DESCRIPTION D'UN SQUELETTE PARTIEL DE *RHABDODON PRISCUS* (EUORNITHOPODA) DU CRETACE SUPERIEUR DE VITROLLES (BOUCHES DU RHÔNE, FRANCE)

Marie PINCEMAILLE-QUILLEVERE

Université de Toulouse, France et Musée des Dinosaures, 11260 Espéraza, France

Résumé : Un squelette incomplet partiellement articulé du dinosaure ornithopode *Rhabdodon priscus* Matheron, 1869, a été découvert dans le Maastrichtien inférieur de Vitrolles (Bouches-du-Rhône, France). La description de pièces jusqu'ici inédites permet de préciser la diagnose de *Rhabdodon priscus*. La position systématique de *Rhabdodon priscus* au sein des Euornithopoda est également précisée : de nombreux caractères le rapprochent de *Tenontosaurus tilletti*, un taxon basal au sein des Iguanodontia, décrit dans le Crétacé inférieur Nord-américain.

Mots clé : Dinosauria, Ornithischia, Ornithopoda, Euornithopoda, Rhabdodon, ostéologie, Crétacé supérieur, France, Europe

Description of a partial skeleton of *Rhabdodon priscus* (Euornithopoda) from the Upper Cretaceous of Vitrolles (Bouches-du-Rhône, France)

Abstract: An incomplete partially articulated skeleton of the ornithopod dinosaur *Rhabdodon priscus* Matheron, 1869, has been discovered in the lower Maastrichtian of Vitrolles (Bouches-du-Rhône, France). The description of its remains allows us to clarify the diagnosis of *Rhabdodon priscus*. This study also provides discussion on the systematic placement of *Rhabdodon priscus* within the Euornithopoda. Numerous anatomical characters suggest that it is closely related to *Tenontosaurus tilletti*, a Lower Cretaceous basal iguanodontian from North America.

Key words : Dinosauria, Ornithischia, Ornithopoda, Euornithopoda, Rhabdodon, osteology, Upper Cretaceous, France, Europe

Extended abstract :

INTRODUCTION

Since the 19^{th} century, Campanian and Maastrichtian continental deposits from the South of France have yielded numerous dinosaur remains. These remains were shown to be mainly attributable to some Ornithopoda *incertae sedis*, Nodosauridae, Titanosauridae, Abelisauridae, Dromaeosauridae and Hadrosauridae (Broin *et al.*, 1980; Bilotte *et al.*, 1986; Villatte *et al.*, 1986; Buffetaut *et al.*, 1989; 1996; 1997; 1999; Le Loeuff, 1991a; 1991b; 1998; Sigé *et al.*, 1997; Laurent *et al.*, 1999). The ornithopod remains that have not been reported to the hadrosauridae, have been systematically reported to the genus *Rhabdodon*. This euornithopod (*sensu* Sereno, 1986; 1999; but see Weishampel & Heinrich, 1992) was initially named by Matheron (1869) after its discovery in the Lower Maastrichtian of La Nerthe (Bouches-du-Rhône, France). Since then, all the studies of the western European *Rhabdodon* have been based on fragmentary and poorly preserved material. Therefore, the total morphology of this dinosaur and its phylogenetic placement within the Euornithopoda are still poorly understood.

The discovery of a partial skeleton of *Rhabdodon* priscus, in the Lower Maastrichtian of Vitrolles, allows us to re-evaluate this taxon. This study offers detailed osteological description of the specimen from Vitrolles, a revised diagnosis of *Rhabdodon* *priscus* and an outline of its possible phylogenetic relationships with the Euornithopoda.

SYSTEMATICS

Class **Reptilia** Laurenti, 1768 Super-order **Dinosauria** Owen, 1842 Order **Ornithischia** Seeley, 1888 Suborder **Ornithopoda** Marsh 1871 *Rhabdodon* Matheron, 1869 *Rhabdodon priscus* **Matheron, 1869**

Lectotype: fragment of left dentary (MPLM 30) preserved in the Palais Longchamp Museum of Marseille (Bouches-du-Rhône, France).

Type horizon and locality: Early Rognacian lacustrian marl, Early Maastrichtian (Westphal & Durand, 1990 ; Buffetaut & Le Loeuff, 1991). Tunnel de la Nerthe (Bouches-du-Rhône, France).

Paratype: fragment of a right dentary (MPLM 31); fragment of an indeterminate dentary (MPLM 32); posterior dorsal vertebra (MPLM 34); two fused sacral vertebrae (MPLM 36); two posterior caudal vertebrae; left radius (MPLM 51); distal extremity of a right femur (MPLM 61); proximal extremity of a right femur (MPLM 59); right tibia (MPLM 60).

Referred material: a partial skeleton: MHN-AIX PV 1995 n°1-91, 99-107, 122-126, 133-142, 147, 148, 150-152, 154-156, 158, 168-174, 178, 180, 189 and 190.

Locality of the referred material: Couperigne in the area of Vitrolles (Bouches-du-Rhône, France).

Distribution of the referred material: Early Rognacian gray marls (Garcia *et al*, 1999), Early Maastrichtian (Westphal & Durand, 1990).

DISCUSSION

The lectotype of *Rhabdodon priscus*, preserved in the Musée Longchamp of Marseille, is a left dentary (MPLM 30), which has deteriorated since its description by Matheron (1869). This dentary contains several incomplete crowns, each of which shows a prominent primary ridge on its lingual surface. We suggest here that this character is diagnostic of the genus *Rhabdodon* and therefore, the partial skeleton of Couperigne is clearly attributable to this genus. Although the paratype material is highly fragmentary, the right femur (MPLM 59) shows a strong lateral bulge on the caudal surface of its proximal extremity, while the cranial surface has a not very deep median groove. Both these characters suggest that the specimen of Vitrolles is attributable to the species *Rhabdodon priscus*. The osteologic study of news pieces from the partial skeleton of Couperigne allows us to propose a revised diagnosis of *Rhabdodon priscus*.

Revised diagnosis:

Presence of two foramina on the lateral surface of the surangular. Large oblique shelf between the alveolar row and the lateral wall of the dentary; presence of nine dentary alveoli; parallel dorsal and ventral margins. Maxillary teeth with parallel ridges without any prominent primary ridge. Dentary teeth with a prominent primary ridge shifted slightly distally from the midline of the tooth. Enamel thicker on the buccal side of the maxillary teeth and lingual side of the dentary teeth. Cervical vertebrae with broad, well-developed neural spines with a cranial orientation, and opisthocoelous centra. Dorsal vertebrae with very large size neural spines (64% of the total height); amphicoelous to platycoelous centra. Sacrum composed of six true fused sacral vertebrae and one unfused sacrodorsal vertebra; sacral neural spines fused. Scapula with distal extremity strongly widened; dorsal and ventral margins concave; presence of a dorsal process less developed than the ventral; acromial process well-developed. Coracoid with a prominent sternal process and coracoid foramen closed to the glenoid cavity. Long, straight and laterally flattened prepubic blade and closed obturator foramen. Straight and laterally flattened ischium blade with a widened distal end; obturator process on the proximal-half of the ischial schaft. Femur with a prominent but non-pendant fourth trochanter and a proximolateral bulge on the caudal surface of the femoral shaft. Femur longer than tibia. Presence of four ungual phalanges suggesting the presence of four pedal digits.

CONCLUSION

Until now, the phylogenetic placement of *Rhabdodon* was uncertain and controversial. Matheron (1869) and Lapparent (1947) initially related *Rhabdodon* to the genus *Iguanodon*. Milner & Norman (1984) then placed *Rhabdodon* within the Dryosauridae while Brinkmann (1988) and Norman (1990) located it within the Hypsilophodontidae. Finally, based on the study of the Transylvanian material, Weishampel *et al.* (1998), recently suggested that *Rhabdodon* was a basal Iguanodontia.

Many characters strongly support a close relationship between Rhabdodon priscus and Tenontosaurus tilletti, a Lower Cretaceous basal iguanodontian (Forster, 1990; Weishampel & Heinrich, 1992) from North America. The principal anatomical characters, which are shared by these two taxa, and upon which their phylogenetic relationship is based, concern the pelvic area and the hind limb. These characters are: (1) parallel margins of the dentary; (2) dentary without a diastema; (3) the ischial peduncle of the ilium is flat, rugose and its cranial surface is laterally oriented to form the caudal surface of the acetabulum; (4) the prepubic process is well-developed, forming a laterally flattened blade; (5) the cranial extremity of the prepubic blade has a rounded form and is ventrally oriented; (6) prepubic process bears a small process in the middle of its ventral edge; (7) the obturator process is located on the proximal third of the total length of the ischium, and its distal extremity is thickened.; (8) the caudal extremity of the ischial blade gently flares in lateral view and curves ventrally; (9) four pedal digits.

Furthermore, our study reveals that *Rhabdodon priscus* is characterized by a series of peculiar characters: (1) absence of premaxillary teeth; (2) parallel margins of the dentary; (3) presence of a strong primary ridge on the lingual surface of dentary teeth; (4) enamel thicker on the lingual surface of the dentary teeth and on the buccal surface of the maxillary teeth; (5) proximal position of obturator process of the ischium; (6) femur presenting a broad and deep caudal intercondylar groove and a not very deep cranial intercondylar groove (7) prominent and non-pendant fourth trochanter. According to Norman (1984, 1986) and Sereno (1986), such characters are diagnostic of the Iguanodontia. Therefore, the study of the partial skeleton from Vitrolles-Couperigne suggests that *Rhabdodon priscus* is a basal member of the Iguanodontia and closely related to *Tenontosaurus tilletti*.

INTRODUCTION

Depuis la première moitié du XIX^{ème} siècle, les sédiments continentaux campaniens et maastrichtiens du Sud de la France ont révélé de nombreux gisements comportant des restes fossiles de vertébrés incluant des taxons de dinosaures. Ces taxons ont été principalement attribués à des Ornithopoda *incertae sedis*, Nodosauridae, Titanosauridae, Abelisauridae, Dromaeosauridae et Hadrosauridae (Broin *et al.*, 1980; Bilotte *et al.*, 1986; Villatte *et al.*, 1986; Buffetaut *et al.*, 1989; 1996; 1997; 1999; Le Loeuff, 1991a; 1991b; 1998; Sigé *et al.*, 1997; Laurent *et al.*, 1999). Les restes d'ornithopodes non attribuables à des hadrosaures et provenant de ces différents gisements, ont été généralement rapportés au genre *Rhabdodon*. Ce genre, nommé par Matheron (1869) à



partir de matériel trouvé dans le Maastrichtien inférieur de La Nerthe (Bouches-du-Rhône, France), appartient au groupe des Euornithopoda (sensu Sereno, 1986, 1999 ; voir aussi Weishampel & Heinrich, 1992). Sa répartition temporelle s'étend du Campanien inférieur au Maastrichtien supérieur (Le Loeuff, 1998). Quatre espèces ont été décrites: Rhabdodon priscus Matheron, 1869, représenté dans le sud de la France et en Espagne du Campanien inférieur au Maastrichtien inférieur ; Rhabdodon robustus (Nopcsa, 1915) du Maastrichtien supérieur de Roumanie ; Rhabdodon suessi (Bunzel, 1871) du Campanien inférieur d'Autriche ; Rhabdodon septimanicus, une nouvelle espèce nommée par Buffetaut & Le Loeuff (1991) à partir d'un dentaire découvert dans un gisement de l'Hérault (Sud de la France), d'âge Campanien supérieur à Maastrichtien inférieur. D'après

> Brinkmann (1988) et Norman & Weishampel (1990), la variabilité morphologique entre les trois premiers taxons est insuffisamment significative pour justifier la validité systématique de trois espèces. Ces auteurs ont donc rapporté l'ensemble du matériel au seul Rhabdodon priscus. Plus récemment, Norman et al. (2000), ont estimé que le taxon roumain était clairement distinct du taxon français et suggéré que le matériel roumain caractérisait un nouveau genre. Il apparaît que l'ensemble des travaux effectués sur Rhabdodon est basé sur un matériel fragmentaire et souvent mal conservé. Il est, dans ce contexte, particulièrement difficile de résoudre les problèmes taxonomiques relatifs au genre Rhabdodon et de le positionner clairement dans la phylogénie des euornithopodes.

Fig. 1 - Plan de fouille du gisement de Vitrolles-Couperigne et silhouette du squelette partiel reconstitué. Les labels correspondent aux références des pièces décrites dans ce travail. D'après Garcia *et al.* (1999). Barre d'échelle : 50 cm

Fig. 1 - Excavation map of the main locality of Vitrolles-Couperigne and sketch of the partial reconstructed skeleton. Labels correspond to the references of the pieces described in this paper. After Garcia *et al.* (1999). Scale bar: 50 cm

La découverte d'un squelette partiel de *Rhabdodon* dans le Maastrichtien inférieur de Vitrolles (Garcia *et al*, 1999), ouvre de nouvelles perspectives pour appréhender ces questions. Ce matériel est conservé au Muséum d'Histoire Naturelle d'Aix-en-Provence (Bouches-du-Rhône) (MHN-AIX PV 1995). Dans ce travail, nous présentons une étude anatomique détaillée du spécimen de Couperigne afin d'établir une diagnose émendée et de poser des hypothèses phylogénétiques sur la position de l'espèce *Rhabdodon priscus* au sein des euornithopodes.

