

MUSEUM NATIONAL



D'HISTOIRE NATURELLE

Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme – ED 227

Année 2015

N° attribué par la bibliothèque

□□□□□□□□□□

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité : Paléontologie

Présentée et soutenue publiquement par

Maxime Debuysschere

Le 13 octobre 2015

Origine et première diversification des Mammaliaformes : apport des faunes du Trias supérieur de Lorraine, France

Volume 1

Sous la direction de :

Emmanuel Gheerbrant, Directeur de recherche, CNRS

Ronan Allain, maître de conférence, MNHN

JURY :

M. Alexander Averianov	Professor, Zoological Institute, Russie	Rapporteur
M. Gilles Cuny	Professeur, Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon	Rapporteur
M. Pascal Godefroit	Professeur, Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Belgique	Examineur
M. Thomas Martin	Professor, Universität Bonn, Allemagne	Examineur
M. Pascal Tassy	Professeur émérite, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris	Examineur
M. Emmanuel Gheerbrant	Directeur de recherche, CNRS, Paris	Directeur de thèse
M. Ronan Allain	Maître de conférence, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris	Encadrant de thèse

Parce qu'Igor Stravinsky a composé *Le Sacre du Printemps*

Parce que Bill Roberts et Paul Satterfield réalisèrent un combat épique pour *Fantasia*

Parce que mes parents avaient décidé de m'acheter une cassette pour m'occuper un soir

Parce que j'ai chopé le virus et qu'il ne m'a jamais lâché (ou l'inverse)

Parce que je ne connaissais pas Liège

Parce que j'ai vu une amie lisant *La Terre avant les dinosaures*

Parce qu'un professeur de Lorraine s'est pris de passion pour les dents de requins fossiles

Parce que « Monsieur Dinosaur » avait un sujet sur les mammifères

“Il est démontré, disait-il, que les choses ne peuvent être autrement ;
car tout étant fait pour une fin, tout est nécessairement pour la meilleure fin.

Remarquez bien que les nez ont été faits pour porter des lunettes ;
aussi avons-nous des lunettes.

Les jambes sont visiblement instituées pour être chaussées,
et nous avons des chausses.

Les pierres ont été formées pour être taillées et pour en faire des châteaux ;
aussi monseigneur a un très beau château :

le plus grand baron de la province doit être le mieux logé ;
et les cochons étant faits pour être mangés, nous mangeons du porc toute l'année ;
par conséquent, ceux qui ont avancé que tout est bien ont dit une sottise ;
il fallait dire que tout est au mieux”

Candide, chapitre 1, Voltaire

Remerciements

3 ans. Si long et si court.

Si long car gérer un projet de recherche sur la durée ne s'improvise pas vraiment.

Si court car on aimerait pouvoir faire le tour de la question qui est posée, mais chaque question en cache de nouvelles et c'est en réalité le projet d'une carrière.

En tout premier lieu, je voudrai remercier la personne qui, par les lois de la contingence, est en grande partie responsable de l'existence de ce mémoire, j'ai nommé Emmanuel Chenal. Emmanuel, parce que tu es passionné par les requins fossiles, tu as ressorti les fossiles de Saint-Nicolas-de-Port des tiroirs du Muséum où ils avaient repris leur fossilisation. L'air de rien, il y a beaucoup de gens qui s'intéressent aux fossiles au titre d'amateur, le cercle est nettement plus restreint pour ceux qui ont apporté quelque chose à la paléontologie et tu en fais partie. Ta recherche obstinée d'affleurements dans les sous-bois de Lorraine, le partage systématique de tes découvertes, et ton aide précieuse sur le terrain pour nous guider sont inestimables.

Naturellement, je ne peux pas ne pas remercier mes deux encadrants, Emmanuel Gheerbrant et Ronan Allain. Sans vous, je me serais débrouillé mais je n'aurai pas réussi à avancer aussi loin, aussi vite. Vous m'avez évité de me perdre dans les méandres de la thèse mais pas seulement ; vous avez toujours été disponibles pour discuter de mes recherches et partager votre expérience. Plus personnellement, Ronan, je commence par toi par le principe de priorité. Cela fait déjà 5 ans que tu m'encadres. 5 ans que tu t'obstines à me renvoyer n'importe quel document recouvert de commentaires en rouge, parce qu'il y a toujours quelque chose à améliorer, sur ce point nous sommes bien d'accord. Honnêtement, je crois que l'histoire du mail envoyé au spécialiste des premiers tétrapodes qui reçoit une réponse du spécialiste des dinosaures proposant un sujet sur les premiers mammifères me fera rire encore longtemps.

D'abord mon rapporteur de M1, puis mon encadrant depuis 4 ans (déjà !) ; merci Emmanuel d'avoir cru, en lisant un mémoire bibliographique sur des mammifères triasiques, que j'étais capable d'apporter quelque chose de pertinent à leur sujet. Bien qu'au début je me demandais si tu y croyais vraiment puisque durant les premiers mois de notre collaboration tu commençais ou finissait absolument toutes nos conversations par une phrase du style « vous avez bien du courage pour vous attaquer à un sujet comme celui-là ».

La combinaison d'un spécialiste des théropodes Jurassique et Crétacé et d'un spécialiste de l'origine des Afrotheria paraissait assez étrange au début ; mais nous avons réussi, les quelques 500 prochaines pages en témoignent.

Je tiens aussi à remercier les membres de mon jury de thèse d'avoir accepté d'évaluer mon travail.

Je remercie mes deux rapporteurs, Alexander Averianov et Gilles Cuny.

Thanks to you Alexander, I hope my French will not be incomprehensible for you and expect with impatience our discussion for my defense.

Gilles, ma thèse te rappellera la tienne, sans doute. Elle et toi m'avez été d'une grande aide pour replacer mon sujet dans un cadre plus large.

Je remercie mes trois rapporteurs, qui ont aussi été membres de mon comité de suivi, Pascal Godefroit, Thomas Martin et Pascal Tassy. Vous avez eu un aperçu régulier de la progression de ma thèse. L'heure est venue pour les résultats.

Pascal (tu te reconnaîtras), ça te rappellera ta jeunesse, avant que tu ne partes sur les dinosaures, entre autres de Mongolie et de Russie. Merci pour ton accueil à Bruxelles, même si tu es toujours bien occupé.

Thanks to you Thomas, for your welcome in Bonn the last year. I hope our collaboration will be fruitful in the next years.

Pascal (tu te reconnaîtras aussi), je trouve assez intéressant de faire évaluer mon premier vrai travail de phylogénie par l'une des personnes qui m'a appris le plus de choses à ce sujet. J'avais évité, involontairement, l'exercice durant le master. Maintenant, l'heure a sonné !

Je remercie Michael Dion, Marc Durant, Didier Dutheil et Fabrice Moreau pour leur participation, avec Emmanuel et mes encadrants, à la mission de terrain que j'ai organisé en Lorraine. Un remerciement particulier à Marc et Fabrice pour m'avoir éclairé de leur connaissance de la géologie locale.

Véronique et Fabrice, sans vous ma phylogénie n'aurait pas été ce qu'elle est et je ne dis pas ça seulement à cause des enseignements de master. Merci de m'avoir consacré du temps à la fois pour la théorie et la pratique (même si maintenant tu me hais Fabrice, ce n'est pas grave moi aussi je t'aime).

In Bonn, a great thanks to introduce me to OFA and to Romina, Janka, Anne, Kai and others for your welcome and the short time spent with you. Special thanks to three of you girls, among others for helping me to deal with a German menu.

A Bruxelles, un grand merci à Seb, Pascaline et les autres (déjà ma mémoire des prénoms reste aussi mauvaise...) car avec trois séjours dont un assez long dans les couloirs de l'IRSNB, j'ai passé de bons moments avec vous et reviendrai jouer aux cartes avec grand plaisir.

De retour au Muséum, merci à Donald, Malcolm et Pierre dans la salle des doctorants. On a bien rigolé par moment même si vous m'avez aussi collé de sacrés migraines. Merci à Charlene, pour ta bonne humeur et ton énergie permanente, te voir arriver toute souriante et bondissante m'a donné de sacrés coups de fouet quand je m'endormais. Merci à mes kôhai, Claire et Arnaud, pour les bons moments passés ensemble. Merci à Colas et Yohan dans la salle de préparation, toujours disponibles pour parler de tout sauf de paléontologie (allez si, quand même de temps en temps). Puisque je suis là, merci à Renaud pour son incroyable travail de réparation sur certains spécimens (attention il en reste encore). Merci à l'équipe administrative de choc du labo, Angelina, Eric, Mélinée et Suzy, pour m'avoir aidé face à la montagne de paperasse qui ne diminue jamais. Un grand merci aux illustrateurs Alexandre, Justine et Sophie qui ont permis un bond en avant dans la qualité de mes illustrations (et le retour de Malcolm pour ses conseils sur Illustrator). Merci aussi à Jocelyn pour m'avoir guidé dans le dédale de l'ICZN. Merci à Florent et à Damien pour leur aide dans le traitement des modèles 3D. Merci aussi à Ninon, Eli, Lucie, Mathilde et tous les autres des verredredis et autres soirées pour m'avoir aidé à maintenir un semblant de vie sociale.

Merci à toi Manon, parce que tu m'as gardé sur les rails jusqu'au bout, parce que sans toi je n'aurais plus eu beaucoup de vie hors de ma thèse.

Enfin merci à vous deux, papa et maman, parce que vous m'avez offert Fantasia quand j'étais bien jeune, parce que vous avez accepté d'enregistrer toutes les émissions de paléontologie durant les quinze années qui ont suivi, parce que vous m'avez amené un peu partout, parfois très loin, pour visiter des musées, parce que c'est à cause de vous que mon nom est en premier sur la couverture de ce mémoire.

