunes. L'absence de soins parentaux les rend d'autant plus vulnérables. Cette prédation a du fortement sélectionner les petits dont la croissance était la plus rapide, les mettant le plus tôt possible hors de portée des théropodes.

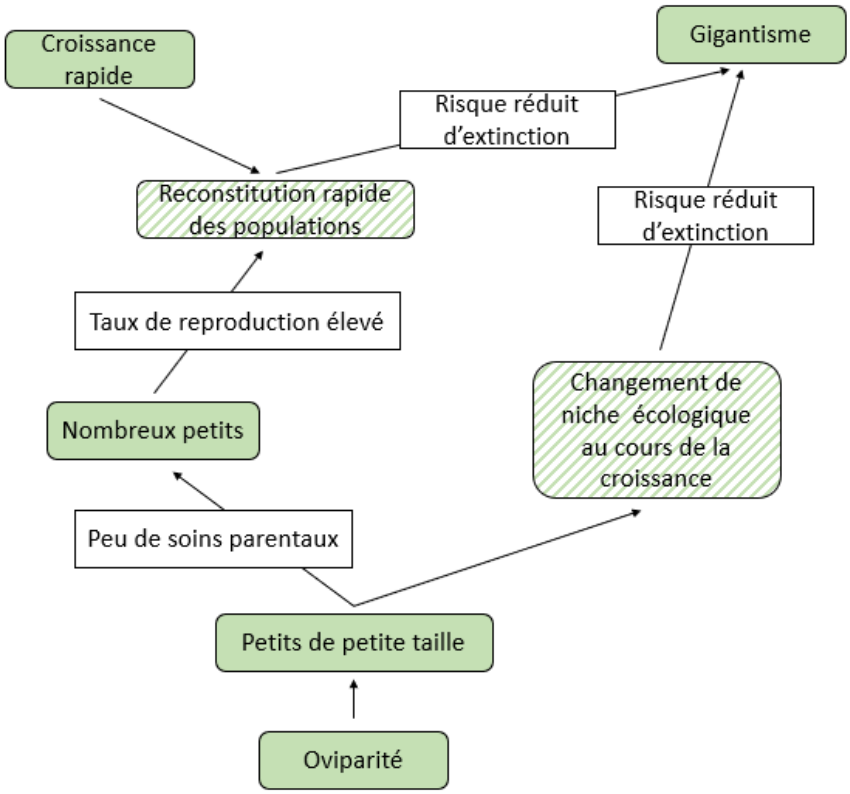

Figure 66 : Cascade évolutive : lien entre la reproduction et le gigantisme. Les cases vertes correspondent à des traits observés, les cases rayées à des traits inférés et les cases blanches aux avantages sélectifs (d'après 6)

2. L'appareil digestif

Le point critique pour la survie d'un individu est sa capacité couvrir ses besoins énergétiques. La mastication est un processus intéressant, puisqu'il permet de réduire la taille des particules alimentaires et donc de les rendre plus accessibles aux enzymes digestives ou aux micro-organismes d'une éventuelle chambre de fermentation. La mastication est cependant un processus qui prend du temps. Chez l'éléphant, plus grand mammifère terrestre herbivore actuel, du haut de ses 6 tonnes, la mastication occupe 75% de ses journées. A partir de 18 tonnes, un animal devrait passer 24 heures par jour à macher ses aliments, ce qui ne peut pas être viable. Chez les oiseaux, la réduction en fine particule du bol alimentaire est réalisée par le gésier. L'évaluation du temps nécessaire à la réduction des aliments par cet organe n'a jamais été réalisée, mais il est probable qu'il soit également un frein à la consommation de la quantité de végétaux nécessaire aux sauropodes. Il a par ailleurs été démontré que les sauropodes ne possèdent pas ce genre de structure (155–157). Chez les sauropodes, l'ingestion d'un très grand volume de végétaux n'est donc pas limitée par la nécessité de réduire la nourriture en fines particules, et peut donc être réalisée en un temps réduit afin de subvenir aux besoins énergétiques de l'animal.

L'absence de dent et d'appareil masticatoire complexe est une condition obligatoire à la réduction de la masse du crâne qui elle-même est nécessaire à l'évolution d'un long cou. Le cou allongé devient par la suite un outil extrêmement intéressant dans la collecte de la

nourriture : soit il permet d'élargir les possibilités d'accès à l'aliment selon l'axe vertical, en donnant accès à des végétaux en hauteur, hors d'atteinte des autres herbivores, soit il élargit les possibilités d'accès dans le plan horizontal, l'animal peut alors attraper des plantes situées sur vaste surface sans avoir bouger, et limite ainsi le coût lié à la locomotion. Un long cou devient de plus en plus intéressant d'un point de vue énergétique au fur et à mesure que les espèces grandissent : le coût de la locomotion augmente avec la masse de l'animal.

Or, plus la masse de l'animal augmente, plus il y a de place pour le tube digestif. La relation allométrique qui relie la masse des organes à la masse de l'animal ne permet pas d'occuper tout le volume de la cavité cœlomique d'un sauropode (161). Un tube digestif plus long offre un temps de rétention du bol digestif augmenté, laissant plus de temps aux micro-organismes de fermenter les aliments, temps d'autant plus nécessaire qu'ils n'ont pas été réduits avant.

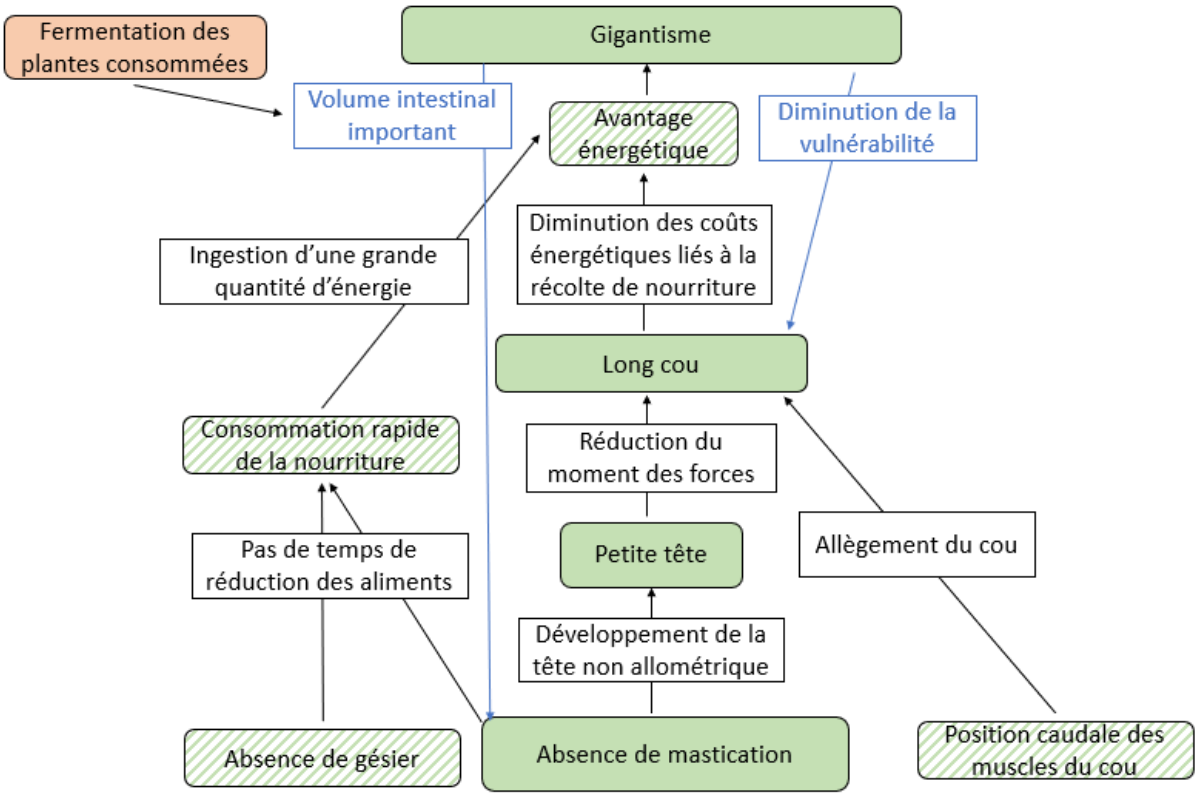

Figure 67 : Cascade évolutive : lien entre la fonction digestion et le gigantisme. Les cases vertes correspondent à des traits observés, les cases rayées à des traits inférés, les cases blanches aux avantages sélectifs, les cases bleues aux rétrocontrôles positifs et les cases roses aux forces extérieures (7)

3. L'appareil respiratoire

Comme présenté dans la partie le concernant, le système respiratoire avien est le plus performant au sein du règne animal. Il fait partie des clés de l'évolution du gigantisme pour plusieurs raisons.

Son efficacité le rend presque indispensable pour des animaux aussi massifs que les sauropodes, aux besoins en oxygène si importants. Mais il n'est pas seulement efficace, il est également économe, puisqu'il nécessite moins d'énergie pour extraire une quantité plus importante d'oxygène du milieu extérieur. Le travail nécessaire à la mise en mouvement des muscles costaux des sauropodes n'a pas été calculé, mais était sans doute important, du fait de leur taille. Il est indispensable pour les sauropodes de réduire autant que possible les besoins énergétiques à l'entretien, et le système respiratoire avien entre en jeu dans ce mécanisme.