SYSTÉMATIQUE

Classe : **REPTILIA** Laurenti, 1768 Ordre : **ORNITHISCHIA** Seeley, 1888 Sous-Ordre : **ORNITHOPODA** Marsh, 1871 *Rhabdodon* Matheron, 1869

Rhabdodon priscus Matheron, 1869

Lectotype : Fragment d'un dentaire gauche (MPLM 30) conservé au Muséum du Palais Longchamp de Marseille (Bouches-du-Rhône, France).

Localité type : Tunnel de la Nerthe (Bouches-du-Rhône) ; marnes lacustres du «Rognacien» inférieur ; Maastrichtien inférieur (Westphal & Durand, 1990 ; Buffetaut & Le Loeuff, 1991).

Paratype : Fragment de dentaire droit (MPLM 31) ; fragment de dentaire indéterminé (MPLM 32) ; une vertèbre dorsale postérieure (MPLM 34) ; 2 vertèbres sacrées soudées (MPLM 36) ; deux vertèbres caudales postérieures ; radius gauche (MPLM 51) ; extrémité distale de fémur droit (MPLM 61) ; extrémité proximale de fémur droit (MPLM 59) ; tibia droit (MPLM 60).

Référence du matériel étudié : MHN-AIX PV 1995 n°1-91, 99-107, 122-126, 133-142, 147, 148, 150-152, 154-156, 158, 168-174, 178, 180, 189 et 190.

Provenance du matériel étudié : site de Couperigne, commune de Vitrolles (Bouches-du-Rhône, France), marnes grises du «Rognacien» inférieur (Garcia *et al*, 1999) ; Maastrichtien inférieur (Westphal & Durand, 1990).

DESCRIPTION

Les pièces décrites ici, à l'exception d'un dentaire et d'un surangulaire, appartiennent à un même individu, les os des membres n'étant produits que par paire dans des proportions identiques (Fig. 1). L'état de conservation du matériel est mauvais : la plupart des pièces sont fracturées, incomplètes et le plus souvent très déformées en raison des contraintes tectoniques subies. Ces déformations peuvent aller de simples compressions jusqu'à des torsions effectuées selon plusieurs axes. L'étude de certaines pièces devient donc malaisée tant il est délicat d'interpréter certains caractères. De plus, très peu de pièces ont été trouvées en connexion anatomique. Néanmoins, de nombreuses pièces sont inédites et suffisamment bien conservées pour conférer un intérêt certain à ce matériel qui regroupe, pour la première fois, des éléments osseux appartenant à un même individu de l'espèce Rhabdodon priscus. La présence de dents de petits théropodes (Dromaeosauridae ?), dans les mêmes niveaux (Garcia et al, 1999), ainsi que des traces de dents sur différents éléments osseux du spécimen, amènent à penser qu'il a subi une prédation.

1. Squelette crânien

Les deux pièces correspondant à des restes crâniens ont été trouvées dans une butte témoin éloignée d'une cinquantaine de mètres du gisement principal. Cependant, elles étaient dans le même niveau stratigraphique. Il s'agit de deux pièces de la mandibule, un surangulaire droit (n°49) et un dentaire droit (n°125). Ces deux pièces n'appartiennent probablement pas au même individu que le reste du squelette. Toutefois, elles appartiennent vraisemblablement à un individu du même genre, étant donné les similitudes morphologiques entre les dents en place sur le dentaire et les dents dentaires isolées trouvées sur le site principal. Avec le reste du squelette, des dents isolées (Fig. 1) maxillaires (n°100, 104, 152 et 155) et dentaires (n°102, 105, 106 et 107) ont en effet été trouvées.

• Surangulaire droit (Fig. 2)

Le surangulaire droit présente deux branches. Les bords antérieur et ventral de la branche antérieure sont tronqués, ne laissant observer ni les surfaces d'insertion avec le processus coronoïde du dentaire ni celles avec l'angulaire. La branche postérieure semble avoir subit une cassure qui l'a décalée dorsalement, en vue latérale. La branche antérieure, en vue latérale, remonte dorsalement de manière quasi verticale et semble former une surface triangulaire. Cette branche est particulièrement épaisse postérieurement et dorsalement. La surface latérale porte deux foramens postérieurs de taille égale. Le premier se situe dans une cassure au niveau de la cavité glénoïde. Le second se situe juste antérieurement au premier. On n'observe pas ces foramens en vue médiale mais les fractures que porte cette surface ont pu les obstruer. Ces foramens apparaissent particulièrement proches l'un de l'autre, contrairement à Ouranosaurus, chez qui le second foramen se situe plus antérieurement, à la limite d'extension de la paroi externe du processus coronoïde. D'après Taquet (1976), deux foramens sont présents chez Ouranosaurus nigeriensis, Iguanodon atherfieldensis et Iguanodon bernissartensis. D'après Galton (1974), Hypsilophodon foxii possède trois foramens. L'orifice observé, chez Rhabdodon, au niveau de la surface latérale de la branche postérieure n'est en fait qu'un artefact provoqué par de la colle dans une fracture. En vue dorsale, la branche antérieure forme la partie antérieure de la cavité glénoïde. Cette cavité est profonde et présente un très fort élargissement latéral. En vue dorsale, la surface latérale de la cavité glénoïde forme une pointe en direction latérale.

La seconde branche, postérieure, se développe à partir de la cavité glénoïde et forme le processus rétroarticulaire. En vue dorsale, ce processus est beaucoup plus fin que la cavité glénoïde et la branche antérieure qui le précède. En vue latérale, le processus est dirigé dorsalement. Sa surface médiale est légèrement concave. Chez les Hypsilophodontidae, tels que *Hypsilophodon foxii* et *Gasparinisaura cincosaltensis*, le processus rétro-articulaire reste dans un plan horizontal et possède une surface dorsale très légèrement concave à rectiligne (Galton, 1974 ; Coria & Salgado, 1996). Par contre, chez les Iguanodontia, comme *Ouranosaurus nigeriensis*, *Iguanodon atherfieldensis*, *guanodon* *bernissartensis, Tenontosaurus tilletti et Muttaburrasaurus langdoni*, ce processus remonte en direction dorsale et sa surface dorsale est très largement concave (voir respectivement Taquet, 1976 ; Norman, 1986, 1980 ; Ostrom, 1970 ; Bartholomai & Molnar, 1981). L'analyse d'autres surangulaires mieux conservés est nécessaire pour définir la position réelle du processus rétro-articulaire de *Rhabdodon priscus* et avancer des interprétations d'ordre phylogénétique.



Fig. 2 - Surangulaire droit MHN-AIX PV 1995 n°49, vues latérale (1), médiale (2) et dorsale (3). b. pr. c. branche s'articulant avec le processus coronoïde ; c. g. cavité glénoïde ; f. foramen ; pr. r. a. processus rétro-articulaire. Barre d'échelle : 1 cm

Fig. 2 - Right surangular MHN-AIX PV 1995 $n^{\circ}49$, lateral (1), medial (2) and dorsal (3) views. b. pr. c. branch articulated to the coronoid process; c. g. glenoid cavity; f. foramen; pr. r. a. retroarticular process. Scale bar: 1 cm

Mesures (en cm) du surangulaire gauche MHN-AIX PV-1995 n°49 de *Rhabdodon priscus*

Longueur totale (en vue latérale)	7
Hauteur (en vue latérale)	5.5
Largeur (en vue dorsale)	3

• Dentaire droit (Fig. 3)

Le dentaire droit est incomplet et ne présente que les parties médiane et distale : le processus coronoïde, le surangulaire, l'articulaire, l'angulaire, le splénial et le prédentaire n'y sont pas associés. Cette pièce a subi une compression latérale et un aplatissement ventro-dorsal de la partie proximale. Quelques dents de remplacement sont présentes mais pas de dents fonctionnelles. La surface dorsale ne laisse observer ni les alvéoles dentaires ni les parois transversales. La rangée dentaire présente une légère concavité vers l'extérieur. Cette concavité a été réduite en raison de l'écrasement latéral. Rhabdodon septimanicus présente une concavité plus marquée (Buffetaut & Le Loeuff, 1991). On observe également la présence d'un vaste plateau oblique entre la paroi latérale et la rangée alvéolaire. Ce plateau oblique est considéré comme dérivé au sein des Ornithopodes, en relation avec l'apparition d'une mastication plus perfectionnée autorisée par le développement d'une joue (Weishampel, 1984). Chez Rhabdodon septimanicus, ce plateau oblique est réduit. L'extrémité distale, en contact avec le prédentaire, s'incurve en direction mésiale et laisse apparaître la symphyse mandibulaire.

La paroi latérale du dentaire est complète et arrondie transversalement. Elle présente de très

nombreuses fractures empêchant l'identification de foramens vasculaires. La hauteur du dentaire varie (4.3 cm pour la partie proximale, 5.3 cm pour la partie médiane et 5.9 cm pour la partie distale) et semble augmenter de l'arrière vers l'avant. La pièce étant écrasée dans sa partie distale, sa hauteur initiale devait être plus régulière. Il apparaît clairement que les bords dorsal et ventral étaient parallèles. Ce caractère est commun aux Iguanodontidae, à Tenontosaurus et à Camptosaurus alors que chez Heterodontosaurus, Thescelosaurus, Parksosaurus et Hypsilophodon, les marges dorsale et ventrale convergent distalement (Weishampel & Heinrich, 1992). Ce caractère rapproche donc Rhabdodon priscus de Tenontosaurus et des Iguanodontidae. Toutefois, Norman (1990) a interprété la configuration des bords dorsal et ventral comme résultant de facteurs biomécaniques plutôt que phylogénétiques. Le bord dorsal de la symphyse mandibulaire (longue de 5.2 cm) reste horizontal sur 2.2 cm après le dernier alvéole dentaire distal, puis il décline fortement en direction ventrale. Le bord ventral s'incline progressivement vers le bas. La suture prédentaire-dentaire est ainsi très proche du premier alvéole dentaire. Chez Ouranosaurus nigeriensis et les Hadrosauridae, un diastème est présent (Taquet, 1976) alors que l'on retrouve une morphologie sans diastème chez Rhabdodon suessi, R. robustus, Hypsilophodon foxii, les deux espèces de Tenontosaurus et les trois espèces d'Iguanodon.

Fig. 3 - Right dentary MHN-AIX PV 1995 n°125, medial view. al. dentary alveolus; c. m. Meckelian canal ; d. tooth ; s. symphysis. Scale bar: 10 cm



Fig. 3 - Dentaire droit MHN-AIX PV 1995 n°125, vue médiale. al. alvéole dentaire ; c. m. canal de Meckel ; d. dent ; s. symphyse. Barre d'échelle : 10 cm

En vue médiale, neuf alvéoles dentaires sont visibles, comme chez Rhabdodon septimanicus (voir Buffetaut & Le Loeuff, 1991), alors que R. suessi et R. robustus en possèdent dix (respectivement Seeley, 1881 ; Weishampel et al, 1991). En partant de l'extrémité proximale, la largeur de ces alvéoles est relativement homogène, sauf pour le dernier alvéole dentaire, en position distale, qui est plus réduit. Rhabdodon septimanicus présente également un dernier alvéole de petite taille juste avant la symphyse mandibulaire, (Buffetaut & Le Loeuff, 1991). On peut penser que le prédentaire ne portait pas de dents, car aucun alvéole dentaire n'est présent au niveau de la symphyse. Cinq dents de remplacement sont encore en place. Si le canal de Meckel est en position plus ventrale par rapport au lectotype (MHNM n°31), chez qui le canal se situe en position médiale, ceci n'est dû qu'aux déformations subies par la pièce. Le canal de Meckel prend naissance au niveau de l'extrémité antérieure où il creuse un large et profond sillon. La profondeur de ce sillon diminue en direction de l'extrémité postérieure, où il se referme au niveau du dernier alvéole dentaire. En vue ventrale, une gouttière est présente et s'étend jusqu'à la moitié du dentaire. Elle est décalée médialement par rapport au canal de Meckel et plus profonde vers l'extrémité postérieure.