Table des matières

Parte I : Introduction	1
Chapitre 1 : Contexte et objectifs de la thèse	3
Chapitre 2 : Le gisement de Saint-Nicolas-de-Port	7
2.1. Situation géographique et paléogéographique.....	8
2.2. Contexte géologique.....	8
2.3. La faune associée.....	13
2.4. Historique de l'étude des formes mammaliennes.....	15
Chapitre 3 : Matériel et méthodes	17
3.1. Abréviations institutionnelles et autres	18
3.2. Matériel	18
3.2.1. Collections étudiées.....	18
3.2.2. Spécimens étudiés	20
3.3. Méthodes	20
3.3.1. Observations, dessins et mesures	20
3.3.2. Nomenclatures dentaires	21
Partie II : L'étude systématique	27
Chapitre 4 : Morganucodonta	29
Chapitre 5 : Kuehneotheriidae	73
Chapitre 6 : <i>Woutersia</i> et <i>Delsatia</i>	113
6.1. Introduction	114
6.2. Systématique	116
6.3. Discussion	150
6.3.1. <i>Woutersia</i> et <i>Delsatia</i> parmi les mammaliaformes triasiques	150
6.3.2. Les prémices de la molariforme docodonte.....	151
6.3.3. L'avènement de la dent symétrique.....	152
6.4. Conclusion.....	155
6.5. Extended abstract	157
Chapitre 7 : <i>Thomasia</i>	161
7.1. Introduction	162
7.1.1. Contexte historique.....	163

7.2. Matériel et méthodes	165
7.2.1. Matériel.....	165
7.2.2. Méthodes	163
7.2.2.1. Caractérisation des spécimens	163
7.2.2.2. Description des spécimens.....	169
7.3. Systématique	175
7.4. Comparaison.....	304
7.4.1. Molariformes inférieures	304
7.4.2. Prémolariformes inférieures	305
7.4.3. Molariformes supérieures	306
7.4.4. Prémolariformes supérieures	306
7.5. Discussion	307
7.5.1. Le genre ‘Thomasia’ à Saint-Nicolas-de-Port.....	307
7.5.1.1. Variations morphologiques non-décrites.....	307
7.5.1.2. Apports de la morphométrie	307
7.5.1.3. Remarques sur les réinterprétations de Meng <i>et al.</i> , 2014.....	310
7.5.2. Commentaires sur le remplacement dentaire chez les Haramiyidae	311
7.5.3. La série des postcanines chez ‘Thomasia’	313
7.5.3.1. La série dentaire des haramiyides : un état de l’art	313
7.5.3.1.1. Formule dentaire	313
7.5.3.1.2. Contacts interdentaires.....	314
7.5.3.1.3. Variations morphométriques	315
7.5.3.1.4. Variations morphologiques.....	316
7.5.3.2. Hypothèses de reconstitution de la série dentaire chez ‘Thomasia’	317
7.5.4. La taxonomie de ‘Thomasia’	320
7.5.4.1. Systématique du genre Thomasia	320
7.5.4.2. Caractères diagnostiques possibles pour ‘Thomasia’	322
7.5.5. Patrons d’usure et dynamiques masticatoires chez ‘Thomasia’ et les autres Haramiyidae	323
7.6. Conclusions	326
7.7. Extended abstract	328
Chapitre 8 : <i>Theroteinus</i>	331
8.1. Introduction	332
8.1.1. Contexte historique.....	332

8.2. Matériel et Méthodes	333
8.2.1. Matériel.....	333
8.2.2. Méthodes	333
8.2.2.1. Caractérisation des spécimens	333
8.3. Systématique	334
8.4. Comparaison.....	355
8.4.1. Définition des espèces de Theroteinus	354
8.4.2. Comparaisons avec les autres haramiyides	356
8.5. Discussion	358
8.6. Extended abstract	360

Partie III : L'étude phylogénétique 363

Chapitre 9 : Etude phylogénétique des mammaliaformes mésozoïques :

un état de l'art 365

9.1. Introduction	366
9.2. Compilation de matrices.....	366
9.3. Synthèse des résultats	367
9.4. Nouveau regard sur les phylogénies des mammifères mésozoïques.....	371
9.4.1. Les hypothèses d'homologie primaire.....	372
9.4.2. Les caractères phylogénétiques	376
9.4.3. L'échantillonnage taxonomique	377
9.4.5. La matrice	378
9.4.6 Les paramètres de l'analyse.....	378
9.4.7. Les arbres de parcimonie.....	379
9.4.8. Le retour aux caractères.....	379
9.5. Conclusions	379
9.6. Extended abstract	380

Chapitre 10 : Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques 383

10.1. Introduction	384
10.2. Constitution des matrices	384
10.2.1. Sélection des taxons	384
10.2.2. Sélection des caractères	389
10.2.2.1. Caractères morphologiques des molaires	389

10.2.2.1.1. Les hypothèses d'homologie	390
10.2.2.1.2. La liste des caractères des molariformes	395
10.2.2.2. Caractères crâniens et postcrâniens	425
10.2.2.2.1. La liste des caractères	428
10.2.3. Codage des taxons	458
10.2.4. Erreurs de codage	459
10.3. Les paramètres de l'analyse cladistique	459
10.4. Résultats et discussions	465
10.4.1. Différences entre les analyses	465
10.4.1.1. Matrice « molaires » et matrice « totale »	465
10.4.1.2. La question de l'extra-groupe.....	466
10.4.1.3. Caractères ordonnés versus caractères non-ordonnés.	467
10.4.1.4. Ces taxons apportent-ils un bruit ?	468
10.4.2. Un rapide retour aux caractères	469
10.4.2.1. Caractères n'apportant aucune synapomorphie.....	470
10.4.3. Clades notables et leurs synapomorphies	471
10.4.3.1. Morganucodonta.....	471
10.4.3.2. Kuehneotheriidae.....	473
10.4.3.3. Woutersia et Delsatia.....	475
10.4.3.4. Haramiyida	476
10.4.3.5. Autres clades notables	477
10.5. Conclusions	478
10.6. Extended abstract	481

Partie IV : Conclusions et perspectives **483**

Biblio..... **491**

Annexes **Volume 2**

Partie I

Introduction

Chapitre 1

Contexte et objectifs de la thèse

Les premiers fossiles de mammifères décrits dans le Mésozoïque sont deux mâchoires inférieures, provenant des carrières de Stonesfield en Angleterre, qui furent identifiées par Buckland et Broderip (Broderip, 1828) avec confirmation de Cuvier en 1812 puis Owen en 1842. Par la suite, d'autres fossiles ne tardèrent pas à être découverts dans tout le Mésozoïque, jusque dans le Trias où Pleininger (1847) décrivit deux dents isolées venant de la région de Stuttgart. Cependant, malgré quelques découvertes supplémentaires (*e.g.*, Dawkins, 1864 ; Owen, 1871), l'étude des mammifères du Trias progressa peu (Simpson, 1928) en raison d'un matériel difficile à étudier à cause de sa conservation et de sa morphologie.

La première grande vague d'étude sur les mammifères triasiques fut initiée par les nouvelles découvertes de Parrington (1941, 1947) et Kühne (1947, 1949, 1950) en Angleterre. Elle s'étendit au Jurassique inférieur avec la révision de l'âge de certains gisements. La grande majorité des études furent publiées entre le milieu des années 60 et le milieu des années 70. Elle ne resta toutefois pas confinée au Trias supérieur. Parmi les auteurs, en plus de Parrington et de Kühne, on peut citer les époux Kermack (*e.g.*, Kermack *et al.*, 1956, 1968, 1973), Mills (*e.g.*, 1971, 1984), Gill (1974), Pacey (1978) et Clemens (1979). Parmi les apports les plus remarquables de cette vague, on peut noter la découverte par Fraser *et al.* (1985) du premier fossile de mammifères daté du Norien, quand tous les autres fossiles du Trias supérieur étaient alors datés du Rhétien.

Parallèlement aux études des gisements de Grande Bretagne, cette vague fut alimentée par les découvertes en Suisse (Peyer, 1956 ; voir aussi Clemens, 1980), en Chine (Rigney, 1963), en Afrique Asutrale (Crompton, 1964 ; Crompton & Jenkins, 1968 ; Gow, 1986), et en Allemagne (Hahn, 1973).

La deuxième grande vague d'étude démarra avec la découverte du gisement de Saint-Nicolas-de-Port (Russell *et al.*, 1976). Cette vague débuta donc au moment où le rythme des études sur le matériel britannique commençait à diminuer et se poursuivit jusqu'en 1999. Le gisement de Saint-Nicolas-de-Port fut l'objet d'un grand nombre de publications par une équipe essentiellement menée par Sigogneau-Russell en collaboration avec, entre autres, Frank, Godefroit, Hahn et Wouters (*e.g.*, Godefroit & Sigogneau-Russell, 1999 ; Hahn *et al.*, 1991 ; Sigogneau-Russell, 1978 ; Sigogneau-Russell *et al.*, 1986) (voir Chapitre 2). Ces auteurs découvrirent des mammifères fossiles dans d'autres gisements triasiques de France (Cuny, 1993a ; Godefroit, 1997), de Belgique (Delsate, 1994 ; Wouters *et al.*, 1985a) et du Luxembourg (Cuny *et al.*, 1995 ; Godefroit *et al.*, 1998).

1. Contexte et objectifs de la thèse

Parallèlement, l'âge des plus anciens mammifères connus était repoussé au Norien par les découvertes de Jenkins *et al.* (1994, 1997) au Groenland, et au Carnien par les découvertes de Lucas & Hunt (1990) au Texas et de Datta & Das (1996) en Inde. Toutefois, l'âge Carnien de ces formations seraient douteux (Niedźwiedzki, com. pers. ; Tałanda, com. pers.).