Les sacs aériens du système respiratoire avien présentent également un avantage certain pour deux raisons. Ils sont à l'origine des diverticules qui pneumatisent les vertèbres cervicales, entrainant un allègement du cou. L'allègement du cou est une condition nécessaire pour son élongation, de même que la réduction du poids de la tête était essentielle. Le deuxième intérêt des sacs aériens est qu'ils offrent une surface d'échange privilégiée pour les échanges thermiques, vraisemblablement non négligeables pour éviter la surchauffe chez des sauropodes endothermes, qui vivent dans des milieux généralement chauds et dont la grande taille implique un rapport volume/surface faible qui limite les échanges thermiques avec le milieu extérieur par la peau.

Dans le cadre de l'élongation du cou, le système respiratoire avien est le seul à résoudre le problème de l'espace mort important de la trachée, le rendant, encore une fois, indispensable à l'évolution d'un long cou.

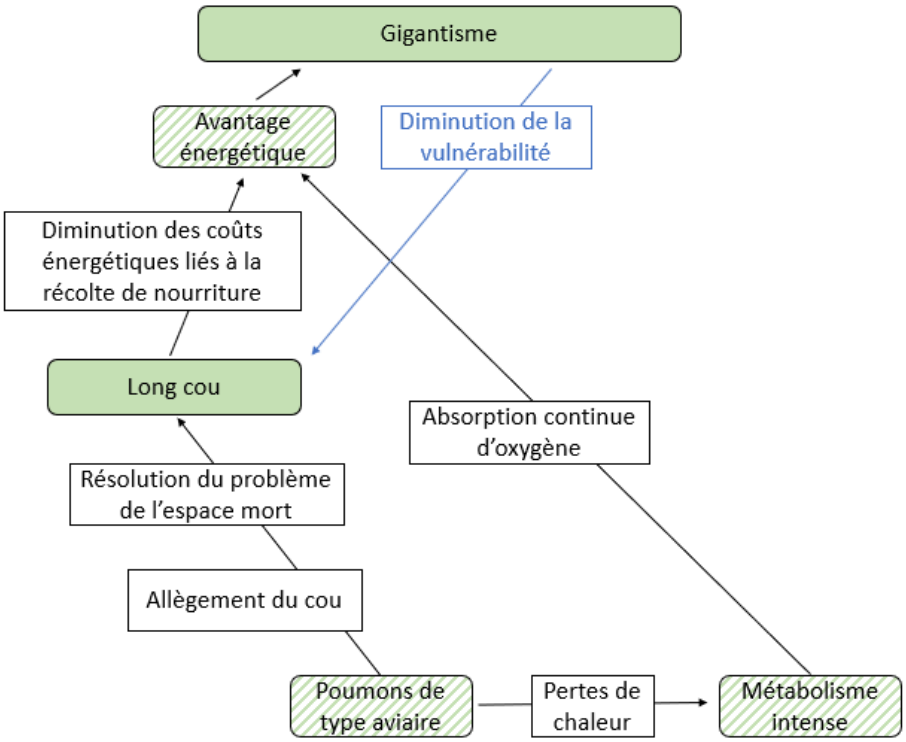

Figure 68 : Cascade évolutive : lien entre le système respiratoire avien et le gigantisme. Les cases vertes correspondent à des traits observés, les cases rayées à des traits inférés, les cases blanches aux avantages sélectifs et les cases bleues aux rétrocontrôles positifs (d'après 6)

4. Le métabolisme

Comme exposé plus haut, il est fondamental que les petits aient une croissance rapide pour échapper le plus rapidement possible à la pression des prédateurs. Une telle croissance ne peut être soutenue que si le métabolisme est assez intense. Ce métabolisme intense est permis, d'une part, par un système respiratoire performant et, d'autre part, par un système digestif assez long pour extraire un maximum de nutriments de la quantité importante de végétaux ingérée rapidement grâce à l'absence de mastication. Comme l'intensité du métabolisme suit une relation allométrique avec la masse, de coefficient inférieur à un, une augmentation importante de la masse est un moyen de réduire la dépense énergétique par unité de masse et peut finalement être vue comme une économie. Il faut également noter que le métabolisme intense est lié à la locomotion parasagittale, plus efficace que la locomotion permise par des membres transverses.

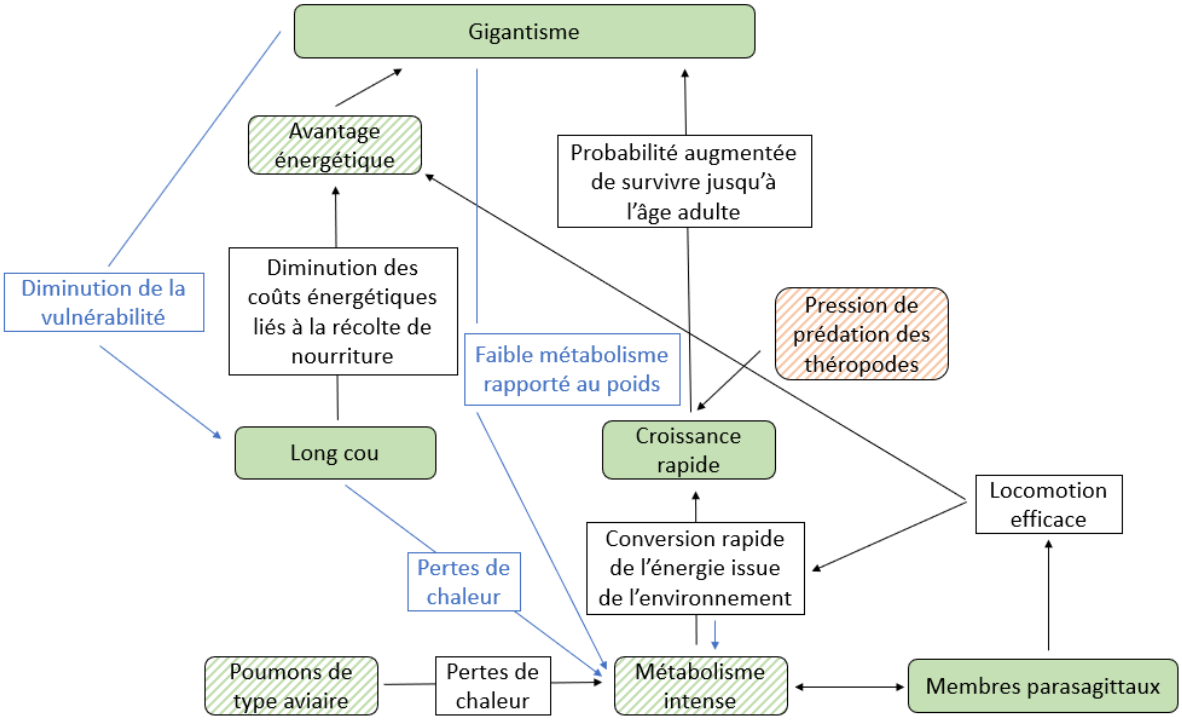

Figure 69 : Cascade évolutive : lien entre le métabolisme et le gigantisme. Les cases vertes correspondent à des traits observés, les cases rayées vertes à des traits inférés, les cases blanches aux avantages sélectifs, les cases bleues aux rétrocontrôles positifs, les cases roses aux forces extérieures et les cases rayées roses à des forces extérieures inférées (d'après 6)

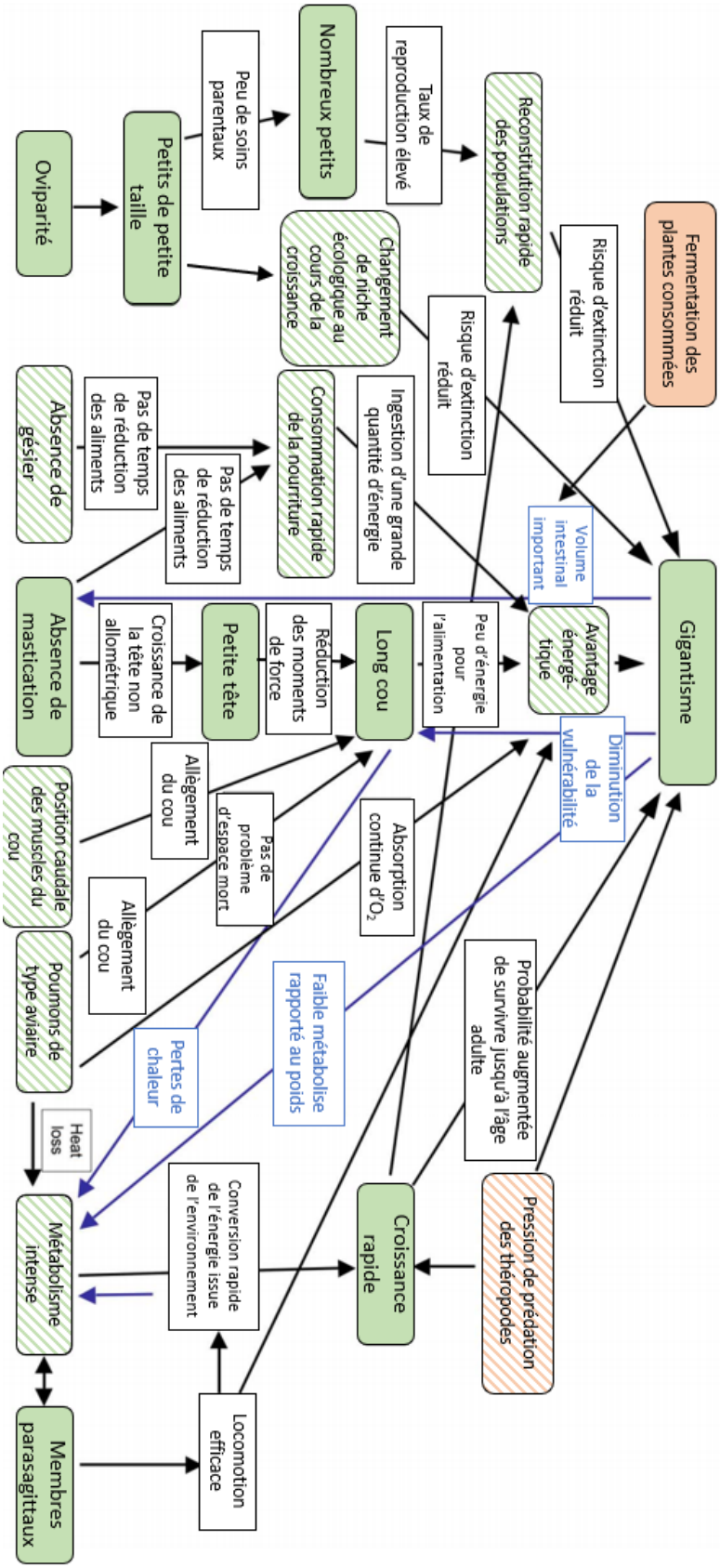

Figure 70 : Cascade évolutive ayant permis le gigantisme chez les sauropodes. Les cases vertes correspondent à des traits observés, les cases rayées vertes à des traits inférés, les cases blanches aux avantages sélectifs, les cases bleues aux rétrocontrôles positifs, les cases roses aux forces extérieures et les cases rayées roses à des forces extérieures inférées(7)