Mesures (en cm) du dentaire droit MHN-AIX PV-1995 n°125 de *Rhabdodon priscus*

Longueur totale	24.7
Hauteur médiale	5.2
Largeur	2.3

• Dents dentaires (Fig. 4)

L'étude anatomique des dents dentaires a été effectuée à partir des cinq dents de remplacement encore en place sur le dentaire (n°125) et des quatre dents isolées (n° 102, 105, 106 et 107). La surface buccale des dents de remplacement n'est pas accessible et on ne peut déterminer si elle portait de l'émail ou des ornementations. Les dents de remplacement ainsi que les dents isolées n°102 et 107, ne présentent qu'un fragment de couronne sans racine observable. Les dents n°105 et 106, possèdent, par contre, une couronne et une racine. La dent n°105 est fracturée et a subi un écrasement antéro-postérieur, la dent n°106 est bien conservée mais de taille réduite.

a. s. p

Fig. 4 - Dent dentaire MHN-AIX PV 1995 n°106, vue linguale. a. p. arête primaire ; a. s. p. arête secondaire parallèle. Barre d'échelle : 1 cm Fig. 4 - Dentary tooth MHN-AIX PV 1995 n°106, lingual view. a. p. primary ridge ; a. s. p. secondary parallel ridge. Scale bar: 1 cm

Les dents dentaires présentent toutes à leur sommet une arête primaire saillante ainsi qu'une courbure prononcée (concavité vers l'extérieur) qui différencie très clairement les dents dentaires de celles des maxillaires, qui sont droites et sans arête primaire. Chez Hypsilophodon foxii, cette différence est également présente (Galton, 1974). Chez Rhabdodon, l'arête primaire, présente sur la surface linguale de la couronne, est très légèrement décalée de l'axe de la dent et encadrée de part et d'autre par huit à dix arêtes parallèles. Leur nombre et leur emplacement varient comme pour les autres espèces d'Ornithopodes (Galton, 1974; Taquet, 1976; Norman, 1980, 1986). L'émail est plus épais sur la surface linguale que sur la surface buccale qui présente des arêtes parallèles peu marquées et moins nombreuses. Sur les dents de remplacement, les arêtes confluent avec la marge de la dent pour former des denticules. Ceuxci ornent les bords antérieur et postérieur de la couronne. Les dents isolées présentent une surface occlusale d'usure qui est orientée obliquement latéro-ventralement. Deux sillons peu profonds encadrent la couronne et une partie de la racine. Le premier se situe à gauche en vue linguale et décale les arêtes de l'axe de la dent. Le second se situe à gauche en vue buccale. Ces deux sillons avaient comme fonction de faciliter le recouvrement des dents sur le dentaire (Norman, 1980). Ainsi, les bords antérieur et postérieur des dents forment un bourrelet qui se prolonge sur le bord ventral de la couronne et remonte dorsalement au niveau de l'arête primaire saillante, de la même manière que chez Iguanododon atherfieldensis, Iguanododon bernissartensis et Ouranosaurus nigeriensis.

Les trois autres espèces identifiées, *Rhabdodon* robustus, *R. septimanicus* et *R. suessi*, présentent les caractères cités ci-dessus. Cette constatation est en accord avec les résultats de Taquet (1976) à propos d'*Iguanodon atherfieldensis*, d'*Iguanodon bernissartensis* et d'*Ouranosaurus nigeriensis* pour qui les caractères des dents dentaires sont identiques. Par ailleurs, la morphologie des dents dentaires étant relativement stable au sein même du groupe des Hadrosauridae, la détermination d'un genre à partir des dents dentaires n'est pas possible (Y. Laurent, com. pers.). L'utilisation de l'arête primaire des dents dentaires, comme caractère diagnostique n'est donc justifiée qu'au niveau du genre *Rhabdodon*.

Mesures (en cm) des dents dentaires MHN-AIX PV-1995 n°102, 105, 106 et 107 de *Rhabdodon priscus*

	102	105	106	107
Hauteur de la dent	1.3	3.7	2.1	1.1
Largeur de la dent	2.2	2.7	1.3	2.4
Hauteur de la couronn	e -	2.2	1.2	-
Largeur de la couronn	e -	-	1.2	-
Hauteur de la racine	-	1.5 ·	1.8	-
Largeur de la racine	-	-	1.2	-

• Dents maxillaires (Fig. 5)

Les dents maxillaires de *Rhabdodon priscus* sont très particulières et diffèrent notablement de celles des autres genres d'Ornithischiens. Elles se distinguent également des dents dentaires, par la présence d'arêtes parallèles uniquement sur la surface buccale de la couronne.



La hauteur de la racine est plus importante que celle de la couronne alors que la largeur de la couronne est plus importante que celle de la racine. Cette morphologie pourrait expliquer pourquoi, sur les quatre dents étudiées, seule la n°152 possède encore sa racine. La racine est longue, effilée et sa section s'épaissit depuis la base de la racine jusqu'au niveau de la couronne et présente un aspect trapézoïdal. En vue linguale, elle présente, de plus, un profond sillon qui creuse la racine. La couronne, dont la largeur diminue en vue latérale vers la racine, présente de huit à onze arêtes parallèles sur la surface buccale de la dent et sa surface linguale est convexe. L'émail est réparti de façon hétérogène, il est peu épais sur la surface linguale et épais sur la surface buccale. Cette répartition de l'émail est un caractère évolué chez les Euornithopodes (Sereno, 1986, 1999). Les dents observées sont toutes fonctionnelles car leur marge présente une surface occlusale d'usure qui est orientée obliquement médio-dorsalement. On n'observe pas d'apex clairement défini sur ces dents fonctionnelles qui présentent une marge usée. Le même caractère est présent chez Parksosaurus et Muttaburrasaurus, chez qui les dents maxillaires présentent un plateau d'usure droit, sans apex défini et des arêtes parallèles de même taille sans arête primaire. La courbure des dents est pratiquement nulle, à la différence de celles des dents dentaires. Des sillons encadrent la couronne et une partie de la racine. Le sillon le plus profond se situe sur la surface linguale et décale la couronne de l'axe de la dent. L'autre sillon se situe sur la surface buccale, à l'opposé du sillon lingual. L'observation des ces sillons sur des dents maxillaires en place permet donc de déterminer si les dents sont droites ou gauches. Tout comme pour les dents dentaires, on n'observe pas de différences entre les dents maxillaires de Rhabdodon priscus et R. robustus ; aucun maxillaire n'étant connu pour les deux autres espèces, R. septimanicus et R. suessi.

Fig. 5 - Dent maxillaire MHN-AIX PV 1995 n°152, vues buccale (1) et linguale (2). Barre d'échelle : 1 cm

Fig. 5 - Maxillary tooth MHN-AIX PV 1995 $n^{\circ}152$, buccal (1) and lingual (2) views. Scale bar: 1 cm

Mesures (en cm) des dents maxillaires MHN-AIX PV-1995 n°100, 104, 152 et 155 de *Rhabdodon priscus*

	100	104	152	155
Hauteur de la dent	2.5	2.5	4.5	1.9
Largeur de la dent	2.2	0.8	1.75	2.1
Hauteur de la couronne	1.6	-	1.6	0.8
Largeur de la couronne	2.3	-	-	1.6
Hauteur de la racine	0.9	-	2.8	1.2
Largeur de la racine	1.8	-	-	1.0

2. Squelette post-crânien

• Colonne vertébrale

Le squelette partiel de Couperigne, comprend 56 vertèbres réparties de la manière suivante : 4 vertèbres cervicales, 15 vertèbres dorsales, 7 vertèbres sacrées dont une sacro-dorsale, 3 vertèbres caudales antérieures, 13 vertèbres caudales postérieures et 14 vertèbres indéterminées. Pour comparaison, parmi les Euornithopodes dont le squelette axial est le plus complet, on dénombre chez Iguanodon bernissartensis, 11 vertèbres cervicales, 16 vertèbres dorsales, 8 vertèbres sacrées dont 1 sacro-dorsale et 46 vertèbres caudales, soit un total de 81 vertèbres (Norman, 1980). Ouranosaurus nigeriensis compte 11 vertèbres cervicales, 16 vertèbres dorsales, 7 vertèbres sacrées dont 1 sacro-dorsale et 40 vertèbres caudales, soit un total de 74 vertèbres (Taquet, 1976). Camptosaurus browni compte 9 vertèbres cervicales, 15 vertèbres dorsales, 6 vertèbres sacrées dont 1 sacro-dorsale et au moins 44 vertèbres caudales, soit un total de 74 vertèbres (Gilmore, 1909). Tenontosaurus tilletti compte 12 vertèbres cervicales, 15 vertèbres dorsales, 6 vertèbres sacrées dont 1 sacro-dorsale et 65 vertèbres caudales, soit un total de 98 vertèbres (Forster, 1990). Au regard de ces données, la colonne vertébrale du spécimen de Vitrolles est très incomplète.

Les vertèbres cervicales (n°150) et les vertèbres sacrées (n°52) ont été trouvées en connexion anatomique. Les vertèbres dorsales postérieures (n°56, 69, 77 et 91) ont été trouvées à proximité les unes des autres. Les autres vertèbres du gisement étaient isolées (Fig. 1).

Vertèbres cervicales (Fig. 6) - Seules quatre vertèbres cervicales en connexion anatomique ont été trouvées. Les caractères de ces vertèbres diffèrent en de nombreux points de ceux des vertèbres cervicales « classiques » d'Ornithopodes et restent énigmatiques. Pour comparaison, il n'existe qu'une seule vertèbre cervicale rapportée à Rhabdodon priscus par Lapparent (1947, planche II, figure 1). Il s'agit d'un fragment de centrum avec une partie de l'arc neural. La vertèbre est décrite comme étant opisthocoele et possédant une épine neurale fortement inclinée caudalement. D'après mes propres observations, l'état de conservation du centrum ne permet pas de statuer clairement entre une amphicoelie et une opisthocoelie ; cette vertèbre présente de larges processus transverses en vue dorsale dont l'axe d'allongement est horizontal à très légèrement ventral ; elle présente enfin des prézygapophyses courtes dont les facettes articulaires sont orientées médio-dorsalement.



Fig. 6 - Vertèbres cervicales MHN-AIX PV 1995 n°150, vues dorsale (1) et latérale gauche (2). c. centrum ; e.n. épine neurale ; préz. prézygapophyse ; postz. postzygpophyse ; pr. t. processus transverse. Barre d'échelle : 5 cm

Fig. 6 - Cervical vertebrae MHN-AIX PV 1995 n°150, dorsal (1) and left lateral (2) views. c. centrum ; e.n. neural spine ; préz.

prezygapophysis ; postz. postzygpophysis ; pr. t. transverse process. Scale bar: 5 cm

Les centrums des vertèbres cervicales de Vitrolles semblent présenter une opisthocoelie marquée et possèdent conjointement un allongement très important et une hauteur réduite. Chez les Ornithopodes, les premières vertèbres cervicales sont plus longues que hautes et cette tendance s'inverse pour les vertèbres cervicales postérieures. La forme des centrums des vertèbres de Couperigne semble donc indiquer une position plutôt antérieure. Les épines neurales sont particulièrement développées et très larges en vue latérale. Chez les Ornithopodes, l'épine neurale des vertèbres cervicales est réduite en comparaison, en particulier pour les vertèbres antérieures. Elle forme un court éperon chez les vertèbres postérieures d'Ouranosaurus nigeriensis et d'Iguanodon et une apophyse arrondie chez celles de Tenontosaurus tilletti (Taquet, 1976 ; Norman, 1980, 1986 ; Forster, 1990). De plus, les épines neurales du spécimen de Vitrolles sont orientées crânialement. Cette disposition ne semble pas résulter des déformations car une encoche caudale destinée à recevoir l'épine neurale de la vertèbre juste postérieure est présente sur l'épine neurale de la vertèbre antérieure. Aucun Ornithopode décrit jusqu'à présent ne présente une telle orientation. Les vertèbres dorsales de crocodiliens présentent une épine neurale orientée crânialement mais d'après E. Buffetaut (com. pers.), les vertèbres du gisement de Vitrolles, en raison principalement de leur taille, ne peuvent être attribuées à un crocodilien. Les prézygapophyses et les postzygapophyses sont courtes et se situent quasiment au même niveau. Les facettes articulaires des prézygapophyses sont orientées dorsalement alors que celles des postzygapophyses sont orientées ventro-latéralement. Les processus transverses prennent naissance au niveau de la suture neurocentrale, se développent dans un plan horizontal et sont très larges antéro-postérieurement (Fig. 6). L'orientation des processus semble indiquer qu'il s'agit de vertèbres cervicales postérieures. Les parapophyses, par contre, n'ont pas été conservées.

En conclusion, l'interprétation des vertèbres n°150 reste incertaine et il est difficile de rassembler des caractères diagnostiques pour les vertèbres cervicales de *Rhabdodon priscus*, à l'exception de l'opisthocoelie du centrum et du développement antéropostérieur des processus transverses.

Mesures (en cm) des 4 vertèbres cervicales MHN-AIX PV-1995 n°150 de *Rhabdodon priscus*

Longueur totale (vue dorsale)	40
Hauteur totale	15
Hauteur des centrums	1.6
Hauteur des épines neurales	6.7 à 8.5
Largeur des épines neurales	4
Largeur des centrums	8.5 à 9.5
Diamètre des centrums	6 à 8
Largeur des processus transverses	2.9 à 4.2

Vertèbres dorsales (Fig. 7) - Les vertèbres dorsales constituent la série sans doute la plus complète après les vertèbres sacrées puisqu'on en a dénombré seize dont une est incorporée fonctionnellement au sacrum et sera décrite avec lui. Très peu de vertèbres dorsales sont bien conservées. La plupart sont représentées par un centrum ou un arc neural isolé et les vertèbres dorsales les plus complètes sont postérieures.

Le centrum de ces vertèbres présente systématiquement une amphicoelie marquée, à l'exception de la vertèbre n°53, qui possède un centrum platycoele. Les vertèbres dorsales de Tenontosaurus tilleti et d'Ouranosaurus nigeriensi sont platycoeles (respectivement Forster, 1990 ; Taquet, 1976). Celles du genre Iguanodon sont d'abord fortement opisthocoeles pour les deux premières vertèbres dorsales puis deviennent amphiplatyques (Norman, 1980, 1986). Chez Muttaburrasurus langdoni, elles sont amphiplatyques à légèrement amphicoeles (Bartholomai & Molnar, 1981) et chez Hypsilophodon foxii, toutes les vertèbres dorsales sont amphicoeles (Galton, 1974). Le centrum des vertèbres dorsales de Vitrolles est plus haut que large, comprimé latéralement et leurs surfaces latérales sont concaves antéropostérieurement. Les faces articulaires sont en forme de cœur et la surface ventrale du centrum porte une quille. Le canal neural est haut et étroit.

