

Réévaluation des *Peramura* (Mammalia, Cladotheria) sur la base de nouveaux spécimens du Crétacé inférieur d'Angleterre et du Maroc

Denise SIGOGNEAU-RUSSELL

Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle,
8 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

Sigogneau-Russell D. 1999. — Réévaluation des *Peramura* (Mammalia, Cladotheria) sur la base de nouveaux spécimens du Crétacé inférieur d'Angleterre et du Maroc. *Geodiversitas* 21 (1) : 93-127.

RÉSUMÉ

L'analyse de dents mammaliennes nouvellement extraites du gisement britannique de Durlston Bay et du gisement marocain du synclinal d'Anoual (Crétacé inférieur) nous a conduit à identifier trois nouveaux taxons *Minimus richardfoxi* n.g., n.sp., *Magnimus ensomi* n.g., n.sp., *Afriquiamus nessovi* n.g., n.sp.) et à réexaminer la question (validité, définition, contenu) des *Peramura* McKenna, 1975. Ce groupement de mammifères thériens, dont les dents établissent une liaison morphologique entre celles des symmé-trodontes primitifs et celles des mammifères tribosphéniques, ne présente en réalité, dans l'état actuel des connaissances au moins, aucune synapomorphie exclusive ; il s'agit plutôt de quelques représentants d'un grade évolutif dont la vaste répartition géographique et stratigraphique laisse supposer une importante diversification, ainsi qu'une origine précoce pour la lignée prétribosphénique.

MOTS CLÉS

Peramura,
tribosphénique,
Crétacé inférieur,
Purbeck,
Maroc.

ABSTRACT

Reevaluation of Peramura (Mammalia, Cladotheria) based on new specimens from the Lower Cretaceous of the United Kingdom and Morocco.

The analysis of several mammalian teeth exhibiting peramurid characters and recently obtained from the Early Cretaceous localities of Durlston Bay (England) and Anoual (Morocco) led to the identification of three new taxa (*Minimus richardfoxi* n.g., n.sp., *Magnimus ensomi* n.g., n.sp. and *Afriquiamus nessovi* n.g., n.sp.) and to the reexamination of *Peramura* McKenna, 1975 (definition, contents, validity). It appears that this group of therian mammals, whose molars establish a morphological link between those of primitive Symmetrodonta and those of tribosphenic mammals, does not in fact show any exclusive synapomorphy, at least in our present state of knowledge; we are confronted, rather, with a few representatives of an evolutionary grade whose vast distribution in space and time suggests an even wider diversification, as well as an early origin for the pretribosphenid line. Moreover it is shown that *Amphitherium* is closer to tribosphenids than to dryolestoids, while *Vincelestes* does not qualify as a pretribosphenic mammal. We also discuss the question of the metacone, the stylocone and of the lingual cingulum on the upper molars of *Peramus*, to conclude that the ancestors of this genus did not go through a dryolestoid stage: the metacone is considered homologous to that of tinodontids, so that its lingual situation is in fact a primitive character. Finally it is concluded that it was the individualization of a hypodontid and a distal metacristid on the lower molars, hence the introduction of a different masticatory mode, that created, early in the pretribosphenid line, the conditions favorable to the later elaboration of a protocone on the upper molars; but the primitive stage of this cusp remains unknown.

KEY WORDS

Peramura,
tribosphenic,
Early Cretaceous,
Purbeck,
Morocco.

INTRODUCTION

Deux gisements péritéthysiens de la base du Crétacé sont actuellement exploités en particulier pour leur microfaune mammalienne : celui (Berriasien?) de Purbeck (Angleterre) par Paul Ensom à York, celui (Berriasien? – Barrémien?) d'Anoual (Maroc) par l'auteur. Ces faunes sont dans l'ensemble assez différentes au niveau générique ou même familial (Simpson 1928 ; Sigogneau-Russell 1991a, b, 1995), bien que quelques éléments très proches aient été reconnus (Sigogneau-Russell & Ensom 1994, 1998). Les nouvelles dents décrites ci-dessous confirment cette distinction. L'analyse de ces dents, choisies pour leur caractère « péramuride » (Fig. 1) nous a conduit à réexaminer les divers taxons inclus dans ce groupe, universellement considéré comme groupe-frère des mammifères tribosphéniques.

ABRÉVIATIONS

BMNH	Natural History Museum, Londres, Angleterre ;
DORCM GS	Dorset Royal County Museum, Geological Survey, Angleterre ;
SA	Synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, Crétacé inférieur, Maroc ;
SNP	Saint-Nicolas-de-Port, Trias supérieur, France.

LIEU DE CONSERVATION DES ÉCHANTILLONS

DORCM GS	Dorset Royal County Museum, Dorset, Angleterre ;
SA	Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN), Laboratoire de Paléontologie, Paris.

MOLAIRES INFÉRIEURES

Légion CLADOTHERIA McKenna, 1975

Sublégion ZATHERIA McKenna, 1975

Infraclasse PERAMURA McKenna, 1975

Famille PERAMURIDAE Kretzoi, 1946

Genre *Peramus* Owen, 1871

La famille des Peramuridae avait été créée par Kretzoi en 1946 (et non 1960 comme indiqué par de nombreux auteurs) à l'intérieur de ses Docodontia et pour le seul genre *Peramus* provenant du gisement purbeckien de Durlston Bay, Dorsetshire, Angleterre. Le genre lui-même, avec les espèces *P. tenuirostris* et *P. minor*, avait été défini par Owen en 1871 sur la base de deux mandibules, et distingué du dryolestide *Peraspalax* Owen, 1871 sur les caractéristiques de la mandibule et la taille respective des molaires inférieures. Simpson (1928), qui inclut *Peramus* dans les Paurodontidae « with some question » (p. 120) – question reposée par Butler (1939) – synonymisa ces deux espèces, ainsi que *Spalacotherium minus* Owen, 1871 et *Leptocladus dubius* Owen, 1871, qu'Osborn (1888) avait déjà ramenées dans le giron du genre *Peramus*. Simpson proposa alors pour le genre une diagnose formelle fondée essentiellement sur la denture inférieure (p. 121) : « [...] very small antero-internal basal cuspule, distinct pointed paraconid and metaconid, the latter higher [...] beel elongated, with a distinct postero-median cusp » (Fig. 2). On peut déjà noter que le premier de ces caractères peut être considéré comme reste du bourrelet lingual des tinodontides (par exemple sur SNP 634, Fig. 3) et donc comme primitif (comme l'est la situation linguale du métaconide par rapport au paraconide) ; le deuxième caractère apparaît très variable selon les échantillons (six à ce jour). Cependant, le troisième caractère, ainsi que la formule dentaire, l'orientation et surtout la structure de la paroi postérieure du trigonide, constituent des caractères spécialisés indéniables : 1. La formule dentaire en effet, quoique discutée, semble bien devoir être interprétée comme composée de 5 pm + 3 m (McKenna 1975 ; Dashzeveg & Kielan-Jaworowska 1984 ; Novacek 1986), avec molarisation accentuée de la dernière prémolaire (à noter que la molarisa-

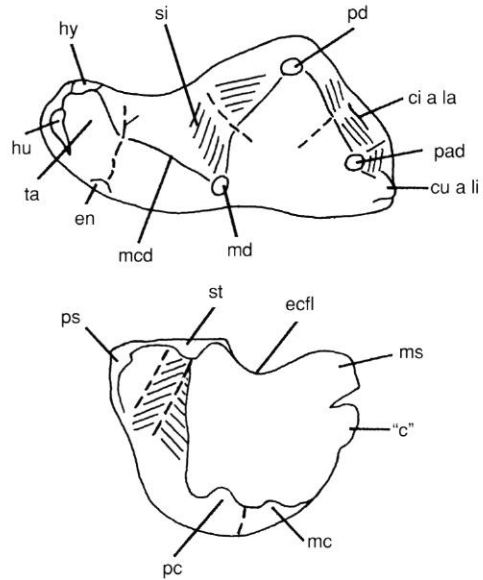


FIG. 1. — Schéma d'une molaire inférieure (en haut) et d'une molaire supérieure (en bas) de thérien de grade péramura. "c", voir texte ; ci a la, cingulum antéro-labial ; cu a li, cuspule antéro-linguale ; ecfl, ectoflexus ; hu, hypoconulide ; hy, hypoconide ; mc, métaconide ; mcd, métacristide distale ; md, métaconide ; ms, métastyle ; pad, paraconide ; pc, paracone ; pd, protoconide ; ps, parastyle ; si, sillon labial du métaconide ; st, stylocone ; ta, talonide.

tion de p5 est plus poussée chez *Peramus* que chez *Prokennalestes* Kielan-Jaworowska et Dashzeveg, 1989, le plus ancien placentaire identifié à ce jour).

2. Il existe sur la face postérieure du trigonide non pas une facette d'usure (*facet 1*, Crompton 1971) mais deux, bien distinctes : l'une, verticale, aplanit la face postérieure du protoconide, tandis que le métaconide, plus ou moins orienté labialement, est creusé par un sillon paraconal indépendant ; ce sillon a donc une orientation redressée, correspondant à la direction de l'angle d'attaque du paracone sur la molaire inférieure ; en outre, ce sillon est limité linguale par une crête qui traverse obliquement la paroi postéro-labiale du métaconide et se dirige vers le tubercule labial du talonide (hypoconide), la métacristide distale ; celle-ci sépare donc, sur l'arrière du métaconide, une surface postéro-labiale d'une surface postéro-linguale et limite

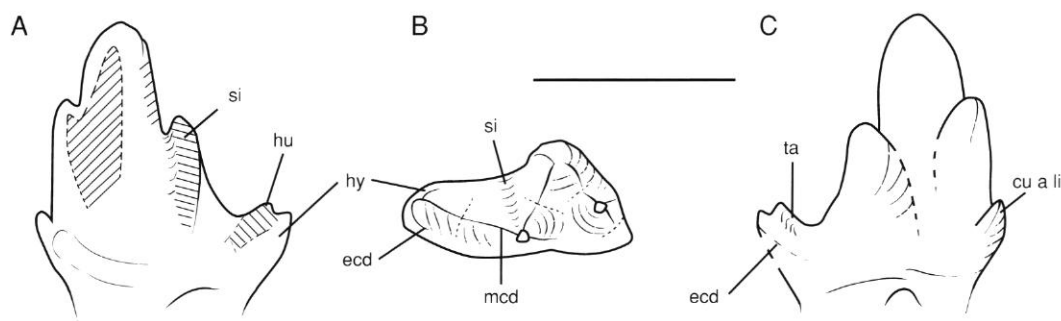


FIG. 2. — *Peramus tenuirostris*, molaire inférieure BMNH 47339. A, vue labiale ; B, vue occlusale ; C, vue linguale ; ecd, entocristide. Échelle : 1 mm.

ainsi la zone « d'influence » du paracone, laissant entre elle et l'entocristide une très petite surface verticale triangulaire libre (Fox 1975).

3. Le talonide allongé comporte toujours un hypoconide, un peu plus gros que l'hypoconulide dont il reste proche et constitue manifestement le dédoublement ; c'est cet hypoconide qui est relié au métaconide par la métacristide ; la séparation de la métacristide et de l'entocristide crée sur ce talonide une surface inclinée lingualement et légèrement concave, un début de bassin bordé parfois lingualement par un minuscule entoconide (Clemens & Mills 1971). C'est là l'ébauche de la situation observée sur les molaires tribosphéniques primitives (*Aegialodon* Kermack *et al.*, 1965 ou *Hypomylos* Sigogneau-Russell, 1992 par exemple), où persiste la métacristide distale et où cet étroit bassin se creuse et héberge le protocone lors de l'occlusion (Sigogneau-Russell 1995).

Comme l'ont signalé plusieurs auteurs, il existe une appréciable variabilité morphologique entre les spécimens rapportés par Simpson à l'unique espèce *Peramus tenuirostris*, et parfois le long d'une même mâchoire (dans la taille générale, dans celle du paraconide par rapport au métaconide, et surtout dans le degré de développement des cuspsules antéro-lingual et antéro-labial, dans la présence ou non d'un entoconide, et du ressaut sur la métacristide), mais les spécialisations du talonide sont toujours présentes.

La distinction de *Peramus* par rapport aux symétrodontes et dryolestoides paraît donc nette :

chez les symétrodontes primitifs, où l'on observe une seule facette (orientée labialement) sur la face postérieure du trigonide, aucun sillon ne creuse la face labiale du métaconide, ni l'espace séparant métaconide et talonide ; chez les dryolestoides, le sillon paraconal, plus directement transversal et donc subhorizontal, sépare trigonide et talonide et il existe aussi une seule facette d'usure (orientée elle aussi transversalement, donc distalement) sur la face postérieure du trigonide. Corrélativement, il n'y a pas généralement de métacristide chez les symétrodontes (certains *Kuehneotherium* Kermack *et al.*, 1968, selon Fox 1975 et *Woutersia* Sigogneau-Russell, 1983 exceptés ; mais y a-t-il homologie entre les deux structures ?) ni chez les dryolestoides, pas davantage qu'un bassin du talonide.

Cependant, ces spécialisations de *Peramus* se retrouvent, à un degré plus avancé, chez les premiers Tribosphenida. McKenna ne cite d'ailleurs aucune autapomorphie qui justifie la nouvelle infraclasse des Peramura (McKenna 1975). Ce taxon n'est donc pas un taxon cladistiquement valable. Il est vrai que, pour McKenna (comm. pers. 1986), ces Peramura ont rétrogradé au rang de famille, mais là aussi sans définition. La seule spécialisation que l'on puisse envisager pour la denture inférieure serait donc la molarisation avancée de p5... s'il s'agit bien d'une p5. Ces Peramuridae de McKenna renferment pourtant trois genres, mais on n'en compte plus qu'un seul chez les Peramura de Prothero (1981) repris de McKenna (1975).

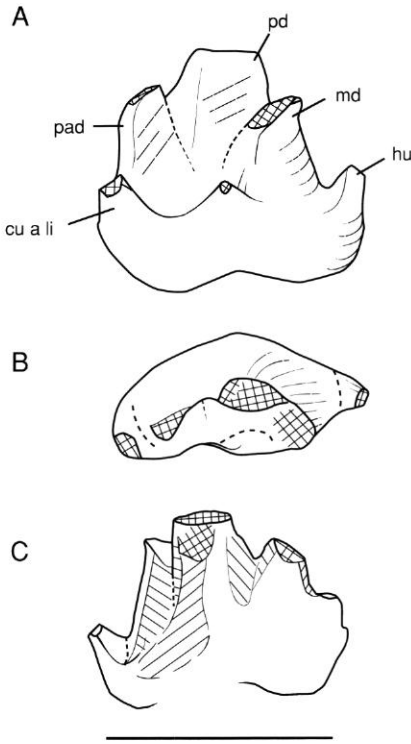


FIG. 3. — *Kuehneotherium* sp., molaire inférieure SNP 634. A, vue linguale ; B, vue occlusale ; C, vue labiale. Pour les abréviations, voir Fig. 1. Échelle : 1 mm.

Légion CLADOTHERIA McKenna, 1975
 Sublégion ZATHERIA McKenna, 1975
 Infraclasse indet.
 Famille indet.
 (Figs 4-8)

Un autre point à discuter concerne en effet le contenu de ce taxon. En 1976, Freeman (suivi en 1979 par Lillegraven *et al.*) attribua aux ? Peramuridae son nouveau genre *Palaeoxonodon* Freeman, 1976 du Bathonien moyen, créé pour une molaire inférieure droite endommagée au niveau du paraconide et qu'il considère comme intermédiaire « *in structure, between the lower molars of Amphitherium, where the talonid contains only one cusp and has no basin, and Peramus, where all three of the tribosphenic talonid cusps are present on the rim of a small but distinct talonid basin* » (p. 1054). En effet, chez

Palaeoxonodon on observe certains caractères déjà mentionnés chez *Peramus*, quoique moins développés (Fig. 4) : présence d'une métacristide et d'un embryon encore plus étroit de bassin du talonide (dépourvu d'hypoconide), mais la facette d'usure verticale du métaconide, qui n'est d'ailleurs pas concave, se situe presque dans le même plan transversal que celle de la face postérieure du protoconide, situation qui rappelle un peu les dryolestoides mais aussi, certains symétrodontes ; on peut donc l'interpréter soit comme un état primitif par rapport à *Peramus*, soit comme le témoignage d'une orientation différente, plus proche des dryolestoides. En tout cas, l'inclusion de *Palaeoxonodon* (au moins pour la molaire inférieure, voir ci-dessous) dans les Peramuridae fut entérinée par McKenna 1975 (mais non Prothero 1981) et par Butler 1990 (« *probably the oldest known peramurid* », p. 534) ; à noter la présence d'un cuspule antérolabial mais l'absence de cuspule antérolingual, ce qui constitue un état dérivé par rapport à celui de *Peramus*.