Ces auteurs ont forgé notre vision initiale du premier chapitre de l'histoire des mammifères. Dans ce cadre, les mammifères apparaissent suite à l'acquisition de quelques caractères-clés (tels que l'articulation squamoso-dentaire) il y a 220 ou 230 millions d'années. Quelques groupes se différencient (morganucodontes, « symmérodontes » et haramiyides), mais ils sont peu diversifiés et comptent exclusivement des petits animaux nocturnes, insectivores généralistes. Ces taxons perdurent dans cet état jusqu'au moins la fin du Jurassique inférieur.

Les récents bouleversements des interprétations et les discussions sur les autres mammifères mésozoïques (*e.g.*, Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004 ; Luo, 2007) n'ont pas affecté les mammifères triasiques. Cela s'explique en partie par l'absence de nouvelles découvertes majeures. Sur les quinze dernières années, seuls trois articles ont apporté quelque chose de nouveau sur les mammifères du Trias (Clemens & Martin, 2014 ; Datta, 2005 ; Świło *et al.*, 2014). A ces articles peuvent être ajoutés Gill (2004) et Clemens (2011) qui s'intéressent aux mêmes groupes mais à la base du Jurassique inférieur et Gill *et al.* (2014) qui mettent en cause l'hypothèse des « insectivores généralistes » sur du matériel du Jurassique inférieur. Cependant, ce faible nombre d'article n'est pas le signe que les discussions sont closes mais qu'il n'y a plus d'auteurs en activité travaillant sur les mammifères triasiques.

La collection de Saint-Nicolas-de-Port est la plus importante pour les mammifères du Trias tant par son abondance avec un millier de dents isolées que par sa diversité avec une dizaine d'espèces déjà décrites (voir Chapitre 2). Pourtant, elle est un bon exemple de l'état d'abandon décrit plus haut. Environ un tiers de la collection a été décrite, mais l'écrasante majorité de ces spécimens reste en systématique ouverte (voir Chapitre 2). De la même manière, des questions comme l'apport de Saint-Nicolas-de-Port sur l'origine des docodontes et les relations entre ce gisement et des gisements du Jurassique moyen et supérieur n'ont que très peu progressé.

L'ambition de cette thèse est de remettre les taxons de Saint-Nicolas-de-Port dans les débats actuels sur l'histoire évolutive et la phylogénie des mammifères, et plus particulièrement sur l'origine des mammaliaformes. A cette fin, ce mémoire est divisé en deux grandes parties.

1. Contexte et objectifs de la thèse

La première partie est une étude taxonomique globale du matériel de Saint-Nicolas-de-Port. Son premier objectif est d'établir une nouvelle liste faunique des mammaliaformes de Saint-Nicolas-de-Port, par la révision des taxons déjà décrits et la description de taxons inédits. Son deuxième objectif est de servir de pierre angulaire à la deuxième partie de ce mémoire. Cette deuxième partie présente la première étude phylogénétique générale des mammaliaformes triasiques. Elle inclut un large échantillon de taxons du Trias, auxquels s'ajoutent des représentants des principaux groupes de mammaliaformes du Jurassique. Elle se base sur une liste de caractères phylogénétiques originale établie à cette fin. Ces deux parties apportent de nouveaux éléments de discussion à différentes échelles sur la question générale de la structure et de l'évolution des faunes de mammaliaformes du Trias, de leur origine et leurs premières diversifications jusqu'au passage de la limite Trias-Jurassique, ainsi que sur leurs relations avec les mammaliaformes plus récents.

Chapitre 2

Le gisement de Saint-Nicolas-de-Port

2.1. Situation géographique et paléogéographique

La ville de Saint-Nicolas-de-Port, près de laquelle se situe le gisement étudié ici, se situe dans le département de Meurthe-et-Moselle, en région de Lorraine, dans le nord-est de la France (Fig. 2.1A). Elle se trouve à une dizaine de kilomètres au sud-est de la ville de Nancy, sur la rive gauche de la Meurthe. Le gisement est une ancienne carrière de sable dans les collines au sud-est de la ville (Figs. 2.1B, 2.3). La carrière a été ouverte en 1922 pour la construction d'une voie ferrée, puis exploitée de nouveau à la fin des années 1960 pour la construction d'une voie rapide (Laugier, 1971). Cette carrière s'étendait à la fois sur Saint-Nicolas-de-Port et sur la commune limitrophe de Rosières-aux-Salines, dont le nom est parfois aussi utilisé pour désigner le gisement (Fig. 2.1B). Aujourd'hui, la carrière n'est plus accessible. La partie sur Saint-Nicolas-de-Port a été transformée en décharge privée, encore en activité (Fig. 2.1C). Un talus masque l'ancien front de taille dont seuls quelques mètres sont visibles au sommet. La partie sur Rosières-aux-Salines est presque intégralement comblée et recouverte par des champs et des bois où il reste possible de trouver quelques affleurements de un à trois mètres de puissance (Figs. 2.1D-E).

Au Trias supérieur, la région de Saint-Nicolas-de-Port était recouverte par la mer rhétienne (Fig. 2.2). Cette mer communiquait avec l'extrémité ouest de la Téthys (Fig. 2.2A) et recouvrait l'essentiel de l'Europe sur une zone aussi appelée Bassin Central Européen (Fig. 2.2B) (Fischer *et al.*, 2012). Ce bassin était lui-même subdivisé en plusieurs parties, dont le Bassin de Paris et le Bassin Germanique. Le territoire actuel de Saint-Nicolas-de-Port se trouvait au sud d'une côte formée par le Massif Londres Brabant et le Massif Rhénan, entre 35 et 40° de latitude Nord (Fig. 2.2B) (Fischer *et al.*, 2012).

2.2. Contexte géologique

Saint-Nicolas-de-Port se situe sur le bord Est du Bassin de Paris, près de la zone charnière avec le Bassin Germanique. Dans l'ancienne carrière affleure la formation des « Grès infraliasiques ». Cette formation est encadrée par les « Marnes irisées supérieures » en-dessous et les « Argiles de Levallois » au-dessus (aussi appelée « Argiles lie-de-vin »). En termes stratigraphiques, les « Grès infraliasiques » sont considérés, avec les Argiles de Levallois » comme des dépôts du Rhétien (Fig. 2.3). La limite Norien-Rhétien est matérialisée par le contact entre les « Marnes irisées supérieures » et les « Grès infraliasiques » et la limite Trias-Jurassique par le contact entre les « Argiles de Levallois » et les « Calcaires à Gryphées » (Fig. 2.3).

2. Le gisement de Saint-Nicolas-de-Port

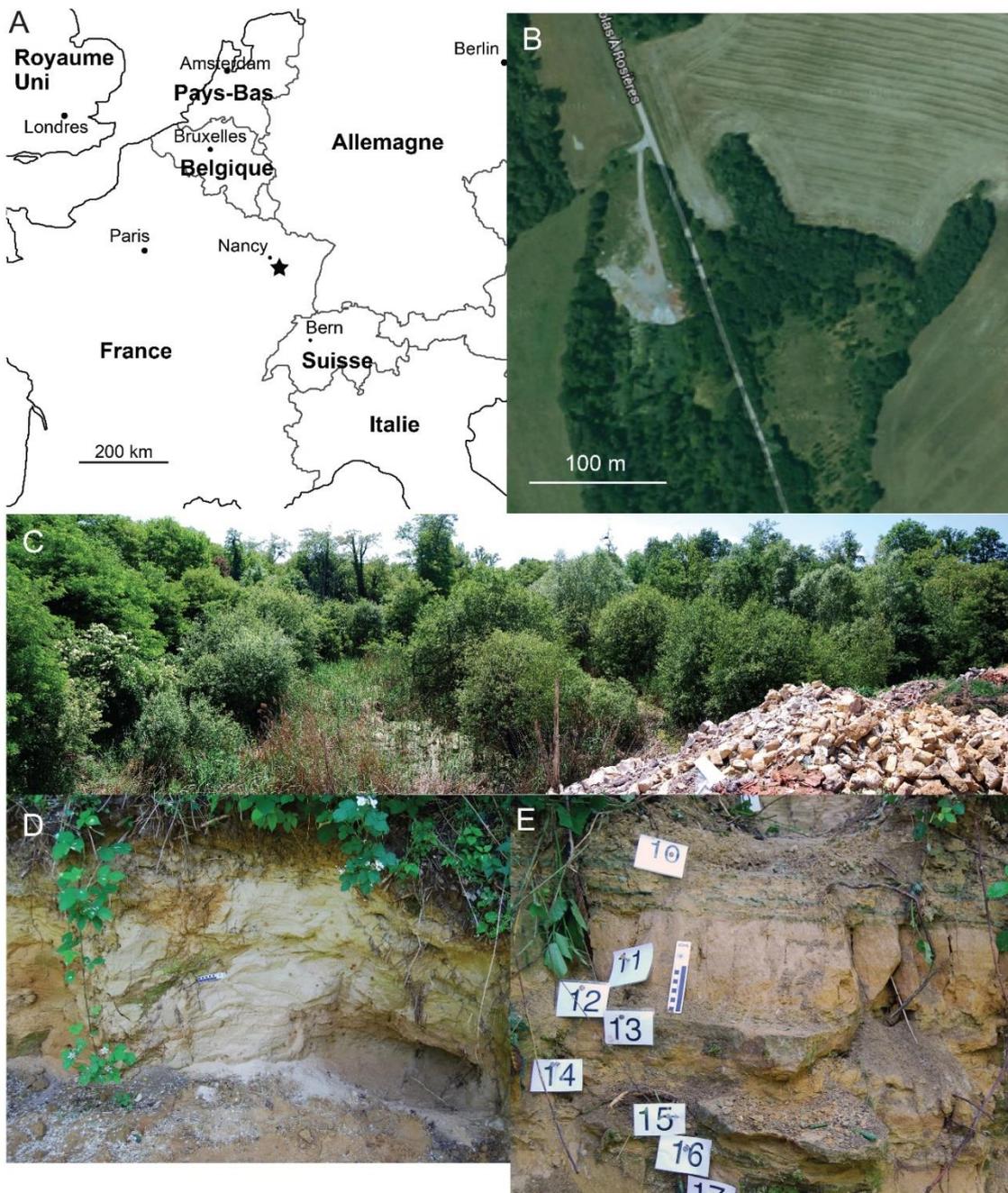


Figure 2. 1. **A**, localisation de Saint-Nicolas-de-Port. **B**, vue aérienne de l'ancienne carrière (© 2015 Google). **C**, photo panoramique de la décharge en activité. **D-E**, affleurements du sommet de l'ancien front de taille (crédits photo : Ronan Allain).