L'épine neurale est incomplète pour toutes les vertèbres étudiées. L'épaisseur du bord postérieur semble plus importante que celle du bord antérieur qui est presque vertical. Les épines neurales sont légèrement inclinées postérieurement. Une épine neurale isolée (n° 11 et 44) présente des proportions suivantes : 32.5 cm de haut, 9.6 cm de large à son extrémité ventrale et 5.3 cm son extrémité dorsale.

49



Sachant que la hauteur maximale du centrum atteint 11 cm, l'épine neurale représente donc environ trois fois la hauteur du centrum. Tenontosaurus possède des épines neurales qui atteignent au maximum la moitié de la hauteur totale des vertèbres (Forster, 1990). Ouranosaurus nigeriensis et Iguanodon bernissartensis possèdent les épines neurales les plus développées parmi les Euornithopodes, puisqu'elles mesurent au moins quatre fois la hauteur du centrum (Taquet, 1976; Norman, 1980). D'après Taquet (1976), la taille de ces épines neurales confèrerait à Ouranosaurus une aptitude modérée à la course. Les prézygapophyses sont bien développées et dépassent antérieurement le centrum. Leurs facettes articulaires sont concaves et orientées dorsomédialement. Leur base est très large et se confond avec celle des processus transverses. Les postzygapophyses sont plus larges et dépassent postérieurement le centrum. Leurs facettes articulaires sont davantage convaves, adoptent une forme lancéolée et sont orientées ventro-latéralement. Les diapophyses ou processus transverses sont courts mais demeurent relativement robustes. Ils prennent naissance à la base postérieure des prézygapophyses. Ces diapophyses ont une orientation dorsale à horizontale. Les parapophyses sont difficiles à localiser mais semblent se situer directement au-dessus de l'arc neural.

Fig. 7- Vertèbres dorsales postérieures MHN-AIX PV 1995 n°56, vues latérales (1) et (2). MHN-AIX PV 1995 n°69, vue latérale (3). MHN-AIX PV 1995 n°53, vue caudale (4). c. centrum ; d. diapophyse ; e. n. épine neurale ; préz. prézygapophyse ; postz. postzygapophyse. Barre d'échelle : 5 cm Fig. 7 - Posterior dorsal vertebrae MHN-AIX PV 1995 n°56, laterals views (1) and (2). MHN-AIX PV 1995 n°69, lateral view (3). MHN-AIX PV 1995 n°53, caudal view (4). c. centrum ; e.n. neural spine ; d. diapophysis ; préz. prezygapophysis ; postz. postzygapophysis. Scale bar: 5 cm

Mesures (en cm) des vertèbres dorsales MHN-AIX PV-1995 n°7, 10, 20, 22, 27, 41, 53, 56, 61, 66, 67, 69, 72, 77 et 91 de *Rhabdodon priscus*

	7	10	20	22	27	41	53	56
Hauteur totale	7.5	10	11.5	10.7	14.4	18.6	23.2	25.7
Hauteur du centrum	-	10	7.5	8.7	-	11	6.2	9.7
Hauteur de l'épine neurale			171	5	12	15	11.7	10.7
Largeur du centrum	2	7.3	6.7	8.2	-	3.3	3.2	7
Diamètre du centrum	÷	3.6	4.2	4.8		10.9	5.6	5.1

	61	66	67	69	72	77	91
Hauteur totale	10.8	21	11	27.8	8	17.7	25.5
Hauteur du centrum	10.8	-	=	10.1	°₩	10.2	11
Hauteur de l'épine neurale	-	13	5	12.7	4	-	16.3
Largeur du centrum	3	-	8	7.7	-	7.4	3.5
Diamètre du centrum	6.5	-	-	5		4.5	10.4

Sacrum (Fig. 8) - Le sacrum n°52 est composé de six véritables vertèbres sacrées soudées et d'une vertèbre sacro-dorsale, comme chez *Iguanodon* et *Hypsilophodon* (Norman, 1980, 1986 ; Galton, 1974). Le genre *Tenontosaurus* possède quant à lui cinq vertèbres sacrées plus une vertèbre sacro-dorsale (Forster, 1990 ; Winkler *et al*, 1997).

Ici, la vertèbre sacrodorsale est légèrement plus large que les autres vertèbres dorsales mais sa forme est similaire. Ses processus transverses sont robustes, étendus latéralement et normalement rattachés par l'intermédiaire d'une côte sacrodorsale (manquante) au processus préacétabulaire de l'ilion. Le centrum de la vertèbre sacrodorsale possède une expansion caudale qui supporte partiellement la première côte sacrée. Le centrum de la première vertèbre sacrée possède également une expansion crâniale rejoignant le centrum de la vertèbre sacrodorsale. Les six vertèbres sacrées ont en commun une surface ventrale arrondie transversalement et concave antéropostérieurement, des surfaces latérales comprimées latéralement et concaves longitudinalement, et des expansions articulaires crâniales et caudales également étendues. La première paire de côtes sacrées est portée conjointement par la vertèbre sacrodorsale et la première vertèbre sacrée. Les autres côtes sacrées sont également portées conjointement avec la vertèbre précédente. La quatrième côte sacrée semble la plus développée contrairement à Tenontosaurus tilletti, chez qui il s'agit de la première. Les autres côtes sacrées de Rhabdodon priscus sont attachées au niveau de la partie ventrale du centrum alors que chez Tenontosaurus, elles sont attachées le long de sa partie dorsale (Forster, 1990). On observe, ainsi, une coalescence de côtes sacrées répartie à partir de la troisième vertèbre sacrée. Les épines neurales sont incomplètes, seule leur départ est observable. Elles sont assez fortement inclinées vers l'arrière et sont fusionnées deux à deux, formant une lame verticale, comme chez différents taxa des Iguanodontia. Cette fusion confère au sacrum une rigidité accrue permettant une insertion musculaire plus importante. La fusion des centrums ajoutée à celles des épines neurales et des côtes sacrées indique que le spécimen de Vitrolles est un individu adulte (Forster, 1990).



Fig. 8 - Sacrum MHN-AIX PV 1995 n°52, vue latérale. c. centrum ; co. c. s. coalescence des côtes sacrées ; e.n. épine neurale ; préz. prézygapophyse ; v. s. d. vertèbre sacro-dorsale. Barre d'échelle : 10 cm

Fig. 8 - Sacrum MHN-AIX PV 1995 n°52, lateral view. c. centrum ; co. c. s. coalesced sacrals ribs ; e.n. neural spine ; préz. prezygapophysis ; v. s. d. sacrodorsal vertebra. Scale bar: 10 cm

Mesures (en cm) du sacrum MHN-AIX PV-1995 n°52 de *Rhabdodon priscus*

Longueur totale	60
Hauteur totale	22
Hauteur des centrums	10
Hauteur des épines neurales	7 à 8
Largeur des centrums	6.5 à 7.5
Diamètre des centrums	-

Vertèbres caudales (Fig. 9) - Le centrum des vertèbres caudales est amphicoele et possède une surface articulaire circulaire. Il devient plus allongé et plus bas (plus long que haut) au niveau des vertèbres caudales postérieures. Les vertèbres caudales antérieures sont bien développées et possèdent des processus transverses réduits, situés sur le centrum et orientés latéralement. Ces processus transverses diminuent puis disparaissent progressivement pour les vertèbres caudales postérieures. L'arc neural est uniformément bas et étroit. La facette articulaire des prézygapophyses est orientée plutôt dorso-médialement pour les vertèbres caudales antérieures et devient verticale

pour les caudales postérieures. Les prézygapophyses ressemblent à celles des vertèbres dorsales pour les vertèbres caudales antérieures puis deviennent rapidement aplaties latéralement pour les postérieures. Initialement, les postzygapophyses sont identiques à celles des vertèbres dorsales. Puis elles s'allongent, se rapprochent l'une de l'autre pour finir par former un seul processus étroit et dirigé caudalement. Comme pour les vertèbres dorsales, les prézygapophyses prennent naissance plus bas que les postzygapophyses. L'épine neurale est comprimée latéralement et épaissie antéro-postérieurement. L'épine neurale est tronquée pour toutes les vertèbres caudales retrouvées. Il est impossible d'en définir la taille initiale. Par contre, elle disparaît presque complètement sur les vertèbres postérieures où n'apparaissent plus que les prézygapophyses et les postzygapophyses. Chaque vertèbre caudale possède deux facettes articulaires ventrales pour les chevrons, une antérieure et une postérieure souvent plus développée. Ces facettes articulaires sont particulièrement développées sur les vertèbres caudales antérieures et moyennes puis sont réduites, voire disparaissent, sur les vertèbres caudales postérieures.



Fig. 9 - Vertèbres caudales postérieures : MHN-AIX PV n°40, vue latérale (1), MHN-AIX PV n°122, vue latérale (2) et MHN-AIX PV n°1, vue latérale (3). c. centrum ; e.n. épine neurale ; f. a. ch. facette articulaire avec le chevron ; préz. prézygapophyse ; postz. postzygpophyse. Barre d'échelle : 5 cm

Fig. 9 - Posterior caudal vertebrae : MHN-AIX PV n°40, lateral view (1), MHN-AIX PV n°122, lateral view (2) and MHN-AIX PV n°1, lateral view (3). c. centrum ; e.n. neural spine ; f. a. ch. chevron articular face; préz. prezygapophysis ; postz. postzygpophysis. Scale bar: 5 cm

Mesures (en cm) des vertèbres caudales antérieures MHN-AIX PV-1995 n°6, 14 et 34 de *Rhabdodon priscus*

	6	14	34
Hauteur totale	12.4	18.2	15.3
Hauteur du centrum	-	10.7	6.8
Hauteur de l'épine neurale	7.7	3.5	8 7)
Largeur du centrum	-	-	3.9
Diamètre du centrum	(=)	11	6

Mesures (en cm) des vertèbres caudales postérieures

MHN-AIX PV-1995 n°1, 4, 8, 10, 12, 40, 45, 48, 68, 73, 122 et 123 de Rhabdodon priscus

1	4	8	10	12	40
5.3	8.5	7.5	12.5	5.3	14.5
5.3	8.5	7.5	8.4	5.3	8
<u>_</u>	-	-	2.3	-	6.5
6.4	5.5	13.8	8.2	4.3	8.7
6.5		9	2.5	3.9	3.2
45	48	68	73	122	123
7.2	7.6	7.6	9	12	3.6
7.2	7.6	7.6	7.2	7.5	2.4
-	-	-	1.8	-	-
12.5	5	4.5	8	8	4.2
-	4	6	2	2.7	4.4
	1 5.3 5.3 6.4 6.5 45 7.2 7.2 7.2 - 12.5	1 4 5.3 8.5 5.3 8.5 6.4 5.5 6.5 - 45 48 7.2 7.6 7.2 7.6 - - 12.5 5 - 4	1 4 8 5.3 8.5 7.5 5.3 8.5 7.5 5.3 8.5 7.5 6.4 5.5 13.8 6.5 - 9 45 48 68 7.2 7.6 7.6 7.2 7.6 7.6 7.2 7.6 7.6 7.2 7.6 7.6 7.2 7.6 7.6 7.2 7.6 7.6 7.4 6 6	1 4 8 10 5.3 8.5 7.5 12.5 5.3 8.5 7.5 8.4 - - - 2.3 6.4 5.5 13.8 8.2 6.5 - 9 2.5 45 48 68 73 7.2 7.6 7.6 9 7.2 7.6 7.6 7.2 - - 1.8 12.5 12.5 5 4.5 8 - 4 6 2	$\begin{array}{cccccccccccccccccccccccccccccccccccc$

Côtes (Fig. 10) - De nombreux fragments de côtes ont pu être observés mais seules six côtes semblent complètes ou sub-complètes. Aucune de ces côtes n'a été trouvée en connexion avec les vertèbres. La côte n°75 était soudée à la vertèbre dorsale postérieure n°91. Les pièces n°151, 154 et 156 se situaient à proximité des vertèbres cervicales n°150. Toutes les côtes présentent une compression latérale et voient leur section diminuer distalement. Elles sont bicéphales et présentent une courbure modeste, plus prononcée au niveau de l'extrémité proximale. La branche proximale de la côte portant le capitulum (articulé avec la diapophyse) est plus large et beaucoup plus développée en vue latérale que la branche portant le tuberculum (articulé avec la parapophyse), qui est réduite. Le capitulum et le tuberculum sont situés dans le même plan et l'angle qui les sépare est d'environ 45°.