En 1979, Dashzeveg créa le genre *Arguimus* Dashzeveg, 1979 pour un fragment de mandibule droite provenant du gisement mongol de Kohvbur (Aptien-Albien) et pourvu de trois prémolaires (p3-p5) et deux molaires (m1-m2). L'auteur considérait alors (p. 202) que « *the shape of the talonid of the lower molars, together with the degree of differentiation of its cusps (hypoconid, hypoconulid) are very similar* » chez *Arguimus* et *Peramus*, avec lequel il doit avoir une « *close phylogenetic relationship* » (Fig. 5). Et *Arguimus* figure avec *Palaeoxonodon* et *Peramus* dans les Peramuridae McKenna, 1975. Notre interprétation du spécimen mongol est différente. Nous considérons que les caractères dérivés de *Peramus* (sauf la molarisation de la dernière prémolaire, s'il s'agit bien d'une p5 chez *Arguimus* : l'interprétation, au moins sur le moulage, des alvéoles de la partie antérieure conservée de la mandibule est délicate) ne sont pas présents sur le type d'*Arguimus* : il existe une seule facette d'usure sur la face postérieure du trigonide, celles du protoconide et du métaconide étant en parfaite continuité ; la crête descendant du métaconide n'est pas une métacristide mais une entocristide, le tubercule du talonide auquel elle se relie étant

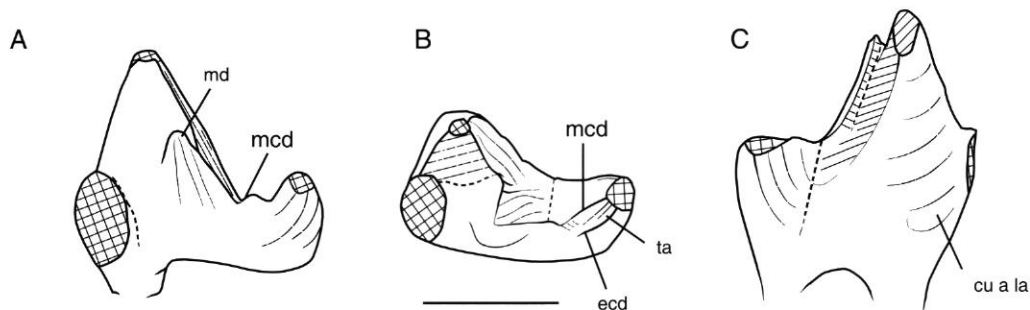


FIG. 4. — *Palaeoxonodon ooliticus*, molaire inférieure holotype BMNH 36508. **A**, vue linguale ; **B**, vue occlusale ; **C**, vue labiale. Échelle : 1 mm.

lingual et non labial et, s'il y a deux tubercules, le second est un dédoublement de l'hypoconulide du côté *lingual* ; d'ailleurs, Butler (1990) dénie l'homologie entre ces tubercules et ceux des mammifères tribosphéniques. Enfin, le sillon paraconal, il est vrai redressé, se trouve, sur m2, non sur la face labiale du métaconide, mais entre trigonide et talonide, comme chez les dryolestoïdes. La figuration originale du spécimen-type en vue occlusale fait illusion en donnant l'impression d'un talonide large ; en fait celui-ci consiste en une paroi élevée et redressée linguale-ment, d'où le redressement du sillon paraconal. Nous n'acceptons donc pas le rapprochement entre *Peramus* et *Arguimus*. D'ailleurs, après rédaction de ces lignes en 1994, est paru un article de Dashzeveg lui-même (1994), où cet auteur exclut *Arguimus* des Peramuridae, en raison de l'absence reconnue de bassin du talonide. Mais il maintient l'interprétation du talonide et de ses « trois » tubercules, ce à quoi nous ne souscrivons pas, pas plus qu'au rapprochement du genre avec *Amphitherium* ; et la « *cristid obliqua* » citée par cet auteur n'est, nous l'avons dit, qu'une entocristide. Signalons la face linguale plane du protoconide, très légèrement inclinée vers l'avant (elle est plane ou légèrement convexe chez *Peramus* et non inclinée vers l'avant, peu concave et non inclinée chez *Palaeoxonodon*). Il n'y a pas de cuspule antérieure, mais seulement, sur m2, un infime ressaut de la crête antérieure du paraconide.

En revanche, le genre *Arguitherium* Dashzeveg, 1994, publié dans le même article, présente indubitablement, sur l'unique molaire conservée

(Fig. 6), une courte métacristide (et non une « *cristid obliqua* »), avec creusement de la face labiale du métaconide comme chez *Peramus* et sur les molaires tribosphéniques, creusement distinct de la facette affectant la face postérieure du protoconide, ainsi qu'un début de bassin du talonide [mais la facette d'usure dénommée 4 par l'auteur est située sous l'hypoconide (ou hypoco-nulide) et non sur la face distale de celui-ci : elle n'est donc pas équivalente à la facette 4 de Crompton (1971), mais à la facette 3, la facette dite 3 par Dashzeveg étant homologue de la facette 1 de Crompton]. La face linguale du protoconide est plane ou légèrement convexe et non inclinée vers l'avant ; sa face labiale est faiblement usée antérieurement, toutes différences avec *Arguimus*. Dashzeveg fait de *Arguitherium* le type d'une famille se distinguant des Peramuridae par la non-molarisation de p5 et l'absence de plusieurs tubercules sur le talonide. Ce dernier caractère est seulement un peu plus primitif dans le genre asiatique ; quant au premier, il est en effet différentiel, à moins que les dents conservées, identifiées comme p4, p5 et m1 chez *Arguitherium*, ne soient en fait p3, p4 et p5 [para- et métaconide de la dent interprétée comme m1 sont très peu développés (paraconide incliné vers l'avant)] ; mais, même dans ce cas, les prémolaires n'auraient pas les mêmes proportions relatives que chez *Peramus* où p4 est la plus haute ; enfin, il n'y a pas de cuspule antérieure sur m1. Nous pensons donc, avec Dashzeveg, que *Arguitherium* représente bien un taxon original, au niveau générique et peut-être familial, même s'il s'intègre dans la tentative tribosphénique ;

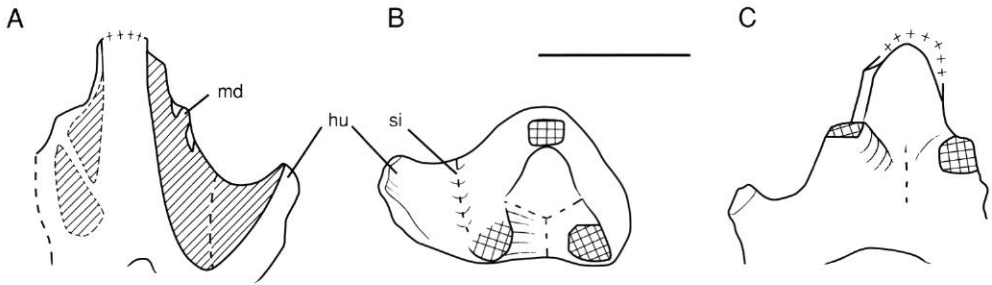


FIG. 5. — *Arguimus khosbajari*, molaire inférieure holotype GISPS 10-15. **A**, vue labiale ; **B**, vue occlusale ; **C**, vue linguale. Échelle : 1 mm.

peut-être a-t-il une certaine relation avec *Kielantherium* Dashzeveg et Kielan-Jaworowska, 1984, mais il persiste trop d'inconnues concernant la formule dentaire et la structure des molaires postérieures de ce taxon.

La molaire de Porto Dinheiro (Krusat 1969) est couramment incluse dans les Peramuridae (Butler 1990). On y observe la présence d'un cuspule antéro-labial (mais pas de cuspule antéro-lingual) et surtout d'un talonide trituberculé ; mais, comme le notent d'ailleurs Clemens & Mills (1971) et Butler (1990), il n'y a pas là non plus homologie entre ces tubercules et ceux d'une molaire tribosphénique (cette subdivision de l'hypoconulide peut intervenir chez certains dryolestoïdes, par exemple *Donodon* Sigogneau-Russell, 1991) ; le tubercule le plus labial n'est même pas, à notre avis, l'équivalent fonctionnel d'un hypoconide. En fait, ce talonide n'a rien de commun avec celui de *Peramus* ; il n'y a pas de métacristide, le sillon paraconal, de type dryolestoïde, est présent entre trigonide et talonide et il n'y a aucune indication de bassin du talonide ; celui-ci consiste en fait en une paroi verticale comme chez *Arguimus*. Nous excluons donc cette molaire des prétribosphéniques. Dashzeveg (1994) partage cette opinion puisqu'il considère que cette molaire « shows a strong resemblance to the second lower molar of *Arguimus* and differs only in its somewhat broader and more massive hypoconulid » ; à notre avis cependant, les deux échantillons sont très différents tant au niveau du trigonide, beaucoup plus fort sur la molaire de Porto Dinheiro et muni de tubercules plus distincts, qu'au niveau du paraconide plus lingual que le métaconide (situation tout à fait inhabi-

tuelle), et enfin du talonide, qui consiste en une paroi transversale nettement trituberculée, le sillon paraconal étant ici horizontal et non ascendant.

En 1927, Dietrich créa le genre *Brancatherulum* pour une mandibule droite édentée du Jurassique supérieur de Tanzanie et l'attribua aux Amphitheriidae, attribution que maintint Simpson (1928) tout en signalant ses affinités possibles avec *Peramus*. Kraus (1979) alla plus loin en classant *Brancatherulum* dans les ? Peramuridae, classement non entériné par Prothero (1981). L'analyse plus récente et approfondie de Heinrich (1991) laisse subsister le doute quant à sa situation parmi les Peramuridae ou les Paurodontidae.

Kuehne, en 1968, détermina comme cf. *Peramus* une mandibule édentée dont il rapprocha deux dents isolées, « fitting in size the specimen cf. », mais il ajoute que « the two teeth show striking similarity to the Welsh symmetrodont from the Rhaetic » (p. 121). Ces deux dents, déjà discutées par Clemens & Mills (1971) sont en fait très différentes l'une de l'autre : l'une présente un protoconide élevé, large, à peine concave lingualemment et incliné vers l'arrière, un petit paraconide redressé, largement séparé d'un métaconide plus élevé, ces deux tubercules étant très comprimés, et tous les deux sont à peu près sur le même plan lingual. Il existe un petit cuspule antérieur lingual et un labial séparant un large sillon antérieur. Le talonide n'est pas conservé : seule sa base persiste : elle est large antéro-postérieurement et apparemment usée horizontalement, d'une façon dryolestoïde. Postérieurement, une côte discrète, due en fait à l'usure du métaconide, des-

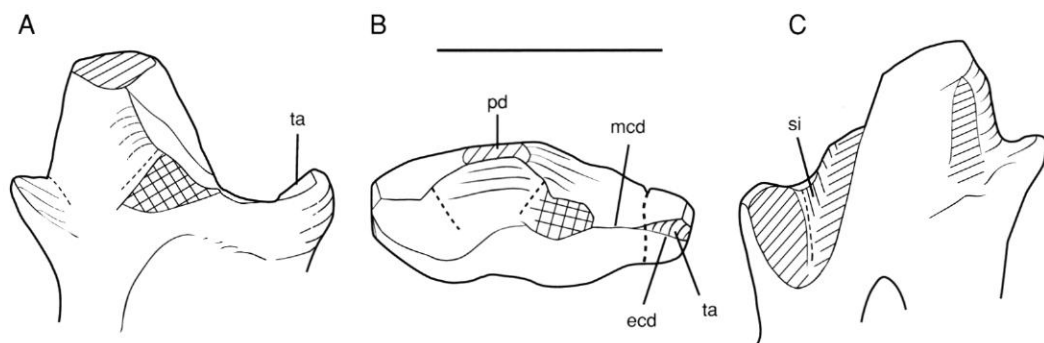


FIG. 6. — *Arguitherium cromptoni*, molaire inférieure holotype PSS 10-31. **A**, vue linguale ; **B**, vue occlusale ; **C**, vue labiale. Échelle : 1 mm.

cend entre celui-ci et le protoconide mais s'éteint avant d'atteindre le talonide ; il n'y a aucune indication d'une métacristide ni d'un creusement du métaconide. Le spécimen n'est manifestement pas un péramuraide.

La seconde dent présente un protoconide élevé mais plus étroit, plus convexe labialement, fort incliné vers l'avant et un peu concave, un métaconide étroit et élancé contactant lingualemment et à sa base un large paraconide (brisé très bas). L'existence d'un cuspule antéro-lingual est incertaine, mais il existe un net cuspule antéro-labial, le sillon antérieur étant cependant plus léger que dans le cas précédent. Le talonide est réduit à un tubercule bas, aigu et un peu décalé médianelement ; une crête émanée du métaconide rejoint la pointe de cet hypoconulide ; il pourrait s'agir d'une métacristide, mais il n'y a aucune ébauche de bassin. Là encore l'appartenance à la lignée prétribosphénique paraît très incertaine.

En 1986, Bonaparte signala la découverte, dans des couches du Hauterivien d'Argentine, d'un crâne et d'une mandibule pourvue de dents pour laquelle il créa le genre *Vincelestes*, qu'il estimait relativement proche des Peramuridae [« *El grado de derivacion de los postcaninos inferiores de Vincelestes neuquenianus [...] coincide básicamente con los caracteres de Peramus tenuirostris* » (Bonaparte & Rougier 1987 : 354)], mais suffisamment distinct pour être classé dans une famille séparée, les Vincelestidae (Fig. 7). Nous souscrivons entièrement à cette distinction, autant en raison de la morphologie des molaires inférieures

(Bonaparte & Rougier 1987) – molaires très simples, « shelf-like » paraconide, talonide unicuspidé et sans bassin correspondant au « protocone », absence de métacristide – qu'en raison de la formule dentaire et de la denture supérieure (voir ci-dessous). L'analyse des caractères craniens de *Vincelestes* par Wible (1991) et Wible & Hopson (1993) en fait pourtant le groupe-frère des mammifères tribosphéniques, mais puisqu'il s'agit du seul crâne de thérien non tribosphénique publié à ce jour, sa situation ne saurait être autre ; cela ne présume en rien de la position de ce genre par rapport à la lignée prétribosphénique.

Enfin, Brunet *et al.* (1991) attribuèrent aux Peramuridae une « grosse » dent inférieure du Barrémien du Cameroun (CAM 282, Fig. 8) ; l'examen du spécimen très roulé montre un trigonide très aplati, la présence d'un minicuspule sous-jacent et à peine lingual par rapport au paraconide, un métaconide très bas et plus lingual que le paraconide, et un très court talon unicuspidé relié au métaconide par une crête haut située sur la face linguale et à peine inclinée distalement, qui ne saurait donc être considérée comme une métacristide, mais plutôt comme une entocristide (mais la dent est assez roulée). Cependant, le sillon paraconal est là encore redressé et surtout affecte nettement la face labio-postérieure du métaconide, rappelant *Arguitherium*. Il semble donc possible qu'on ait là le représentant tardif d'une étape primitive en direction tribosphénique ; l'absence d'esquisse de

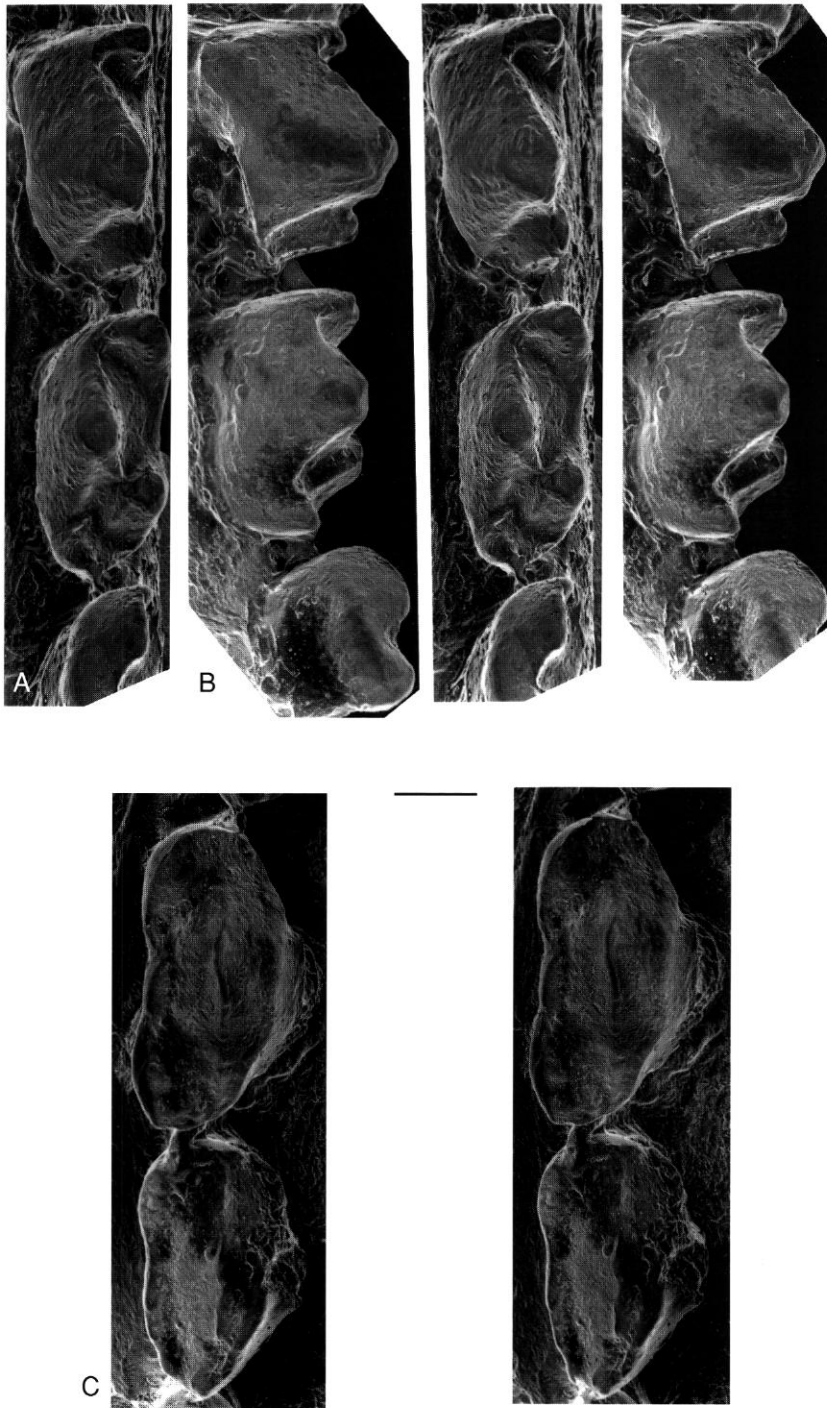


FIG. 7. — *Vinclestes neuquenianus*. **A, B**, molaires inférieure holotype MACN N-01 en vues occlusale et labiale ; **C**, M1 supérieure droite MACN N-04 en vue occlusale. Stéréophotos MEB. Échelle : 1 mm.

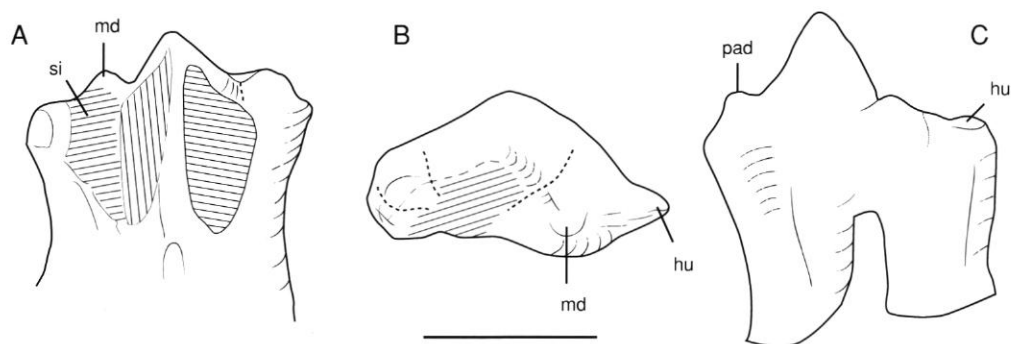


FIG. 8. — ? *Abelodon abeli*, molaire inférieure CAM 283. **A**, vue labiale avec facettes d'usure ; **B**, vue occlusale ; **C**, vue linguale. Échelle : 1 mm.

bassin du talonide pourrait faire interpréter cette dent comme une dernière prémolaire : la comparaison avec la p5 de *Peramus* ne s'oppose pas à une telle interprétation, bien que dans ce dernier cas, le talonide soit déjà plus étalé distalement. Au contraire, la différence est grande avec la dernière prémolaire d'*Arguitherium*, mais une certaine ressemblance unit cette dent avec la m1 de ce genre ; cependant, les tubercules du trigonide sont mieux individualisés tandis que le talonide est moins évolué.