Conclusion

Les sauropodes sont loin d'être un groupe homogène. Au cours de leurs millions d'années d'existence, et bien que leur plan d'organisation soit resté similaire, une immense diversité a émergé en son sein, en faisant le clade le plus diversifié de dinosaures non aviens. Définir une unique physiologie des sauropodes est donc un objectif irréalisable. Ce travail permet néanmoins de dresser le portrait-robot du sauropode type. Extérieurement, c'est un animal aux dimensions titanesques, dont le cou et la queue sont particulièrement allongés et avec quatre membres colonnaires sous le corps. C'est un animal actif grâce à un métabolisme intense, alimenté par un système respiratoire avien, et grâce auquel sa température interne est constante. Sa petite tête n'arbore que de petites dents, qui ne jouent un rôle que dans la préhension de l'aliment. L'absence de mastication lui permet d'ingérer une quantité importante de fourrage en un temps réduit, qui sera digéré dans un fermenteur externe, similairement à ce qui peut être observé chez le cheval. Ces animaux vivent en groupe et se déplacent en troupeau, par de lents mouvements, peu agiles. Ils produisent une quantité importante d'œufs, pondus à même le sol, et les petits qui en naissent, livrés à eux-mêmes, grandissent très rapidement pour former de nouveaux adultes.

Parmi ces points de leur physiologie, cinq semblent être fondamentaux dans l'apparition du gigantisme : l'absence de dent, l'absence de gésier, un métabolisme intense, un système respiratoire avien ainsi que la production de nombreux œufs. Ces éléments clés, constants chez les sauropodes, ont abouti à l'évolution du plan d'organisation des sauropodes, plan d'organisation apparemment efficace, puisqu'il se retrouve des premiers sauropodes, à la fin du Trias, à la toute fin du Crétacé.

Des zones d'ombre persistent toutefois. Le métabolisme des dinosaures reste sujet à débat et la question de la physiologie cardiovasculaire des sauropodes n'a toujours pas trouvé de réponse satisfaisante. Enfin, l'utilisation du cou, élément remarquable de l'anatomie des sauropodes, n'est pas encore comprise de manière certaine du fait des déformations et de l'incomplétude des séries vertébrales, ne permettant pas des reconstructions exactes. La découverte de tissus mous, bien que peu probable, serait une avancée majeure dans la compréhension de ces différents points.

Bibliographie

1. Wilson J. Overview of sauropod phylogeny and evolution. In: Curry Rogers K, Wilson J, éditeurs. The sauropods evolution and paleobiology [Internet]. University of California Press; 2005. Disponible sur: http://california.universitypressscholarship.com/view/10.1525/california/9780520246232.001.0001/upso-9780520246232

2. Benson RBJ. Dinosaur macroevolution and macroecology. Annu Rev Ecol Evol Syst. 2018;49(1):379-408.

3. Sereno PC. The origin and evolution of dinosaurs. Annu Rev Earth Planet Sci. 1997;25(1):435-89.

4. Ceratosauridae. In: Wikipédia [Internet]. 2021 [cité 22 oct 2021]. Disponible sur: https://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Ceratosauridae&oldid=186302147

5. Mannion PD, Upchurch P. A quantitative analysis of environmental associations in sauropod dinosaurs. Paleobiology. 2010;36(2):253-82.

6. Langer MC, Ezcurra MD, Bittencourt JS, Novas FE. The origin and early evolution of dinosaurs. Biological Reviews. 2010;85(1):55-110.

7. Sander PM. An evolutionary cascade model for sauropod dinosaur gigantism - Overview, update and tests. Farke AA, éditeur. PLoS ONE. 2013;8(10):e78573.

8. Rauhut O, Fechner R, Remes K, Reis K. How to get big in the Mesozoic: the evolution of the sauropodomorph body plan. In: Biology of the sauropod dinosaurs: Understanding the life of giants. Bloomington, [Ind.]: Indiana University Press; 2011. p. 119-49. (Life of the past).

9. Coria RA, Salgado L. Mid-Cretaceous turnover of saurischian dinosaur communities: evidence from the Neuquén Basin. Geological Society, London, Special Publications. 2005;252(1):317-27.

10. Carballido JL, Pol D, Otero A, Cerda IA, Salgado L, Garrido AC, et al. A new giant titanosaur sheds light on body mass evolution among sauropod dinosaurs. Proc R Soc B. 2017;284(1860):20171219.

11. D'Emic MD. The early evolution of titanosauriform sauropod dinosaurs: Titanosauriform phylogeny. Zoological Journal of the Linnean Society. 2012;166(3):624-71.

12. Ogg JG. Triassic. In: The Geologic Time Scale [Internet]. Elsevier; 2012. p. 681-730. Disponible sur: https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B9780444594259000251

13. Ogg JG, Hinnov LA, Huang C. Jurassic. In: Gradstein FM, Ogg JG, Schmitz MD, Ogg GM, éditeurs. The geologic time scale [Internet]. Boston: Elsevier; 2012. p. 731-91. Disponible sur: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780444594259000263

14. Ogg JG, Ogg GM, Gradstein FM. Cretaceous. In: A Concise Geologic Time Scale [Internet]. Elsevier; 2016. p. 167-86. Disponible sur: https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B9780444594679000133

15. Ward P, Berner R. Why were there dinosaurs? Why are there birds? In: Dyke G, Kaiser G, éditeurs. Living Dinosaurs [Internet]. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd; 2011. p. 30-8. Disponible sur: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/9781119990475.ch2

16. Ekart DD. A 400 million year carbon isotope record of pedogenic carbonate; implications for paleoatomospheric carbon dioxide. American Journal of Science. 1999;299(10):805-27.

17. Berner RA. Atmospheric oxygen over Phanerozoic time. Proceedings of the National Academy of Sciences. 1999;96(20):10955-7.

18. Parrish JT. Climate of the supercontinent Pangea. The Journal of Geology. 1993;101(2):215-33.

19. Goin FJ, Woodburne MO, Zimicz AN, Martin GM, Chornogubsky L. Evolutionary Contexts. In: A Brief History of South American Metatherians [Internet]. Dordrecht: Springer Netherlands; 2016. p. 125-54. (Springer Earth System Sciences). Disponible sur: http://link.springer.com/10.1007/978-94-017-7420-8_4

20. Cantrill DJ, Poole I. Icehouse to hothouse: floral turnover, the Permian–Triassic crisis and Triassic vegetation. In: The vegetation of Antarctica through geological time [Internet]. Cambridge: Cambridge University Press; 2012. p. 105-60. Disponible sur: http://ebooks.cambridge.org/ref/id/CBO9781139024990

21. Chu R, Wu H, Zhu R, Fang Q, Deng S, Cui J, et al. Orbital forcing of Triassic megamonsoon activity documented in lacustrine sediments from Ordos Basin, China. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2020;541:109542.

22. Sellwood BW, Valdes PJ. Mesozoic climates: General circulation models and the rock record. Sedimentary Geology. 2006;190(1-4):269-87.

23. Mancuso AC, Dihl Horn BL, Benavente CA, Schultz CL, Irmis RB. The paleoclimatic context for South American Triassic vertebrate evolution. Journal of South American Earth Sciences. 2021;103321.

24. Gnaedinger SC, Zavattieri AM. Coniferous woods from the Upper Triassic of southwestern Gondwana, Tronquimalal Group, Neuquén Basin, Mendoza Province, Argentina. J Paleontol. 2020;94(3):387-416.

25. Mancuso AC, Benavente CA, Irmis RB, Mundil R. Evidence for the Carnian Pluvial Episode in Gondwana: New multiproxy climate records and their bearing on early dinosaur diversification. Gondwana Research. 2020;86:104-25.

26. Tucker ME, Benton MJ. Triassic environments, climates and reptile evolution. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 1982;40(4):361-79.

27. Lindström S, Irmis RB, Whiteside JH, Smith ND, Nesbitt SJ, Turner AH. Palynology of the upper Chinle Formation in northern New Mexico, U.S.A.: Implications for biostratigraphy and terrestrial ecosystem change during the Late Triassic (Norian–Rhaetian). Review of Palaeobotany and Palynology. 2016;225:106-31.