Fig. 10 - Côtes : MHN-AIX PV n°65, vue latérale (1) et MHN-AIX PV n°156, vue latérale (2). Barre d'échelle : 5 cm Fig. 10 - Ribs : MHN-AIX PV n°65, lateral view (1) and MHN-AIX PV n°156, lateral view (2). Scale bar: 5 cm



Mesures (en cm) des côtes MHN-AIX PV-1995 n°58+59, 65, 75, 154, 156 et 180 de *Rhabdodon priscus*

	58+59	65	75	154	156	180
Longueur	31	20.3	39	39	21	21
Largeur proximale	3.7	6.6	8.5	6	6.2	2.5

Chevrons (Fig. 11) - Les chevrons n'ont pas été trouvés en connexion avec les vertèbres caudales. La tête articulaire du chevron possède deux surfaces qui s'articulent avec les hémapophyses des vertèbres. La tête articulaire est usée mais présente un léger sillon axial entre les deux facettes comme chez Tenontosaurus tilletti (voir Forster, 1990). Le canal hémal est entouré de deux arêtes latérales comprimées qui s'effilent distalement et se réunissent pour former l'épine hémale. Celle-ci est fine, comprimée latéralement et s'incurve caudalement. Les épines hémales des chevrons postérieurs de Tenontosaurus tilletti s'élargissent caudalement en vue latérale jusqu'à former une palette pour les plus postérieures (Forster, 1990). Sur le spécimen étudié, ce caractère n'est pas visible, la plupart des chevrons étant tronqués. Le canal hémal est largement évasé proximalement pour les premiers chevrons (n°78) mais il devient plus étroit pour les chevrons de grande taille (n°35). Ce canal se rétrécit ventralement et les arêtes se prolongent plus distalement. Sur le bord crânial, un étroit mais profond sillon débute sous le canal hémal pour se prolonger le long de l'épine neurale. Sur le bord caudal, un sillon semble également prolonger le canal hémal. Il est large et profond, débute sous le canal hémal et se réduit jusqu'à disparaître aux deux tiers du chevron.



Mesures (en cm) des chevrons MHN-AIX PV-1995 n°5 et 35 de *Rhabdodon priscus*

	5	35
Longueur	15.2	31.5
Largeur	3.5	2



Fig. 12 - Tendons ossifiés MHN-AIX PV n°54 et 55. Barre d'échelle : 5 cm Fig. 12 - Ossified tendons MHN-AIX PV n°54 and 55. Scale bar: 5 cm

54

Tendons ossifiés (Fig. 12) - Un seul tendon de 30 cm de long a été identifié. Le reste des pièces se présente sous forme de nombreux fragments détachés de l'axe squelettique. Les tendons ossifiés ont une section arrondie avec une délicate striation longitudinale à leur surface. Aucun tendon n'a été trouvé imprimé à la surface des épines neurales, des centrums ou des chevrons des vertèbres cervicales, dorsales, sacrées ou caudales. La position précise des tendons le long de l'axe squelettique n'est pas déterminable.

• Ceinture pectorale et membre antérieur

Scapula (Fig. 13) - Les deux scapulas sont présentes. La scapula droite n°147A, en connexion anatomique avec le coracoïde n°147B (Fig. 1), est quasiment complète. Elle est par contre déformée latéralement et l'extrémité distale de la lame scapulaire est tronquée, en raison de sa faible épaisseur. La scapula gauche n°148 est incomplète et davantage déformée. Son extrémité proximale est largement tronquée et a été restaurée. La fosse glénoïde et l'articulation avec le coracoïde ne sont pas clairement visibles et encore moins mesurables. La totalité du bord dorsal et l'extrémité distale de la lame scapulaire ne sont pas conservées.

En vue latérale, la pièce est allongée avec une expansion proximale massive, une constriction médiane et une lame distale élargie et mince qui s'incurve médialement pour suivre les contours de la cage thoracique. Les bords dorsal et ventral ne sont pas parallèles. Le bord dorsal est concave à son extrémité proximale (articulation avec le coracoïde), rectiligne à très légèrement convexe dans sa partie médiane, puis il s'incurve vers le haut à son extrémité distale. Ce caractère semble unique chez les Euornithopodes. Le bord ventral est très largement convexe vers le bas sur toute sa longueur. Il isole ainsi un processus ventral très développé et donne à l'extrémité distale une hauteur beaucoup plus importante que l'extrémité proximale. L'angle crâniodorsal de la scapula surplombe légèrement l'articulation scapulocoracoïde. L'angle crânio-ventral surplombe, lui, la cavité glénoïde. Ces scapulas présentent un très fort processus acromial qui borde dorsalement la gouttière centrale proximale.

Fig. 13 - Coracoïde droit et scapula droite MHN-AIX PV 1995 n°147, vue médiale (1). Scapula gauche MHN-AIX PV 1995 n°148, vue latérale (2). a. s. c. articulation scapulocoracoïde ; c. coracoïde ; c. g. cavité glénoïde ; f. c. foramen coracoïdien ; p. a. processus acromial ; p. s. processus sternal ; s. scapula. Barre d'échelle : 10 cm

Fig. 13 - Right coracoid and right scapula MHN-AIX PV 1995 n°147, medial view (1). Left scapula MHN-AIX PV 1995 n°148, lateral view (2). a. s. c. scapulo-coracoid articulation ; c. coracoid ; c. g. glenoid cavity ; f. c. coracoid foramen ; p. a. acromial process ; p. s. sternal process ; s. scapula. Scale bar: 10 cm



La robustesse de ce processus acromial est sans doute intensifiée par l'écrasement latéral subi par les pièces. La gouttière est bordée ventralement par un second processus moins développé. La surface médiale présente un bombement symétrique à la gouttière latérale. En vue crâniale, la cavité glénoïde et l'articulation avec le coracoïde semblent, toutes deux, inclinées médialement et l'articulation avec le coracoïde est beaucoup plus développée que la cavité glénoïde. De plus, l'articulation avec le coracoïde est davantage orientée médialement que la fosse glénoïde. En vue dorsale, la lame scapulaire, particulièrement fine, s'incurve très légèrement vers l'intérieur. La finesse de cette lame la rend plus sensible aux déformations et l'orientation de la lame scapulaire vers l'intérieur ou l'extérieur est difficilement interprétable.

Mesures (en cm) des scapulas MHN-AIX PV-1995 n°147A et 148 de *Rhabdodon priscus*

	147A	148
Longueur	46.5	47.5
Hauteur crâniale	21	17
Hauteur médiale	11.5	12
Hauteur caudale	29.5	-
Epaisseur crâniale en vue dorsale	2.5	3
Epaisseur médiale en vue dorsale	1.3	1.7
Epaisseur caudale en vue dorsale	0.6	0.5
Longueur de l'articulation		
avec le coracoïde	18.5	21
Longueur de la fosse glénoïde	7	2

Coracoïde (Fig. 13) - Seul le coracoïde droit n°147B est conservé. La pièce est pratiquement complète mais présente un écrasement latéral, tout comme la scapula n°147A, avec laquelle il est en connexion anatomique. La quasi-totalité du bord dorsal de ce coracoïde est tronquée.

Cette pièce présente un processus sternal peu développé, des surfaces articulaires rugueuses, un foramen coracoïdien ouvert sur la face latérale et un corps peu épais. En vue crâniale, l'articulation avec la scapula est plus développée que la fosse glénoïde et ce caractère correspond de façon analogue aux proportions des surfaces articulaires de la scapula. La

fosse glénoïde est orientée latéralement et prolonge l'arc décrit par la fosse glénoïde de la scapula. La cavité articulaire avec la scapula est davantage orientée vers l'intérieur. Les bords dorsal et crânial du coracoïde sont rugueux et semblent former une ligne continue et arrondie en vue médiale. Cette surface rugueuse correspond à la surface d'attache du coracoïde au cartilage de la plaque sternale. Le bord ventral est lisse et concave vers le bas pour dessiner le processus sternal, ici peu développé (2 cm de long et 6 cm de large). Sur la surface latérale de l'os, au niveau du bord dorsal, la trace d'insertion d'un muscle est visible, correspondant probablement au M. biceps d'après Forster (1990). Le foramen coracoïdien est ouvert uniquement sur la face latérale, il est arrondi et se situe très en retrait par rapport à la surface crâniale.

Mesures (en cm) du coracoïde droit MHN-AIX PV-1995 n°147B de *Rhabdodon priscus*

	147B
Longueur	21
Hauteur	18
Longueur de l'articulation avec la scapula	14.5
Longueur de la fosse glénoïde	9
Distance entre le foramen coracoïdien	
et l'extrémité crâniale	9

Membre antérieur (Fig. 14) – Le membre antérieur se situait sur une zone qui a été pillée (Fig. 1) et seul le radius gauche n°189 a pu être étudié. L'extrémité distale de ce radius est manquante. De plus, étant donné l'état de l'extrémité proximale qui est tronquée, il n'est pas possible de déterminer les surfaces qui articulaient ce radius à l'ulna.

Le radius est un os rectiligne, arrondi au niveau de la diaphyse ainsi qu'aplati crânio-caudalement et élargit aux deux extrémités. Chez *Hypsilophodon foxii*, la section de la diaphyse est sub-triangulaire (Galton, 1974). La section de l'extrémité proximale est, chez *Rhabdodon priscus*, semi-circulaire avec sa partie bombée vers l'extérieur. En vue dorsale, la partie crâniale de l'extrémité proximale se rétrécie, formant une pointe comme chez *Ouranosaurus nigeriensis* et les deux espèces d'*Iguanodon* (respectivement Taquet, 1976 et Norman, 1980 ; 1986).



Fig. 14 – Radius gauche MHN-AIX PV 1995 n°189, vues latérale (1) et médiale (2). r. c. rétrécissement crânial. Barre d'échelle : 5 cm Fig. 14 - Left radius MHN-AIX PV 1995 n°189, lateral (1) and medial (2) views. r. c. cranial narrowing. Scale bar: 5 cm

Chez Hypsilophodon foxii, le rétrécissement de la partie crâniale étant beaucoup moins marquée, la morphologie en pointe n'est pas présente (Galton, 1974). Par contre, chez Tenontosaurus tilletti, cette pointe se situe au niveau de la partie caudale de l'extrémité proximale (Forster, 1990). Sur le spécimen n°189, la surface articulaire est légèrement concave et rugueuse. On observe un renflement en position crâniale sur la surface médiale de la partie distale de la diaphyse comme chez Tenontosaurus tilletti et Ouranosaurus nigeriensis (respectivement, Forster, 1990; Taquet, 1976). Par contre, chez Hypsilophodon

il.

foxii, une arrête se dessine très nettement sur la surface médiale de la partie proximale de la diaphyse (Galton, 1974). Chez Rhabdodon priscus, la surface médiale de l'extrémité distale est légèrement décalée latéralement par rapport à l'extrémité proximale comme chez Tenontosaurus tilletti (voir Forster, 1990). Enfin, la pièce n°189, présente une extrémité distale qui, malgré son état, semble beaucoup plus élargie que l'extrémité proximale.

Mesures (en cm) du radius gauche MHN-AIX PV-1995 n°189 de Rhabdodon priscus Longueur 27.5 Largeur proximale 9.5 Largeur médiane 4.8 Largeur distale 10.7

2.5

• Ceinture pelvienne

Epaisseur

La ceinture pelvienne de Rhabdodon priscus, jusqu'ici inédite, est pratiquement complète (Fig. 1). Les ischions gauche (n°13) et droit (n°82+84), les pubis gauche (n°57) et droit (n°50+51) et l'ilion droit (n°83), en connexion anatomique avec l'ischion droit, sont conservés. La morphologie de ce bassin apparaît globalement très proche de celle du bassin de Tenontosaurus tilletti décrit par Forster (1990).

Ilion (Fig. 15) - Seul l'ilion droit n°83 est présent, il est incomplet puisqu'il ne présente qu'un fragment ventral. Le pédoncule ischiatique est écrasé latéralement, est prolongé crânialement par une partie de l'acétabulum et caudalement par un fragment ventral de la lame postacétabulaire. Peu de caractères sont donc accessibles pour décrire cette pièce.

Fig. 15 - Ilion droit MHN-AIX PV 1995 n°83 et ischion droit MHN-AIX PV 1995 n°82 et 84, vue médiale. a. acétabulum ; l. is. lame ischiaque ; il. ilion ; isch. ischion ; p. il. processus iliaque ; p. is. processus ischiaque ; p. p. processus pubien. Barre d'échelle : 10 cm

> Fig. 15 - Right ilium MHN-AIX PV 1995 n°83 and right ischium MHN-AIX PV 1995 n°82 and 84, medial view. a. acetabulum ; l. is. ischial blade ; il. ilium ; isch. ischium ; p. il. iliac process; p. is. ischial process; p. p. pubic process. Scale bar: 10 cm



Néanmoins, le pédoncule ischiaque semble très développé, davantage que chez Tenontosaurus tilletti. La surface latérale devait être proéminente contrairement à la surface médiale qui est aplatie. La surface crâniale du pédoncule ischiaque est plane, rugueuse et inclinée latéralement pour former la surface caudale de l'acétabulum comme chez Tenontosaurus tilletti.

Mesures (en cm) de l'ilion droit MHN-AIX PV-1995 n°83 de Rhabdodon priscus

Longueur	30.7
Hauteur médiane	17
Longueur du pédoncule ischiaque	10
Hauteur du pédoncule ischiaque	7

Pubis (Fig. 16) - Les deux pubis sont déformés latéralement et incomplets puisque les deux postpubis sont absents. Le pubis droit présente une lame prépubiale qui semble complète au contraire du pubis gauche.

La marge acétabulaire du pubis possède une surface articulaire rugueuse qui s'étend transversalement. Compte tenu du mauvais état de conservation de la pièce, les surfaces qui articulent le pubis respectivement à l'ilion et à l'ischion ne se distinguent pas de la surface acétabulaire. La lame prépubienne, très développée, située en avant de la marge acétabulaire, est relativement fine et étroite médio-latéralement, comme chez Tenontosaurus tilletti. En vue latérale, le bord dorsal est droit au niveau des parties crâniale et médiane puis devient très légèrement concave vers le haut au niveau de l'extrémité caudale de la lame. Au contraire, le bord ventral est légèrement concave vers le bas sur toute sa longueur. Par conséquent, l'extrémité crâniale du prépubis est orientée vers le haut et arrondie comme chez Tenontosaurus tilletti.