En résumé, on peut reconnaître, avec *Palaeoxonodon*, *Peramus*, *Arguitherium*, CAM 282, les témoins de diverses tentatives vers l'acquisition de la tribosphénie, avec creusement du métaconide par le sillon paraconal, l'individualisation d'une métacristide et, enfin, la formation d'un bassin du talonide pluricuspidé. Ce mode d'usure du métaconide correspond à un mode masticatoire différent de celui de la lignée dryolestoïde (Butler 1972) et ceci dès le Juras-sique moyen. Le cuspule antéro-lingual peut être considéré comme la persistance, dans cette lignée, d'un caractère primitif, mais le cuspule antéro-labial, avec son usure très caractéristique, s'intègre dans ce mode de fonctionnement. Il n'est toutefois pas possible de définir un taxon *Peramura* ni même *Peramuridae*, puisque les spécialisations mentionnées ci-dessus se retrouvent chez les premiers mammifères tribosphéniques [c'est ainsi que la différence n'est que de degrés entre une molaire inférieure de *Kielantherium* (Dashzeve & Kielan-Jaworowska 1984) et celle

de *Peramus* ; de même, entre un talonide de ce dernier et GS 316 du même gisement décrit par Sigogneau-Russell & Ensom 1994], et aucun caractère dérivé connu à ce jour n'unit ces diverses formes (mais nous ignorons pratiquement tout de l'anatomie osseuse ! Signalons seulement que la mandibule est relativement plus grêle chez *Peramus* que chez *Arguitherium*, et davantage chez celui-ci que chez *Arguimus*) ; et l'état de « p5 » sépare au moins deux entités.

Nous terminerons cette discussion par des remarques sur *Amphitherium* (Fig. 9). Les relations de ce genre avec *Peramus* ont été analysées par Mills (1964) et Clemens & Mills (1971) qui concluent à l'existence de deux lignées distinctes. L'examen de la face postérieure du trigonide (dépourvu de sillon sur le métaconide) appuie ce point de vue ; pourtant, il semble que l'on puisse identifier, sur BMNH M36822, une métacristide distincte de l'entocristide et isolant une surface du talonide très inclinée lingualement, ce qui nous conduit à une conclusion différente de celle de Prothero (1981), qui y voit le groupe-frère des Dryolestida (*Amphitherium* et Dryolestida formant les Dryolestoidea par opposition aux Zatheria : *Peramus* plus Tribosphenida). Les caractères invoqués par cet auteur à l'appui de cette interprétation concernent :

1. Le degré de transversalité du mouvement masticatoire, estimé chez *Amphitherium* par Butler (1972) à 5° de plus que chez *Peramus* et ainsi situé dans la marge de variation de celui des Dryolestidae ; une différence aussi faible, et qui

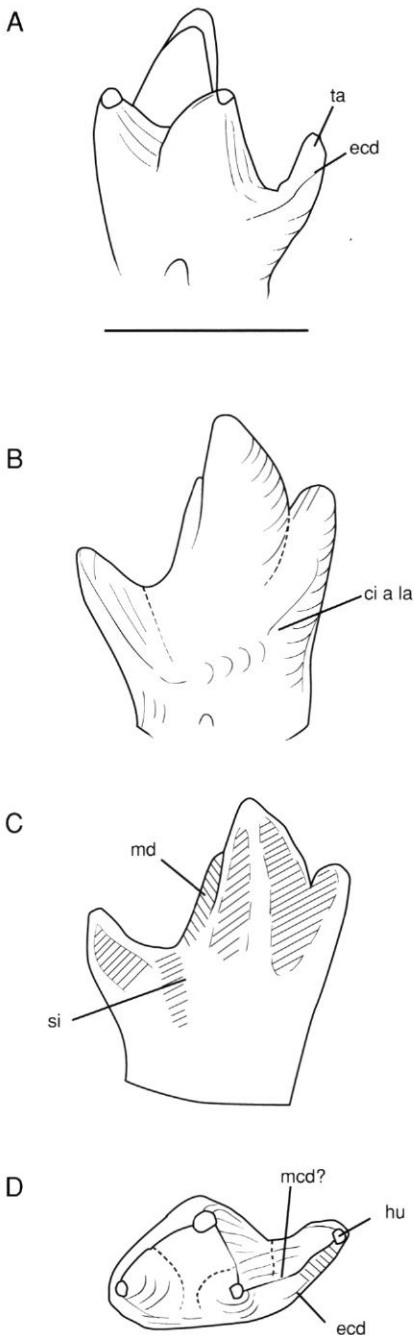


FIG. 9. — *Amphitherium* sp., molaire inférieure BMNH M 36822. A, vue linguale ; B, vue labiale ; C, la même, avec facettes d'usure ; D, vue occlusale. Échelle : 1 mm.

plus est fondée sur une estimation, ne saurait fonder une relation phylogénétique ; mais, surtout, nous interprétons cette direction du mouvement chez *Amphitherium* comme un caractère primitif (voir ci-dessous).

2. Le nombre des molaires qui serait en augmentation depuis *Kuehneotherium* dans la lignée Dryolestoidea ; or, le nombre estimé de molaires par Mills (1984) chez *Kuehneotherium* est de six, comme chez *Amphitherium* (Butler comm. pers. 1997) ; là encore, il s'agirait donc du maintien d'un caractère primitif, comme celui des facettes d'usure A et B sur le protoconide de certaines molaires.

3. Le cingulum antéro-labial lierait *Amphitherium* avec les symétrodontes et les dryolestoïdes ; on peut encore interpréter ce caractère comme primitif ; on le trouve aussi, plus ou moins développé, sur les molaires de *Peramus* BMNH 47339, et son développement est également variable selon la molaire d'*Amphitherium* considérée.

4. L'inégalité des racines des molaires : c'est le cas aussi pour les « péramura » d'Anoual (voir ci-dessous) et, semble-t-il, pour la molaire de *Palaeoxonodon* ; mais l'inégalité est beaucoup plus accentuée chez les dryolestides.

5. Le paraconide incliné vers l'avant : sur l'échantillon considéré au moins (BMNH 36822), le paraconide est totalement redressé ; ce caractère est donc variable et ne peut pas constituer un lien avec les dryolestoïdes ; en tout cas, il n'est jamais « shelf-like », de type dryolestoïde.

6. Le cingulum de la dernière prémolaire se retrouve aussi chez les symétrodontes et *Prokennalestes*.

Enfin, le processus angulaire est équivalent chez *Amphitherium* et les Zatheria de l'avis même de Prothero. L'allongement du talonide et son empiètement sur le trigonide adjacent sont considérés comme autapomorphies ; mais la présence d'une métacristide séparée d'une faible entocristide et la présence d'un minime bassin du talonide (BMNH 36822), un caractère jamais mentionné auparavant sur cet échantillon, constituent sans aucun doute une apomorphie partagée par les Zatheria (le talonide n'est pas, contrairement aux affirmations de Prothero, plus développé chez *Palaeoxonodon*, mais il l'est davantage dans le

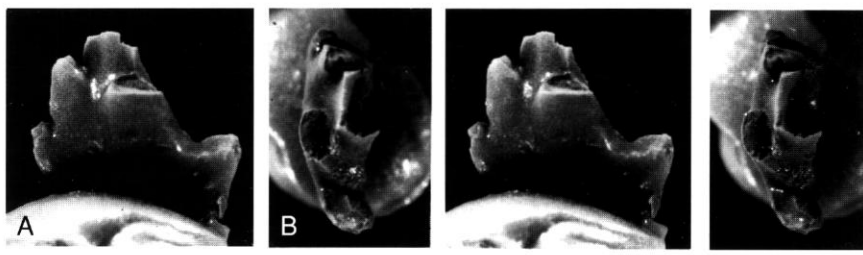


FIG. 10. — *Magnimus ensomi* n.g., n.sp., molaire inférieure droite DORCM GS 332. A, vue linguale ; B, vue occlusale. Stéréophotos. Échelle : 1 mm.

sens tribosphénique). Il nous apparaît donc qu'*Amphitherium* constitue plus vraisemblablement le groupe-frère des *Zatheria*.

Reste la question des rapports de ce genre avec *Palaeoxonodon*, tous deux du Jurassique moyen anglais. Malheureusement, ce dernier genre n'est actuellement connu que par la molaire-type où le paraconide manque et par une autre molaire également dépourvue de paraconide. Dans les deux genres, le trigonide est différent de celui de *Peramus* : plus resserré, dépourvu de cuspule antéro-lingual mais pourvu d'un cingulum antéro-labial, paraconide et métaconide sur le même plan lingual. Cependant, il apparaît que les deux genres diffèrent l'un de l'autre, par la taille (un peu plus faible chez *Palaeoxonodon*), par le métaconide mieux détaché du protoconide en vue postérieure chez ce dernier et présentant un début de creusement par le paracone, donc un mouvement masticatoire différent de celui d'*Amphitherium* ; mais surtout le talonide y est moins incliné distalement et ne chevauchait probablement pas la dent adjacente ; enfin, il n'y a pas de ressaut sur la métacristide chez *Amphitherium*. Si la distinction des deux genres paraît donc justifiée, la ressemblance entre eux parle aussi en faveur de la position d'*Amphitherium* au voisinage de la lignée *Zatheria* et le mélange de caractères plus primitifs et plus spécialisés d'*Amphitherium* par rapport à *Palaeoxonodon* témoigne qu'il s'agit d'une lignée-soeur.

NOUVEAUX SPÉCIMENS

C'est dans ce contexte confus que viennent s'inscrire deux nouvelles dents de Purbeck et trois dents d'Anoual.

Les molaires inférieures récemment découvertes par P. Ensom dans la Formation Purbeck (DORCM GS 332 et 621(m3 ?)), elles-mêmes légèrement différentes l'une de l'autre par les détails morphologiques, sortent de la marge de variation de l'hypodigme de *Peramus* (Simpson 1928) par la taille plus grande (lg = 1,35 mm contre 1,20 mm pour la plus longue molaire de *Peramus tenuirostris*), par le paraconide relativement un peu plus petit et surtout par le talonide plus évolué ; ceci est surtout vrai pour DORCM GS 332 (brisée labialement sur toute sa longueur : Figs 10, 11) : ce talonide n'est pas incliné lingualemment comme dans cette espèce, mais est bien délimité lingualemment par une entocristide nette et il existe un véritable bassin du talonide ; par ailleurs, on peut identifier trois saillies sur le bord de ce bassin, dont une linguale, donc un entoconide (signalé aussi sur certaines molaires de *Peramus*). Deux petites saillies soulignent la base du cuspule antéro-lingual.

DORCM GS 621 (lg = 1,08 mm + (talonide incomplet) ; la = 0,62 mm (0,51 pour la plus large molaire de *Peramus tenuirostris*). Sur cette molaire (Fig. 12), dont l'émail est altéré, la crête linguale du cuspule antéro-lingual se poursuit par un court bourrelet ; labialement, une autre petite saillie antéro-basale isole un sillon antérieur correspondant à l'engrènement avec le talonide de la dent adjacente.

L'état incomplet de ces dents ne permet pas une identification certaine, bien que la constitution du talonide laisse soupçonner la présence d'un taxon plus évolué que *P. tenuirostris* ; leur statut sera discuté avec celui des molaires supérieures (p. 120).

Des trois dents d'Anoual, SA 122 est la plus

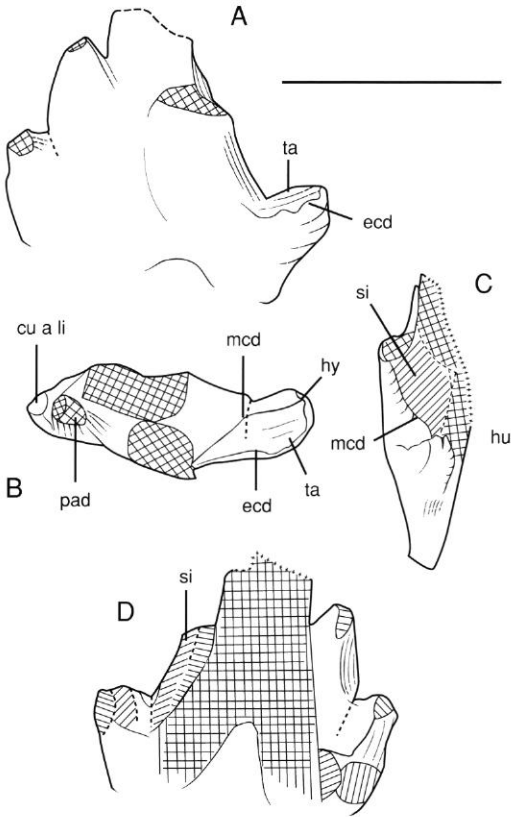


FIG. 11. — *Magnimus ensomi* n.g., n.sp., molaire inférieure DORCM GS 332. A, vue linguale ; B, vue occlusale ; C, vue antérieure ; D, vue labiale. Échelle : 1 mm.

complète (Fig. 13). Cette petite molaire inférieure gauche ($lg = 0,71$ mm ; $la = 0,55$ mm) est très caractéristique, présentant en particulier un trigonide resserré, où le protoconide, légèrement concave lingualement, fortement convexe labialement, est très légèrement incliné vers l'arrière à son sommet. Le métaconide, à peu près de même volume que le paraconide, est situé plus bas et légèrement moins élevé, et de position plus linguale. Il est entièrement masqué en vue labiale par le protoconide. Le paraconide, légèrement incliné antérieurement, est ceinturé lingualement par un bourrelet qui part du bord antérieur du métaconide, et qui culmine à l'avant en un cuspule antéro-lingual ; celui-ci est séparé par une encoche verticale d'un plus petit cuspule labial, lui-même prolongé par un bourrelet qui ceinture

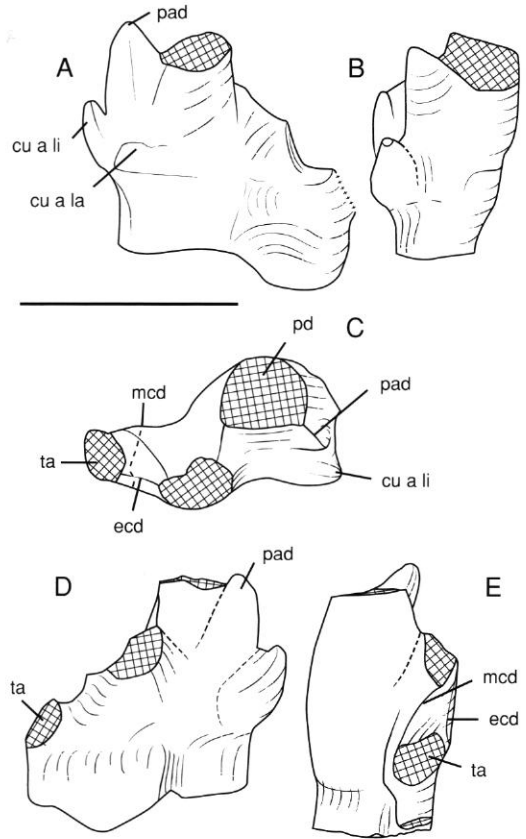


FIG. 12. — ? *Magnimus ensomi*, molaire inférieure gauche DORCM GS 621. A, vue labiale ; B, vue antérieure ; C, vue occlusale ; D, vue linguale ; E, vue postérieure. Échelle : 1 mm.

toute la base du protoconide ; cette encoche est donc un peu décalée labialement. Le talonide est court et situé relativement haut sur la couronne. Distalement, son bord occlusal forme une arête transversale légèrement concave où l'on peut isoler un gros tubercule disto-labial, interprété comme hypoconide ; celui-ci est relié au métaconide par une métacristide distale très nette. Du bord lingual de l'arête transversale, qui ne culmine pas à ce niveau en un tubercule distinct (hypoconulide), part lingualement une côte émoussée et légèrement anguleuse (ébauche d'entoconide ?), l'entocristide ; entre les deux cristides se trouve donc délimité un bassin très étroit, esquisse d'un bassin du talonide. Dans leur courte partie conservée, les deux racines sont restées accolées ; la racine distale est un peu plus longue

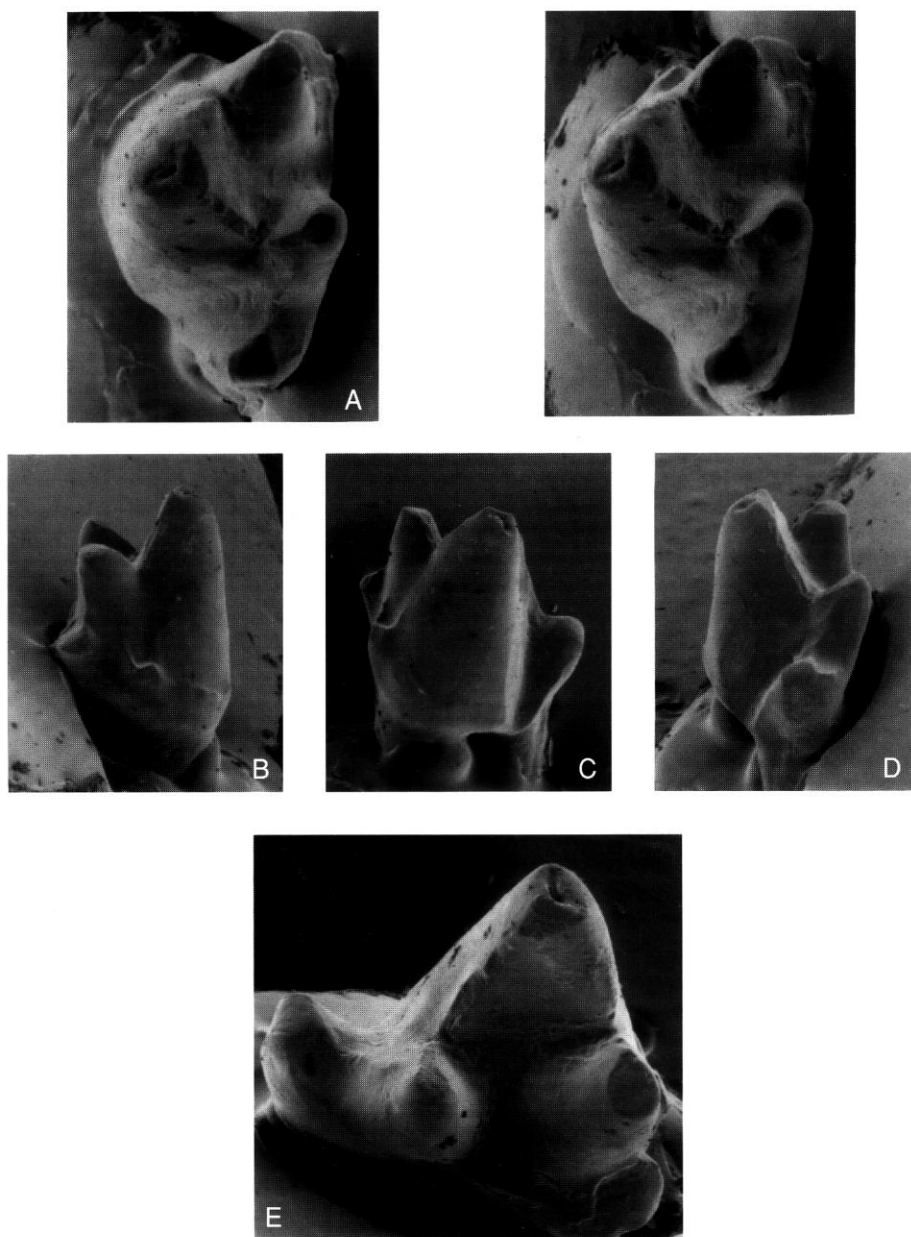


FIG. 13. — *Minimus richardfoxi* n.g., n.sp., molaire inférieure holotype SA 122. **A**, vue occlusale, stéréophotos ; **B**, vue antérieure ; **C**, vue labiale ; **D**, vue postérieure ; **E**, vue linguo-occlusale. Échelle : 0,5 mm.