28. Gee CT, Anderson HM, Anderson JM, Ash SR, Cantrill DJ, van Konijnenburg-van Cittert JHA, et al. Postcards from the Mesozoic: Forest landscapes with giant flowering trees, enigmatic seed ferns, and other naked-seed plants. In: Martinetto E, Tschopp E, Gastaldo RA, éditeurs. Nature through Time: Virtual field trips through the Nature of the past [Internet]. Cham: Springer International Publishing; 2020. (Springer Textbooks in Earth Sciences, Geography and Environment). Disponible sur: http://link.springer.com/10.1007/978-3-030-35058-1

29. Tschopp E, Barta DE, Brinkmann W, Foster JR, Holwerda FM, Maidment SCR, et al. How to live with dinosaurs: Ecosystems across the Mesozoic. In: Martinetto E, Tschopp E, Gastaldo RA, éditeurs. Nature through time [Internet]. Cham: Springer International Publishing; 2020. p. 209-29. (Springer Textbooks in Earth Sciences, Geography and Environment). Disponible sur: http://link.springer.com/10.1007/978-3-030-35058-1_8

30. Yi Z, Liu Y, Meert JG. A true polar wander trigger for the Great Jurassic East Asian Aridification. Geology. 2019;47(12):1112-6.

31. Rais P, Louis-Schmid B, Bernasconi SM, Weissert H. Palaeoceanographic and palaeoclimatic reorganization around the Middle–Late Jurassic transition. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2007;251(3):527-46.

32. Harris R, McCall R, Randall O, Bin Tawang MH, Williams R, Fairman JG, et al. Climate change during the Triassic and Jurassic. Geology Today. 2017;33(6):210-5.

33. Cantrill DJ, Poole I. Gondwana break-up and landscape change across the Triassic–Jurassic transition and beyond. In: The Vegetation of Antarctica through Geological Time [Internet]. Cambridge: Cambridge University Press; 2012 [cité 21 juill 2021]. p. 161-88. Disponible sur: http://ebooks.cambridge.org/ref/id/CBO9781139024990

34. Rees PM r, Noto CR, Parrish JM, Parrish JT. Late Jurassic Climates, Vegetation, and Dinosaur Distributions. The Journal of Geology. 2004;112(6):643-53.

35. Slater M, Wellman CH, Romano M, Vajda V. Dinosaur-plant interactions within a Middle Jurassic ecosystem—palynology of the Burniston Bay dinosaur footprint locality, Yorkshire, UK. Palaeobio Palaeoenv. 2018;98(1):139-51.

36. Whitlock J, Trujillo K, Hanik G. Assemblage-level structure in Morrison Formation dinosaurs, Western Interior, USA. GIW. 2018;5:9-22.

37. Farlow JO, Coroian ID, Foster JR. Giants on the landscape: modelling the abundance of megaherbivorous dinosaurs of the Morrison Formation (Late Jurassic, western USA). Historical Biology. 2010;22(4):403-29.

38. Noto CR, Grossman A. Broad-scale patterns of Late Jurassic dinosaur paleoecology. Hector A, éditeur. PLoS ONE. 2010;5(9):e12553.

39. Aberhan M, Bussert R, Heinrich W-D, Schrank E, Schultka S, Sames B, et al. Palaeoecology and depositional environments of the Tendaguru Beds (Late Jurassic to Early Cretaceous, Tanzania). Foss Rec. 2002;5(1):19-44.

40. Föllmi KB. Early Cretaceous life, climate and anoxia. Cretaceous Research. 2012;35:230-57.

41. Iglesias A, Artabe AE, Morel EM. The evolution of Patagonian climate and vegetation from the Mesozoic to the present. Biological Journal of the Linnean Society. 2011;103(2):409-22.

42. Russell DA, Paesler MA. Environments of Mid-Cretaceous Saharan dinosaurs. Cretaceous Research. 2003;24(5):569-88.

43. Ibrahim N, Sereno PC, Varricchio DJ, Martill DM, Dutheil DB, Unwin DM, et al. Geology and paleontology of the Upper Cretaceous Kem Kem Group of eastern Morocco. ZK. 2020;928:1-216.

44. Taylor MP, Wedel MJ. Why sauropods had long necks; and why giraffes have short necks. PeerJ. 2013;1:e36.

45. Fisher PE, Russell DA, Stoskopf MK, Barrick RE, Hammer M, Kuzmitz AA. Cardiovascular evidence for an intermediate or higher metabolic rate in an ornithischian dinosaur. Science. 2000;288(5465):503-5.

46. Cleland TP, Stoskopf MK, Schweitzer MH. Histological, chemical, and morphological reexamination of the “heart” of a small Late Cretaceous *Thescelosaurus*. Naturwissenschaften. 2011;98(3):203-11.

47. Ganse B, Stahn A, Stoinski S, Suthau T, Gunga H-C. Body mass estimation, thermoregulation, and cardiovascular physiology of large sauropods. In 2011. p. 105-15.

48. Seymour RS, Bennett-Stamper CL, Johnston SD, Carrier DR, Grigg GC. Evidence for endothermic ancestors of crocodiles at the stem of archosaur evolution. Physiological and Biochemical Zoology. 2004;77(6):1051-67.

49. Paladino FV, Spotila JR, Dodson P. A blueprint for giants : modeling the physiology of large dinosaurs. In: The complete dinosaur. Bloomington: Indiana University Press; 1997. p. 491-504.

50. Pierson DJ. The physiology of dinosaurs: circulatory and respiratory function in the largest animals ever to walk the Earth. respir care. 2009;54(7):887-911.

51. Mitchell G, Skinner JD. An allometric analysis of the giraffe cardiovascular system. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology. 2009;154(4):523-9.

52. Petersen KK, Hørlyck A, Østergaard KH, Andresen J, Broegger T, Skovgaard N, et al. Protection against high intravascular pressure in giraffe legs. American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology. 2013;305(9):R1021-30.

53. Seymour RS. Cardiovascular physiology of dinosaurs. Physiology. 2016;31(6):430-41.

54. Henderson DM. Tipsy punters: sauropod dinosaur pneumaticity, buoyancy and aquatic habits. Proc R Soc Lond B [Internet]. 2004;271(suppl_4). Disponible sur: https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rsbl.2003.0136

55. Tütken T. The diet of sauropod dinosaurs – Implications from carbon isotope analysis of teeth, bones, and plants. In: Klein N, éditeur. Biology of the sauropod dinosaurs: Understanding the life of giants. Bloomington, [Ind.]: Indiana University Press; 2011. p. 57-79. (Life of the past).

56. Choy DSJ, Altman P. The cardiovascular system of barosaurus: an educated guess. The Lancet. 1992;340(8818):534-6.

57. Siegwarth JD, Smith CN, Redman PD. An alternative sauropod physiology and cardiovascular system that eliminates high blood pressures: Alternative sauropod physiology that eliminates high blood pressures. Lethaia. 2011;44(1):46-57.

58. Bakker RT. Dinosaur feeding behaviour and the origin of flowering plants. Nature. 1978;274(5672):661-3.

59. Badeer HS, Hicks JW. Circulation to the head of *Barosaurus* revisited: Theoretical considerations. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology. 1996;114(3):197-203.

60. Hughes S, Barry J, Russell J, Bell R, Gurung S. Can giraffes be supersized? Response to 'Why vascular siphons with sub-atmospheric pressures are physiologically impossible in sauropod dinosaurs'. Journal of Experimental Biology. 2016;219(13):2079-80.

61. Hughes S, Barry J, Russell J, Bell R, Gurung S. Neck length and mean arterial pressure in the sauropod dinosaurs. J Exp Biol. 2016;219(8):1154-61.

62. Seymour RS, Lillywhite HB. Why vascular siphons with sub-atmospheric pressures are physiologically impossible in sauropod dinosaurs. J Exp Biol. 2016;219(13):2078-9.

63. Woodruff DC. Nuchal ligament reconstructions in diplodocid sauropods support horizontal neck feeding postures. Historical Biology. 2017;29(3):308-19.

64. Kermack KA. A note on the habits of the Sauropods. Annals and Magazine of Natural History. 1951;4(44):830-2.

65. Ruben JA. Lung structure and ventilation in theropod dinosaurs and early birds. Science. 1997;278(5341):1267-70.

66. Currie PJ, Chen P-J. Anatomy of *Sinosauropteryx prima* from Liaoning, northeastern China. Canadian Journal of Earth Sciences. 2001;38:1705-27.

67. Claessens LPAM. Archosaurian respiration and the pelvic girdle aspiration breathing of crocodyliforms. Proc R Soc Lond B. 2004;271(1547):1461-5.

68. Uriona TJ, Farmer CG. Recruitment of the diaphragmaticus, ischiopubis and other respiratory muscles to control pitch and roll in the American alligator (*Alligator mississippiensis*). Journal of Experimental Biology. 2008;211(7):1141-7.

69. Schachner ER, Farmer CG, McDonald AT, Dodson P. Evolution of the dinosauriform respiratory apparatus: New evidence from the postcranial axial skeleton. Anat Rec. 2011;294(9):1532-47.

70. Brocklehurst RJ, Schachner ER, Sellers WI. Vertebral morphometrics and lung structure in non-avian dinosaurs. R Soc open sci. 2018;5(10):180983.

71. Perry SF, Reuter C. Hypothetical lung structure of *Brachiosaurus* (Dinosauria: Sauropoda) based on functional constraints. Foss Rec. 1999;2(1):75-9.

72. Seller TJ, éditeur. Bird respiration. Boca Raton, Fla: CRC Press; 1987.

73. Clench MH. Tracheal elongation in birds-of-paradise. The Condor. 1978;80(4):423-30.

74. Wedel M. Postcranial pneumaticity in dinosaurs and the origin of the avian lung. [Berkeley]: University of California; 2013.

75. O'Connor PM, Claessens LPAM. Basic avian pulmonary design and flow-through ventilation in non-avian theropod dinosaurs. Nature. 2005;436(7048):253-6.