Fig. 16 - Pubis droit MHN-AIX PV 1995 n°50+51, vues médiale (1) et latérale (2). Pubis gauche MHN-AIX PV 1995 n°57, vue latérale (3). a. pil. articulation pubioiliaque ; a. pis. articulation pubio-ischiatique ; c. a. cavité acétabulaire ; f. o. foramen obturé ; l. pr. lame prépubienne ; p. processus. Barre d'échelle : 10 cm Fig. 16 - Right pubis MHN-AIX PV 1995 n°50+51, medial (1) and lateral (2) views. Left pubis MHN-AIX PV 1995 n°57, lateral view (3). a. pil. puboiliac articulation; a. pis. puboischial articulation; c. a. acetabular cavity ; f. o. obturator foramen ; l. pr. prepubic blade ;

Le pubis gauche porte un processus ventral de petite taille dans la moitié crâniale de la lame prépubienne, analogue à celui de Tenontosaurus tilletti. Son extrémité caudale se situe à 9.8 cm de l'extrémité crâniale du foramen obturateur et il mesure environ 3 cm de long et 1 cm de haut. D'après Forster (1990), ce petit processus servirait d'insertion à la musculature abdominale, probablement aux muscles internes obliques. Ce processus ventral est absent sur le pubis droit, chez qui le bord ventral est droit. Forster (1990) a observé une grande variabilité du bord ventral de la lame prépubienne chez Tenontosaurus tilletti, le bord ventral pouvant être droit, largement convexe ou de manière intermédiaire porter un processus. Les différences morphologiques du bord ventral observées chez Rhabdodon priscus peuvent donc résulter d'une variabilité intra-individuelle. La lame prépubienne est légèrement plus large au niveau de l'extrémité crâniale. Sur l'extrémité caudale du prépubis, s'étend ventralement le foramen obturateur de forme elliptique qui s'incline latéro-ventralement. Les déformations et l'état d'usure de la pièce ne permettent pas d'observer les tubercules encadrant ce foramen, décrits par Forster (1990) chez Tenontosaurus tilletti.

Mesures (en cm) des pubis MHN-AIX PV-1995 n°50+51 et 57 de *Rhabdodon priscus*

	50+51	57
Longueur du prépubis	50.3	42.3
Hauteur crâniale	7.7	7.2
Hauteur au niveau		
de l'acétabulum	12.3	16.3
Epaisseur	1.4	1.6

Ischion (Fig. 17) - Les deux ischions sont conservés. L'ischion gauche n°13 est complet mais légèrement écrasé latéralement. L'ischion droit n°82+84 est très incomplet mais se présente en connexion anatomique avec l'ilion gauche n°13. L'ischion droit ne présente que le processus iliaque ainsi que la lame ischiaque déformée. La description cidessous, repose donc essentiellement sur les caractères observés sur l'ischion gauche.

Cet ischion se présente sous la forme d'une longue lame étroite dont l'extrémité caudale est arrondie, fine et dont l'extrémité crâniale, en forme de Y, s'attache (1) dorsalement à l'ilion et (2) ventralement au pubis, afin de compléter l'acétabulum. Les deux articulations sont écrasées latéralement mais épaisses en vue médiale et sont séparées par l'emplacement lisse du bord caudoventral non articulaire de l'acétabulum. Le processus pubien, plus long que le processus iliaque présente la même orientation que le corps de l'ischion. Il se termine par une facette articulaire orientée dorsalement et de forme triangulaire.



Le processus iliaque s'étend dorso-crânialement, il est plus large que le processus pubien et forme un angle d'environ 70° avec le corps de l'ischion. Sa tête articulaire est orientée dorso-latéralement et de forme rectangulaire, plus allongée que celle du processus pubien. Les deux processus sont séparés par un angle d'environ 80° alors que chez Tenontosaurus tilletti, l'angle est d'environ 110° (Forster, 1990). La lame de l'ischion n°13 est latéralement comprimée avec des bords dorsal et ventral parallèles. Le bord dorsal présente une légère concavité, vraisemblablement minorée par la déformation latérale alors que la lame de l'ischion n°82+84 présente une concavité plus prononcée. Weishampel & Heinrich (1992), considèrent ce caractère comme évolué au sein des Ornithopodes mais Norman (1990) suggère une acquisition indépendante de ce caractère par Rhabdodon.

L'extrémité distale de la lame ischiaque s'incurve en direction ventrale et s'élargie légèrement en vue latérale comme pour *Tenontosaurus*, *Muttaburrasaurus*, *Iguanodon* et *Ouranosaurus*, sans toutefois dessiner un « pied » comme chez les Hadrosauridae. Il faut noter que la lame ischiaque de *Rhabdodon robustus* présente une courbure beaucoup plus prononcée que celle de *Rhabdodon priscus* et qu'en outre, son extrémité distale dessine un « pied » comme chez les hadrosauridae.

Le processus obturateur, de forme triangulaire, se projette latéralement par rapport au bord ventral de la lame. Il se situe dans le tiers crânial (38 %) de la longueur totale de l'ischion et s'épaissit à son extrémité, comme chez *Tenontosaurus tilletti*. La position du processus obturateur chez *Rhabdodon* est comparable à celle observée chez *Thescelosaurus*, *Yandusaurus*, *Othnielia*, et *Tenontosaurus* et peut être considérée comme un caractère primitif selon l'interprétation de Weishampel & Heinrich (1992). Un processus obturé situé au-delà de 40% de la longueur totale de l'ischion, est considéré, par ces auteurs, comme un caractère dérivé.

Mesures (en cm) des ischions MHN-AIX PV-1995 n°13 et 82+84 de *Rhabdodon priscus*

	13	82+84
Longueur totale	79	50
Longueur du processus iliaque	7	9.3
Longueur du processus pubien	7	-
Longueur du processus obturé	10	-
Hauteur du processus iliaque	7.6	3.8
Hauteur du processus pubien	3.8	-
Hauteur crâniale de la lame ischiaque	7	5.8
Hauteur du processus obturé	5.7	-

Membre postérieur

Les deux fémurs de l'individu ont été trouvés sur le site (Fig. 1) mais seul le fémur droit n°126 est complet. Du fémur gauche n°36 n'est conservée que l'extrémité proximale déformée. La description ci-dessous repose sur l'étude du fémur droit n°126. Aucune autre pièce du membre postérieur gauche n'a pu être observée. A proximité du fémur droit, se trouvait un ensemble complexe écrasé crânio-caudalement réunissant tous les autres éléments du membre postérieur droit (Fig. 1).

Fémur (Fig. 18) - Le fémur droit est particulièrement fracturé et la partie latérale de son extrémité distale a été reconstituée avec du plâtre. C'est une pièce très massive qui présente dans sa partie proximale un grand trochanter rugueux de forme hémisphérique, qui s'étend en direction médiale. Le grand trochanter occupe au moins 80% de la surface caudale des trochanters. Le petit trochanter, visible sur la partie crâniale latérale, est large et arrondi. En vue latérale, la tête fémorale s'évase vers le haut et sa surface est plane avec un très léger sillon qui sépare le petit du grand trochanter. En vue crâniale, le bord latéral est droit alors que le bord médial est largement concave. Cette concavité est beaucoup plus marquée que chez Tenontosaurus, Ouranosaurus et Rhabdodon robustus (Forster, 1990 ; Winkler et al., 1997 ; Taquet, 1976 ; Nopsca, 1915). La surface caudale de l'extrémité proximale porte, à partir du milieu de la tête fémorale, une fosse, en position médiale, peu profonde et large. La limite distale de ce sillon est difficile à déterminer en raison des nombreuses fractures qui sillonnent la surface caudale, mais le sillon

semble s'étendre jusqu'à l'extrémité distale du quatrième trochanter. D'après Forster (1990), cette fosse servait à l'insertion des ligaments de la tête du fémur. Latéralement à cette fosse, la surface caudale de la tête fémorale est très largement bombée. La surface crâniale porte un très léger sillon en position médiane sur la tête du fémur. Les fémurs de Tenontosaurus tilletti, d'Ouranosaurus nigeriensis et de Rhabdodon robustus se caractérisent également par un sillon peu profond mais large, sur la surface caudale de la tête fémorale (respectivement : Forster, 1990 ; Taquet, 1976 ; Nopsca, 1915). Ce sillon est en position médiane sur l'axe médian de la tête fémorale et le bombement latéral est beaucoup moins large et marqué chez ces ornithopodes que chez Rhabdodon priscus. Le quatrième trochanter, localisé à la moitié du corps du fémur sur la partie caudale médiale, est saillant, légèrement sigmoïde et non pendant à la différence de *Tenontosaurus tilletti*, des Dryosauridae et des Hypsilophodontidae (Sues & Norman, 1990). La morphologie du quatrième trochanter ne semble pas résulter d'une cassure et serait donc homologue à celle des Iguanodontidae. La surface médiale du quatrième trochanter, porte un léger sillon. La surface caudale de l'extrémité distale du fémur, présente deux condyles externe et interne bien développés, avec des surfaces articulaires arrondies. L'épicondyle médian est étroit mais très proéminent et l'épicondyle latéral est arrondi. Ces deux condyles sont séparés par le sillon intercondylien caudal, large et profond. La face crâniale comprend le sillon intercondylien crânial correspondant mais beaucoup moins profond.



61

Mesures (en cm) des fémurs MHN-AIX PV-1995 n°36 et 126 de *Rhabdodon priscus*

	36	126
Longueur totale	20	69.5
Largeur de l'extrémité		
proximale	10	21
Largeur de la diaphyse	-	13
Largeur de l'extrémité distale	-	21
Section	-	5
Emplacement proximal		
du 4 ^{ème} trochanter à partir		
de l'extrémité proximale	-	24
Emplacement distale		
du 4 ^{eme} trochanter à partir		
de l'extrémité proximale	-	36

Tibia (Fig. 19 et 20) – L'écrasement proximodistal subit par le tibia droit n°88 ne permet pas de déterminer la longueur originelle de cette pièce. L'extrémité proximale ne fournit aucun caractère diagnostique et l'extrémité distale se confond avec les différents éléments du pied. Seule la diaphyse est relativement intacte bien que son diamètre soit accentué par la déformation. Il semble, toutefois, que le fémur soit plus long que le tibia.

Mesures (en cm) du tibia MHN-AIX PV-1995 n°88 de *Rhabdodon priscus*

Longueur totale	34	
Largeur de l'extrémité proximale	15	
Largeur de la diaphyse	6.4	
Largeur de l'extrémité distale	-	
Epaisseur	6.4	

Fibula (Fig. 19) - La fibula droite n°89 était en contact anatomique sur la surface latérale du tibia droit n°88. Son extrémité proximale se caractérise par une surface médiale concave et une surface latérale convexe. En vue latérale, le bord crânial est plus élevé que le bord caudal. L'extrémité distale n'est pas visible car elle s'est incorporée aux éléments du pied en raison de l'écrasement proximo-distal subit par le pièce.

Mesures (en cm) de la fibula MHN-AIX PV-1995 n°89 de *Rhabdodon priscus*

Longueur totale	15.6
Largeur de l'extrémité proximale	3.2
Largeur de la diaphyse	2
Largeur de l'extrémité distale	-
Epaisseur	2.3

Métatarsiens et phalanges (Fig. 19 et 20) -Métatarsiens et phalanges forment un ensemble complexe au niveau de l'extrémité distale du tibia n°88. Une partie (n°9) est directement associée à la surface ventrale du tibia droit. On peut y observer trois métatarsiens (9a, 9b et 9c [non mesurable]), trois phalanges (9d [non mesurable], 9e et 9f) et une phalange unguéale (9g). Certaines pièces se superposent, sans constituer de réelle connexion anatomique, à cet ensemble : (1) l'élément n°85 comprend une des extrémités du métatarsien n°9b et trois phalanges (85a, 85b et 85c) ; (2) les éléments n°86 et n°87 sont constitués chacun d'une phalange (respectivement 86a et 87a) et d'une phalange unguéale (respectivement 86b et 87b); (3) une phalange unguéale (n°90). Cette phalange unguéale est incomplète mais suffisamment bien conservée pour livrer quelques caractères. Son extrémité distale ainsi que son bord médial sont tronqués. La surface dorsale de l'extrémité proximale est en forme de trochlée. Elle se prolonge dorsalement au-delà de la surface latérale qui porte un sillon. Celui-ci, au niveau de son extrémité proximale, présente un éperon largement décollé de la paroi latérale.

Etant donné l'état de ce matériel, il est impossible de dégager des caractères sur les autres pièces composant le pied. Il est néanmoins possible de préciser que le pied de *Rhabdodon priscus* compte au moins trois métatarsiens, huit phalanges et quatre phalanges unguéales. Nous suggérons donc que le membre postérieur de *Rhabdodon priscus* possédait quatre doigts, comme chez *Tenontosaurus* (voir Forster, 1990; Winkler *et al*, 1997) et *Muttaburrasaurus langdoni* (voir Bartholomai & Molnar, 1981).