que la racine antérieure du côté lingual, tandis que du côté labial la racine antérieure saille assez fortement, ceci étant lié à la convexité du protoconide. Une facette d'usure transversale marque

la base postérieure du protoconide, et la face labiale du métaconide est creusée par un sillon net. Une surface moins nette peut être décelée sur la face antérieure de l'hypoconide. Il existe

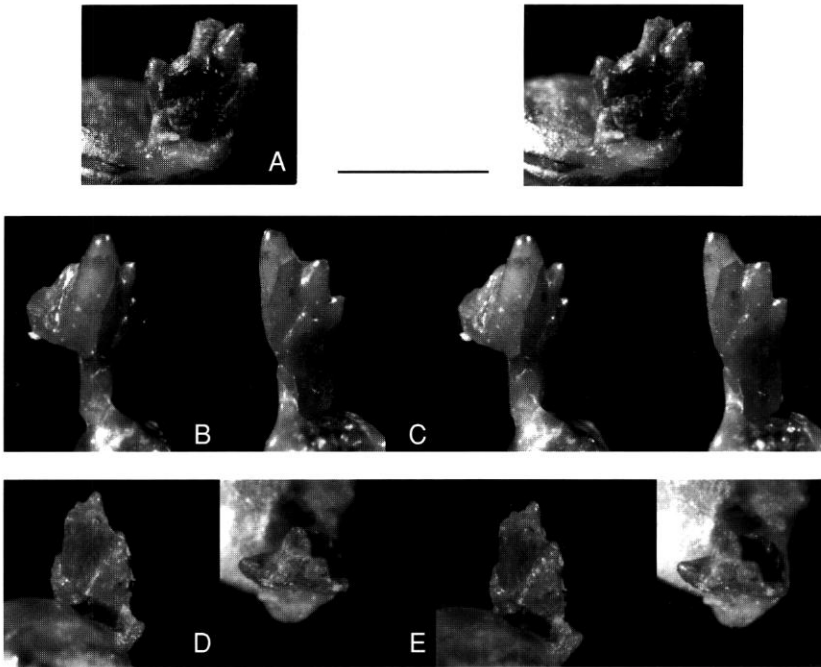


FIG. 14. — *Minimus richardfoxi* n.g., n.sp. **A**, molaire inférieure Sa 64, vue linguale ; **B**, molaire inférieure SA 10, vue labiale ; **C**, la même, vue antérieure ; **D**, molaire inférieure SA 64, vue postérieure ; **E**, la même, vue occlusale. Stéréophotos. Échelle : 1 mm.

enfin une facette de contact sur la face distale du talonide.

SA 10 (Figs 14B, C, 15), une petite molaire inférieure droite (lg = 0,72 mm ; la = 0,52 mm), a déjà fait l'objet d'une description et d'une comparaison détaillées (Sigogneau-Russell *et al.* 1990). Il convient de compléter cette description en insistant sur la présence et l'orientation d'un sillon d'usure paraconal qui creuse la face labiale du métaconide, formant donc un angle net avec la facette d'usure postérieure du protoconide, et la présence d'une faible entocristide distincte de la métacristide qui s'annonce, elle, très aiguë (le talonide est brisé) ; il n'est donc pas douteux qu'un petite zone du talonide était enfermée entre ces deux crêtes et que l'hypoconide et en tout cas l'hypoconulide se projetaient un peu labialement. En revanche, le paraconide est étalé antérieurement par rapport au protoconide ; il y a donc, non une mais deux facettes d'usure entre eux (A et 2 de Crompton 1971) : une sur la paroi postérieure du paraconide et une sur la face

antérieure du protoconide. Une situation voisine peut s'observer sur certaines ml de *Peramus* mais elle est surtout très semblable à celle d'un tinodontide triasique, par exemple SNP 113 L. La principale différence entre SA 10 et SA 122 concerne le bourrelet labial, dont il n'est pas certain qu'il était complet sur la première dent.

SA 64 (Figs 14D, E, 16) est une molaire inférieure gauche aussi petite (lg = 0,72 mm ; la = 0,43 mm) et initialement très bien conservée, mais qui a subi des dommages après sa découverte ; le métaconide en particulier est brisé, de sorte que sa taille par rapport à celle du paraconide ne peut être établie ; il était là encore un peu plus lingual que le paraconide. Comme les précédentes, cette dent présente un cuspule antéro-lingual développé et redressé, mais le cingulum antérieur lingual est plus discret ; au contraire, le cuspule antéro-labial se poursuit, ici, en un bourrelet sur presque toute la base du protoconide, comme sur SA 122 ; mais il n'y a pas d'encoche antéro-labiale. La compression du tri-

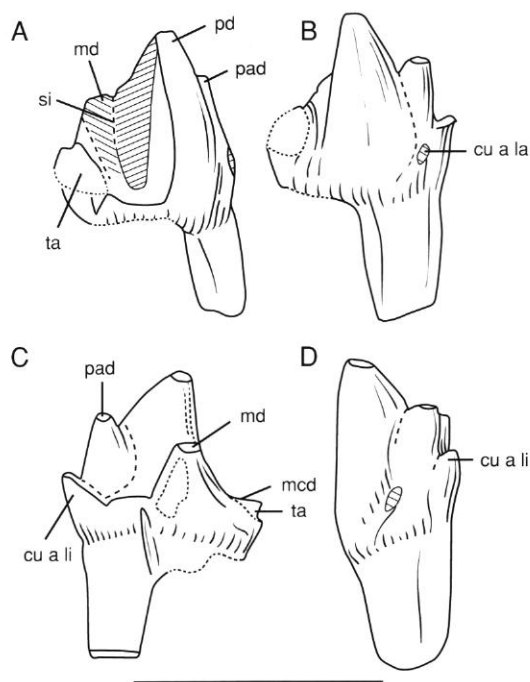


FIG. 15. — *Minimus richardfoxi* n.g., n.sp., molaire inférieure SA 10. **A**, vue labiale avec facettes d'usure ; **B**, vue labiale ; **C**, vue linguale ; **D**, vue antérieure. Échelle : 1 mm.

gonide est un peu moins accentuée. Le talonide de SA 64 est plus simple que celui de SA 122 : il montre un grand tubercule unique, se projetant quelque peu labialement et relié à la crête émanée du métaconide, interprétée comme une métacristide distale, très aiguë comme sur les deux dents précédentes ; l'entocristide est aussi faible que sur SA 10, donc moins nette que sur SA 122 et la minime partie du talonide enfermée entre les deux crêtes est étroite, inclinée lingualement et moins nettement concave. La racine postérieure de SA 64 est, lingualement, nettement plus étendue antéro-postérieurement que la racine antérieure ; celle-ci est plus arrondie labialement, parce que aplatie antéro-postérieurement comme sur SA 10. On retrouve la même facette d'usure verticale sur la face postérieure du protoconide et une facette redressée creusant ici encore ce qui reste de la face labiale du métaconide ; et on observe, comme sur SA 122 et SA 10, deux facettes d'usure indépendantes sur la paroi antérieure du trigonide.

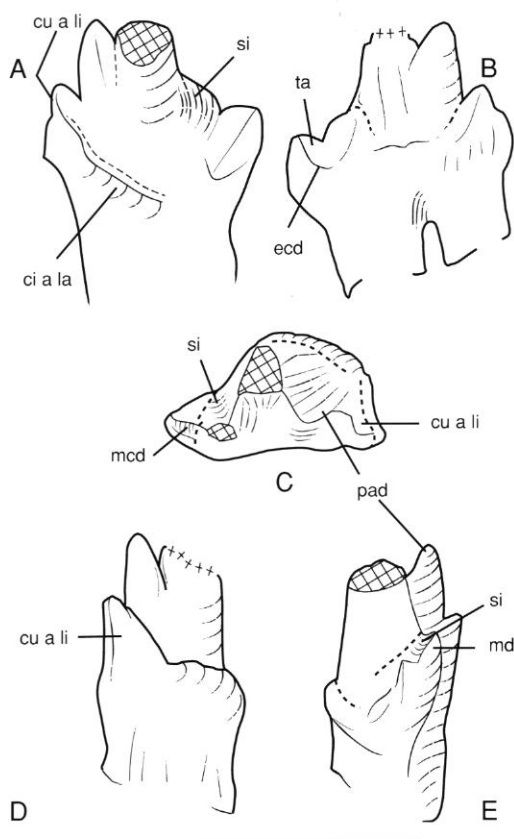


FIG. 16. — *Minimus richardfoxi* n.g., n.sp., molaire inférieure SA 64. **A**, vue labiale ; **B**, vue linguale ; **C**, vue occlusale ; **D**, vue antérieure ; **E**, vue postérieure. Échelle : 1 mm.

En ce qui concerne l'interprétation de ces dents, nous avons mentionné (Sigogneau-Russell *et al.* 1990) les affinités « pérarmurides » de SA 10, l'incertitude principale concernant le talonide incomplet. La connaissance de celui de SA 64 et surtout de SA 122, et l'identification dans les trois cas, d'un sillon d'usure paraconal creusant la face postérieure du métaconide, d'une métacristide distale et d'une esquisse de bassin du talonide confirment ce rapprochement. Ces dents présentent, il est vrai, une morphologie du trigonide (cuspides aiguës et resserrées, grand développement du cuspule antéro-lingual, reste de cingulum lingual) plus proche de celle de certains tinodontides que ne le sont les molaires de *Peramus* ; mais elles en diffèrent fondamentalement par le mode occlusal : présence d'une méta-

cristide et sillon paraconal sur le métaconide, distinction nette d'une entocristide (même très légère) et de la métacristide, minime bassin du talonide, convexité labiale du protoconide, tous caractères que nous avons relevés sur certaines molaires de *Peramus* (on retrouve d'ailleurs certains des caractères primitifs énumérés ci-dessus chez *Peramus* lui-même, chez qui la racine postérieure paraît aussi plus lingualement disposée ?). Par contre, la présence d'un cingulum labial apparaît comme une spécialisation connue chez les spalacothériides, les dryolestides et *Amphitherium*. La principale différence avec ce taxon se situe au niveau du cuspule antéro-lingual (absent dans ce genre), de la disposition des para- et métaconide et de la constitution du talonide, plus long et moins nettement excavé chez *Amphitherium* ; les racines y sont par ailleurs moins inégales. SA 10 et SA 64 paraissent donc bien se situer sur la tentative prétribosphénique, mais en deçà de *Peramus* et d'*Arguitherium* par l'état primitif du trigonide et le degré de développement du talonide. Quant à *Palaeoxonodon*, la molaire inférieure de ce genre ne présente pas de cuspule antéro-lingual ni de bourrelet lingual ou labial, mais un ressaut sur la métacristide (caractère variable chez *Peramus*). Ces dents représentent donc bien un taxon original.

Légion CLADOTHERIA McKenna, 1975

Sublégion ZATHERIA McKenna, 1975

Infraclasse indet.

Famille indet.

Genre *Minimus* n.g.

ESPÈCE-TYPE. — *Minimus richardfoxi* n.sp.

ÉTYMOLOGIE. — Du latin *minus* (très petit) et *mus* (souris).

DIAGNOSE. — Très petit thérien caractérisé par des molaires inférieures gardant un cuspule antéro-lingual bien développé, prolongé par un bourrelet antéro-lingual. Trigonide très resserré labialement et linguale-ment ; cuspule antéro-labial pouvant être prolongé en bourrelet ; persistance de la facette A ; face postérieure du métaconide creusée en sillon et individualisation d'une métacristide distale. Talonide peu étalé distalement, unicuspidé mais esquissant un bassin incliné linguale-ment. Diffère de *Peramus* et *Palaeoxonodon*

par le trigonide plus resserré, la persistance d'un bourrelet lingual, la présence d'un bourrelet labial, par le talonide nettement moins développé et la séparation plus nette des deux facettes d'usure postérieures du trigonide ; diffère en outre de *Palaeoxonodon* par la persistance du cuspule antéro-lingual ; diffère d'*Arguitherium* et CAM 282 non seulement par le resserrement du trigonide, mais par la présence du cuspule antéro-lingual, du bourrelet labial et le développement relatif beaucoup plus important des para- et métaconide. Enfin, l'inégalité des racines est plus accentuée que dans les trois taxons ci-dessus.

Minimus richardfoxi n.sp.

(Figs 13-16)

HOLOTYPE. — SA 122, molaire inférieure gauche ; lg = 0,71 mm ; la = 0,55 mm.

MATÉRIEL ATTRIBUÉ. — SA 10, molaire inférieure droite ; lg = 0,72 mm ; la = 0,52 mm ; SA 64 molaire inférieure gauche ; lg = 0,72 mm ; la = 0,43 mm.

LOCALITÉ ET ÂGE. — Synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, Maroc ; ? Berriasien.

ÉTYMOLOGIE. — En hommage au Professeur R. C. Fox, qui a bien voulu examiner avec patience et compétence divers autres manuscrits de l'auteur.

DIAGNOSE. — Celle du genre par monotypie.

COMMENTAIRE

Il peut paraître un peu discutable d'attribuer ces trois molaires au même taxon, les différences principales se situant au niveau des bourrelets et de l'angulation du trigonide ; cependant, on observe, comme nous l'avons déjà signalé, sur une même denture de *Tinodon* Marsh, 1879 ou *Peramus tenuirostris*, et encore plus entre deux échantillons différents de cette dernière espèce, une notable variabilité des cuspidés, du bourrelet lingual et de l'angle du trigonide. Les différences observées peuvent s'expliquer par une position différente dans la série dentaire, SA 64 représentant peut-être une première molaire (angulation moindre, absence d'encoche antéro-labiale pour la réception d'un hypoconide).

Gen. indet.

(Figs 17, 18)

SA 11 est une dent inférieure gauche assez grande

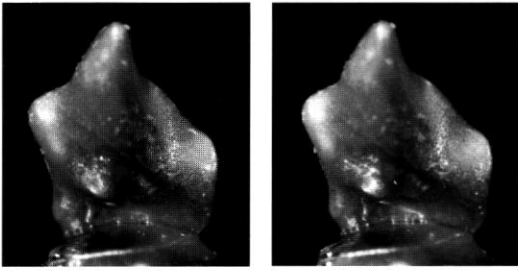


FIG. 17. — Gen. et sp. indet., prémolaire inférieure SA 11, vue labiale. Stéréophotos. Échelle : 1 mm.

(lg = 1,30 mm ; la = 0,58 mm), maintenant très roulée et usée au point qu'il n'en reste, si l'on ose dire, que le « squelette », l'émail ayant été érodé ; en outre, le talonide est incomplet distalement. Le trigonide est ici très aplati ; le paraconide est

légèrement plus labial que le métaconide ; celui-ci est mal différencié du protoconide, au moins dans l'état actuel de la dent ; il est clair qu'il n'y avait pas de cuspule antéro-lingual. Il existe une crête élevée reliant un peu obliquement le métaconide à un talonide étalé distalement ; l'orientation de cette crête et le fait que le sillon paraconal creuse le métaconide, font penser qu'il s'agit bien d'une métacristide. L'hypoconulide n'est pas distinct, mais une concavité verticale creuse la face labiale du talonide. La partie supérieure restante des deux racines reste encore accolée ; elles devaient donc se séparer assez bas ; tout ce que l'on peut dire est que la racine postérieure était un peu plus longue antéro-postérieurement que la racine antérieure. Les deux facettes d'usure antérieures (paroi antérieure du protoconide, paroi postérieure du paraconide) sont bien distinctes. L'aplatissement du trigonide suggère qu'il pourrait s'agir d'une dernière prémolaire molari-

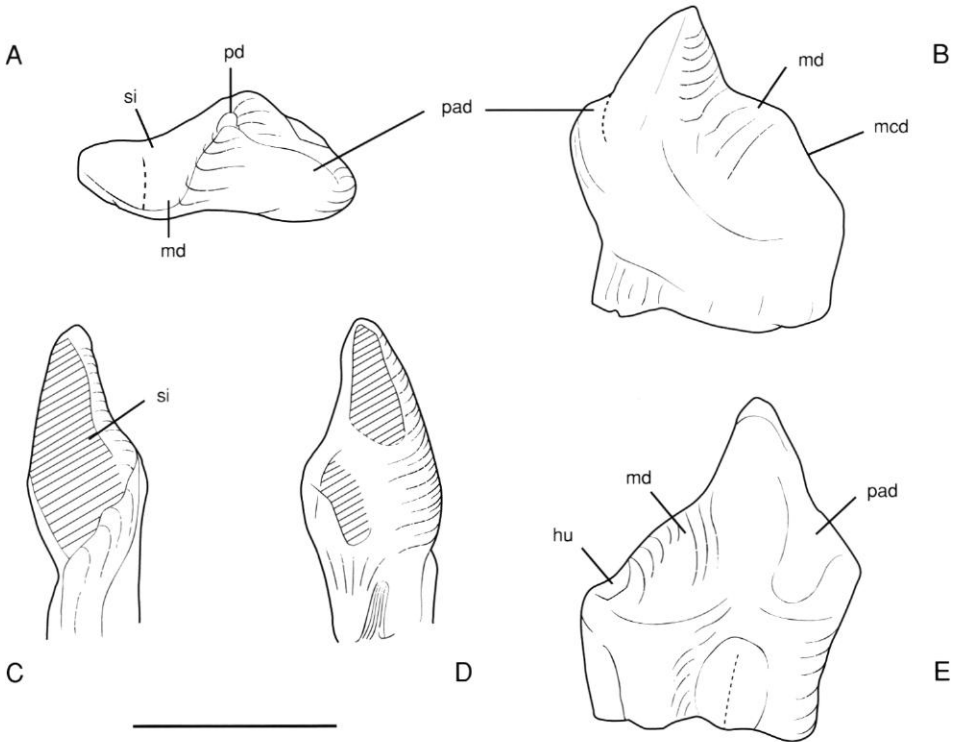


FIG. 18. — Gen. et sp. indet., prémolaire inférieure SA 11. A, vue occlusale ; B, vue labiale ; C, vue postérieure ; D, vue antérieure ; E, vue linguale. Échelle : 1 mm.