76. Melstrom KM, D'emic MD, Chure D, Wilson JA. A juvenile sauropod dinosaur from the Late Jurassic of Utah, U.S.A., presents further evidence of an avian style air-sac system. Journal of Vertebrate Paleontology. 2016;36(4):e1111898.

77. Lambertz M, Bertozzo F, Sander PM. Bone histological correlates for air sacs and their implications for understanding the origin of the dinosaurian respiratory system. Biol Lett. 2018;14(1):20170514.

78. Ruben JA, Jones TD, Geist NR. Respiratory and reproductive paleophysiology of dinosaurs and early birds. Physiological and Biochemical Zoology. 2003;76(2):141-64.

79. O'Connor PM. Evolution of archosaurian body plans: skeletal adaptations of an air-sac-based breathing apparatus in birds and other archosaurs. J Exp Zool. 2009;311A(8):629-46.

80. Uriona TJ, Farmer CG. Contribution of the diaphragmaticus muscle to vital capacity in fasting and post-prandial American alligators (*Alligator mississippiensis*). Journal of Experimental Biology. 2006;209(21):4313-8.

81. Perry SF, Sander M. Reconstructing the evolution of the respiratory apparatus in tetrapods. Respiratory Physiology & Neurobiology. 2004;144(2-3):125-39.

82. Schachner ER, Hutchinson JR, Farmer Cg. Pulmonary anatomy in the Nile crocodile and the evolution of unidirectional airflow in Archosauria. PeerJ. 2013;1:e60.

83. Brocklehurst RJ, Schachner ER, Codd JR, Sellers WI. Respiratory evolution in archosaurs. Phil Trans R Soc B. 2020;375(1793):20190140.

84. Benton MJ. Ectothermy and the success of dinosaurs. Evolution. 1979;33(3):983-97.

85. Grady JM, Enquist BJ, Dettweiler-Robinson E, Wright NA, Smith FA. Evidence for mesothermy in dinosaurs. Science. 2014;344(6189):1268-72.

86. Eagle RA, Enriquez M, Grellet-Tinner G, Pérez-Huerta A, Hu D, Tütken T, et al. Isotopic ordering in eggshells reflects body temperatures and suggests differing thermophysiology in two Cretaceous dinosaurs. Nat Commun. 2015;6(1):8296.

87. Legendre LJ, Davesne D. The evolution of mechanisms involved in vertebrate endothermy. Phil Trans R Soc B. 2020;375(1793):20190136.

88. Schweitzer MH, Marshall CL. A molecular model for the evolution of endothermy in the theropod-bird lineage. J Exp Zool. 2001;291(4):317-38.

89. Seymour RS. Maximal aerobic and anaerobic power generation in large crocodiles versus mammals: implications for dinosaur gigantothermy. Dodson P, éditeur. PLoS ONE. 2013;8(7):e69361.

90. Legendre LJ, Guénard G, Botha-Brink J, Cubo J. Palaeohistological evidence for ancestral high metabolic rate in archosaurs. Syst Biol. 2016;65(6):989-96.

91. Daniels CB, Pratt J. Breathing in long necked dinosaurs; did the sauropods have bird lungs? Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology. 1992;101(1):43-6.

92. Ruben JA, Hillenius WJ, Geist NR, Leitch A, Jones TD, Currie PJ, et al. The metabolic status of some late cretaceous dinosaurs. Science. 1996;273(5279):1204-7.

93. Ruben J, Leitch A, Hillenius W, Geist N, Jones T. New insights into the metabolic physiology of dinosaurs. In 1997. p. 505-18.

94. Bourke JM, Ruger Porter Wm, Ridgely RC, Lyson TR, Schachner ER, Bell PR, et al. Breathing life into dinosaurs: tackling challenges of soft-tissue restoration and nasal airflow in extinct species: dinosaur nasal airflow. Anat Rec. 2014;297(11):2148-86.

95. Sverdlova NS, Arkali F, Witzel U, Perry SF. Computational fluid dynamics model of avian tracheal temperature control as a model for extant and extinct animals. Respiratory Physiology & Neurobiology. 2013;189(1):67-75.

96. Owerkowicz T, Crompton A, Musinsky C. Respiratory turbinates in extant mammals and birds: The rosetta bone in the evolution of endothermy? In: Dial KP, Shubin N, Brainerd EL, éditeurs. Great transformations in vertebrate evolution. Chicago: The University of Chicago Press; 2015. p. 143-65.

97. Horner JR, de Ricqlès A, Padian K. Variation in dinosaur skeletochronology indicators: implications for age assessment and physiology. Paleobiology. 1999;25(3):295-304.

98. Köhler M, Marín-Moratalla N, Jordana X, Aanes R. Seasonal bone growth and physiology in endotherms shed light on dinosaur physiology. Nature. 2012;487(7407):358-61.

99. Castanet J. Time recording in bone microstructures of endothermic animals; functional relationships. Comptes Rendus Palevol. 2006;5(3-4):629-36.

100. Erickson GM, Rogers KC, Yerby SA. Dinosaurian growth patterns and rapid avian growth rates. Nature. 2001;412(6845):429-33.

101. Padian K, de Ricqlès AJ, Horner JR. Dinosaurian growth rates and bird origins. Nature. 2001;412(6845):405-8.

102. Werner J, Griebeler EM. Allometries of maximum growth rate versus body mass at maximum growth indicate that non-avian dinosaurs had growth rates typical of fast growing ectothermic sauropsids. Farke AA, éditeur. PLoS ONE. 2014;9(2):e88834.

103. Gillooly JF, Allen AP, Charnov EL. Dinosaur fossils predict body temperatures. Moritz C, éditeur. PLoS Biol. 2006;4(8):e248.

104. Myhrvold NP. Revisiting the estimation of dinosaur growth rates. Evans AR, éditeur. PLoS ONE. 2013;8(12):e81917.

105. Myhrvold NP. Dinosaur metabolism and the allometry of maximum growth rate. Fiorillo A, éditeur. PLoS ONE. 2016;11(11):e0163205.

106. Castanet J, Cheylan M. Les marques de croissance des os et des écailles comme indicateur de l'âge chez *Testudo hermanni* et *Testudo graeca* (Reptilia, Chelonia, Testudinidae). Can J Zool. 1979;57(8):1649-65.

107. de Ricqlès A, Padian K, Knoll F, Horner JR. On the origin of high growth rates in archosaurs and their ancient relatives: Complementary histological studies on Triassic archosauriforms and the

problem of a “phylogenetic signal” in bone histology. Annales de Paléontologie. 2008;94(2):57-76.

108. Montes L, Le Roy N, Perret M, De Buffrenil V, Castanet J, Cubo J. Relationships between bone growth rate, body mass and resting metabolic rate in growing amniotes: a phylogenetic approach: Resting metabolic rate in growing amniotes. Biological Journal of the Linnean Society. 2007;92(1):63-76.

109. Butler RJ, Nesbitt SJ, Charig AJ, Gower DJ, Barrett PM. *Mandasuchus tanyauchen*, gen. et sp. nov., a pseudosuchian archosaur from the Manda Beds (?Middle Triassic) of Tanzania. Journal of Vertebrate Paleontology. 2017;37(sup1):96-121.

110. Cubo J, Le Roy N, Martinez-Maza C, Montes L. Paleohistological estimation of bone growth rate in extinct archosaurs. Paleobiology. 2012;38(2):335-49.

111. Huttenlocker AK, Farmer CG. Bone microvasculature tracks red blood cell size diminution in Triassic mammal and dinosaur forerunners. Current Biology. 2017;27(1):48-54.

112. Benton MJ. The origin of endothermy in synapsids and archosaurs and arms races in the Triassic. Gondwana Research. 2020;S1342937X20302252.

113. Fricke HC, Rogers RR. Multiple taxon–multiple locality approach to providing oxygen isotope evidence for warm-blooded theropod dinosaurs. Geology. 2000;28(9):799-802.

114. Amiot R, Lecuyer C, Buffetaut E, Escarguel G, Fluteau F, Martineau F. Oxygen isotopes from biogenic apatites suggest widespread endothermy in Cretaceous dinosaurs. Earth and Planetary Science Letters. 2006;246(1-2):41-54.

115. Eagle RA, Schauble EA, Tripati AK, Tutken T, Hulbert RC, Eiler JM. Body temperatures of modern and extinct vertebrates from 13C-18O bond abundances in bioapatite. Proceedings of the National Academy of Sciences. 2010;107(23):10377-82.

116. Eagle RA, Tutken T, Martin TS, Tripati AK, Fricke HC, Connely M, et al. Dinosaur body temperatures determined from isotopic (13C-18O) ordering in fossil biominerals. Science. 2011;333(6041):443-5.

117. Dawson RR, Field DJ, Hull PM, Zelenitsky DK, Therrien F, Affek HP. Eggshell geochemistry reveals ancestral metabolic thermoregulation in Dinosauria. Sci Adv. 2020;6(7):eaax9361.

118. Schweitzer MH. Soft tissue preservation in terrestrial Mesozoic vertebrates. Annu Rev Earth Planet Sci. 2011;39(1):187-216.

119. Czerkas SA. Discovery of dermal spines reveals a new look for sauropod dinosaurs. Geology. 1992;20(12):1068-70.

120. Chinsamy-Turan A. Dinosaur growth: Egg to adult. In: John Wiley & Sons, Ltd, éditeur. eLS [Internet]. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd; 2011. p. a0003319.pub2. Disponible sur: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/9780470015902.a0003319.pub2

121. Paul G. Polar and K/Pg nonavian dinosaurs were low-metabolic rate reptiles vulnerable to cold-induced extinction, rather than more survivable tachyenergetic bird relatives: comment on an obsolete hypothesis. Int J Earth Sci (Geol Rundsch). 2017;106(8):2991-8.