2. Le gisement de Saint-Nicolas-de-Port

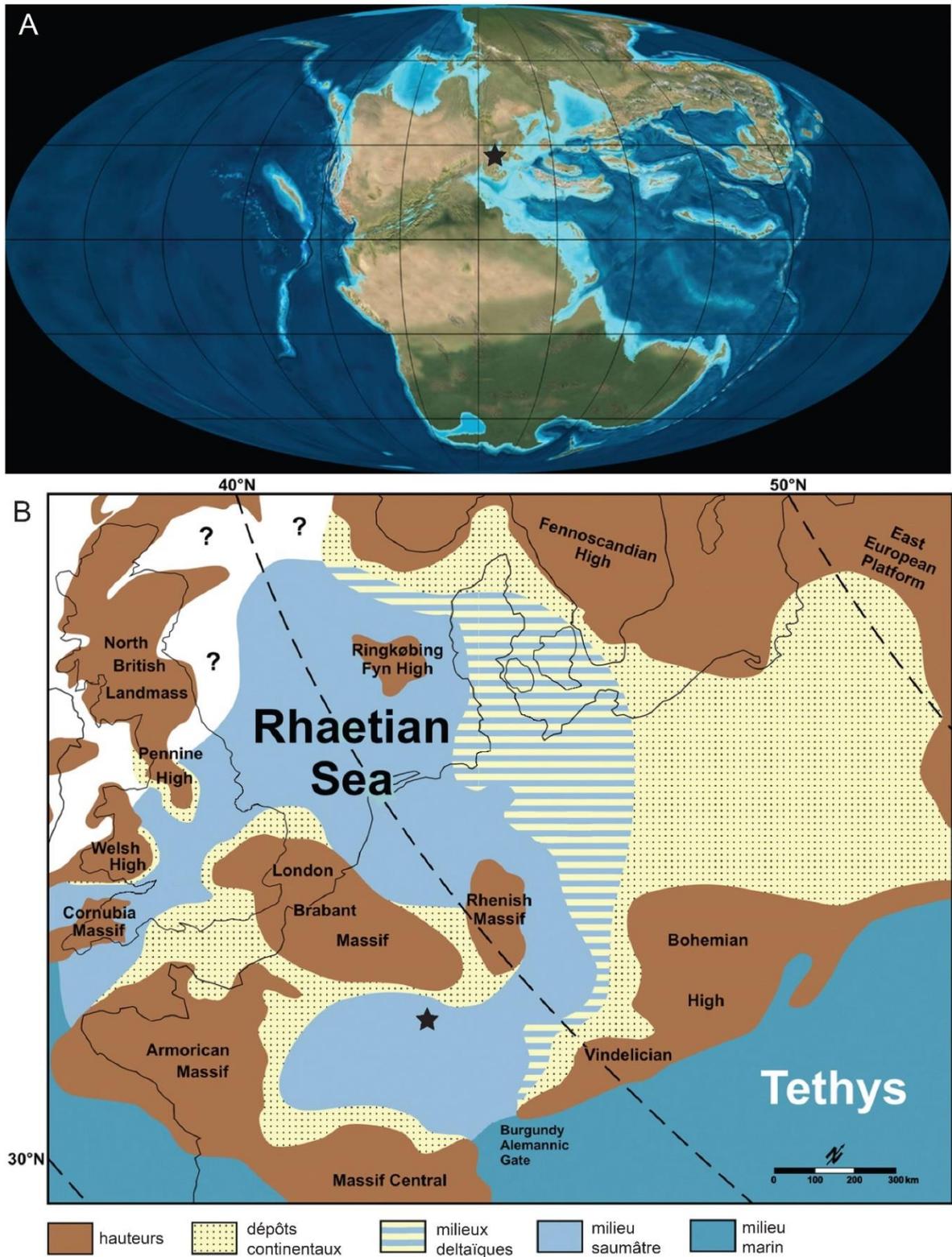


Figure 2. Cartes paléogéographiques du monde (A) et de l'Europe centrale au Trias supérieur (D'après Blakey, 2013 ; Fischer *et al.*, 2012). L'étoile indique la position de Saint-Nicolas-de-Port.

2. Le gisement de Saint-Nicolas-de-Port

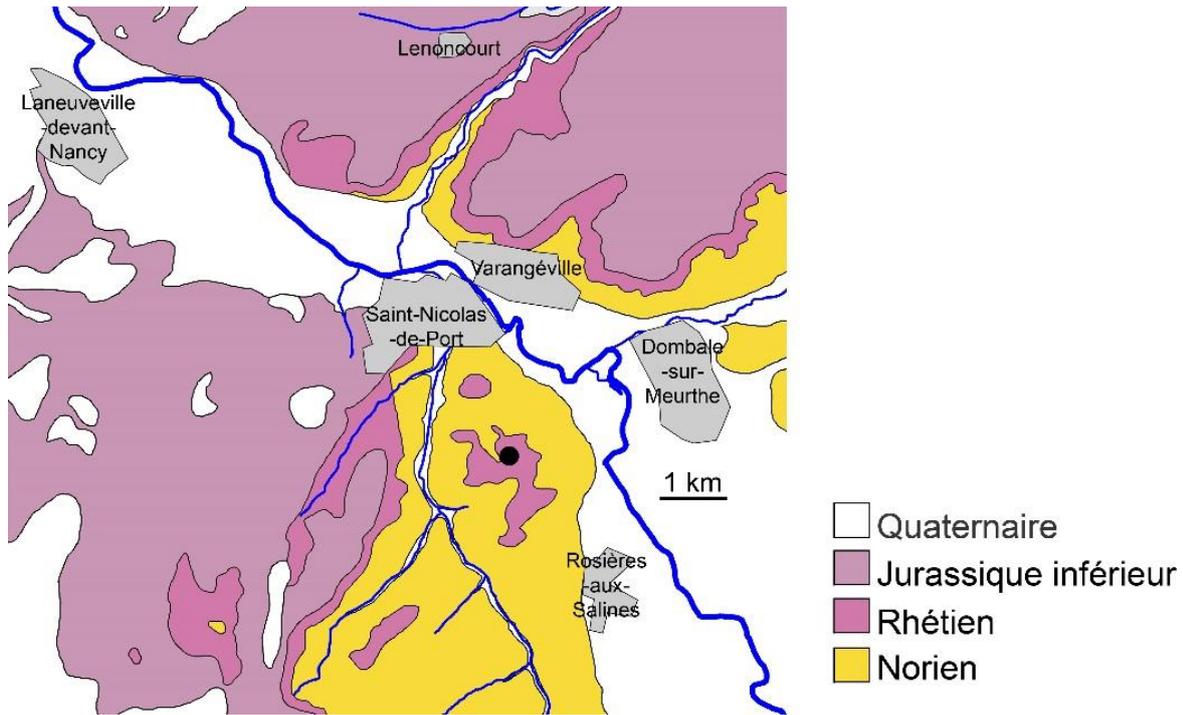


Figure 2. 3. Carte géologique simplifiée de la région de Saint-Nicolas-de-Port (D'après Hilly *et al.*, 1977 ; Vincent *et al.*, 1978). Le point noir indique la position de l'ancienne carrière.

Les « Grès infraliasiques » sont constitués de sables plus ou moins indurés dont la charge en oxydes métalliques et en argiles varie fortement. La lithologie de la carrière de Saint-Nicolas-de-Port a été décrite avec le plus de détail dans les mémoires de thèse de Laugier (1971) et Al Khatib (1976). Laugier (1971 : p.41-50) décrit les faciès Rhétiens de Saint-Nicolas-de-Port en se basant sur la carrière et sur trois autres affleurements. Cependant, ses commentaires manquent de précision et il est difficile de savoir exactement ce qui a été observé dans la carrière. Laugier (1971 : p. 41-42) présente un log dit « synthétique » d'une puissance de 21,55 mètres, qui semble être entièrement applicable à la carrière (Fig. 2.4). Il signale la présence des « Marnes irisées » à la base du log, ce qui en fait le seul auteur à avoir observé directement la limite Norien-Rhétien à Saint-Nicolas-de-Port (Fig. 2.4). Il résume la constitution des « Grès infraliasiques » à Saint-Nicolas-de-Port comme l'accumulation de quatre cycles sédimentaires. Chaque cycle comprend quatre termes : (1) sables grossiers avec bone-bed, (2) sables fins plus ou moins ferrugineux, (3) sables argileux et (4) argiles vertes (Fig. 4). Toutefois, des observations plus récentes (Godefroit & Battail, 1997) ont montré que la plupart des dépôts formant la carrière sont lenticulaires et que les affleurements montrent d'importantes variations latérales de faciès. Le modèle de Laugier est donc trop simpliste. Al Khatib (1976 : p. 135-156) présente une étude sédimentologique et pétrographique de la carrière de Saint-Nicolas-de-Port. Il relève deux ensembles de coupes dans la carrière qu'il

2. Le gisement de Saint-Nicolas-de-Port

décrit, sans toutefois en faire de log, mais ne propose pas de corrélation (Al Khatib, 1976 : p. 136-138). Les lithofaciès qu'il décrit sont proches de ceux Laugier (1971) mais il ne retrouve pas la structure cyclique décrite par ce dernier.