TABLEAU 1. — Répartition des caractères des molaires inférieures dans les taxons et spécimens considérés.

	Proto- conid	Para- conid	Paraconid position vs metaconid	Paraconid size vs metaconid	Meta- conid wear	Antero- labial cuspule	Antero- lingual cingulum	Degree of devt of taloid basin	Hypo- conid	Distal meta- cristid	Anterior wear facet
<i>Peramus</i>	inclined or mostly straight	mostly straight	more labial	narrower	labial, ascending	+	+	2	+	+	3 on m1 1 on m2-3
<i>Palaeoxonodon</i>	straight	?	lingual ?	?	light, posterior	0	+	1	0	+	2
<i>Arguimus</i>	straight	variable	labial	= or smaller	posterior	0 - m1 + - m2	0 ?	0	0	0	1
<i>Arguitherium</i> m1	straight	inclined anteriorad	more labial	smaller	labial, ascending	0	+	1	?	+	3
cf. <i>Peramus</i> 1	inclined	vertical	more labial	smaller	0 ?	+	+	?	?	0	3 ?
cf. <i>Peramus</i> 2	strongly inclined	?	more lingual	larger	0	0	+	0	0	crest, not homologous	?
Porto Dinheiro molar	slightly inclined	?	more lingual	= ?	?	0	+	0	pseudo	0	?
<i>Vincelestes</i>	inclined posteriorly	shelf-like, inclined anteriorad	lingual	larger	posterior	0	0	0	0	crest, not homologous	2
CAM 283	straight	straight	more labial	= ?	labial, ascending	+	0	0	0	0	3
GS 332	straight ?	straight	more labial	smaller	labial, ascending	+	0 ?	2	+ ?	+	3
GS 621	straight ?	straight	more labial	smaller ?	labial, ascending	+	+	?	+ ?	+	1
SA 122	inclined	inclined anteriorad	more labial	=	labial, ascending	+	+	1	+	+	-
SA 10	slightly inclined	straight	more labial	=	labial, ascending	+	+	?	?	+	3
SA 64	?	straight	more labial	?	labial, ascending	+	+	very small	0	+	3
SA 11	inclined	inclined anteriorad	=	= ?	labial, ascending	0	+ ?	0	0	0	3

forme ; cette dent évoque d'ailleurs de façon étonnante la dernière prémolaire d'*Arguimus* mais le paraconide y est plus développé ; elle rappelle aussi CAM 282, mais para- et métaconide sont plus développés, le premier est incliné vers l'avant et non précédé d'un cuspule lingual. Quoi qu'il en soit, SA 11 a dû appartenir à un autre taxon que les deux dents précédentes et s'il s'agit bien d'une dernière prémolaire, son caractère molari-forme confirmerait son inclusion dans la tentative prétribosphénique.

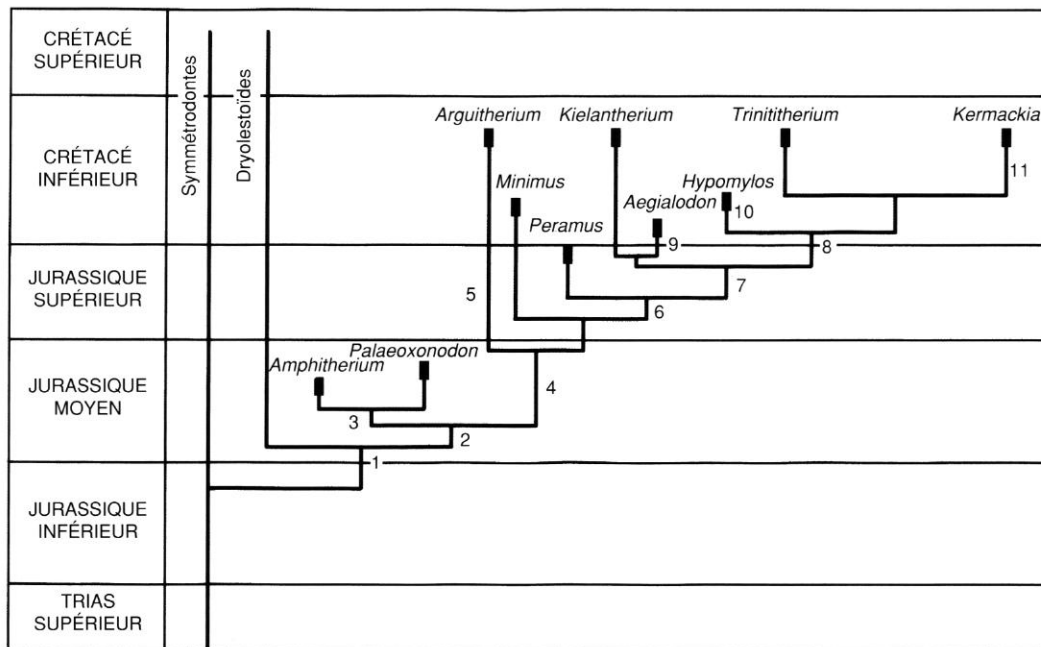
Ces nouvelles dents témoignent d'une diversification insoupçonnée des mammifères prétribosphéniques, diversification tant morphologique que phylogénétique. Les relations que l'on peut envisager entre les taxons connus par les dents inférieures et considérés dans cet article pourraient être celles envisagées dans le Tableau 2. Par ailleurs, et dans l'état actuel des connais-

sances, rien ne permet de relier, du point de vue dentaire, les mammifères de grade péramuraux aux monotrèmes du Crétacé moyen tels que représentés par *Steropodon* Archer *et al.*, 1985, *Kollikodon* Flannery *et al.*, 1995 et, probablement, *Ausktribosphenos* Rich *et al.*, 1997. Il semble bien que cette lignée se soit individualisée très tôt des autres thériens (« *no later than the Jurassic* », Flannery *et al.* 1995 : 419), en suivant un certain parallélisme avec la lignée tribosphénique : le cas des docodontes témoigne qu'un tel parallélisme dentaire est tout à fait plausible.

MOLAIRES SUPÉRIEURES

Le problème des « péramuraux » se complique encore avec les dents supérieures attribuées à quelques-uns des taxons précédemment mentionnés.

TABLEAU 2. — Distribution des taxons représentés par des molaires inférieures et leurs possibles relations. 1, disparition du bourrelet lingual sauf cuspile antéro-lingual ; vrai processus angulaire ; 2, accroissement du talonide ; métacristide distincte de l'entocristide ; esquisse de bassin du talonide ; 3, disparition du cuspile antéro-lingual ; 4, métaconide creusé sur la face labio-postérieure ; 5, très petit paraconide incliné vers l'avant ; disparition du cuspile antéro-lingual ; 6, hypoconide ; tendance à disparition de facette A ; 7, trisphéniole ; 8, perte du cuspile antéro-lingual ; 9, 11, entoconide ; 10, très petit paraconide incliné vers l'avant. Les dents CAM 283 et SA 11, considérées comme des prémaïres, n'ont pas été prises en considération dans cet essai phylogénétique.



Légion CLADOTHERIA McKenna, 1975

Sublégion ZATHERIA McKenna, 1975

Infraclasse PERAMURA McKenna, 1975

Famille PERAMURIDAE Kretzoi, 1946

Genre *Peramus* Owen, 1871

(Fig. 19)

En effet, Clemens et Mills, dans leur révision du genre *Peramus* (1971), attribuèrent à ce genre, suivant apparemment une suggestion initiale de Kermack et Mills (Clemens & Mills 1971 : 90) et sur de solides arguments morphologiques et fonctionnels, un maxillaire pourvu de huit post-canines fragmentaires dont les derniers éléments se télescopent maintenant un peu les uns dans les autres. Depuis lors, toutes les considérations sur les Peramuridae – ou les Peramura – sont fondées sur les dentures inférieure et supérieure conjointes, sans qu'il soit jamais fait mention du caractère toujours un peu aléatoire d'une telle association. Citons en particulier Crompton

(1971), dans son étude de l'évolution de l'occlusion chez les mammifères thériens, qui en outre fonde son analyse de *Peramus* sur un lot complet de facettes d'usure des molaires supérieures [dont Clemens & Mills avaient pourtant écrit (p. 101) que « *wear facets cannot be clearly delimited* » et ils précisaient (p. 94) « *only one or two surfaces that are clearly the result of wear could be found, for example on the crests* » en raison de la jeunesse relative de l'animal, de sa petite taille et de la conservation imparfaite] ; ou l'analyse par ailleurs précieuse et plus récente de Prothero (1981).

Ces molaires supérieures attribuées à *Peramus* (Fig. 19), en fait difficiles à interpréter en raison de leur mauvais état de conservation au niveau antérieur et labial, sont caractérisées par une relative compression antéro-postérieure, un ectoflexus marqué (l'un et l'autre exagérés par la déformation ?), la position linguale du métacone, qui reste petit (mais variable selon les molaires) et

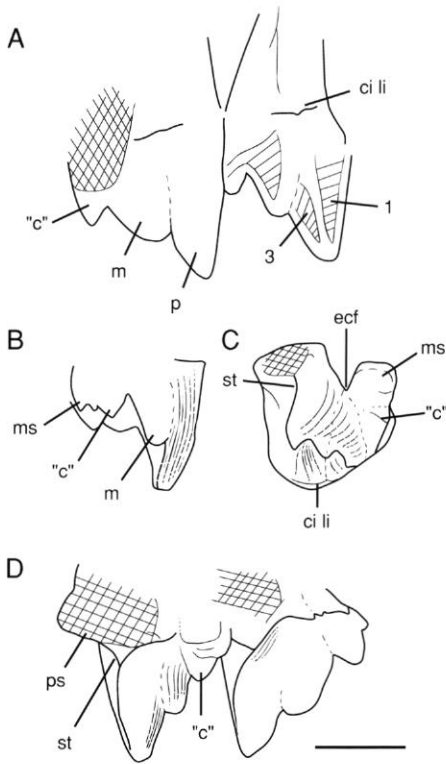


FIG. 19. — *Peramus tenuirostris*, molaire supérieure BMNH 21887. **A**, vue postéro-linguale de M1-M2 ; **B**, vue postérieure M1 ; **C**, vue occlusale M1 ; **D**, vue labiale M1-M2. « c », voir texte ; ci li, cingulum lingual ; cu, cusple lingual ; ecf, ectoflexus ; m, métacone ; ms, métastyle ; p, paracone ; ps, parastyle ; s, sillon lingual du stylocone ; st, stylocone. 1, 3, facettes d'usure (selon Crompton 1971). Échelle : 1 mm.

faiblement détaché du paracone, la présence d'un modeste cingulum lingual, une faible prépara-crista orientée plus verticalement que transversalement, un tubercule « c » accentué, un stylocone considéré par les auteurs antérieurs comme particulièrement petit et apparemment situé en retrait par rapport au bourrelet labial (mais il n'est pas impossible qu'il soit en fait altéré et donc ait été sous-estimé), un métastyle double et une région parastylaie modérément développée emboîtant la dent antérieure. Le nombre de racines y est, pour M1, de trois, pour M2, « *probably three* » et pour M3, deux (Clemens & Mills 1971).

Les principales questions concernent l'interprétation que l'on peut donner au métacone et au cus-

pule « c », au degré de développement et à la position du stylocone et à la signification du cingulum lingual, ce qui revient à se demander si de telles molaires dérivent directement de celles des tinodontides primitifs ou par l'intermédiaire d'une étape dryolestoïde (les plus anciens dryolestoïdes connus sont du Bathonien anglais).

Tout ce que je suis tentée d'appeler le « mythe *Peramus* » en tant que précurseur tribosphénique (pour les molaires supérieures) repose en fait sur la position linguale du métacone. Ce tubercule représente-t-il une néoformation (Crompton 1971) ou bien, comme l'interprètent en particulier Kermack *et al.* (1968) et Prothero (1981), est-il homologue du tubercule C (Crompton 1974, fig. 7D) des molaires supérieures de Theria primitifs (tinodontides) ? L'étude morphologique du matériel triasico-jurassique (*Kuehneotherium* et surtout *Woutersia*, Fig. 20) semble confirmer la seconde interprétation : il existe dans ce dernier genre deux tubercules linguaux accolés, offrant les mêmes relations que les para- et métacone chez *Peramus*, le tubercule postérieur étant presque sur le même plan lingual que le paracone (donc plus lingual que le stylocone) et plus proche de lui que ne l'est le stylocone [contrairement à la figuration de Crompton (1971), mais conformément à la figuration originelle de Kermack (1968) et comme on a pu le vérifier sur les échantillons de Saint-Nicolas] : le métacone existerait bien déjà chez ces formes et ne serait donc pas une formation *de novo* dans la lignée tribosphénique, mais primitif pour les Theria ; et ce serait son dédoublement (cusple « c »), présent dès le Bathonien et sans doute corrélatif de l'élargissement transversal de la dent, qui serait secondaire (et d'ailleurs pas nécessairement homologue chez les non-tribosphéniques et les tribosphéniques). En outre, dans les lignées spalacothériides et cladothères, dont les molaires s'élargissent encore davantage transversalement, le métacone migrerait labialement. Si cette interprétation est exacte, la facette occlusale 3 des Zatheria (Crompton 1971), sur la face postérieure du paracone, serait homologue des facettes 3 + B des tinodontides (Crompton 1971), d'ailleurs non distinctes chez les thériens primitifs examinés ; mais, alors que la facette B entre en occlusion avec la face antérieure du paraconide chez

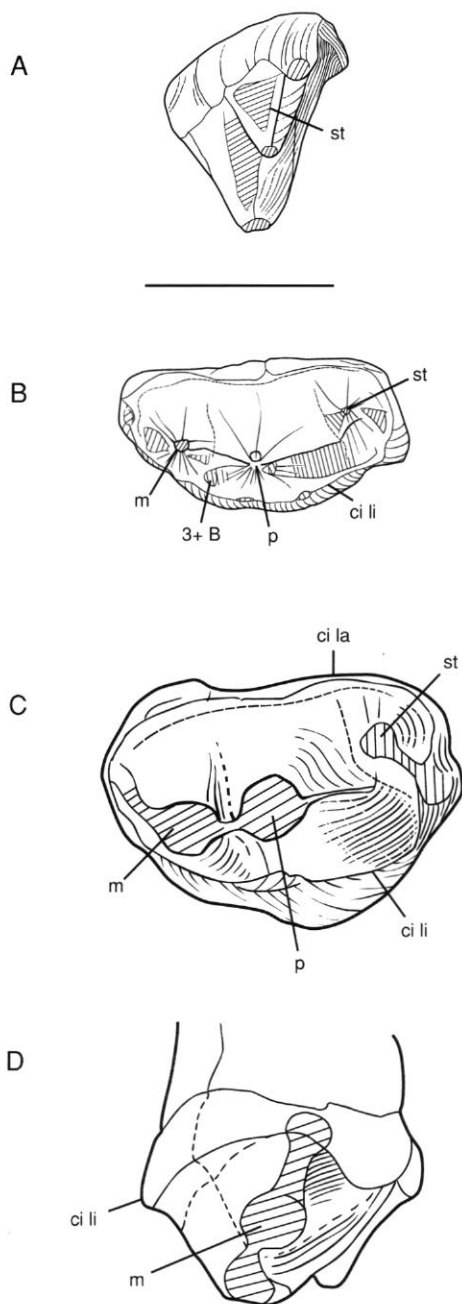


FIG. 20. — **A, B**, *Kuehneotherium* sp., molaire supérieure SNP 703W. **A**, vue antérieure ; **B**, vue occlusale ; **C**, *Woutersia mirabilis*, molaire supérieure SNP 52W, vue occlusale ; **D**, vue postérieure. Pour les abréviations, voir Fig. 18. ci la, cingulum labial ; B, facette d'usure (selon Crompton 1971). Echelle : 1 mm.

les Theria primitifs dépourvus de talonide et dont le paraconide n'est pas directement aligné avec la protoconide, la facette 3 répond, dans la lignée tribosphénique, à la facette de la face antéro-labiale du talonide qui se développe (« *metacone-hypoconid shear* »). Il y aurait donc modification occlusale en passant des Theria primitifs (tinodontides) à la lignée prétribosphénique. Depuis la rédaction de ces lignes, Hopson a publié dans un Abstract (1997) une interprétation selon laquelle *Amphitherium* et *Peramus* « *do not possess a cusp C [= "C" de Crompton] distinct from the metacone. Therefore cusp C and the metacone appear to be homologous* » (p. 53A). Cette élégante façon de résoudre le problème repose vraisemblablement sur l'interprétation du tubercule situé, chez *Peramus* (faut-il redire que la molaire supérieure d'*Amphitherium* est inconnue) labialement au métacone, sur la postparacrista, comme un composant du métastyle ; pourtant, si ce tubercule est en effet moins proche du métacone que ne le schématise Crompton (1971, fig. 5A), il reste bien distinct du métastyle, en particulier sur la M1 ; et nous l'interprétons comme un tubercule supplémentaire « c » (Crompton 1971). Je considère donc que le métacone de *Peramus* et de la lignée tribosphénique est homologue du tubercule C des tinodontides ou en tout cas des woutersiides.