Fig. 19 - Tibia droit MHN-AIX PV 1995 n°88, vues dorsale (1), crâniale (2) et caudale (3). Fibula droite MHN-AIX PV 1995 n°89, vues latérale (4) et médiale (5). mt. métatarsien ; ph. phalange. Les flèches en pointillés indiquent une connexion anatomique. Barre d'échelle : 10 cm

Fig. 19 - Right tibia MHN-AIX PV 1995 n°88, dorsal (1), cranial (2) and caudal (3) views. Right fibula MHN-AIX PV 1995 n°89, lateral (4) and medial (5) views. mt. metatarsal ; ph. phalanx. Dash arrows indicate anatomical connexion. Scale bar: 10 cm



Fig. 20 - Tibia droit MHN-AIX PV 1995 n°9, vue dorsale (1). Phalange et phalange unguéale MHN-AIX PV 1995 n°86 (2). Métatarsien et 3 phalanges MHN-AIX PV 1995 n°85 (3). Phalange et phalange unguéale MHN-AIX PV 1995 n°87 (4). Phalange unguéale MHN-AIX PV 1995 n°90, vue crâniale (5). mt. métatarsien ; ph. phalange ; ph. u. phalange unguéale. Les flèches en grisé indiquent la position des pièces in situ. Barre d'échelle : 2 cm

Fig. 20 - Right tibia MHN-AIX PV 1995 n°9, dorsal view (1). Phalanx and ungual phalanx MHN-AIX PV 1995 n°86 (2). Metatarsal and three phalanges MHN-AIX PV 1995 n°85 (3). Phalanx and ungual phalanx MHN-AIX PV 1995 n°87 (4). Ungual phalanx MHN-AIX PV 1995 n°90, cranial view (5). mt. metatarsal ; ph. phalanx ; ph. u. ungual phalanx. Grey arrows indicate the bones location in situ. Scale bar: 2 cm

Mesures (en cm) des métatarsiens MHN-AIX PV-1995 n°9a et 9b de <i>Rhabdodon priscus</i>			Mesures (er MHN-AIX de	n cm) des pl PV-1995 n ^e e <i>Rhabdodo</i>	nalange: ⁹ 9g, 86b n priscu	s ungué , 87b et	ales 90
	9a	9b					
Longueur	7.6	8.3		9g	86b	87b	90
Largeur de			Hauteur	4.1	4.8	3.8	5
l'extrémité proximale	6.2		Largeur	1.6	2.4	3.1	2.5
Largeur de la diaphyse	2.5	4.3	Epaisseur	0.9	1.3	2.2	-
Largeur de l'extrémité distale	3.4	5.8	1				
Epaisseur	-	2			<u>ೆ</u>		

		C	le Rhab	dodon p	oriscus		
	9e	9f	85a	85b	85c	86a	87a
Hauteur	3.7	3.1	3	4.7	5.3	4.3	5.4
Largeur	4.1	1.9	3.7	4.3	4.5	4	5.3
Epaisseur	1.8	1	1.6	1.3	1.8	2	1.8

Mesures (en cm) des phalanges MHN-AIX PV-1995 n°9e, 9f, 85a, 85b, 85c, 86a, 87a de *Rhabdodon priscus*

ATTRIBUTION SYSTÉMATIQUE

L'attribution du squelette de Vitrolles à Rhabdodon priscus apparaît délicate. Le lectotype de cette espèce, conservé au Muséum du Palais Longchamp de Marseille (MPLM), est un dentaire gauche (MPLM 30) dont l'état s'est largement dégradé depuis sa description par Matheron (1869). Les caractères observables sur ce dentaire sont (1) la présence d'un plateau oblique relativement large entre la paroi latérale et la rangée alvéolaire ; (2) la convexité de la rangée alvéolaire ; (3) la position latérale du processus coronoïde par rapport à la rangée alvéolaire; (4) une paroi latérale arrondie transversalement; (5) des bords dorsal et latéral parallèles dans la partie médiane du dentaire ; (6) La paroi latérale présentant des foramens vasculaires et (7) la présence, à partir de l'extrémité distale, d'un sillon concave en position plus dorsale que le canal de Meckel. Les caractères (3), (6) et (7) ne sont pas accessibles sur le dentaire du spécimen de Vitrolles. Les caractères (2), (4) et (5) sont partagés par les espèces Rhabdodon robustus, Rhabdodon septimanicus et Rhabdodon suessi (Bunzel, 1871 ; Nopcsa, 1902 ; Nopcsa, 1903 ; Nopcsa, 1915 ; Buffetaut & Le Loeuff, 1991). Enfin le caractère (1) est partagé par Rhabdodon suessi et R. robustus et isole R. septimanicus qui ne possède pas de vaste plateau oblique (Buffetaut & Le Loeuff, 1991).

Le dentaire MPLM 30 possède également quelques couronnes incomplètes de dents possédant une arête primaire saillante. Ce caractère est diagnostique du genre *Rhabdodon*. Le squelette de Couperigne est donc clairement attribuable à ce genre. Bien que le matériel du paratype soit très fragmentaire, on peut noter que le fémur droit (MPLM 59) porte un bombement latéral marqué sur la surface caudale de son extrémité proximale, alors que la surface crâniale porte un sillon médian peu profond. Ces seuls caractères suggèrent que le spécimen de Vitrolles est attribuable à l'espèce *Rhabdodon priscus*.

Diagnose émendée de Rhabdodon priscus :

Présence de deux foramens sur la surface latérale du surangulaire. Vaste plateau oblique entre la paroi latérale et la rangée alvéolaire. Présence de neuf alvéoles dentaires. Bords dorsal et ventral du dentaire parallèles. Dents maxillaires présentant des arêtes parallèles sans arête principale saillante et sans courbure. Dents dentaires avec une arête primaire distale saillante légèrement décalée de l'axe de la dent. Email réparti de façon hétérogène, plus épais sur la surface buccale des dents maxillaires et linguale des dents dentaires. Vertèbres cervicales munies d'épines neurales orientées crânialement et de processus transverses larges et très développés ; centrums opisthocoeles. Vertèbres dorsales possédant des épines neurales très développées (environ 64% de la hauteur totale) et dont les centrums sont amphicoeles à platycoeles. Sacrum composé de six vertèbres sacrées soudées et d'une vertèbre sacrodorsale non soudée au sacrum. Scapula présentant une extrémité distale fortement élargie et des bords dorsal et ventral concaves ; présence d'un processus dorsal beaucoup moins développé que le processus ventral ; processus acromial bien développé. Coracoïde présentant un processus sternal fort et un foramen coracoïde proche de la cavité glénoïde. Prépubis long, aplati latéralement, droit, avec un foramen obturé fermé et un petit processus ventral. Lame de l'ischion aplatie latéralement et droite, avec une extrémité distale élargie; le processus obturé se situe dans la moitié proximale de la lame. Fémur avec un quatrième trochanter proéminent mais non pendant et un bombement proximolatéral sur la surface caudale. Fémur plus long que le tibia. Présence de quatre phalanges unguéales suggérant quatre doigts au pied.

CONCLUSION

L'étude de ce nouveau spécimen de *Rhabdodon* priscus a permis d'apporter de nombreux caractères anatomiques inédits à la diagnose de cette espèce. De nombreux caractères rapprochent très fortement *Rhabdodon priscus* de *Tenontosaurus tilletti*, un taxon nord-américain du Crétacé inférieur, interprété par Forster (1990) et par Weishampel & Heinrich (1992) comme étant un Iguanodontia basal. Les caractères anatomiques communs à ces deux taxons concernent principalement les os du bassin et du membre postérieur. Ces caractères sont énumérés cidessous.

(1) Les bords dorsal et ventral du dentaire sont parallèles.

(2) Le dentaire ne présente pas de diastème.

(3) La surface crâniale du pédoncule ischiatique de l'ilion est plane, rugueuse et inclinée latéralement pour former la surface caudale de l'acétabulum.

(4) La lame prépubienne est très développée, située en avant de la marge acétabulaire et relativement fine et étroite médio-latéralement.

(5) L'extrémité crâniale du prépubis est orientée vers le haut et arrondie.

(6) Le pubis porte un processus ventral de petite taille dans la moitié crâniale de la lame pré-pubienne.

(7) Le processus obturé se situe au tiers crânial de la longueur totale de l'ischion et s'épaissit à son extrémité.

(8) L'extrémité caudale de la lame ischiaque s'élargit légèrement en vue latérale et s'incurve ventralement.

(9) Le membre postérieur présente 4 doigts.

Jusqu'à maintenant, la position systématique de *Rhabdodon* était incertaine et sujette à de nombreuses controverses. Matheron (1869) et Lapparent (1947) ont initialement rapproché *Rhabdodon* du genre *Iguanodon*. Milner & Norman (1984) l'ont ensuite placé au sein des Dryosauridae. Brinkmann (1988) et Norman (1990) l'ont situé dans la famille des Hypsilophodontidae. A partir de l'étude de matériel transylvanien, Weishampel *et al.* (1998) ont récemment placé *Rhabdodon* au sein du clade des Iguanodontia basaux.

Il apparaît que le spécimen de Vitrolles présente les caractères anatomiques suivants : (1) absence de dents sur le prémaxillaire ; (2) dentaire avec les bords ventral et dorsal parallèles ; (3) présence d'une forte arête primaire sur la surface linguale de la couronne des dents dentaires ; (4) émail plus épais sur la surface linguale de la couronne des dents dentaires et sur la surface buccale de celle des dents maxillaires ; (5) processus obturateur de l'ischion en position proximale ; (6) fémur avec le sillon intercondylien caudal, large et profond et un sillon intercondylien crânial peu profond et (7) quatrième trochanter saillant et non pendant. D'après Norman (1984, 1986) et Sereno (1986), de tels caractères sont diagnostiques des Iguanodontia. L'étude anatomique des pièces inédites du squelette partiel de Vitrolles suggère donc que *Rhabdodon priscus* est un membre des Iguanodontia basaux, proche de *Tenontosaurus tilletti*.

REMERCIEMENTS

Je remercie D. Norman (Cambridge University), F. Quillévéré (Woods Hole Oceanographic Institution) et J. Le Loeuff (Musée des Dinosaures, Espéraza) pour leurs commentaires critiques sur une version antérieure de ce manuscrit. Je remercie également E. Lorenz pour la découverte du gisement et le dégagement du squelette, G. Cheylan et Y. Dutour (Musée d'Histoire Naturelle d'Aix-en-Provence) pour leur collaboration, J. Martin et M. Pons (Université Montpellier II), respectivement pour la réalisation et le développement de la majorité des photographies et R. D. Norris (Woods Hole Oceanographic Institution) pour les outils techniques mis à ma disposition. Cet article est une contribution du GIS « Paléontologie et Sédimentologie continentales » (Université Paul Sabatier, Toulouse et Musée des Dinosaures, Espéraza).

REFERENCES

- BARTHOLOMAI, A. & MOLNAR, R. E. 1981. Muttaburrasaurus, a new iguanodontid (Ornithischia : Ornithopoda) dinosaur from the lower Cretaceous of Queensland. Memoirs of the Queensland Museum, **20** (2) : 319-349.
- BILOTTE, M.; DURANTHON, F.; CLOTTES, P. & RAYNAUD, C. 1986. Gisements de dinosaures du nord-est des Pyrénées Actes du colloque international : les dinosaures de la Chine à la France : 151-160.
- BRINKMANN, W. 1988. Zur fundgeschichte und systematik der Ornithopoden (Ornithischia, Reptilia) aus der Ober-Kreide von Europa. Documenta naturae, 45 : 1-157.
- BROIN, F. DE; BUFFETAUT, E.; CAPPETTA, H.; KEROURIO,
 P.; KOENIGUER, J. C.; RUSSELL, D.; SECRETAN, S.; SIGO-GNEAU-RUSSELL, D.; TAQUET, P. & WENZ, S. 1980.
 Nouvelles découvertes de vertébrés maastrichtiens dans le gisement de Fox-Amphoux (Var). 8ème réunion annuelle des sciences de la terre : 68.
- BUFFETAUT, E. & LE LOEUFF, J. 1991. Une nouvelle espèce de Rhabdodon (Dinosauria, Ornithischia) du Crétacé supérieur de l'Hérault (sud de la France) Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, 312 (3): 943-948.
- BUFFETAUT, E.; CLOTTES, P.; CUNY, G.; DUCROCQ, S.; LE LOEUFF, J.; MARTIN, M.; POWELL, J. E.; RAYNAUD, C. & TONG, H. 1989. Les gisements de dinosaures maastrichtiens de la Haute Vallée de l'Aude (France) : premiers résultats des fouilles de 1989. Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris, 309 (2) : 1723-1727.
- BUFFETAUT, E.; COSTA, G.; LE LOEUFF, J.; MARTIN, M.; RAGE, J.-C.; VALENTIN, X. & TONG, H. 1996. An Early Campanian vertebrate fauna from the Villeveyrac Basin (Hérault, southern France). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläeontologie Monatshefte*, **1996** (1) : 1-16.
- BUFFETAUT, E.; LE LOEUFF, J.; CAVIN, L.; DUFFAUD, S.; GHEERBRANT, E.; LAURENT, Y.; MARTIN, M.; RAGE, J.-C.; TONG, H. & VASSE, D. 1997. Late Cretaceous non-marine vertebrates from southern France : a review of recent finds. *Geobios*, **20** : 101-108.
- BUFFETAUT, E.; LE LOEUFF, J.; TONG, H.; DUFFAUD, S.; CAVIN, L.; GARCIA, G.; WARD, D. & ACAP 1999. Un nouveau gisement de vertébrés du Crétacé supérieur à Cruzy (Hérault, Sud de la France). Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, 328 : 203-208.
- BUNZEL, E. 1871. Die Reptilfauna der Gosauformation in der Neuen Welt bei Wiener-Neustadt. Abhandlungen der Kaiserlich-königlichen Geologischen Reichsanstalt, 5 (1): 1-18.
- CORIA, R. A. & SALGADO, L. 1996. A basal iguanodontian (Ornithischia : Ornithopoda) from the Late Cretaceous of South America. Journal of Vertebrate Paleontology, 16 (3) : 445-457.
- FORSTER, C. A. 1990. The postcranial skeleton of the ornithopod dinosaur *Tenontosaurus tilletti*. Journal of Vertebrate Paleontology, **10** (3) : 273-294.
- GALTON, P. M. 1974. The ornithischian dinosaur Hypsilophodon from the Wealden of the Isle of Wight. Bulletin of the British

Museum (Natural History) Geology, 25: 1-152.