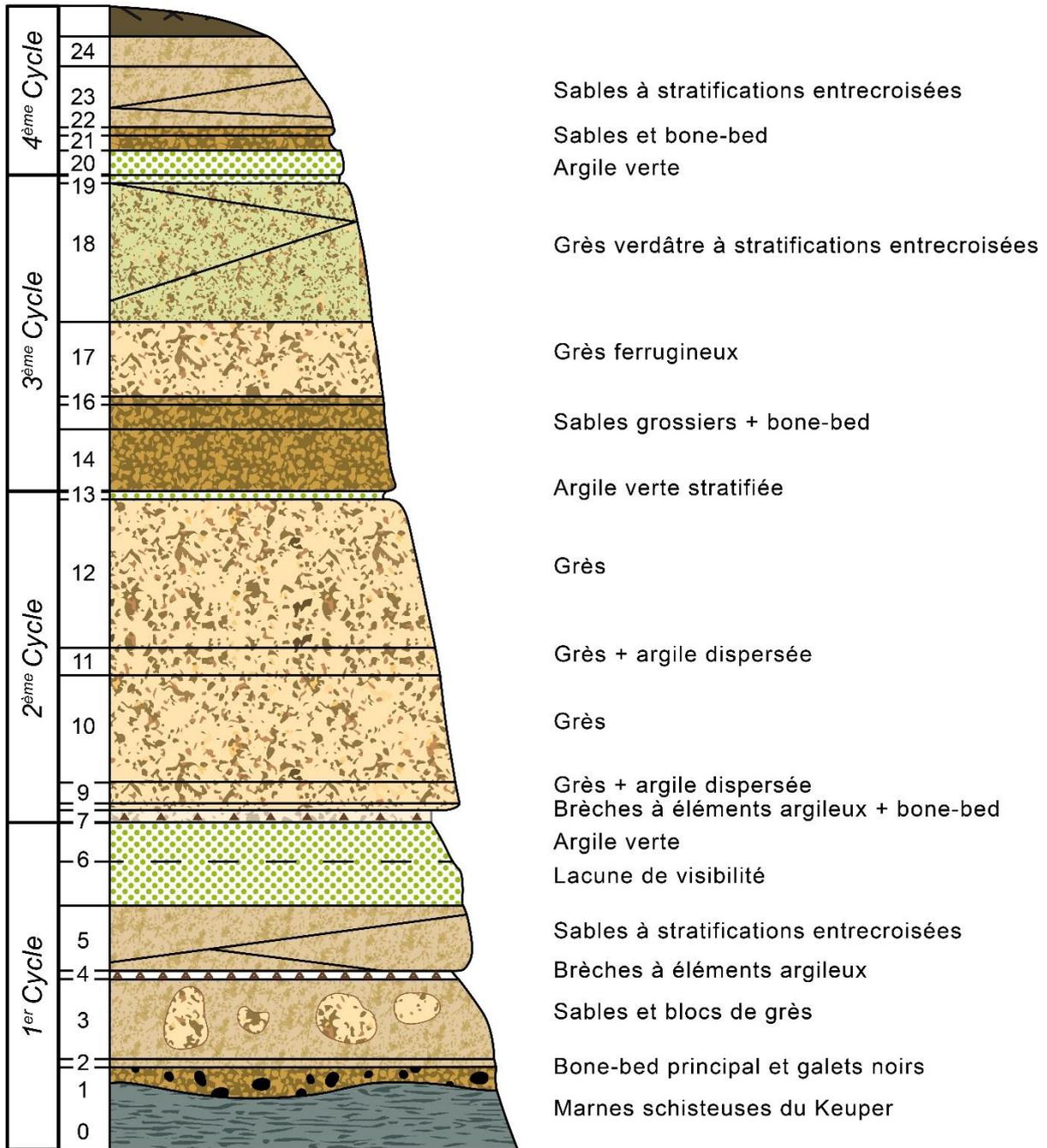


Figure 2. 4. Log stratigraphique de la formation des Grès infraliasiques à Saint-Nicolas-de-Port (D'après Laugier, 1971 ; retravaillé par Justine Jacquot-Haméon).

Al Khatib (1976) s'intéresse particulièrement aux modes de dépôts et de formations des lithofaciès. Pour Saint-Nicolas-de-Port, il considère que l'équivalent sédimentologique actuel le plus proche est la zone de sables côtiers dans le sud de la Mer du Nord, qui se trouve juste sous la zone intertidale (Al Khatib, 1976 : p. 222). Il décrit le paysage sédimentaire comme un domaine très peu profond et proche du continent avec de petits îlots périodiquement émergés (Al Khatib, 1976 : p. 154-155 ; 222). Il interprète certaines figures sédimentaires (gouttières d'érosion) comme des indicateurs de l'influence d'un appareil deltaïque (Al Khatib, 1976 : p. 224) qui aurait constitué l'unique source de matériel détritique et se serait situé au nord-est (Al Khatib, 1976 : p. 227-229).

2.3. La faune associée

La richesse des « Grès infraliasiques » de Saint-Nicolas-de-Port en fossiles de divers groupes de poissons et de reptiles est reconnue depuis longtemps (Levallois, 1851, 1862), et ce dès l'ouverture de la carrière (Corroy, 1928). Au côté des mammaliaformes, le gisement de Saint-Nicolas-de-Port a livré des restes abondants et diversifiés d'autres groupes de vertébrés. Leur liste faunique actualisée est la suivante :

- Trois espèces d'élaémobranches (Duffin, 1993) :

Lissodus minimus

Rhomphaiodon nicolensis

Nemacanthus monilifer

- Trois taxons d'actinoptérygiens (Cuny, 1993b) :

?*Perleidus* sp.

cf. *Saurichthys* sp.

Pycnodontiformes indet.

- Deux espèces de dipneustes (Martin *et al.*, 1981) :

Ceratodus kaupi

Ptychoceratodus phillipsi

- Trois taxons de temnospondyles (Cuny, 1993b) :

Capitosauridae indet.

Metoposauridae indet.

Plagiosauridae indet.

- Un possible taxon anapside (Cuny, 1993b) :

Procolophonidae indet.

2. Le gisement de Saint-Nicolas-de-Port

- Deux taxons de lépidosauromorphe (Cuny, 1993b) :

Lepidosauromorpha indet.

Sphenodontia indet

- Au moins huit taxons d'archosauriformes (Godefroit & Cuny, 1997) :

Dinosauria

- *Plateosaurus* sp.

- aff. *Tecovasaurus* sp.

- ?*Ornithomichia* indet.

Pterosauria

- *Eudimorphodon* sp.

Phytosauria

- Phytosauridae indet.

- ?*Rudiontidae* indet.

Archosauriformes *incertae sedis*

Graouillyodon hacheti

Archosauriformes indet.

- Dix espèces et un genre indéterminé de cynodontes non-mammaliens (Godefroit & Battail, 1997) :

Dromatheriidae

- *Pseudotriciconodon wildi*

- *Tricuspes tuebingensis*

- *Tricuspes sigogneauae*

- *Tricuspes tapeinodon*

- *Meurthodon gallicus*

Traversodontidae

- *Maubeugia lotharingica*

- *Rosieria delsatei*

- aff. *Microscalenodon*

Cynodontia *incertae sedis*

- *Hahnia obliqua*

- *Gaumia longiradicata*

- *Lepagia gaumensis*

2.4. Historique de l'étude des formes mammaliennes

Ce n'est qu'en 1975 que Georges Wouters, un paléontologue amateur belge, découvre la première dent d'aspect mammalien (Russell *et al.*, 1976). Il se tourne alors vers le Muséum national d'Histoire naturelle où il montre sa découverte à Denise Sigogneau-Russell et Donald Russell. Ensembles, en 1976, ils organisent des fouilles à grande échelle sur le gisement en collaboration avec, entre autres, Paul Coupatez, Dominique Delsate, Jean-Claude Lepage et Pascal Godefroit ; ainsi que l'Institut polytechnique et la Faculté de Nancy (Godefroit & Battail, 1997 ; Sigogneau-Russell, 1978). Ces fouilles ont permis de rassembler une importante collection qui atteint rapidement 500 (Sigogneau-Russell, 1983a) puis plus d'un millier de dents isolées (Sigogneau-Russell & Hahn, 1994), réalisant pleinement la prévision de Clemens *et al.* (1979 : p. 11 « The locality could easily become the most prolific source of Rhaetian mammalian fossils in continental Europe. »).

La première dent découverte en 1975 est devenue l'holotype de *Meurthodon gallicus*, un nouveau taxon de cynodonte non-mammalien, et une petite partie de la collection a été publiée avec la description de plusieurs taxons mammaliens. En 1978, Sigogneau-Russell publie un premier article pour signaler la présence de trois familles de mammifères : les morganucodontidés, les kuehneotheriidés et les haramiyidés. En 1983, elle décrit les premiers genres dans deux articles. Dans le premier, elle crée *Woutersia mirabilis* sur la base de trois dents (Sigogneau-Russell, 1983a). Dans le deuxième, elle crée *Brachyostrododon coupatezi* sur la base de trois dents inférieures et décrit trois spécimens d'haramiyides indéterminés (Sigogneau-Russell, 1983b). Frank *et al.* (1984) utilisent l'importante quantité de matériel haramiyide de Saint-Nicolas-de-Port pour réaliser la première étude de l'ultrastructure dentaire du groupe. Sigogneau-Russell *et al.* (1986) créent *Theroteinus nikolai* et la famille des Theroteinidae sur la base de deux des dents indéterminées décrites en 1983 et cinq spécimens inédits. Ils accompagnent leur diagnose d'une étude de l'ultrastructure dentaire et de la micro-usure. Sigogneau-Russell (1989a) présente une importante monographie sur le matériel attribuable aux haramiyides *Thomasia* et *Haramiya* en décrivant 289 dents dont 176 postcanines mais sans préciser leur attribution spécifique. Cette monographie est une référence essentielle de la révision systématique des haramiyides de Butler & MacIntyre (1994). Hahn *et al.* (1989) apportent de nouvelles données sur les Theroteinidae avec cinq nouveaux spécimens, dont la description d'une nouvelle espèce qu'ils ne nomment pas. Sigogneau-Russell (1990) publie un court papier pour diagnostiquer *Haramiya butleri*, présentée comme l'espèce dominante à Saint-Nicolas-de-Port. Hahn *et al.* (1991) décrivent

2. Le gisement de Saint-Nicolas-de-Port

sept nouvelles dents de *Brachyostrodon coupatezi*, créent *Brachyostrodon maior* sur une dent inférieure et décrivent deux groupes de dents supérieures associés à *Brachyostrodon* comptant respectivement une et trois dents. Sigogneau-Russell & Hahn (1994) proposent une synthèse du matériel connu de microvertébrés du Trias supérieur connu en Europe et annoncent la présence à Saint-Nicolas-de-Port d'une espèce de *Morganucodon*, un morganucodontidé indéterminé, *Kuehneotherium praecursoris* et une deuxième espèce de *Kuehneotherium* à décrire. Sigogneau-Russell & Hahn (1995) décrivent cinq nouvelles dents de *Woutersia mirabilis* et créent *Woutersia butleri* sur la base de cinq dents inédites. Sigogneau-Russell & Godefroit (1997) créent *Delsatia rhupotopi* sur la base de cinq spécimens inédits. Finalement, Godefroit & Sigogneau-Russell (1999) comparent 55 dents attribuées à *Kuehneotherium* avec le matériel de ce genre connu au Pays-de-Galles.