Le stylocone de *Peramus*, peut-être moins réduit qu'on ne le considère généralement, paraît bordé labialement par un bourrelet comme chez certains tinodontides. Là encore, cette situation serait primitive ; et la position tout à fait labiale qu'il occupe chez la plupart des dryolestoides, comme chez les tribosphéniques, serait dérivée [cependant, il est situé en retrait chez *Henkelotherium* Krebs, 1991, *Comotherium* Prothero, 1981 ou *Melanodon* Simpson, 1927 (Prothero 1981) ; mais on peut considérer que ceci est secondaire, car sur des molaires inédites de dryolestoides du Bathonien de Kirtlington, il est déjà tout à fait labial (Fig. 21D)]. En outre, la molaire supérieure de *Peramus* reste relativement étroite transversalement, davantage que chez les dryolestoides, ce qui confirme un rapprochement avec les tinodontides. Cependant, redisons que la région antérieure des molaires du seul spécimen de *Peramus* est d'interprétation très discutable ; il

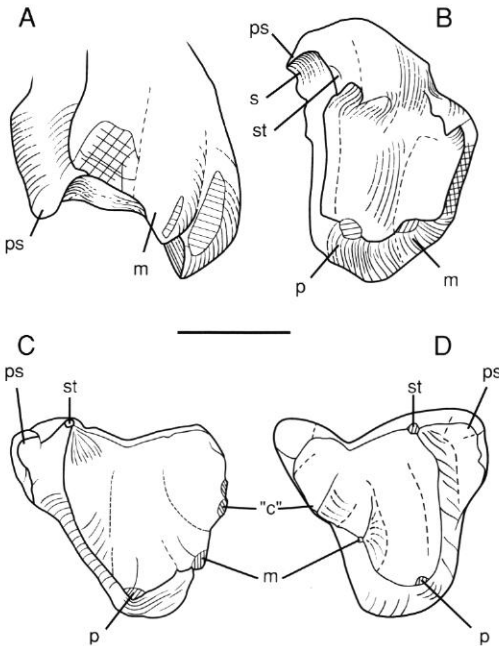


FIG. 21. — A, B, *Palaeoxonodon ooliticus*, dernière molaire supérieure BMNH M 36504. A, vue postérieure ; B, vue occlusale ; C, ? *Paleoxonodon ooliticus*, molaire supérieure BMNH M 36512, vue occlusale ; D, dryolestide indet. du Bathonien anglais, molaire supérieure BMNH M 36532, vue occlusale. Echelle : 1 mm.

n'est pas impossible que le stylocone ait été bien développé et entièrement labial, donc non conservé ; l'absence apparente de sillon sur la face linguale du stylocone n'est pas non plus assurée. Sur ce point si important, l'incertitude persiste.

Quant au bourrelet lingual légèrement cuspidé, doit-il être considéré comme une ébauche de protocone (Butler 1990), donc comme un caractère dérivé, ou comme un reliquat (Crompton 1971) chez des formes qui, descendant de tinodontides et comme le suggère Fox (1975), avaient semble-t-il « intérêt » à perdre cet encombrant bourrelet des thériens primitifs pour une occlusion plus précoce ? Il semblerait en tout cas, au vu de ces divers arguments, que la denture de *Peramus* soit directement dérivée de celle des tinodontides, sans passer par une étape dryolestoïde. En résumé, les spécialisations de ces molaires supérieures de *Peramus tenuirostris* par rapport à celles des Theria primitifs sont la relative

compression transversale, la présence d'un ectoflexus, d'un cuspsule « c », la possible réduction du stylocone, le contact fonctionnel métacone-hypoconide, la présence d'un lobe parastylaire, l'acquisition d'une troisième racine.

Si l'attribution de ces dents au genre *Peramus* est exacte, il existe un décalage entre l'évolution des molaires supérieures et des molaires inférieures, le talonide se formant (Crompton 1971 ; Fox 1975) avant que le protocone ne s'esquisse, cette formation étant corrélative d'un mode occlusal différent. En fait, alors que l'on dispose de toute une série de dents inférieures avec le talonide à divers stades évolutifs (*Peramus*, *Kielantherium*, *Trinititherium* Butler, 1978, *Hypomylos*, *Kermackia* Slaughter, 1971) on ne connaît aucun intermédiaire morphologique entre la molaire supérieure sans protocone de *Peramus* et la molaire parfaitement tribosphénique : *Picopsis* Fox, 1980 ou *Potamotelses* Fox, 1972 semblent constituer les étapes les plus primitives pour ce caractère, mais ces formes du Campanien sont elles aussi des reliques (*Picopsis* étant dérivé à d'autres égards). De même, le creusement vertical du métaconide par le paracone semble précéder le creusement du stylocone par le protoconide.

Légion CLADOTHERIA McKenna, 1975

Sublégion indet.

Infraclasse indet.

Famille indet.

(Figs 7, 21, 22)

L'attribution de molaires supérieures au genre bathonien *Palaeoxonodon* défini, nous l'avons vu, sur une molaire inférieure, peut-elle contribuer à résoudre les questions posées par l'interprétation de *Peramus* ? En effet, Freeman associa (1976, 1979) à la molaire inférieure type, trois molaires supérieures [BMNH M 36504 (Fig. 21A, B), BMNH M 36530 et BMNH B36512 (Fig. 21C)], « chiefly because they are similar in size to the two lower molars » ; ces dents ne furent pas prises en compte dans l'analyse de Prothero (1981). Butler (1990) reprend pourtant cette identification, attribuant à M 36504 une position – très vraisemblable – de dernière molaire. Cependant, sur M 36504, le métacone occupe

une position plus linguale que sur M 36530 et 36512 (sans atteindre celle observée chez *Peramus*) ; or, chez les dryolestoïdes chez qui cette dernière molaire est connue, le métacone y occupe la même position relative que sur les molaires les plus antérieures. Il semblerait donc que, si M 36504 représente une molaire supérieure de *Palaeoxonodon*, les deux autres, 36512 et surtout 36530 représenteraient plutôt des dryolestoïdes [quoiqu'elles soient un peu différentes des dryolestoïdes du même gisement, en particulier dans la région parastylaire (Fig. 21D)]. Cependant, même M 36504 est plus large transversalement que ne le sont les molaires de *Peramus* (donc plus spécialisée dans un sens dryolestoïde), la preparacrista est plus transversale (un peu comme chez les dryolestoïdes) et le stylocone, bien développé, est entièrement labial, tous caractères de dryolestoïde ; enfin, il n'y a pas trace de bourrelet lingual. Autrement dit, à quelque taxon qu'elle appartienne, M 36504 est morphologiquement intermédiaire entre une dent de type dryolestoïde et une dent de *Peramus* (avec, en particulier, la même relation métacone-paracone), un peu comme l'était la molaire inférieure, avec l'absence de creusement du métaconide labial mais la présence d'une métacristide. Il faut admettre alors, soit que *Peramus* ait passé par une étape « dryolestoid-like », soit, ce qui est plus vraisemblable, que « *Palaeoxonodon* » (M 36504) se situe sur une branche latérale par rapport à *Peramus*, plus spécialisée au niveau du bourrelet lingual, de la migration labiale du stylocone, de l'élargissement transversal. C'est à une conclusion similaire qu'avait mené l'analyse de la molaire inférieure de ce genre.

En 1990, Brunet *et al.* attribuèrent aux Peramuridae le genre *Abelodon* créé pour une molaire supérieure relativement grosse du Barrémien du Cameroun : cette dent, malheureusement assez endommagée (Fig. 22), est large transversalement, mais présente un profond ectoflexus ; le paracone est dominant, le métacone petit et quelque peu décalé labialement par rapport au paracone ; le cuspule « c » était apparemment bien développé mais est cassé très haut ; de même, le stylocone, complètement labial, présente une large surface de section ; le parastyle était certainement aussi assez fort, avec un petit pro-

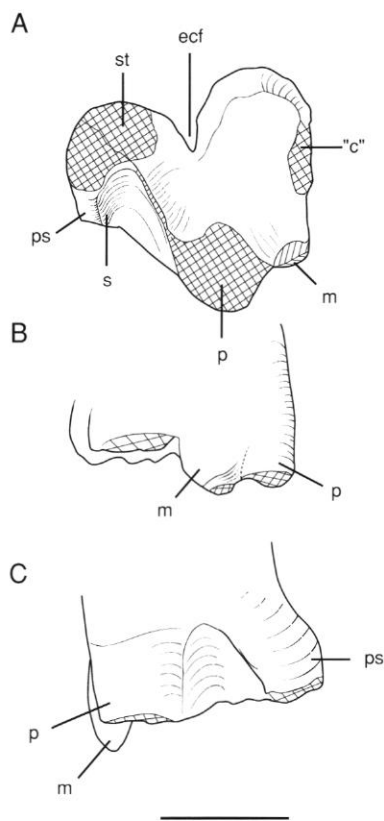


FIG. 22. — *Abelodon abeli*, molaire supérieure gauche holotype CAM 282. A, vue occlusale ; B, vue postérieure ; C, vue antérieure. Échelle : 1 mm.

longement antéro-lingual ; et le sillon creusant la base du stylocone est très étendu lingualement. Il n'y a pas de cingulum lingual. La dent était portée par trois racines. Les auteurs en font un Peramuridae sur la base de l'ectoflexus et du métacone ; le premier caractère se retrouve sur certains dryolestoïdes ; quant à la position du second, elle rappelle, comme le signalent les auteurs, « *Palaeoxonodon* » BMNH M 36512 ; de même, l'absence de cingulum lingual. On ne connaît malheureusement pas les relations exactes sur cette dent des para- et métacone, ni les facettes d'usure correspondantes. Si l'on admet que le sillon creusant le stylocone constitue une unique spécialisation tribosphénique, *Abelodon* représente une tentative dans cette

direction, bien que le métacone ne soit pas lingual.

Pour le genre *Vincelestes* enfin, du Valanginien d'Argentine, la description sommaire de la denture supérieure par Bonaparte & Rougier (1987) fait état d'une première et deuxième molaire avec paracone et métacone parfaitement alignés antéro-postérieurement et d'un mini « protocone » lingual ; ces dents, munies d'un bourrelet labial denticulé, étaient supportées par trois racines. Et *Vincelestes* fut cité à plusieurs reprises comme représentant un état primitif de la molaire tribosphénique (par exemple, Butler 1990). C'est ainsi que Hopson & Rougier (1993) voient les dents de *Vincelestes* comme des éléments « *slightly more advanced toward those of tribosphenic therians than are the molars of the Late Jurassic Peramus* » (p. 271). L'examen de l'échantillon MACN-N04, dont le Dr Rougier a bien voulu me procurer un moulage (Fig. 7C), montre certes un tubercule basal lingual évoquant un pré-protocone, mais l'apparente égalité (les dents sont très usées) des para- et métacone, l'incertitude concernant la présence d'un stylocone, l'absence d'ectoflexus comme de lobe parastylaire, l'étroitesse de la partie labiale, joints à la configuration des molaires inférieures ainsi qu'à l'extrême spécialisation de la formule dentaire (cinq postcanines seulement), de la canine supérieure très développée, de la morphologie des incisives supérieures et inférieures, font douter d'un rapprochement avec *Peramus*. Il semble donc qu'il faille être extrêmement prudent dans l'interprétation des molaires supérieures de ce genre et dans une tentative d'homologie des tubercules : il nous paraît plus vraisemblable d'envisager le développement parallèle de certains caractères dentaires avec ceux de la lignée tribosphénique, dans une branche tout à fait indépendante de thériens. D'ailleurs aucune forme tribosphénique n'est connue dans le Crétacé supérieur d'Argentine, ce que l'on pourrait attendre si *Vincelestes* constituait un représentant précoce ou la première tentative d'une telle lignée.

Enfin, Canudo & Cuenca-Bescos (1996) ont interprété comme P5 d'un nouveau péramura (*Pocamus pepelui*) une dent du Barrémien inférieur de Galve (Espagne). Les figurations proposées ne permettent pas de juger cette attribution.

En résumé, on constate à nouveau l'existence, au cours du Mésozoïque, d'une ou plusieurs lignées de Theria dont les molaires supérieures garderaient le rapprochement paracone-métacone des tinodontides primitifs, tout en s'élargissant transversalement, en développant un profond ectoflexus, un cuspule « c », un lobe parastylaire, la division des racines en trois éléments ; dans le même temps, le stylocone devient tout à fait labial : ces six derniers caractères se retrouvent chez certains dryolestoides, comme la tendance à perdre le bourrelet lingual. Et aucune spécialisation qui leur soit propre n'unit les formes examinées ci-dessus.

NOUVEAUX SPÉCIMENS

Parmi les nouvelles dents découvertes par P. Ensom dans la Formation Purbeck figure un élément qui nous intéresse ici. DORCM GS 627 est une molaire supérieure droite, très roulée, en grande partie dépourvue d'émail et dont le métacone est brisé dès la base (Figs 23, 24). Assez grande, elle présente un paracone relativement petit (petitesse accentuée par l'absence d'émail), mais apparemment guère plus long à la base que le métacone. Celui-ci, accolé au paracone, se situait sur le même plan lingual que ce dernier. Une encoche sépare le métacone d'un méplat qui doit représenter le cuspule « c » plus le métastyle. Antérieurement, la preparacrista, d'abord verticale, devient transversale pour rejoindre, en s'atténuant fortement, une surface usée sur le bourrelet labial, qui pourrait correspondre à la base du stylocone, mais celui-ci ne pouvait pas être très développé. Lingualement, un sillon très redressé creuse la base de ce stylocone et isole la région parastylaire, étendue et incurvée. Labialement l'ectoflexus est à peine indiqué. Il n'y a aucune indication de bourrelet lingual (toutefois, l'absence d'émail incite à la prudence). La dent était portée par trois racines, mais la racine linguale ne se détachait totalement que très haut. La comparaison avec les molaires de *Peramus tenuirostris* montre de grandes similitudes dans l'organisation générale et la région métastylaire ; les proportions des para- et métacone se rapprochent le plus de la M2 de ce taxon. Mais GS 627 est plus grande (la longueur de la plus grande molaire de *Peramus tenuirostris* = 0,90 mm ?

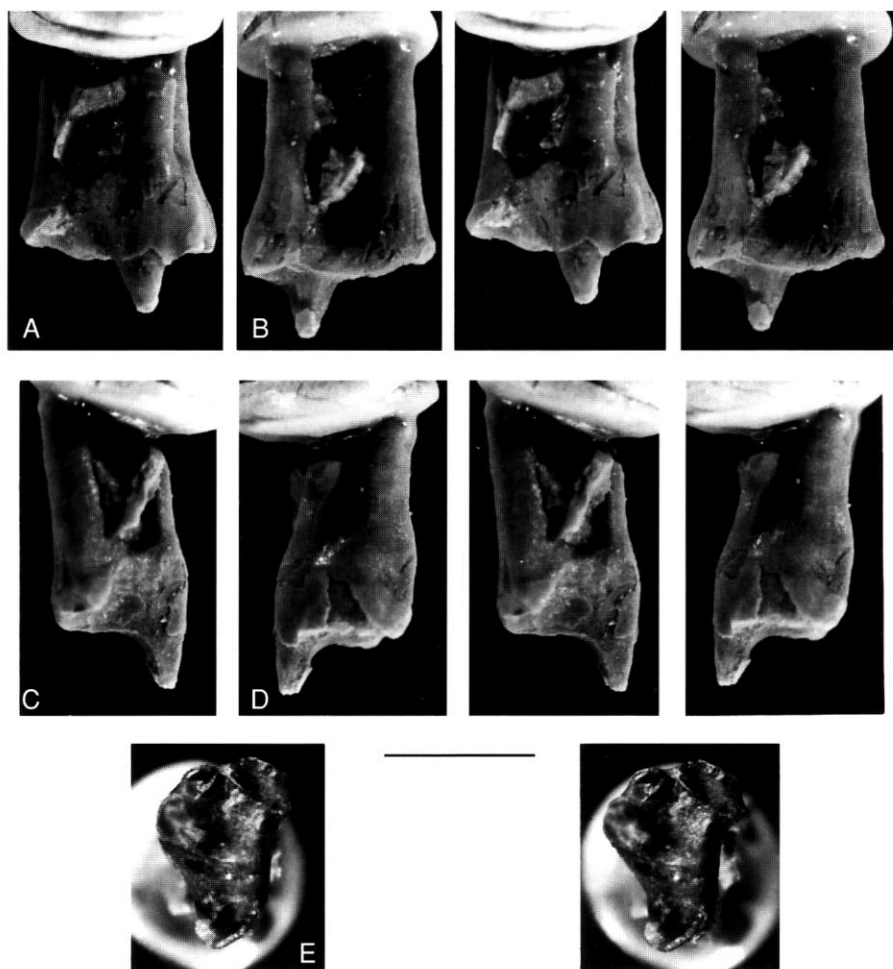


FIG. 23. — *Magnimus ensomi* n.g., n.sp., molaire supérieure droite holotype DORCM GS 627. **A**, vue linguale ; **B**, vue labiale ; **C**, vue antérieure ; **D**, vue postérieure ; **E**, vue occlusale. Stéréophotos. Échelle : 1 mm.

contre 1,27 mm ici), plus large, pratiquement dépourvue d'ectoflexus (même si celui-ci a peut-être été exagéré par la compression sur la maxillaire de *P. tenuirostris*) ; elle présente un paracone plus petit et un métacone plus fort, un stylocone (peut-être) plus développé, entièrement labial et surtout un sillon creusant la base de ce stylocone ; enfin la région parastylaire est plus haute et plus étendue antérieurement (mais celle de *P. tenuirostris* est écrasée), il n'y a pas de bourrelet

lingual mais un bourrelet labial. Il semble donc bien que l'on puisse distinguer ce taxon de *Peramus tenuirostris*, dont il n'aurait pas la spécialisation (réduction du stylocone) mais que le creusement du stylocone et l'absence de bourrelet lingual placent différemment dans le phylum prétribosphénique. Et la molaire inférieure DORCM GS 332, dont le talonide formait un véritable bassin, pourrait se rattacher à ce nouveau taxon.

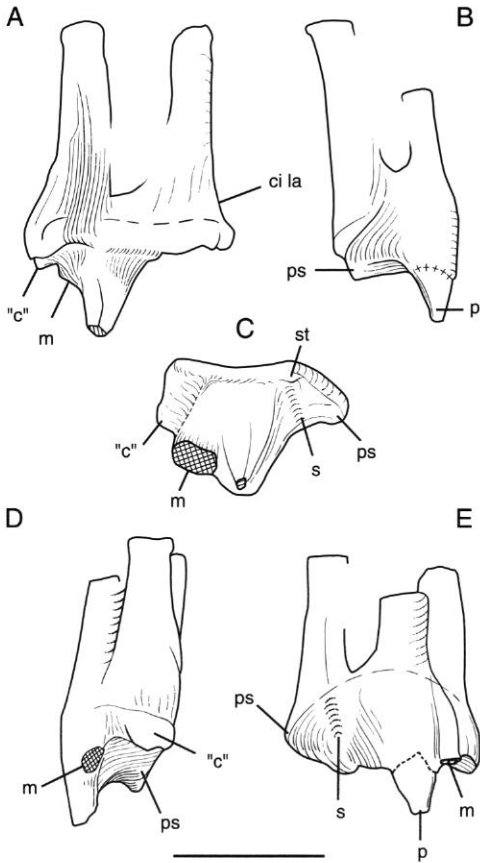


FIG. 24. — *Magnimus ensomi* n.g., n.sp., molaire supérieure droite holotype DORCM GS 627. A, vue labiale ; B, vue antérieure ; C, vue occlusale ; D, vue postérieure ; E, vue linguale. Échelle : 1 mm.