122. Pontzer H, Allen V, Hutchinson JR. Biomechanics of running indicates endothermy in bipedal dinosaurs. Farke AA, éditeur. PLoS ONE. 2009;4(11):e7783.

123. Kubo T, Kubo MO. Analysis of Triassic archosauriform trackways: Difference in stride/foot ratio between dinosauromorphs and other archosauriforms. PALAIOS. 2013;28(4):259-65.

124. Bakker RT. Anatomical and ecological evidence of endothermy in dinosaurs. Nature. 1972;238(5359):81-5.

125. Bakker RT. Dinosaurs score where Komodo dragons fail. In: The dinosaur heresies: new theories unlocking the mystery of the dinosaurs and their extinction. 1st ed. New York: Morrow; 1986. p. 75-101.

126. Henderson DM. Sauropod necks: Are they really for heat loss? Evans DC, éditeur. PLoS ONE. 2013;8(10):e77108.

127. Porter WR, Witmer LM. Vascular patterns in the heads of dinosaurs: evidence for blood vessels, sites of thermal exchange, and their Role in physiological thermoregulatory strategies. Anat Rec. 2020;303(4):1075-103.

128. Barrett PM. Prosauropod dinosaurs and iguanas: speculations on the diets of extinct reptiles. In: Sues H-D, éditeur. Evolution of Herbivory in Terrestrial Vertebrates [Internet]. 1re éd. Cambridge University Press; 2000. p. 42-78. Disponible sur: https://www.cambridge.org/core/product/identifier/CBO9780511549717A009/type/book_part

129. Button DJ, Barrett PM, Rayfield EJ. Comparative cranial myology and biomechanics of *Plateosaurus* and *Camarasaurus* and evolution of the sauropod feeding apparatus. Benson R, éditeur. Palaeontology. 2016;59(6):887-913.

130. Haas G. A proposed reconstruction of the jaw musculature of Diplodocus. Annals of the Carnegie Museum. 1963;36:139-57.

131. Upchurch P, Barrett PM. The evolution of sauropod feeding mechanisms. In: Sues H-D, éditeur. Evolution of Herbivory in Terrestrial Vertebrates [Internet]. 1re éd. Cambridge University Press; 2000. p. 79-122. Disponible sur: https://www.cambridge.org/core/product/identifier/CBO9780511549717A010/type/book_part

132. Stokes WL. Fossilized stomach contents of a sauropod dinosaur. Science. 1964;143(3606):576-7.

133. Chin K, Gill BD. Dinosaurs, dung beetles, and conifers: Participants in a cretaceous food web. PALAIOS. 1996;11(3):280.

134. Gee C. Dietary options for the sauropod dinosaurs from an integrated botanical and paleobotanical perspective. In: Biology of the sauropod dinosaurs: understanding the life of giants. Bloomington, [Ind.]: Indiana University Press; 2011. p. 34-56. (Life of the past).

135. Hummel J, Gee CT, Südekum K-H, Sander PM, Nogge G, Clauss M. In vitro digestibility of fern and gymnosperm foliage: implications for sauropod feeding ecology and diet selection. Proc R Soc B. 2008;275(1638):1015-21.

136. Gill FL, Hummel J, Sharifi AR, Lee AP, Lomax BH. Diets of giants: the nutritional value of sauropod diet during the Mesozoic. Seyfullah L, éditeur. Palaeontology. 2018;61(5):647-58.

137. Carballido JL, Pol D. The dentition of Amygdalodon patagonicus (Dinosauria: Sauropoda) and the dental evolution in basal sauropods. Comptes Rendus Palevol. 2010;9(3):83-93.

138. Knoll F, Galton PM, López-Antoñanzas R. Paleoneurological evidence against a proboscis in the sauropod dinosaur Diplodocus. Geobios. 2006;39(2):215-21.

139. Fiorillo AR. Dental micro wear patterns of the sauropod dinosaurs *Camarasaurus* and *Diplodocus* : Evidence for resource partitioning in the late Jurassic of North America. Historical Biology. 1998;13(1):1-16.

140. Whitlock JA. Inferences of Diplodocoid (Sauropoda: Dinosauria) feeding behavior from snout shape and microwear analyses. Farke AA, éditeur. PLoS ONE. 2011;6(4):e18304.

141. Button DJ, Rayfield EJ, Barrett PM. Cranial biomechanics underpins high sauropod diversity in resource-poor environments. Proc R Soc B. 2014;281(1795):20142114.

142. Reisz RR, LeBlanc ARH, Maddin HC, Dudgeon TW, Scott D, Huang T, et al. Early Jurassic dinosaur fetal dental development and its significance for the evolution of sauropod dentition. Nat Commun. déc 2020;11(1):2240.

143. Holliday CM. New insights into dinosaur jaw muscle anatomy. Anat Rec. 2009;292(9):1246-65.

144. Martínez RDF, Lamanna MC, Novas FE, Ridgely RC, Casal GA, Martínez JE, et al. A basal lithostrotian titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) with a complete skull: Implications for the evolution and paleobiology of titanosauria. Joger U, éditeur. PLoS ONE. 2016;11(4):e0151661.

145. Christiansen P. Feeding mechanisms of the sauropod dinosaurs *Brachiosaurus, Camarasaurus, Diplodocus* and *Dicraeosaurus*. Historical Biology. 2000;14(3):137-52.

146. Nabavizadeh A. Cranial musculature in herbivorous dinosaurs: A survey of reconstructed anatomical diversity and feeding mechanisms. Anat Rec. 2019;303(4):1104-45.

147. Whitlock JA. Was *Diplodocus* (Diplodocoidea, Sauropoda) capable of propalinal jaw motion? Journal of Vertebrate Paleontology. 2017;37(2):e1296457.

148. Young MT, Rayfield EJ, Holliday CM, Witmer LM, Button DJ, Upchurch P, et al. Cranial biomechanics of *Diplodocus* (Dinosauria, Sauropoda): testing hypotheses of feeding behaviour in an extinct megaherbivore. Naturwissenschaften. 2012;99(8):637-43.

149. Tschopp E, Mateus O, Norell M. Complex Overlapping Joints between facial bones allowing limited anterior sliding movements of the snout in diplodocid sauropods. American Museum Novitates. 2018;3911(3911):1-16.

150. Sereno PC, Wilson JA, Witmer LM, Whitlock JA, Maga A, Ide O, et al. Structural extremes in a cretaceous dinosaur. Kemp T, éditeur. PLoS ONE. 2007;2(11):e1230.

151. D'Emic MD, Whitlock JA, Smith KM, Fisher DC, Wilson JA. Evolution of high tooth replacement rates in sauropod dinosaurs. Evans AR, éditeur. PLoS ONE. 2013;8(7):e69235.

152. Wiersma K, Sander PM. The dentition of a well-preserved specimen of *Camarasaurus sp.*: implications for function, tooth replacement, soft part reconstruction, and food intake. PalZ. 2017;91(1):145-61.

153. García RA, Cerda IA. Dentición de titanosaurios (Dinosauria, Sauropoda) del Cretácico Superior de la provincia de Río Negro, Argentina: morfología, inserción y reemplazo. Ameghiniana. 2010;47(1):45-60.

154. Stokes WL. Dinosaur gastroliths revisited. J Paleontol. 1987;61(6):1242-6.

155. Wings O, Sander PM. No gastric mill in sauropod dinosaurs: new evidence from analysis of gastrolith mass and function in ostriches. Proc R Soc B. 2007;274(1610):635-40.

156. Wings O. A simulated bird gastric mill and its implications for fossil gastrolith authenticity. Fossil Record. 2009;12(1):91-7.

157. Wings O. The rarity of gastroliths in sauropod dinosaurs – a case study in the Late Jurassic Morrison Formation, western USA. Foss Rec. 2014;18(1):1-16.

158. Hummel J, Clauss M. Sauropod feeding and digestive physiology. In: Biology of the sauropod dinosaurs: understanding the life of giants [Internet]. Indiana University Press: Bloomington, [Ind.]; 2011. p. 11-32. (Life of the past). Disponible sur: https://www.zora.uzh.ch/id/eprint/54229

159. Farlow JO. Speculations about the diet and digestive physiology of herbivorous dinosaurs. Paleobiology. 1987;13(1):60-72.

160. Clauss M, Steuer P, Müller DWH, Codron D, Hummel J. Herbivory and body size: allometries of diet quality and gastrointestinal physiology, and implications for herbivore ecology and dinosaur gigantism. Dodson P, éditeur. PLoS ONE. 2013;8(10):e68714.

161. Franz R, Hummel J, Kienzle E, Kölle P, Gunga H-C, Clauss M. Allometry of visceral organs in living amniotes and its implications for sauropod dinosaurs. Proc R Soc B. 2009;276(1662):1731-6.

162. Ghosh P, Bhattacharya SK, Sahni A, Kar RK, Mohabey DM, Ambwani K. Dinosaur coprolites from the Late Cretaceous (Maastrichtian) Lameta Formation of India: isotopic and other markers suggesting a C3plant diet. Cretaceous Research. 2003;24(6):743-50.

163. Sander PM, Gee CT, Hummel J, Clauss M. Mesozoic plants and dinosaur herbivory. In: Gee CT, éditeur. Plants in Mesozoic time: Morphological innovations, phylogeny, ecosystems [Internet]. Indiana University Press; 2010. p. 331-59. Disponible sur: https://www.zora.uzh.ch/id/eprint/35283

164. Saitta ET, Stockdale MT, Longrich NR, Bonhomme V, Benton MJ, Cuthill IC, et al. An effect size statistical framework for investigating sexual dimorphism in non-avian dinosaurs and other extinct taxa. Biological Journal of the Linnean Society. 2020;131(2):231-73.