La liste faunique actualisée des mammaliaformes de Saint-Nicolas-de-Port, basée sur la description de 267 postcanines, au début de ce travail de thèse est ainsi la suivante :

Morganucodonta

Brachyostrodon coupatezi

Brachyostrodon maior

Morganucodon sp.

Morganucodontidae indet

« Symmetrodonta »

Kuehneotheriidae

Kuehneotherium praecursoris

Kuehneotherium sp.

Woutersiidae

Woutersia mirabilis

Woutersia butleri

famille indet.

Delsatia rhupotopi

Haramiyida

Haramiyidae

Thomasia antiqua

Thomasia moorei

Theteinidae

Theroteinus nikolai

Theroteinus sp.

Chapitre 3

Matériel et méthodes

3.1. Abréviations institutionnelles et autres

AST-RX : ‘Accès Scientifique à la Tomographie à Rayons X’, plateforme de l’UMS 2700 ‘Outils et Méthodes de la Systématique Intégrative’ du CNRS-MNHN, Paris, France ;

AUP : Aberdeen University Palaeontology, Aberdeen, Royaume Uni ;

GIT : Geologisches Institut Tübingen (now Institut für Geowissenschaften, Eberhard Karls Universität), Tübingen, Allemagne ;

IRSNB : Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles, Belgique ;

KM : Kota Mammals ;

MCZ : Museum of Comparative Zoologie, Cambridge, Massachusetts ;

MNHN : Museum National d’Histoire Naturelle, Paris, France (équivalent de MNHP dans certaines publications) ;

MNHN.F. : Collections de paléontologie du MNHN ;

MNHNL : Muséum national d’Histoire naturelle, Luxembourg, Grand-Duché du Luxembourg ;

NHMUK : Natural History Museum, Londres, Royaume Uni ;

PIMUZ : Paläontologisches Institut und Museum der Universität Zurich, Zurich, Suisse ;

RAS : Rosières-aux- Salines, autre nom du site de Saint-Nicolas-de-Port ;

SNP : Saint-Nicolas-de-Port ;

VPL/JU : Vertebrate Palaeontology Laboratory, Jammu University, Jammu, Inde.

3.2. Matériel

3.2.1. Collections étudiées

En raison des nombreux participants aux fouilles et à l’étude du gisement de Saint-Nicolas-de-Port (voir Chapitre 2), le matériel fossile a été dispersé dans plusieurs collections. A l’heure actuelle, ces collections sont essentiellement rassemblées à deux endroits. La majorité des spécimens sont conservés au MNHN à Paris et une autre partie est conservée à l’IRSNB à Bruxelles. Dans l’ensemble des collections, chaque numéro de spécimen correspond à une dent isolée. Un grand nombre de spécimens des différentes collections ont été moulés, ce qui a bénéficié aux descriptions présentées dans la partie systématique car un certain nombre de spécimens originaux n’ont pas pu être retrouvés ou ont été cassés depuis leur moulage.

Les collections de Paris et de Bruxelles se distinguent par un sigle différent. Les numéros de spécimens commencent par le préfixe « SNP » au MNHN et « RAS » à l’IRSNB.

3. Matériel et méthodes

Les numéros ne comportant pas d'autres sigles ont été collectés durant les fouilles de l'équipe de Denise Sigogneau-Russell (principalement en 1976 (Sigogneau-Russell, 1978)) et proviennent du même niveau stratigraphique, bien qu'ils aient été séparés entre les deux collections (80 spécimens pour « SNP », 22 spécimens pour « RAS »). Les spécimens avec des numéros portant le suffixe « W » ou « FW » appartenaient à la collection personnelle de M. Georges Wouters, en association avec M. Paul Coupatez. La collection dite « Wouters » compte en fait deux collections différentes. La première a été donnée au MNHN par M. Wouters et porte un sigle du type « SNP W » ou « SNP FW » (126 spécimens). La deuxième, portant un sigle du type « IRSNB W », « IRSNB FW » ou « IRSNB G » a été rassemblée par M. Wouters et léguée après son décès à l'IRSNB (167 spécimens). Les numéros portant le suffixe « Lepage » ou « L » appartiennent à la collection rassemblée par M. Jean-Claude Lepage (33 spécimens). Cette collection a été rachetée par le Dr. Dominique Delsate après le décès de M. Lepage et offerte au MNHN avec la propre collection du Dr. Delsate qui porte le suffixe « DD » (12 spécimens). Les numéros portant le suffixe « Ma » sont issus de la collection personnelle de M. Marignac, géologue à l'École Nationale Supérieure de Géologie Appliquée à Nancy (2 spécimens), les numéros portant le suffixe « Ph » proviennent de la collection de A. Phélizon de Châlons-sur-Marne (4 spécimens), et les numéros portant le suffixe « Br » proviennent de la collection personnelle de Braillon (3 spécimens). Enfin il existe un suffixe « MD » qui a un double sens. Dans un premier temps, je me suis servi de ce sigle (qui correspond à mes initiales) pour attribuer des numéros temporaires à des spécimens qui n'en avaient pas ou avaient le même numéro qu'un autre spécimen ; ce n'est que durant l'étude du matériel de *Thomasia* que j'ai découvert que ce sigle avait déjà été utilisé. Pour les distinguer, mes numéros temporaires sont notés sur le modèle « SNP MD 1 » et les anciens numéros sont notés sur le modèle « SNP 1 'MD' » (2 spécimens). Malheureusement, l'origine de ce sigle « 'MD' » est inconnue, ainsi que celle du sigle « M » porté par quelques spécimens (6 spécimens). Ces différentes collections sont le fruit de collectes indépendantes de leurs auteurs sur le site de Saint-Nicolas-de-Port. De ce fait, aucune information n'est connue sur leur provenance exacte à l'intérieur de l'ancienne carrière, mise à part qu'elles proviennent bien du même gisement. Certains spécimens portent des numéros incomplets qui en l'état il n'est pas possible de les rapprocher d'une collection particulière (e.g., 202, 204) (5 spécimens).

3.2.2. *Spécimens étudiés*

Cette étude s'est concentrée sur les dents molariformes. En effet, il est difficile en l'état actuel des connaissances de distinguer avec confiance les dents prémolariformes des mammaliaformes triasiques de celles de leurs proches cousins cynodontes (Godefroit & Battail, 1997). Ces spécimens n'ont donc pas pu compléter l'étude taxonomique des espèces de Saint-Nicolas-de-Port, décrites sur leurs dents molariformes. Certaines morphologies prémolariformes ont cependant pu être associées à des taxons. Ces exceptions sont discutées au cas par cas.

Au début de l'étude systématique, les molariformes ont été séparées en fonction de trois grandes morphologies : la morphologie triconodonte avec trois cuspides principales alignées longitudinalement, la morphologie symmétronte avec trois cuspides principales disposées en triangle, et la morphologie allothère avec plusieurs rangées longitudinales de cuspides. La totalité des dents de morphologie morganucodonte ont été décrites ensemble car rapprochées du groupe des morganucodontes (voir Chapitre 4). Les deux autres ensembles ont été discutés en plusieurs chapitres en raison de variations morphologiques importantes à l'intérieur de chacun d'entre eux. Les dents de morphologie symmétronte ont été séparées entre le matériel rapporté aux kuehneotheriidés (voir Chapitre 5) et le matériel rapporté à *Woutersia* et *Delsatia* qui ont été discutés ensemble (voir Chapitre 6). Les dents de morphologie allothère ont été rapportées au groupe des haramiyides et séparées entre le matériel rapporté à *Thomasia* (voir Chapitre 7) et le matériel rapporté à *Theroteinus* (voir Chapitre 8).