Légion CLADOTHERIA McKenna, 1975

Sublégion ZATHERIA McKenna, 1975

Infraclasse indet.

Famille indet.

Genre *Magnimus* n.g.

ESÈCE-TYPE. — *Magnimus ensomi* n.sp.

ÉTYMOLOGIE. — Du latin *magnus* (grand) et *mus* (souris).

DIAGNOSE DIFFÉRENTIELLE. — Se différencie de *Peramus* par l'absence, aux molaires supérieures, de cingulum lingual, par le plus grand développement de la région parastylaire, par le faible développement du

paracone, la présence d'un sillon creusant le stylocone, lui-même entièrement labial, et l'absence d'ectoflexus. Diffère d'*Abelodon* par l'absence d'ectoflexus, la position plus linguale du métacone et l'étalement antérieur du lobe parastylaire.

Magnimus ensomi n.sp.

(Figs 10-12, 23, 24)

HOLOTYPE. — DORCM GS 627, molaire supérieure droite : lg = 1,27 mm ; la = 0,85 mm).

MATÉRIEL ATTRIBUÉ. — DORCM GS 332, molaire inférieure droite : lg = 1,35 mm. ? DORCM GS 621, molaire inférieure gauche : lg = 1,08 mm + ; la = 0,62 mm.

LOCALITÉ ET ÂGE. — Cherty Freshwater Member, Purbeck Limestone Group, Sunnydown Farm, Langton Matravers, Dorset, Angleterre. Crétacé basal (? Berriasien).

ÉTYMOLOGIE. — En l'honneur de P. Ensom, découvreur de ces dents et dont le dévouement à la cause des mammifères de la Formation Purbeck ne saurait être trop souligné.

DIAGNOSE. — Celle du genre par monotypie.

COMMENTAIRE

Se pose le problème de la signification phylogénétique du sillon qui creuse le stylocone : ce sillon constitue une facette d'usure que Crompton (1971) ne distingue pas de sa facette 1, bien qu'il présente une orientation différente de celle qui use la face antérieure du paracone. Il doit correspondre à une attaque très oblique du protoconide et paraît bien caractériser la lignée tribosphénique. Il semble absent chez *P. tenuirostris*, un argument supplémentaire pour considérer ce taxon comme une forme latérale à la lignée tribosphénique *s. st.*

Les trois molaires supérieures décrites ci-dessous et provenant des sédiments marocains nous confrontent aux mêmes problèmes.

SA 37 est une très petite dent jugale droite (lg = 0,96 mm ; la = 0,55 mm) malheureusement incomplète dans son angle antéro-labial ; SA 59 est une grosse dent droite (lg = 1,60 mm ; la = 0,96 mm) tout à fait complète ; SA 84 (lg = 1,38 mm ; la = 1,0 mm) est une molaire gauche dont les racines sont brisées.

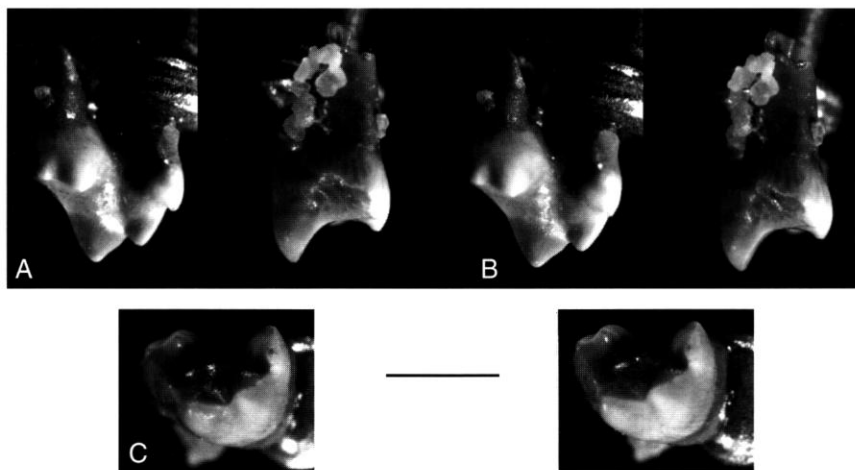


FIG. 25. — *Afriquiamus nessovi* n.g., n.sp., molaire supérieure holotype SA 84. **A**, vue labiale ; **B**, vue antérieure ; **C**, vue occlusale. Stéréophotos. Echelle : 1 mm.

SA 84 (Figs 25, 26) : un profond ectoflexus sépare nettement une moitié antérieure et une moitié postérieure ; la dent est donc étroite transversalement au niveau de l'ectoflexus, et relativement étalée antéro-postérieurement. Le paracone bas ne saille pas lingualement ; en effet le métacone, deux fois moins long que le paracone, est situé sur le même plan lingual que le paracone, tout en formant un angle avec lui du côté labial ; le tubercule « c » est grand, bien détaché du métacone et dirigé verticalement. Le métastyle est à peine distinct. Ce que l'on pourrait de prime abord interpréter comme le stylocone est un gros tubercule labial, mais la paracrista, d'ailleurs fort atténuée labialement et orientée plus transversalement que verticalement, ne l'atteint pas directement, rejoignant au contraire un plus petit tubercule un peu plus antérieur ; en outre, l'usure passe non pas antérieurement au gros tubercule, mais antérieurement au plus petit tubercule qu'il faut donc bien interpréter comme stylocone ; une crête très atténuée part de la paracrista vers c, le tubercule plus médian, d'abord interprété comme tubercule D, mais ce tubercule est habituellement situé dans la partie postérieure de la dent (Sigogneau-Russell 1991a) ; il s'agirait plutôt d'un stylocone dédoublé (comme en témoigne le dédoublement de la paracrista) fait unique chez les Theria

connus. La région parastylaire comportait elle aussi, semble-t-il, deux éléments.

La racine postérieure est brisée ; elle était large, comprimée antéro-postérieurement et disposée tout à fait transversalement. La racine antérieure est plus étroite, un peu moins comprimée et disposée un peu plus obliquement ; un sillon déprime sa face interne.

Le sommet des tubercules est à peine usé et les crêtes sont fraîches. Il existe une vague facette d'usure à la base linguale des para- et métacone et une étroite facette sur la face antérieure du paracone ; celles des faces postérieure du paracone et antérieure du métacone sont très réduites. Le sillon d'usure du stylocone (s) est nettement distinct de l'usure bilobée de la région parastylaire. Cette partie antérieure de SA 84 évoque un peu *Peramus*, mais la taille, l'absence de lobe parastylaire, la faible hauteur du paracone, la moindre compression antéro-postérieure distinguent aisément les deux formes. Quant à *Abelodon*, les différences avec SA 84 sont également très marquées dans la région stylocone-parastyle. La dent marocaine appartient sans conteste à un nouveau taxon ; si la position respective des para- et métacone rapproche celui-ci des « pératurides », la constitution de la région parastylaire semble l'éloigner de la lignée prétribosphenique.

Légion CLADOTHERIA McKenna, 1975

Sublégion indet.

Infraclasse indet.

Famille indet.

Genre *Afriquiamus* n.g.

ESPÈCE-TYPE — *Afriquiamus nessovi* n.sp.

ÉTYMOLOGIE. — *Afrika*, nom arabe pour Afrique ; *mus*, souris.

DIAGNOSE. — Thérien dont les molaires supérieures sont caractérisées par un paracone peu élevé, une paracrista atténuée, un stylocone dédoublé et labial, une région parastylaire ne formant pas un lobe antérieur. Diffère de *Peramus* et *Magnimus* par les proportions relatives du paracone, par l'absence d'une troisième racine ; diffère en outre de *Peramus* par l'absence de bourrelet lingual, le plus grand développement du stylocone (?). Diffère de *Magnimus* par la présence d'un ectoflexus et un moindre développement de la région parastylaire. Diffère d'*Abelodon* par la position plus linguale du métacone et peut-être le moindre développement de la région parastylaire.

Afriquiamus nessovi n.sp.
(Figs 25, 26)

HOLOTYPE. — SA 84, molaire supérieure gauche.

LOCALITÉ ET ÂGE. — Synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, Maroc ; ?Berriasien.

ÉTYMOLOGIE. — En hommage au Professeur L. Nessov, avec lequel les quelques semaines de travail en commun en 1992-1993 restent un des hauts moments de ma carrière paléontologique.

DIAGNOSE. — Celle du genre par monotypie.

Gen. indet.

(Figs 27, 28)

SA 59 : relativement étroite transversalement, cette dent est encore plus allongée antéro-postérieurement mais présente un ectoflexus prononcé, quoique plus faible que sur SA 59. Comme sur SA 84, le paracone n'est pas très élevé et ne saillie pas linguale (d'où le relatif aplatissement de la dent), mais il constitue le tubercule dominant ; le métacone, de même proportions relatives que sur SA 84, est situé sur le même plan lingual que le paracone et accolé à lui ; la

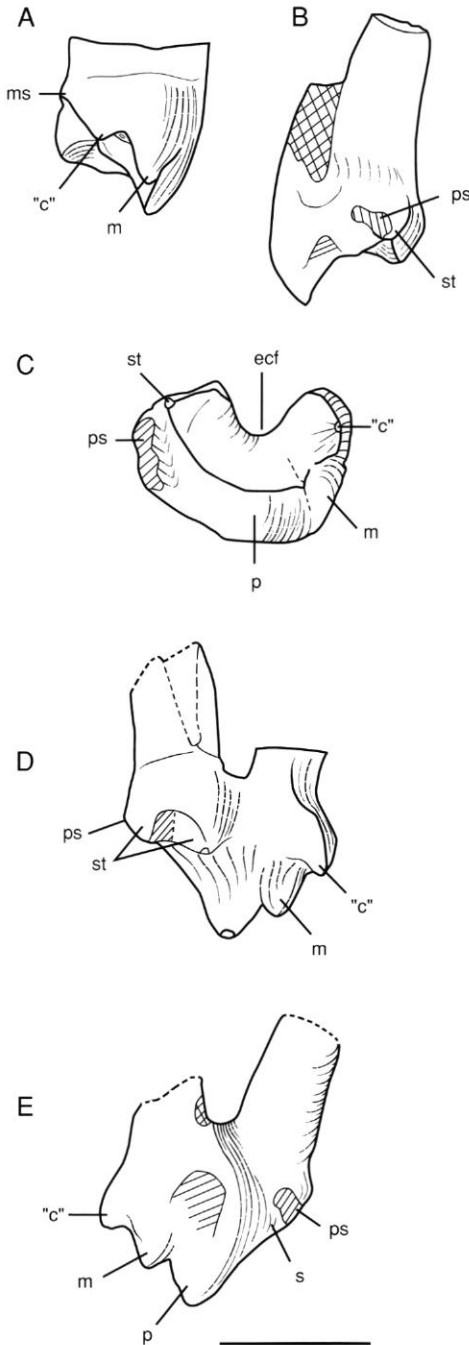


FIG. 26. — *Afriquiamus nessovi* n.g., n.sp., molaire supérieure holotype SA 84. A, vue postérieure ; B, vue antérieure ; C, vue occlusale ; D, vue labiale ; E, vue linguale. Échelle : 1 mm.

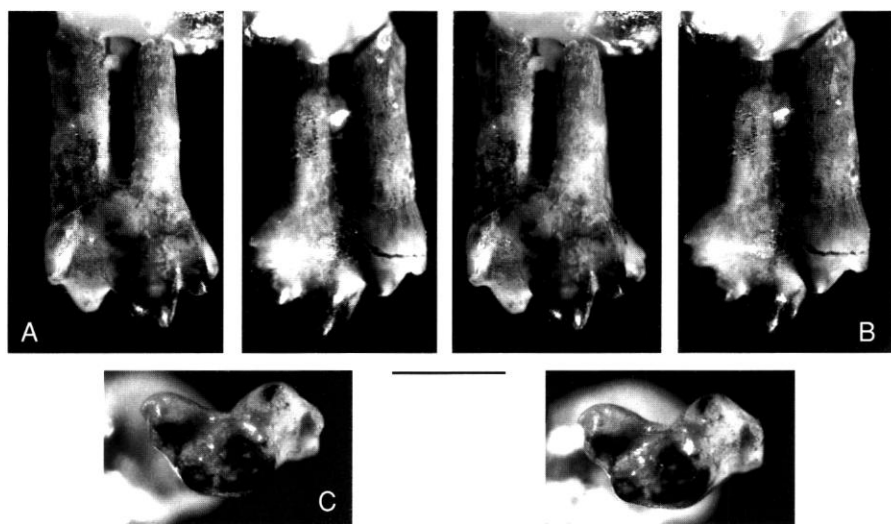


FIG. 27 — Gen. et sp. indet., molaire supérieure SA 59. A, vue linguale ; B, vue labiale ; C, vue occlusale. Stéréophotos. Échelle : 1 mm.

dent étant moins comprimée, ces deux tubercules ne forment pas un angle labialement. Le tubercule « c » est ici aussi relativement important, complètement détaché du métacone, mais il est en outre légèrement incliné postérieurement et le métastyle, très rudimentaire comme sur SA 84, est lui aussi extroversé. Le stylocone est ici volumineux, relié au paracone par une crête émoussée et orientée plus verticalement que transversalement ; le parastyle est double et situé sur le même plan que le paracone. Il n'y a pas de bourrelet ni de tubercules labiaux autres que le stylocone, pas non plus trace de cingulum lingual.

La dent est soutenue par deux hautes racines. La racine antérieure est arrondie linguale, plate labialement et postérieurement, donc assez différente de la racine homologue de SA 84. La racine postérieure est plus étroite antéro-postérieurement, plane labialement et postérieurement, étroite et convexe linguale, donc assez semblable à la racine homologue de SA 84, mais aucun sillon n'y est détectable.

L'émail a subi quelque altération. Les sommets des tubercules sont bien émoussés mais non arasés. Les facettes d'usure les plus nettes, outre le profond sillon redressé creusant le stylocone, sont

situées sur la face postérieure étroite du paracone et du métacone ; on observe aussi une étroite bande verticale sur la face antérieure du métacone, et une plus large à la base linguale des para- et métacone.

C'est encore la position linguale du métacone, combinée au profond ectoflexus et à une paracrista faible et verticale qui conduisit à intégrer SA 59 dans le cadre de cette analyse. La grosse différence avec la dent précédente concerne donc, outre la moindre compression qui pourrait s'expliquer si SA 59 était une prémolaire du taxon représenté par SA 84, la constitution du stylocone, tubercule dont on imagine mal qu'il puisse se réduire en passant de la dernière prémolaire aux molaires. De même, l'extroversion de la partie postérieure ne s'observe pas sur la P5 de *Peramus*. Enfin, le sillon d'usure sur le stylocone et la constitution du parastyle, plus typiques d'une dent prétribosphénique, semblent bien séparer les deux dents d'Anoual. Outre la taille, les différences par rapport aux molaires de *Peramus* sont nombreuses : moindre largeur transversale, stylocone bien individualisé et entièrement labial, absence de bourrelet lingual, paracone bas. Ce manque de compression antéro-postérieure et la faible hauteur du paracone

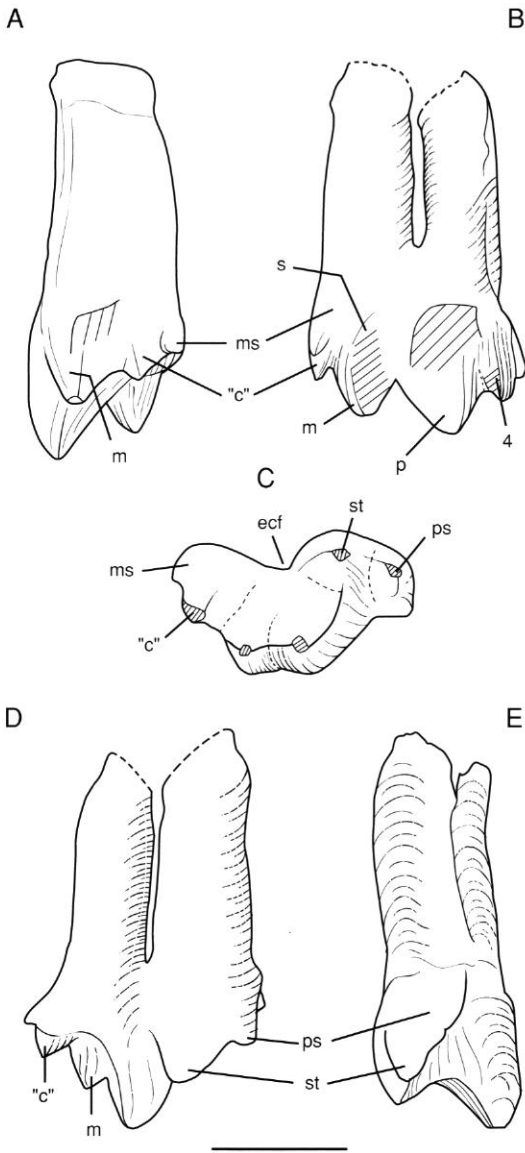


FIG. 28. — Gen. et sp. indet., molaire supérieure SA 59. **A**, vue postérieure ; **B**, vue linguale ; **C**, vue occlusale ; **D**, vue labiale ; **E**, vue antérieure. Échelle : 1 mm.

pourraient confirmer l'interprétation de cette dent comme une prémolaire qui serait alors très molariforme. Mais la dernière prémolaire de *Peramus*, dépourvue d'ectoflexus, possède un très long paracone et un très court métacone ; le

paracone y est aussi haut que sur les molaires et il n'y a pas de lobe parastylaie. Enfin, par la taille et le développement du stylocone, SA 59 évoque *Abelodon*, mais elle en diffère par l'absence de compression, par la position plus linguale du métacone et par le faible développement métastylaie. Ces deux dernières différences s'opposent à l'interprétation de SA 59 comme une dernière prémolaire de ce genre, car chez *Peramus*, seul cas où l'on puisse comparer la dernière prémolaire et les molaires, le métacone est aussi lingual sur les molaires malgré la compression plus accentuée, et il n'y a pas d'angle rentrant linguement entre paracone et métacone sur la dernière prémolaire. Cependant, la possibilité que SA 59 soit une prémolaire nous conduit à différer son attribution générique à un nouveau taxon.