165. Isles TE. The socio-sexual behaviour of extant archosaurs: implications for understanding dinosaur behaviour. Historical Biology. 2009;21(3-4):139-214.

166. Prondvai E. Medullary bone in fossils: function, evolution and significance in growth curve reconstructions of extinct vertebrates. J Evol Biol. 2017;30(3):440-60.

167. Bell PR, Pittman M, Kaye TG, Hendrickx C. A crocodylian-style cloaca in a non-avialan dinosaur. bioRxiv. 2020;2020.10.11.335398.

168. Fowler DW, Hall LE. Scratch-digging sauropods, revisited. Historical Biology. 2011;23(1):27-40.

169. Carpenter K, McIntosh J. Upper Jurassic sauropod babies from the Morrison Formation. In: Carpenter K, Hirsch KF, Horner JR, éditeurs. Dinosaur eggs and babies. Cambridge University Press; 1994. p. 265-78.

170. Montanari S. Cracking the egg: the use of modern and fossil eggs for ecological, environmental and biological interpretation. R Soc open sci. 2018;5(6):180006.

171. Grellet-Tinner G. Membrana testacea of titanosaurid dinosaur eggs from Auca Mahuevo (Argentina): Implications for exceptional preservation of soft tissue in Lagerstätten. Journal of Vertebrate Paleontology. 2005;25(1):99-106.

172. Mikhailov K. The microstructure of avian and dinosaurian eggshell: Phylogenetic implications. Papers in Avian Paleontology Honoring Pierce Brodkorb. 1992;361-73.

173. Mikhailov K. Classification of fossil eggshells of amniotic vertebrates. Acta Palaeontol Pol. 1991;36(2):193-238.

174. Norell MA, Wiemann J, Fabbri M, Yu C, Marsicano CA, Moore-Nall A, et al. The first dinosaur egg was soft. Nature. 2020;583(7816):406-10.

175. Stein K, Prondvai E, Huang T, Baele J-M, Sander PM, Reisz R. Structure and evolutionary implications of the earliest (Sinemurian, Early Jurassic) dinosaur eggs and eggshells. Sci Rep. 2019;9(1):4424.

176. Reisz RR, Evans DC, Roberts EM, Sues H-D, Yates AM. Oldest known dinosaurian nesting site and reproductive biology of the Early Jurassic sauropodomorph Massospondylus. Proceedings of the National Academy of Sciences. 2012;109(7):2428-33.

177. Garcia G, Pélissié T, Vianey-Liaud M, Marivaux L. Earliest Laurasian sauropod eggshells. Acta Palaeontologica Polonica. 2006;51:99-104.

178. Jackson FD, Schmitt JG. Recognition of vertebrate egg abnormalities in the Upper Cretaceous fossil record. Cretaceous Research. 2008;29(1):27-39.

179. Jackson FD, Garrido A, Schmitt JG, Chiappe LM, Dingus L, Loope DB. Abnormal, multilayered titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) eggs from in situ clutches at the Auca Mahuevo locality, Neuquen Province, Argentina. Journal of Vertebrate Paleontology. 2004;24(4):913-22.

180. Hechenleitner EM, Grellet-Tinner G, Fiorelli LE. What do giant titanosaur dinosaurs and modern Australasian megapodes have in common? PeerJ. 2015;3:e1341.

181. Chiappe LM, Schmitt JG, Jackson FD, Garrido A, Dingus L, Grellet-Tinner G. Nest structure for sauropods: Sedimentary criteria for recognition of dinosaur nesting traces. PALAIOS. 2004;19(1):89-95.

182. Vila B, Jackson FD, Fortuny J, Sellés AG, Galobart A. 3-D modelling of Megaloolithid clutches: Insights about nest construction and dinosaur behaviour. Farke AA, éditeur. PLoS ONE. 2010;5(5):e10362.

183. Jackson FD, Varricchio DJ, Jackson RA, Vila B, Chiappe LM. Comparison of water vapor conductance in a titanosaur egg from the Upper Cretaceous of Argentina and a *Megaloolithus siruguei* egg from Spain. Paleobiology. 2008;34(2):229-46.

184. Grellet-Tinner G, Fiorelli LE, Salvador RB. Water vapor conductance of the Lower Cretaceous dinosaurian eggs from Sanagasta, La Rioja, Argentina: Paleobiological and paleoecological implications for South American faveoloolithid and megaloolithid eggs. PALAIOS. 2012;27(1):35-47.

185. Tanaka K, Zelenitsky DK, Therrien F. Eggshell porosity provides insight on evolution of nesting in dinosaurs. Shawkey M, éditeur. PLoS ONE. 2015;10(11):e0142829.

186. Tanaka K, Zelenitsky DK, Therrien F, Kobayashi Y. Nest substrate reflects incubation style in extant archosaurs with implications for dinosaur nesting habits. Sci Rep. 2018;8(1):3170.

187. Horner JR. Dinosaur reproduction and parenting. Annu Rev Earth Planet Sci. 2000;28(1):19-45.

188. Hechenleitner EM, Fiorelli LE, Grellet-Tinner G, Leuzinger L, Basilici G, Taborda JRA, et al. A new Upper Cretaceous titanosaur nesting site from La Rioja (NW Argentina), with implications for titanosaur nesting strategies. Benson R, éditeur. Palaeontology. 2016;59(3):433-46.

189. Grellet-Tinner G, Fiorelli LE. A new Argentinean nesting site showing neosauropod dinosaur reproduction in a Cretaceous hydrothermal environment. Nat Commun. 2010;1(1):32.

190. Hechenleitner EM, Taborda JRA, Fiorelli LE, Grellet-Tinner G, Nuñez-Campero SR. Biomechanical evidence suggests extensive eggshell thinning during incubation in the Sanagasta titanosaur dinosaurs. PeerJ. 2018;6:e4971.

191. Leuzinger L, Bernasconi SM, Vennemann T, Luz Z, Vonlanthen P, Ulianov A, et al. Life and reproduction of titanosaurians: Isotopic hallmark of mid-palaeolatitude eggshells and its significance for body temperature, diet, and nesting. Chemical Geology. 2021;583:120452.

192. Ruxton GD, Birchard GF, Deeming DC. Incubation time as an important influence on egg production and distribution into clutches for sauropod dinosaurs. Paleobiology. 2014;40(3):323-30.

193. Tanaka K. Nesting and egg incubation in dinosaurs: Morphological and statistical investigations into the study of sggs, eggshells, and nests. 2016; Disponible sur: https://prism.ucalgary.ca/handle/11023/3505

194. Lee SA. Incubation times of dinosaur eggs via embryonic metabolism. Phys Rev E. 2016;94(2):022402.

195. Reisz RR, Huang TD, Roberts EM, Peng SR, Sullivan C, Stein K, et al. Embryology of Early Jurassic dinosaur from China with evidence of preserved organic remains. Nature. 2013;496(7444):210-4.

196. Vergne AL, Pritz MB, Mathevon N. Acoustic communication in crocodilians: from behaviour to brain. Biological Reviews. 2009;84(3):391-411.

197. Varricchio DJ. A distinct dinosaur life history? Historical Biology. 2011;23(1):91-107.

198. Curry Rogers K, Whitney M, DEmic M, Bagley B. Precocity in a tiny titanosaur from the Cretaceous of Madagascar. Science. 2016;352(6284):450-3.

199. Geist NR, Jones TD. Juvenile skeletal structure and the reproductive habits of dinosaurs. Science. 1996;272(5262):712-4.

200. Horner JR, Padian K, de Ricqlès A. Comparative osteohistology of some embryonic and perinatal archosaurs: developmental and behavioral implications for dinosaurs. Paleobiology. 2016/02/08 éd. 2001;27(1):39-58.

201. Myers TS, Storrs GW. Taphonomy of the Mother's Day Quarry, Upper Jurassic Morrison Formation, South-Central Montana, USA. PALAIOS. 2007;22(6):651-66.

202. Myers TS, Fiorillo AR. Evidence for gregarious behavior and age segregation in sauropod dinosaurs. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2009;274(1-2):96-104.

203. Castanera D, Barco JL, Díaz-Martínez I, Gascón JH, Pérez-Lorente F, Canudo JI. New evidence of a herd of titanosauriform sauropods from the lower Berriasian of the Iberian range (Spain). Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2011;310(3-4):227-37.

204. Moore JR, Varricchio DJ. The evolution of diapsid reproductive strategy with inferences about extinct taxa. Mihlbachler MC, éditeur. PLoS ONE. 2016;11(7):e0158496.

205. Lee AH, Werning S. Sexual maturity in growing dinosaurs does not fit reptilian growth models. Proceedings of the National Academy of Sciences. 2008;105(2):582-7.

206. Klein N, Sander M. Ontogenetic stages in the long bone histology of sauropod dinosaurs. Paleobiology. 2008;34(2):247-63.

207. Werner J, Griebeler EM. New insights into Non-Avian Dinosaur reproduction and their evolutionary and ecological implications: Linking fossil evidence to allometries of extant close relatives. Joger U, éditeur. PLoS ONE. 2013;8(8):e72862.

208. Werner J, Griebeler EM. Reproductive biology and its impact on body size: Comparative analysis of mammalian, avian and dinosaurian reproduction. Farke AA, éditeur. PLoS ONE. 2011;6(12):e28442.

209. Gleich O, Dooling RJ, Manley GA. Audiogram, body mass, and basilar papilla length: correlations in birds and predictions for extinct archosaurs. Naturwissenschaften. 2005;92(12):595-8.

210. Walsh SA, Barrett PM, Milner AC, Manley G, Witmer LM. Inner ear anatomy is a proxy for deducing auditory capability and behaviour in reptiles and birds. Proc R Soc B. 2009;276(1660):1355-60.