3.3. Méthodes

3.3.1. *Observations, dessins et mesures*

Tous les spécimens décrits ont été observés sous une loupe binoculaire (CETI, Medline Scientific, Chalgrove, Royaume Uni) avec un grossissement de 36. Tous les dessins schématiques ont été réalisés à la chambre claire. Les mesures biométriques ont été relevées avec un afficheur numérique pour métrologie (Heidenhain ND 1200, Traunreut, Germany). Trois mesures ont été prises (Fig. 3.1). La longueur et la largeur correspondent aux dimensions du plus petit rectangle pouvant contenir le spécimen. La longueur correspond à l'axe mésiodistal et la largeur correspond à l'axe labiolingual. La longueur '-b2' est une mesure particulière pour les dents de morphologie allothère. Elle correspond à la distance, sur l'axe mésiodistal entre la base de la cuspide $b2/B2$ et l'extrémité de la dent où le bassin est

fermé. Ces mesures ont permis de réaliser des diagrammes et des analyses statistiques avec le logiciel Excel (Microsoft, Redmond, Washington, 2013) et l'environnement statistique R (R Development Core Team, 2015). Les images tridimensionnelles ont été obtenues par microtomographie à rayons X à la plateforme AST-RX du MNHN à l'aide d'un scanner phoenix|x-ray|v|tome|x L 240-180. L'annexe 1 reprend les principaux paramètres d'acquisition des scans pour chaque spécimen. Les modèles 3D ont été traités avec le logiciel VGStudio Max 2.2 (Volume Graphics, Heidelberg, Allemagne, 2013) ou le logiciel Materialise Mimics Innovation Suite 17.0 Research Edition (Materialise NV, Leuven, Belgique, 2014). Les images issues des modèles 3D ont été mises en forme avec les logiciels Adobe Photoshop CS6 et Adobe Illustrator CS6 (Adobe Systems Incorporated, San Jose, Californie, 2012).

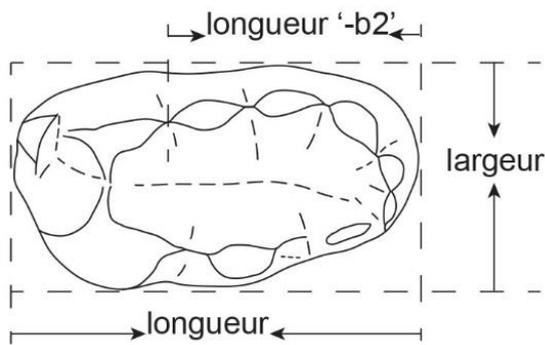


Figure 3. 1. Mesure des spécimens.

3.3.2. *Nomenclatures dentaires*

Les descriptions systématiques de cette étude utilisent une nomenclature adaptée désignant avec précision les différents éléments structuraux (cuspides, crêtes,...) de la morphologie dentaire. Deux nomenclatures spécialisées sont employées, la première pour décrire les morganucodontes et les « symmétrodontes », la deuxième pour décrire les haramiyides.

Trois remarques s'appliquent à ces deux nomenclatures :

1) elles ont toutes deux un but strictement descriptif et ne reposent sur aucune hypothèse d'homologie. L'homonymie des termes employés n'implique pas l'homologie des structures décrites ;

2) ces deux nomenclatures ont fait l'objet de définitions variables suivant les auteurs. La prudence est donc de mise si on veut comparer les descriptions de cette étude avec celles d'autres auteurs ;

3) les symboles minuscules sont utilisés pour les dents inférieures et les symboles majuscules sont utilisés pour les dents supérieures.

3. Matériel et méthodes

La nomenclature utilisée pour les morganucodontes et les « symmétrodontes » est essentiellement celle proposée par Crompton & Jenkins (1968). Elle est introduite par une figure où les cuspides de quelques dents sont labellisées avec les lettres de *a* à *g* (Crompton & Jenkins, 1968 : Text-fig. 2). La cuspide *i* a été introduite par Pacey (1978). Les cuspides *e*' et *i*' ont été définies dans cette étude. Cette nomenclature est formalisée par les définitions suivantes et illustrée par la figure 3.2A-B :

a : cuspide centrale de la rangée principale ;

b : cuspide mésiale à la cuspide *a* dans la rangée principale ;

c : cuspide distale à la cuspide *a* dans la rangée principale ;

d : cuspide cingulaire distale à la cuspide *c* ;

e : cuspide cingulaire linguale la plus mésiale ;

e' : cuspide cingulaire (disto)linguale à la cuspide *e* ;

f : cuspide cingulaire labiale la plus mésiale ;

g : cuspide cingulaire linguale placée entre les sommets des cuspides *a* et *c* (aussi appelée 'kühnecone' (Parrington, 1967)) ;

i : cuspide cingulaire (mésio)linguale à la cuspide *d* ;

i' : cuspide cingulaire (mésio)linguale à la cuspide *i*.

La nomenclature dentaire des haramiyides (Fig. 3.2C) est particulièrement affectée par les différences d'usage et de définition entre auteurs. Ces différences peuvent être très importantes comme entre Kermack *et al.* (1998) et Heinrich (1999) où la nomenclature n'a pas la même forme, ou plus subtiles comme entre Sigogneau-Russell (1983b) et Jenkins *et al.* (1997) où la rangée *C* n'est pas définie de la même manière. C'est Hahn (1973 : p.5) qui, dans une note de bas de page, a établi les bases de la nomenclature en nommant les rangées *a* et *b*. Il a fallu ensuite attendre Butler & MacIntyre (1994) pour une définition plus complète des rangées et une formalisation d'un système de numérotation des cuspides. Butler (2000) présente la dernière mise à plat, ainsi qu'une première tentative d'introduction d'hypothèse d'homologie, qui n'a pas été unanimement suivie (*e.g.* Meng *et al.*, 2014).

La rangée nommée *a* compte le moins de cuspides et se caractérise par des cuspides mieux séparées les unes des autres. La deuxième rangée de cuspides est nommée rangée *b*. Les cuspides supplémentaires sont nommées *aa*, lorsqu'elles sont placés sur le flanc de la rangée *a*, et *bb* lorsqu'elles sont placés sur le flanc de la rangée *b*. Dans chaque rangée, les cuspides sont numérotées en partant du numéro 1. Sur les dents inférieures, la numérotation part de l'extrémité mésiale. Sur les dents supérieures, la numérotation part de l'extrémité distale.

3. Matériel et méthodes

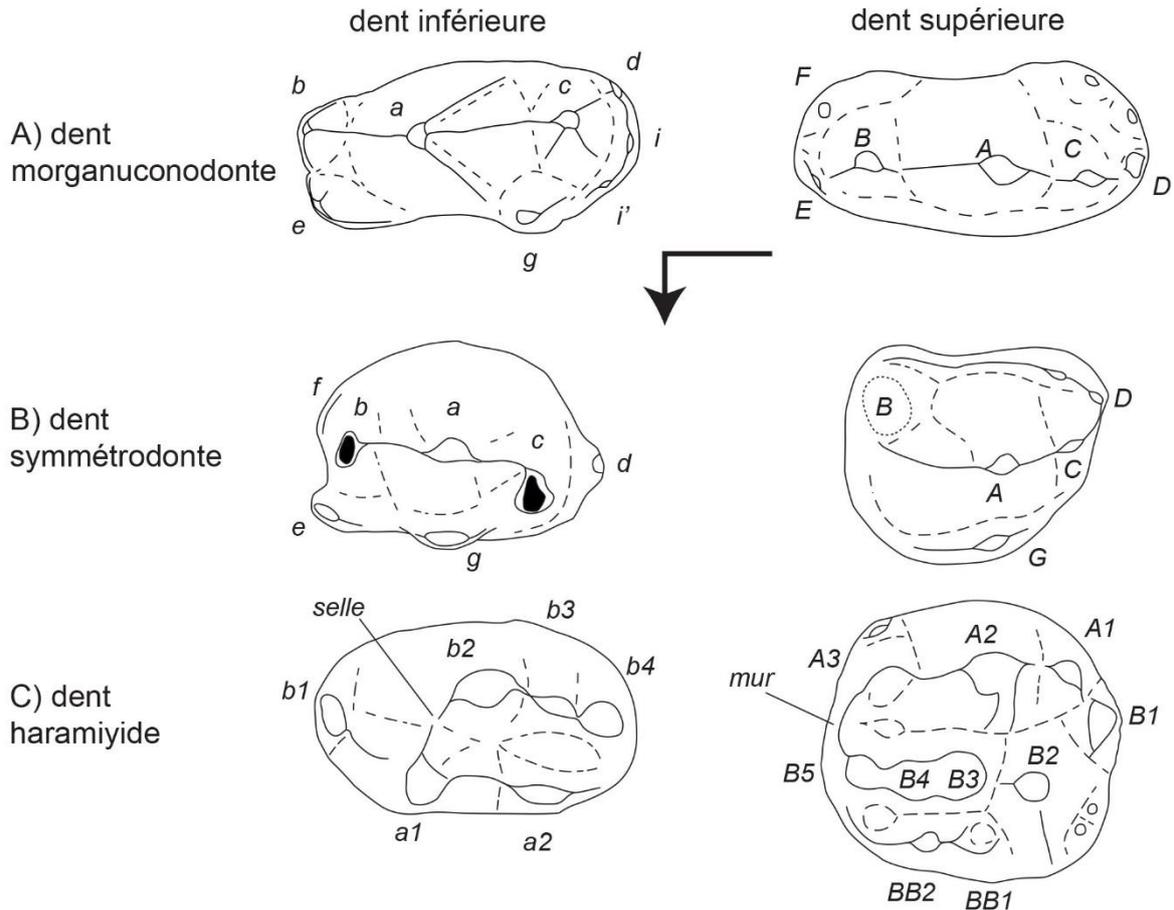


Figure 3. 2. Nomenclature des cuspides pour les dents inférieure et supérieure des morganucodontes (A), symmétrodontes (B) et haramiyides (C). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale. Echelle non respectée.

Cette nomenclature comprend deux termes supplémentaires. Le « mur » désigne la jonction des crêtes qui ferme le bassin central à son extrémité distale sur les dents inférieures et à son extrémité mésiale sur les dents supérieures. La « selle » désigne la jonction de deux crêtes qui délimite le bassin principal à son extrémité ouverte, mésiale sur les dents inférieures et distale sur les dents supérieures.