Peramus sp.
(Figs 29, 30)

SA 37 : c'est une dent beaucoup plus petite, sur laquelle on retrouve l'étréitesse transversale des deux autres dents, mais le creusement labial médian y était beaucoup plus atténué, même si l'on tient compte de l'absence de la région parastylaie, brisée. Le paracone est relativement un peu plus élevé mais ne saille pas davantage linguement que dans les cas précédents ; le métacone est relativement très petit, toujours sur le même plan lingual que le paracone ; linguement, il existe un très petit cuspule basal (cu) entre le paracone et le métacone, et un cuspule encore plus petit à la base antérieure du paracone. Le cuspule « c » bilobé est bien détaché du métacone, mais très peu saillant et peu incliné vers l'arrière ; le métastyle est relativement un peu plus arrondi labialement que dans les cas précédents et prolongé labialement par un autre cuspule. En avant de l'ectoflexus, donc à l'aplomb de la partie antérieure du paracone, était un tubercule bien développé mais brisé à sa base ; il se reliait au paracone par une crête très légère et orientée verticalement ; il devait donc s'agir du stylocone. L'avant de la dent est incomplet ; on devine une région parastylaie bifide. La racine postérieure est seule conservée ; elle est orientée comme la racine homologue des deux

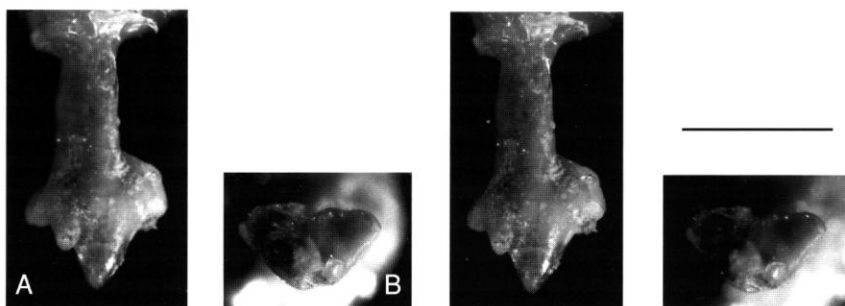


FIG. 29. — *Peramus* sp., ? prémolaire supérieure SA 37. A, vue linguale ; B, vue occlusale. Stéréophotos. Échelle : 1 mm.

autres dents, mais on y voit nettement un sillon interne sur toute sa longueur.

La seule facette d'usure nette se situe sur la face postérieure du paracone ; il en existe une moins certaine sur la face postérieure du métacone et le tubercule « c » a été nettement abrasé linguale-

ment et postérieurement. Il n'est pas possible de savoir si le stylocone était creusé lingualement ou non.

Les particularités de cette dent par rapport aux deux précédentes concernent, outre la taille nettement plus petite, l'orientation différente de la paracrista, les proportions para-métacone, la présence de cuspsules linguales et labio-postérieur, la faiblesse de l'ectoflexus. Au contraire, par la taille, les proportions respectives des para- et métacone, la faiblesse de la preparacrista, l'absence de sillon sur la base du stylocone, elle évoque *Peramus tenuirostris* ; moins comprimée que les molaires de ce taxon, mais plus que la dernière prémolaire, avec peut-être un stylocone plus fort et un petit cuspule postero-labial ; l'état incomplet de la dent empêche toutefois une dénomination systématique plus précise que *Peramus* sp. À noter que sa taille paraît trop grande (un tiers plus longue) pour représenter une molaire supérieure de *Minimus* n.g. du même gisement.

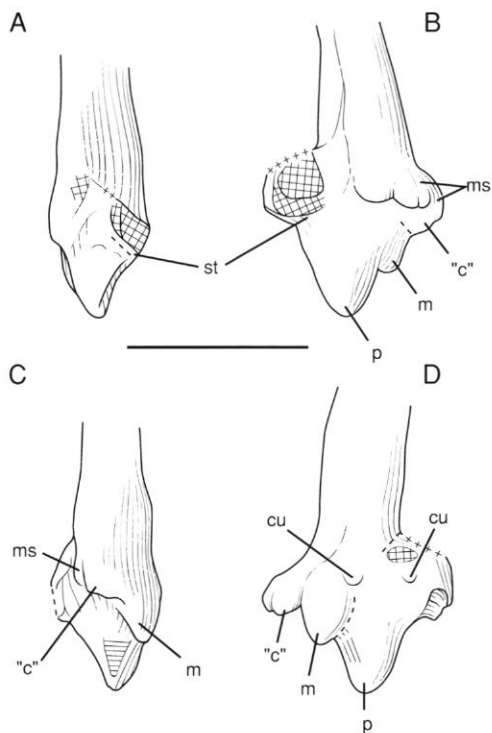


FIG. 30. — *Peramus* sp., ? prémolaire supérieure SA 37. A, vue antérieure ; B, vue labiale ; C, vue postérieure ; D, vue linguale. Échelle : 1 mm.

REMARQUE

Il n'a pas été possible d'exprimer les relations phylogénétiques estimées des taxons définis sur des molaires supérieures dans un tableau comparable à celui proposé pour les molaires inférieures. Une des principales incertitudes concerne *Peramus* : ses molaires sont-elles vraiment dépourvues de sillon lingual sur le stylocone ? Ce tubercule n'était-il pas entièrement labial ? Le parastyle était-il bref ? Enfin, le bourrelet lingual est-il précurseur du protocone ou le reste du bourrelet primitif des tinodontides, ou les deux ? Par ailleurs, même si le stylocone avait,

TABLEAU 3. — Répartition des caractères des molaires supérieures dans les taxons et spécimens considérés.

	Transverse widening	Stylocone size	Stylocone position	Stylocone hollowing	Metacone position	Lingual cingulum	Parastylar lobe	«C»	Ectoflexus	Number roots
<i>Peramus</i>	1	small	"lingual"	?	lingual	1	short & narrow	present detached	2 ?	2-3
<i>Palaeo- xonodon</i>	2	large	labial	yes, posterior	slightly labial	0	short & wide	present ? not detached	?	3 ?
<i>Abelodon</i>	2	large	labial	yes, lingual	half labial	0	short & wide	present detached	2	3 ?
<i>Vincelestes</i>	1	small ?	labial	no	lingual	2	0	present ? detached ?	0	3
GS 627	2	small	labial	yes, lingual	lingual	0	long & wide	present small	= 0	3
SA 59	1	large	labial	yes, lingual	lingual	0	short & wide	present detached	2	2
SA 84	1	small	labial	no	lingual	0	short & wide	present detached	2	2
SA 37	0	—	—	—	lingual	1	—	very small detached	1	2

chez *Peramus*, un faible développement, il semble difficile de relier ses molaires avec l'autre dent à stylocone réduit, *Afriquiamus* n.g. : celle-ci ne montre pas de bourrelet lingual et ne présente que deux racines. Les deux taxons dont le métacone n'est pas complètement lingual, *Palaeoxonodon* et *Abelodon* ne semblent pas non plus avoir de relation phylogénétique directe. De toute façon, il faut imaginer, pour le passage à la molaire tribosphénique supérieure la plus primitive connue (*Potamotelses* ou *Tribotherium* : le protocone, primitif dans les deux cas, semble cependant de type différent), un (deux ?) hypothétique taxon-frère, datant au plus tard du Jurassique supérieur et dont les molaires montreraient, en plus du stylocone situé labialement et creusé sur sa face linguale, un protocone lingual rudimentaire. Quoi qu'il en soit, et pas plus que pour les molaires inférieures, on ne peut reconnaître sur ces molaires supérieures, une spécialisation unique qui les unirait dans un taxon péramura. Une fois encore, l'absence de fossiles nous contraint à une gymnastique intellectuelle par trop acrobatique.

CONCLUSION

Les nouvelles dents décrites ci-dessus confirment

que plusieurs tentatives en direction tribosphénique se sont succédé au cours du Jurassique et du Crétacé inférieur, et même que plusieurs représentants ont persisté après la réalisation de ce type de molaires (*Arguitherium* étant le plus jeune et contemporain de *Kielantherium*). Mais, dans l'état actuel des connaissances, il n'est pas possible de les grouper en un taxon défini par des spécialisations propres. Il s'avère en outre que la position linguale du métacone, probablement héritée des tinodontides, ne constitue pas une indication certaine d'appartenance à la lignée prétribosphénique, mais elle en constitue le préalable, en permettant l'attaque au niveau de l'hypoconide de la molaire inférieure. Seule la division de la facette 1 en un élément paraconal postérieur et un élément creusant verticalement et lingualement le stylocone, signerait la véritable lignée prétribosphénique, pour les molaires supérieures. Quant aux modalités de constitution du protocone, elles restent totalement inconnues, mais il semble bien que ce soit l'individualisation d'un hypoconide et d'une métacristide sur la molaire inférieure (elle-même liée au développement du métacone) qui ait créé une situation favorable à l'élaboration de ce tubercule lingual à la molaire supérieure. À noter que le développement du lobe parastylaire s'est réalisé indépendamment dans les diverses lignées de thériens.

ADDENDUM. — Après soumission de cet article, j'ai eu connaissance de la nouvelle *Classification of mammals* de McKenna & Bell (1997). Ces auteurs maintiennent l'infralégion Peramura et la famille Peramuridae, ordre, cohorte, supercohorte restant indéterminés, pour les quatre genres *Palaeoxonodon*, *Peramus*, *Pocamus* et *Abelodon*, mais ils isolent les Arguitheriidae, Arguimuridae et Vincelestidae dans une infralégion indéterminée, les quatre familles restant dans les Zatheria McKenna, 1975.

Remerciements

Ma gratitude va au Dorset Royal County Museum, Dorset et à Mr. Ensom, Yorkshire Museum, York pour le prêt des échantillons. Le Dr Cifelli a largement contribué à l'amélioration du manuscrit. Je remercie chaleureusement M. Lavina (URA 12 CNRS) pour sa patience infinie à transformer mes esquisses en dessins lisibles ; M. Serrette et Mme Pilard (URA 12 CNRS) ont également contribué à l'illustration. Enfin, j'exprime à nouveau ma gratitude à M. A. Phélizon, qui poursuit son assistance pour le tri du sédiment marocain et a découvert (le jour même de la remise définitive de ce manuscrit à l'éditeur) la magnifique dent SA 122 ; ce qui a nécessité l'intervention de dernière minute de MM. Russell et Richir pour en effectuer rapidement moule et moulage et celle de Mme Weber-Chancogne pour les photographies ; je suis très reconnaissante de leur diligente collaboration.

RÉFÉRENCES

- Bonaparte J. F. 1986. — Sobre *Mesungulatum houtsayi* y mamíferos cretácicos de Patagonia, Argentina. *IV Congreso argentino Paleontología y biostratografía* 2: 48-61.
- Bonaparte J. F. & Rougier G. 1987. — Mamíferos del Cretácico inferior de Patagonia. *IV Congreso latinoamericano de Paleontología, Bolivia* 1: 343-359.
- Brunet M., Coppens Y., Dejax J., Flynn L., Heintz E., Hell J., Jacobs L., Jehenne Y., Mouchelin G., Pilbeam D. & Sudre J. 1990. — Nouveaux mammifères du Crétacé inférieur du Cameroun, Afrique de l'Ouest. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 310 : 1139-1146.
- Butler P. M. 1939. — The teeth of the Jurassic Mammals. *Proceedings of the Zoological Society of London*, ser. B, 109: 329-356.
- 1972. — Some functional aspects of molar evolution. *Evolution* 26: 474-487.
- 1990. — Early trends in the evolution of tribosphenic molars. *Biological Review* 65: 529-552.
- Canudo J. I. & Cuenca-Bescos G. 1996. — Two new mammalian teeth (Multituberculata and Peramura) from the Lower Cretaceous (Barremian) of Spain. *Cretaceous Research* 17: 215-228.
- Clemens W. A. & Mills J. R. E. 1971. — Review of *Peramus tenuirostris* Owen (Eupantotheria, Mammalia). *Bulletin of the British Museum (Natural History)* 20 (3): 89-113.
- Crompton A. W. 1971. — The origin of the tribosphenic molar: 65-87, in Kermack D. M. & Kermack K. A. (eds), *Early Mammals*. Academic Press, London.
- Dashzeveg D. 1979. — *Arguimus khosbajari* gen.n. et sp.n. (Peramuridae, Eupantotheria) from the Lower Cretaceous of Mongolia. *Acta Palaeontologica Polonica* 24: 199-204.
- 1994. — Two previously unknown eupantotheres (Mammalia, Eupantotheria). *American Museum Novitates* 3107: 1-11.
- Dashzeveg D. & Kielan-Jaworowska Z. 1984. — The lower jaw of an aegialodontid mammal from the Early Cretaceous of Mongolia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, London 82: 217-227.
- Dietrich W. O. 1927. — *Brancatherulum* n.gen., ein Proplacentalier aus dem obersten Jura des Tendaguru in Deutsch-Afrika. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* B 10: 423-426.
- Fox R. 1972. — A primitive therian mammal from the Upper Cretaceous of Alberta. *Canadian Journal of Earth Sciences* 9 (11): 1479-1494.
- 1975. — Molar structure and function in the Early Cretaceous Mammal *Pappotherium*: evolutionary implications for Mesozoic Theria. *Canadian Journal of Earth Sciences* 12 (3): 412-442.
- 1980. — *Picopsis pattersoni*, n. gen. and sp., an unusual therian from the Upper Cretaceous of Alberta, and the classification of primitive tribosphenic mammals. *Canadian Journal of Earth Sciences* 17 (11): 1489-1498.
- Freeman E. F. 1976. — Mammal teeth from the Forest Marble (Middle Jurassic) of Oxfordshire, England. *Science* 194: 1053-1055.
- 1979. — A middle Jurassic mammal bed from Oxfordshire. *Palaeontology* 22 (1): 135-166.
- Heinrich W. D. 1991. — Über *Brancatherulum tendagurensis* Dietrich, 1927 (Mammalia : Eupantotheria) aus dem Oberjura von Tendaguru, Tanzania. *Mitteilungen Zoologischen Museum Berlin* 67 (1): 97-104.
- Hopson J. A. 1997. — Is cusp C of the upper molars of *Kuehneotherium* homologous with the metacone

- of *Peramus* and tribosphenic mammals? *Journal of Vertebrate Paleontology*, Abstracts, 53A.
- Hopson J. A. & Rougier G. W. 1993. — Braincase structure in the oldest known skull of a therian mammal : implications for mammalian systematics and cranial evolution. *American Journal of Science* 293-A: 268-299.
- Kermack D. M., Kermack K. A. & Mussett F. 1968. — The Welsh pantothere *Kuehneotherium praecursoris*. *Journal of the Linnean Society (Zoology)* 47 (312): 407-423.
- Kraus M. J. 1979. — Eupantotheria : 162-171, in Lillegraven J. A., Kielan-Jaworowska Z. & Clemens W. A. (eds), *Mesozoic Mammals ; the First Two-Thirds of Mammalian History*. University of California Press, Berkeley.
- Krebs B. 1991. — Das Skelett von *Henkelotherium guimarotae* gen. et sp. nov. (Eupantotheria, Mammalia) aus dem Jura von Portugal. *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen A* 133: 1-110.
- Kretzoi M. 1946. — On Docodonta, a new order of Jurassic Mammalia. *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici* 39: 108-111.
- Krusat G. 1969. — Ein Pantotheria-Molar mit dreispitzigem Talonid aus dem Kimmeridge von Portugal. *Paläontologische Zeitschrift* 43 (1/2): 52-56.
- Kuehne W. G. 1968. — Kimeridge mammals and their bearing on the phylogeny of the Mammalia: 109-123, in Drake E. J. (ed.), *Evolution and Environment*. Yale University Press, New Haven.
- McKenna M. C. 1975. — Toward a phylogenetic classification of the Mammalia: 21-46, in Luckett W. P. & Szalay F. S. (eds), *Phylogeny of the Primates*. Plenum, New York.
- McKenna M. C. & Bell S. K. 1997. — *Classification of Mammals Above the Species Level*. Columbia University Press, New York, 631 p.
- Mills J. R. E. 1964. — The dentitions of *Peramus* and *Amphitherium*. *Proceedings of the Linnnean Society of London* 175 (2): 117-133.
- 1984. — The molar dentition of a Welsh pantothere. *Zoological Journal of the Linnean Society*, London 82: 189-205.
- Novacek M. J. 1986. — The primitive eutherian dental formula. *Journal of Vertebrate Paleontology* 6 (2): 191-196.
- Osborn H. F. 1888. — The evolution of mammalian molars to and from the tritubercular type. *American Naturalist* 22: 1067-1079.
- Owen R. 1871. — Monograph of the fossil Mammalia of the Mesozoic Formations. *Palaeontographical Society* XXIV.
- Prothero D. 1981. — New Jurassic mammals from Como Bluff, Wyoming, and the interrelationships of non-tribosphenic Theria. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 167 (5): 281-325.
- Sigogneau-Russell D. 1991a. — Nouveaux mammifères thériens du Crétacé inférieur du Maroc. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 313, série II : 279-285.
- 1991b. — First evidence of Multituberculata (Mammalia) in the Mesozoic of Africa. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1991 2: 119-125.
- 1995. — Two possibly aquatic triconodont mammals from the Early Cretaceous of Morocco. *Acta Palaeontologica Polonica* 40 (2): 149-162.
- Sigogneau-Russell D. & Ensom P. 1994. — Découverte, dans le groupe de Purbeck, du plus ancien témoignage de l'existence de mammifères tribosphéniques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, série II, 319 : 833-838.
- 1998. — *Thereuodon* (Theria, Symmetrodonta), from the Early Cretaceous of North Africa and Europe, and a brief review of symmetrodonts. *Cretaceous Research* 19: 445-470.
- Sigogneau-Russell D., Monbaron M. & Kaenel de E. 1990. — Nouvelles données sur le gisement à mammifères mésozoïques du Haut Atlas marocain. *Geobios* 23 (4) : 461-483.
- Simpson G. G. 1928. — *A Catalogue of the Mesozoic Mammalia in the Geological Department of the British Museum (Natural History)*: 1-215. British Museum (Natural History), London.
- Wible J. R. 1991. — Origin of Mammalia: the cranio-dental evidence reexamined. *Journal of Vertebrate Paleontology* 11 (1): 1-28.
- Wible J. R. & Hopson J. A. 1993. — Basicranial evidence for early mammal phylogeny : 45-62, in Szalay F. S., Novacek M. J. & McKenna M. C. (eds), *Mammal Phylogeny*, 1. Springer-Verlag, New York.

Soumis pour publication le 23 octobre 1997 ;
accepté le 30 avril 1998.