- GARCIA, G.; PINCEMAILLE, M.; VIANEY-LIAUD, M.;
 MARANDAT, B.; LORENZ, E.; CHEYLAN, G.; CAPPETTA,
 H.; MICHAUX, J. & SUDRE, J. 1999. Découverte du premier squelette presque complet de *Rhabdodon priscus* (Dinosauria, Ornithopoda) du Maastrichtien inférieur de Provence. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 328 : 415-421.
- GILMORE, C. W. 1909. Osteology of the Jurassic reptile Camptosaurus, with a revision of the species of the genus, and descriptions of two new species. Proceeding U.S. National Museum, 36 (1666) : 197-333.
- LAPPARENT, A. F. 1947. Les dinosauriens du crétacé supérieur du midi de la France Mémoires de la Société géologique de France, 26 (4-56) : 1-54.
- LAURENT, Y.; CAVIN, L. & BILOTTE, M. 1999. Découverte d'un gisement à vertébrés dans le Maastrichtien supérieur des Petites-Pyrénées. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Sciences de la terre et des planètes., 328 : 781-787.
- LE LOEUFF, J. 1991a. Les vertébrés maastrichtiens du Mas d'Azil (Ariège, France) : étude préliminaire de la collection Pouech. *Revue de Paléobiologie*, **10** (1) : 61-67.
- ______ 1991b. The Campano-Maastrichtian vertebrate faunas from southern Europe and their relationships with other faunas in the world; palaebiogeographical implications. *Cretaceous Research*, **12**: 93-114.
- 1998. Les dinosaures du Crétacé supérieur de l'île ibéro-armoricaine. *First International Meeting on dinosaur Paleobiology*, Lisbonne : 49-64.
- MATHERON, P. 1869. Notice sur les reptiles fossiles des dépôts fluvio-lacustres crétacés du bassin à lignite de Fuveau Mémoires de l'Académie des Sciences, Belles-Lettres et Arts de Marseille, : 345-379.
- MILNER, A. R. & NORMAN, D. B. 1984. The biogeography of advanced ornithopod dinosaurs (Archosauria : Ornithischia) - A cladistic-vicariance model. *Third Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems* : 145-150.
- NOPCSA, F. 1902. Dinosaurierreste aus Siebenbürgen II (schädelreste von Mochlodon) mit einem anhange zur phylogenie der Ornithopodien Denkschriften der Königlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse. Vienna, 72: 149-175.
 - _____1903. Dinosaurierreste aus Siebenbürgen III (Weitere Schädelreste von Mochlodon) ; Nachträgliche Mitteilung. Anzeiger der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe, 40 : 166-167.
 - 1915. Die Dinosaurier der Siebenbürgischen Landsteile Ungarns. Mitteilungen aus dem Jahrbuch der Ungarrischen Geologischen Reichsanstalt, 23: 3-24.
- NORMAN, D. B. 1980. On the Ornithischian dinosaur Iguanodon bernissartensis from the Lower Cretaceous of Bernissart (Belgium). Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, 178: 1-104.
 - 1984. On the cranial morphology and evolution of Ornithopod dinosaurs *Symposium of the Zoqlogical Society of London*, **52**: 521-547.

____1986. On the anatomy of Iguanodon atherfieldensis

(Ornithischia : Ornithopoda). Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique : Sciences de la Terre, **56** : 281-372.

- 1990. A review of Vectisaurus valdensis, with comments on the family Iguanodontidae; pp. 147-161. In CAR-PENTER, K. & CURRIE, P. J. (eds) Dinosaur systematics; approaches and perspectives. Cambridge University Press, New-York.
- NORMAN, D. B. & WEISHAMPEL, D. B. 1990. Iguanodontidae and related Ornithopods; pp. 510-533. *In* WEISHAMPEL, D. B.; DODSON, P. & OSMOLSKA, H. (eds) *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley.
- NORMAN, D. B.; WEISHAMPEL, D. B.; JIANU, C. M.; CSIKI, Z. & GRIGORESCU, D. 2000. A new dinosaur from Transylvania. 48th Symposium of Vertebrate Palaeontology and Comparative Anatomy, :
- OSTROM, J. H. 1970. Stratigraphy and Paleontology of the Cloverly Formation (Lower Cretaceous) of the Bighorn Basin Area, Wyoming and Montana. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, **35**: 1-234.
- SEELEY, H. G. 1881. The reptile fauna of the Gosau formation preserved in the Geological Museum of the University of Vienna. *Quarterly Journal of the Geological*, 37: 620-707.
- SERENO, P. S. 1986. Phylogeny of the bird-hipped Dinosaurs (Order Ornithischia). National Geographic Research, 2 (2): 234-256.
- SERENO, P. C. 1999. The evolution of Dinosaurs. Science, 284 : 2137-2147.
- SIGE, B.; BUSCALIONI, A. D.; DUFFAUD, S.; GAYET, M.; ORTH, B.; RAGE, J.-C. & SANZ, J. L. 1997. Etat des données sur le gisement crétacé supérieur continental de Champ-Garimond (Gard, Sud de la France). Münchner Geowissenschaften Abhandlungen, 34 : 111-130.
- SUES, H.-D. & NORMAN, D. B. 1990. Hypsilophodontidae, *Tenontosaurus*, Dryosauridae.; pp. 498-509. *In* WEISHAMPEL, D. B.; DODSON, P. & OSMOLSKA, H. (eds). *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley.
- TAQUET, P. 1976. Géologie et paléontologie du gisement de Gadoufaoua (Aptien du Niger). Cahiers de Paléontologie : 191 pp.
- VILLATTE, J.; TAQUET, P. & BILOTTE, M. 1986. Nouveaux restes de dinosauriens dans le Crétacé terminal de l'anticlinal de Dreuilhe. Etat des connaissances dans le domaine sous-pyrénéen. Les dinosaures de la Chine à la France, Toulouse : 89-98.
- WEISHAMPEL, D. B. 1984. Evolution of jaw mechanisms in Ornithopod dinosaurs. Advances in Anatomy, Embryology and Cell Biology, 87: 1-110.
- WEISHAMPEL, D. B.; GRIGORESCU, D. & NORMAN, D. B. 1991. The dinosaurs of Transylvania. National Geographic Research: & Exploration, 7 (2): 196-215.
- WEISHAMPEL, D. B. & HEINRICH, R. E. 1992. Systematics of Hypsilophodontidae and basal Iguanodontia (Dinosauria : Ornithopoda). *Historical Biology*, 6 (3) : 159-184.
- WEISHAMPEL, D. B.; JIANU, C.-M.; CSIKI, Z. & NORMAN, D.
 B. 1998. *Rhabdodon*, an unusual Euornithopod dinosaur from the Late Cretaceous of western Romania. *Journal of Vertebrate*

Paleontology, 18 (3) : Abstracts.

- WESTPHAL, M. & DURAND, J.-P. 1990. Magnétostratigraphie des séries continentales fluvio-lacustres du Crétacé Supérieur dans le synclinal de l'Arc (Région d'Aix-en-Provenve, France). Bulletin de la Société Géologique de France, 4 (8 (6)) : 609-620.
- WINKLER, D. A.; MURRY, P. A. & JACOBS, L. L. 1997. A new species of *Tenontosaurus* (Dinosauria : Onithopoda) from the Early Cretaceous of Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17 (2) : 330-348.

Appendice : LISTE DU MATERIEL DE *Rhabdodon priscus* DU CRETACE SUPERIEUR DU SITE DE COUPERIGNE (MUSEUM D'HISTOIRE NATURELLE D'AIX-EN-PROVENCE - BOUCHES DU RHÔNE)

MHN-AIX PV	1995	n°46	Fragment d'arc neural indéterminé
nº1	Vertèbre coudele postérioure	n°4/	Fragment indéterminé
n°7	Fragment indéterminé	nº40	System cycleice droit
n°3	Enine neurale indéterminée	11 49 n°50 51	Drénubis desit
n°4	Vertèbre coudale postérieuro	nº52ADC	
n°5	Chavron	n°52	Vartèbre dereste postérioure
n°6	Encyton	11 JJ	Transfer
11 0	d'une vertèbre coudele entérieure	11 J4+JJ	
nº7	Vortèbre dereste postérioure	II JUAD	Précubie constate anterieure
n°8	Vertebre goudale postérioure	11 J/AD	Prepuols gauche
n°0	Encomble complexe du membre postériour decit	n 36+39	Côle
11 9	comportant l'avtrémité distala du tibia	n 60 m ⁹ 61	
	2 métatorsione, 2 malanges et une malange	n 01 nº62	Verlebre dorsale
	5 inetatarsiens, 5 phalanges et une phalange	n°62	Epine neurale indeterminee
m ⁰ 10	ungueare.	n 05	Fragment indetermine
II 10 nº11	Enine neurole de uertèlere de recle rectérieure	n°64	Fragment indetermine
II II 	Epine neurale de vertebre dorsale posterieure	n°65	Cote
nº12	Vertebre caudale posterieure	n°66	Epine neurale de vertebre dorsale
n°13ABCD	Ischion gauche	n°67	Vertèbre dorsale indéterminée
n-14	vertebre caudale anterieure	n°68	Vertèbre caudale postérieure
n°15	Chevron	n°69	Vertèbre dorsale antérieure
n°16	Fragment indeterminé	n°70	Tendon
n°1/	Fragment indéterminé	n°71	Fragment indéterminé
n°18	Fragment indéterminé	n°72	Vertèbre dorsale indéterminée
n°19	Fragment d'arc neural	n°73	Vertèbre caudale postérieure
n°20	Vertebre dorsale indéterminée	n°74	Vertèbre caudale indéterminée
n°21	Fragment indéterminé	n°75	Côte dorsale
n°22	Centrum de vertèbre dorsale indéterminée	n°76	Fragment indéterminé
n°23	Fragment indéterminé	n°77	Vertèbre dorsale postérieure
n°24	Fragment de vertèbre indéterminée	n°78	Chevron
n°25	Chevron	n°79	Fragment indéterminé
n°26	Epine neurale indéterminée	n°80	Fragment de l'ischion gauche
n°27	Epine neurale de vertèbre dorsale	n°81	Fragment indéterminé
n°28A	Fragment de vertèbre indéterminée	n°83	Ilion droit
n°28B	Fragment de vertèbre indéterminée	n°84+82	Ischion droit (lame ischiaque)
n°29	Fragment indéterminé	n°85	Trois phalanges et un fragment de métatarsien
n°30	Centrum indéterminé		indéterminé en connexion
n°31	Fragment indéterminé	n°86	Phalange unguéale en connexion avec une phalange
n°32	Epine neurale indéterminée	n°87	Deux phalanges en connexion
n°33	Fragment d'arc neural	n°88	Tibia droit
n°34	Vertèbre caudale antérieure	n°89	Fibula droite
n°35	Chevron	n°90	Phalange unguéale
n°36	Extrémité proximale de fémur gauche	n°91	Vertèbre dorsale postérieure
n°37	Centrum indéterminé	n°99	Dent maxillaire
n°38	Vertèbre caudale indéterminée	n°100	Dent maxillaire
n°39	Fragment indéterminé	n°101	Empreinte de dent dans gangue
n°40	Vertèbre caudale postérieure	n°102	Dent dentaire
n°41	Vertèbre dorsale indéterminée	n°103	Empreinte de dent dans gangue
n°42	Fragment indéterminé	n°104	Dent maxillaire
n°43	Fragment indéterminé	n°105	Dent dentaire
n°44	Epine neurale de vertèbre dorsale postérieure	n°106	Dent dentaire
n°45	Vertèbre caudale postérieure	n°107	Dent dentaire

n°122	Vertèbre caudale postérieure
n°123	2 vertèbres caudales en connexion
n°124	Chevron
n°125	Dentaire droit
n°126	Fémur droit
n°133-138	Tendon
n°139-141	Fragment indéterminé
n°142	Carré
n°147A	Scapula droite
n°147B	Coracoïde droit
n°148	Scapula gauche
n°150	4 vertèbres cervicales en connexion
n°151	Côte
n°152	Dent maxillaire
n°154	Côte
n°155	Dent maxillaire
n°156	3 côtes accolées
n°158	indéterminé
n°168	Fragment indéterminé
n°169	Chevron
n°170	Fragment indéterminé
n°171	Fragment indéterminé
n°172	Fragment indéterminé
n°173	Fragment indéterminé
n°174	Fragment indéterminé
n°178	Fragment indéterminé
n°180	Côte
n°189	Radius indéterminé
n°190	Côte