211. Walsh SA, Luo Z-X, Barrett PM. Modern imaging techniques as a window to prehistoric auditory worlds. In: Köppl C, Manley GA, Popper AN, Fay RR, éditeurs. Insights from comparative hearing research [Internet]. New York, NY: Springer New York; 2013. p. 227-61. (Springer Handbook of Auditory Research; vol. 49). Disponible sur: http://link.springer.com/10.1007/2506_2013_32

212. Witmer LM. Nostril position in dinosaurs and other vertebrates and its significance for nasal function. Science. 2001;293(5531):850-3.

213. Müller RT. Olfactory acuity in early sauropodomorph dinosaurs. Historical Biology. 2021;1-6.

214. Witmer LM, Ridgely RC, Dufeau DL, Semones MC. Using CT to peer into the past: 3D visualization of the brain and ear regions of birds, crocodiles, and non avian dinosaurs. In: Endo H, Frey R, éditeurs. Anatomical Imaging [Internet]. Tokyo: Springer Japan; 2008. p. 67-87. Disponible sur: http://link.springer.com/10.1007/978-4-431-76933-0_6

215. Carabajal AP. Neuroanatomy of titanosaurid dinosaurs from the Upper Cretaceous of Patagonia, with comments on endocranial variability within Sauropoda. Anat Rec. 2012;295(12):2141-56.

216. Paulina-Carabajal A, Calvo JO. Re-description of the braincase of the rebbachisaurid sauropod *Limaysaurus tessonei* and novel endocranial information based on CT scans. An Acad Bras Ciênc. 2021;93(suppl 2):e20200762.

217. Ballell A, King JL, Neenan JM, Rayfield EJ, Benton MJ. The braincase, brain and palaeobiology of the basal sauropodomorph dinosaur *Thecodontosaurus antiquus*. Zoological Journal of the Linnean Society. 2020;zlaa157.

218. Andrzejewski KA, Polcyn MJ, Winkler DA, Gomani Chindebvu E, Jacobs LL. The braincase of *Malawisaurus dixeyi* (Sauropoda: Titanosauria): A 3D reconstruction of the brain endocast and inner ear. Joger U, éditeur. PLoS ONE. 2019;14(2):e0211423.

219. Hearn L, Williams AC de C. Pain in dinosaurs: what is the evidence? Phil Trans R Soc B. 2019;374(1785):20190370.

220. McCrea RT, Tanke DH, Buckley LG, Lockley MG, Farlow JO, Xing L, et al. Vertebrate ichnopathology: Pathologies inferred from dinosaur tracks and trackways from the Mesozoic. Ichnos. 2015;22(3-4):235-60.

221. Perry SM, Nevarez JG. Pain and its control in reptiles. Veterinary Clinics of North America: Exotic Animal Practice. 2018;21(1):1-16.

222. Douglas JM, Sanchez-Migallon Guzman D, Paul-Murphy JR. Pain in birds. Veterinary Clinics of North America: Exotic Animal Practice. 2018;21(1):17-31.

223. Knoll F, Schwarz-Wings D. Palaeoneuroanatomy of *Brachiosaurus*. Annales de Paléontologie. 2009;95(3):165-75.

224. Roth G, Dicke U. Evolution of the brain and intelligence. Trends in Cognitive Sciences. 2005;9(5):250-7.

225. Bronzati M, Benson RBJ, Rauhut OWM. Rapid transformation in the braincase of sauropod dinosaurs: integrated evolution of the braincase and neck in early sauropods? Mannion P, éditeur. Palaeontology. 2018;61(2):289-302.

226. Taylor MP, Hone DWE, Wedel MJ, Naish D. The long necks of sauropods did not evolve primarily through sexual selection. Journal of Zoology. 2011;285(2):150-61.

227. Senter P. Necks for sex: sexual selection as an explanation for sauropod dinosaur neck elongation. J Zoology. 2007;271(1):45-53.

228. Ruxton GD, Wilkinson DM. The energetics of low browsing in sauropods. Biol Lett. 2011;7(5):779-81.

229. Stevens KA, Parrish JT. Neck posture, dentition, and feeding strategies in Jurassic sauropod dinosaurs. In: Tidwell V, Carpenter K, éditeurs. Thunder-lizards: the Sauropodomorph dinosaurs. Bloomington: Indiana University Press; 2005. (Life of the past; vol. 212-232).

230. Stevens KA. The articulation of sauropod necks: Methodology and mythology. Farke AA, éditeur. PLoS ONE. 2013;8(10):e78572.

231. Christian A. Neck posture and overall body design in sauropods. Foss Rec. 2002;5(1):271-81.

232. Christian A. Some sauropods raised their necks - Evidence for high browsing in *Euhelopus zdanskyi*. Biol Lett. 2010;6(6):823-5.

233. Christian A, Dzemski G. Reconstruction of the cervical skeleton posture of *Brachiosaurus brancai* Janensch, 1914 by an analysis of the intervertebral stress along the neck and a comparison with the results of different approaches. Foss Rec. 2007;10(1):38-49.

234. Taylor MP, Wedel MJ, Naish D. Head and neck posture in sauropod dinosaurs inferred from extant animals. Acta Palaeontologica Polonica. 2009;54(2):213-20.

235. WitmerLab. Random Act of Anatomy - ostrich elastic ligaments in the neck [Internet]. 2017 [cité 31 août 2021]. Disponible sur: https://www.youtube.com/watch?v=0Mxdx0JhDdA

236. Preuschoft H, Klein N. Torsion and bending in the neck and tail of sauropod dinosaurs and the function of cervical ribs: Insights from functional morphology and biomechanics. Farke AA, éditeur. PLoS ONE. 2013;8(10):e78574.

237. Paul GS. Restoring maximum vertical browsing reach in sauropod dinosaurs: Neck function in sauropods. Anat Rec. 2017;300(10):1802-25.

238. Taylor MP. Quantifying the effect of intervertebral cartilage on neutral posture in the necks of sauropod dinosaurs. PeerJ. 2014;2:e712.

239. Cobley MJ, Rayfield EJ, Barrett PM. Inter-vertebral flexibility of the ostrich neck: Implications for estimating sauropod neck flexibility. Butler RJ, éditeur. PLoS ONE. 2013;8(8):e72187.

240. Dzemski G, Christian A. Flexibility along the neck of the ostrich (*Struthio camelus*) and consequences for the reconstruction of dinosaurs with extreme neck length. J Morphol. 2007;268(8):701-14.

241. Vidal D, Mocho P, Páramo A, Sanz JL, Ortega F. Ontogenetic similarities between giraffe and sauropod neck osteological mobility. Claessens L, éditeur. PLoS ONE. 2020;15(1):e0227537.

242. Stevens K, Parrish J. Digital reconstructions of sauropod dinosaurs and implications for feeding. In: Rogers KC, éditeur. The Sauropods: Evolution and Paleobiology. University of California Press; 2005. p. 178-200.

243. Vidal D, Mocho P, Aberasturi A, Sanz JL, Ortega F. High browsing skeletal adaptations in *Spinophorosaurus* reveal an evolutionary innovation in sauropod dinosaurs. Sci Rep. 2020;10(1):6638.

244. Christian A, Peng G, Sekiya T, Ye Y, Wulf MG, Steuer T. Biomechanical reconstructions and selective advantages of neck poses and feeding strategies of sauropods with the example of *Mamenchisaurus youngi*. Farke AA, éditeur. PLoS ONE. 2013;8(10):e71172.

245. Seymour RS. Raising the sauropod neck: it costs more to get less. Biol Lett. 2009;5(3):317-9.

246. Taylor M. Range of motion in intervertebral joints: why we don't trust DinoMorph. Nat Prec [Internet]. 2012; Disponible sur: http://www.nature.com/articles/npre.2012.6878.1

247. Sander PM, Christian A, Clauss M, Fechner R, Gee CT, Griebeler EM, et al. Biology of the sauropod dinosaurs: the evolution of gigantism. Biological Reviews. 2011;86(1):117-55.

248. Apaldetti C, Martínez RN, Cerda IA, Pol D, Alcober O. An early trend towards gigantism in Triassic sauropodomorph dinosaurs. Nat Ecol Evol. 2018;2(8):1227-32.

LA PHYSIOLOGIE DES SAUROPODES

Auteur

BOUSIGUES Sophie

Résumé

Les sauropodes sont un groupe de dinosaures qui, au cours de ses 140 millions d'années d'existence ont conservé un plan d'organisation commun caractérisé par quatre membres en pilier, un très long cou et une taille généralement très importante. Les sauropodes ont vécu dans des environnements variés mais ont gardé ce plan d'organisation, preuve d'une grande efficacité de celui-ci.
L'objectif de ce travail est de réunir les connaissances actuelles sur la physiologie de ces dinosaures, en passant en revue les grands appareils physiologiques que sont l'appareil cardio-vasculaire, l'appareil respiratoire, le métabolisme, le système digestif, l'appareil reproducteur et le système nerveux. L'étude de la fonction du cou est également réalisée puisqu'il est un trait caractéristique des sauropodes. L'objectif final est de comprendre comment ces grandes fonctions ont pu mener à l'évolution du gigantisme.

Mots-clés

Dinosaures, physiologie, Sauropodes, paléophysiologie

Jury

Président du jury	:	**Professeur**	**CHEVALIER Philippe**
Directeur de thèse	:	**Professeur**	**LOUZIER Vanessa**
1er assesseur	:	**Professeur**	**LOUZIER Vanessa**
2ème assesseur	:	**Docteur**	**RENE-MARTELLET Magalie**

RÉPUBLIQUE FRANÇAISE
Liberté
Égalité
Fraternité

VetAgro Sup