Ce système de numérotation contient une part d'arbitraire. En effet, les deux rangées se rejoignant à une extrémité de la dent, il peut être difficile sur certains spécimens de juger si, par exemple, une cuspide donnée est une cuspide *a3* ou une cuspide *b5* (ex : SNP 140 L, voir Fig. 7.13). Dans le cas de '*Thomasia*', il est possible de faire la distinction en vérifiant si (i) le profil de la cuspide correspond au profil des cuspidés de la rangée *a* ou à celui des cuspidés de la rangée *b*, (ii) l'orientation de la cuspide est dans le prolongement de la rangée *a* ou de la rangée *b*, (iii) la cuspide est plus détachée de l'une des rangées. De plus, les dernières cuspidés de la rangée *b* sont assez petites ; ajouté à l'effet de l'usure, il est parfois incertain de

3. Matériel et méthodes

reconnaître si une portion de la rangée *b* est une cuspidé supplémentaire ou un segment de crête.

Une troisième nomenclature a été utilisée dans les descriptions des facettes d'usure. Cette nomenclature a été proposée récemment par Koenigswald *et al.* (2013 : p. 416) afin de décrire le mouvement de la mâchoire pendant la mastication. Elle est basée sur la définition de la direction et de l'angle de la pente des facettes d'usure (Tab. 3.1-2) par la division du cadran en plusieurs parties. Cependant, dans cette étude les angles ont été estimés grossièrement à la loupe binoculaire, sans mesure de valeur exacte. De plus, les termes caractérisant l'inclinaison ont été traduits pour les descriptions en français (Tab. 3.2), ces traductions sont utilisées entre guillemets. Cette nomenclature offre un cadre bien établi pour comparer les facettes d'usure entre différents taxons.

Tableau 3.1. Définitions des descripteurs directionnels, avec les angles correspondants et les symboles associés (D'après Koenigswald *et al.* 2013).

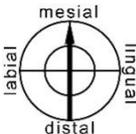
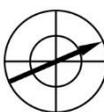
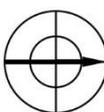
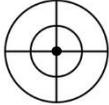
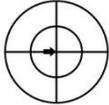
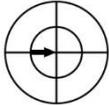
Direction	Angle	Symboles	Direction	Angle	Symboles
Mésial	$0^{\circ} \pm 12^{\circ}$		Linguo-distolingual	$112^{\circ} \pm 12^{\circ}$	
Mésio-mésiolingual	$22^{\circ} \pm 12^{\circ}$		Distolingual	$135^{\circ} \pm 12^{\circ}$	
Mésiolingual	$45^{\circ} \pm 12^{\circ}$		Disto-distolingual	$158^{\circ} \pm 12^{\circ}$	
Linguo-mésiolingual	$68^{\circ} \pm 12^{\circ}$		Distal	$180^{\circ} \pm 12^{\circ}$	
Lingual	$90^{\circ} \pm 12^{\circ}$				

Tableau 3. 4. Définitions des descripteurs pour l'inclinaison, avec les angles correspondants, et les symboles associés (D'après Koenigswald *et al.* 2013).

Inclination	Angle	Symboles
Vertical	$90^{\circ} \pm 12^{\circ}$	
Very steep Très penchée	$68^{\circ} \pm 12^{\circ}$	
Steep Penchée	$45^{\circ} \pm 12^{\circ}$	
Shallow Peu penchée	$22^{\circ} \pm 12^{\circ}$	
Horizontal	$0^{\circ} \pm 12^{\circ}$	

Partie II

L'étude systématique

Chapitre 4

Morganucodonta

4. Morganucodonta

Ce chapitre est en cours de publication au *Journal of Systematic Palaeontology*, et mis en ligne depuis le 10 novembre 2014.

Dans cet article, l'étude systématique des morganucodontes est accompagnée d'une discussion sur la structure des faunes mammaliennes et leur biogéographie au Trias supérieur et autour de la limite Trias-Jurassique.

L'article ayant été rédigé indépendamment du reste de ce mémoire de thèse, les références suivantes sont différentes :

Sigogneau-Russell, 1983 correspond à Sigogneau-Russell, 1983b dans le reste de la thèse ;

Sigogneau-Russell, 1989 correspond à Sigogneau-Russell, 1989a dans le reste de la thèse ;

Wouters *et al.*, 1985 correspond à Wouters *et al.*, 1985b dans le reste de la thèse ;

Erratum

Malgré les corrections dont cet article a fait l'objet, certaines erreurs sont notées :

- Dans le Supplemental data 1, la référence Delsate, 1996 est en fait Delsate, 1995 ;

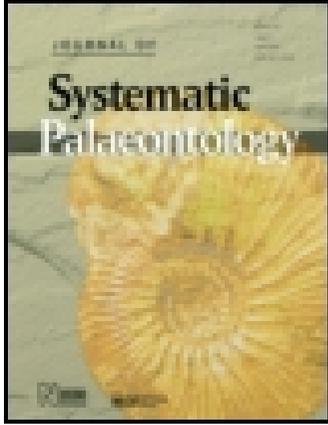
- Dans la section matériel et méthodes, la référence Koenigswald *et al.*, 2012 est en fait Koenigswald *et al.*, 2013.

This article was downloaded by: [MNHN Muséum National D'Histoire Naturelle]

On: 13 November 2014, At: 23:47

Publisher: Taylor & Francis

Informa Ltd Registered in England and Wales Registered Number: 1072954 Registered office: Mortimer House, 37-41 Mortimer Street, London W1T 3JH, UK



Journal of Systematic Palaeontology

Publication details, including instructions for authors and subscription information:
<http://www.tandfonline.com/loi/tjsp20>

Earliest known European mammals: a review of the Morganucodonta from Saint-Nicolas-de-Port (Upper Triassic, France)

M. Debuyschere^a, E. Gheerbrant^a & R. Allain^a

^a Centre de Recherches sur la Paléobiodiversité et les Paléoenvironnements (CR2P), UMR 7207 CNRS-MNHN-UPMC (SU), CP 38, 57 rue Cuvier, 75231, Paris CEDEX 05, France
Published online: 10 Nov 2014.

To cite this article: M. Debuyschere, E. Gheerbrant & R. Allain (2014): Earliest known European mammals: a review of the Morganucodonta from Saint-Nicolas-de-Port (Upper Triassic, France), *Journal of Systematic Palaeontology*, DOI: [10.1080/14772019.2014.960486](https://doi.org/10.1080/14772019.2014.960486)

To link to this article: <http://dx.doi.org/10.1080/14772019.2014.960486>

PLEASE SCROLL DOWN FOR ARTICLE

Taylor & Francis makes every effort to ensure the accuracy of all the information (the "Content") contained in the publications on our platform. However, Taylor & Francis, our agents, and our licensors make no representations or warranties whatsoever as to the accuracy, completeness, or suitability for any purpose of the Content. Any opinions and views expressed in this publication are the opinions and views of the authors, and are not the views of or endorsed by Taylor & Francis. The accuracy of the Content should not be relied upon and should be independently verified with primary sources of information. Taylor and Francis shall not be liable for any losses, actions, claims, proceedings, demands, costs, expenses, damages, and other liabilities whatsoever or howsoever caused arising directly or indirectly in connection with, in relation to or arising out of the use of the Content.

This article may be used for research, teaching, and private study purposes. Any substantial or systematic reproduction, redistribution, reselling, loan, sub-licensing, systematic supply, or distribution in any form to anyone is expressly forbidden. Terms & Conditions of access and use can be found at <http://www.tandfonline.com/page/terms-and-conditions>

Earliest known European mammals: a review of the Morganucodonta from Saint-Nicolas-de-Port (Upper Triassic, France)

M. Debuyschere*, E. Gheerbrant and R. Allain

Centre de Recherches sur la Paléobiodiversité et les Paléoenvironnements (CR2P), UMR 7207 CNRS-MNHN-UPMC (SU), CP 38, 57 rue Cuvier, 75231, Paris CEDEX 05, France

(Received 8 January 2014; accepted 5 August 2014)

The Rhaetian locality of Saint-Nicolas-de-Port (France) has yielded the most abundant and diverse mammalian assemblage known from the Late Triassic. Most of the material remains undescribed. We review here the morganucodonts from Saint-Nicolas-de-Port. We identify the upper and lower molariforms of the genus *Brachyzostrodon*. We also identify in the site *Morganucodon peyeri*, previously known from the Late Triassic of Hallau (Switzerland), as well as the genera *Paceyodon* and *Paikasigudodon*. The description of the new species *Megazostrodon chenali* sp. nov. extends the stratigraphical and geographical range of the genus, previously known from the Early Jurassic of southern Africa. Finally, another new morganucodont, *Rosierodon anceps* gen. et sp. nov., is described. The Morganucodonta is recognized as the most diverse order of Late Triassic mammals. Current fossil data suggest that Europe was the centre of initial diversification of morganucodonts at the end of the Triassic, and that morganucodonts were not much affected by the extinction event at the Triassic/Jurassic transition.

http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:pub:0D30F723-7D65-49B7-8375-BF916BFA0BBA

Keywords: teeth; Early Jurassic; Rhaetian; Triassic/Jurassic transition; mammalian origins; occlusion

Introduction

The Triassic/Jurassic transition, which is marked by one of the five known major Phanerozoic mass extinctions (Raupe & Sepkoski 1982), remains poorly known in the continental domain (Benton 1994; Fraser & Sues 1994). Therefore, the earliest known mammalian microfaunas are sometimes considered to have a relatively stable composition from the Late Triassic into the Early Jurassic (Kielan-Jaworowska *et al.* 2004). In the same way, the fossil record is very scarce from the late Early Jurassic to the early Middle Jurassic (Kielan-Jaworowska *et al.* 2004), this period giving evidence for a second wave of diversification exemplified by the first occurrence of docodonts and of crown-group Mammalia with theriiforms and australosphenidans (Luo 2007). The early evolutionary history of mammals is certainly linked to Late Triassic and Early Jurassic biotic events but the question needs to be addressed in greater detail.

The fossil record indicates that the evolutionary history of mammals began in the Late Triassic. Indeed, the oldest known mammalian fossil is the tooth of *Gondwanadon* Datta & Das, 1996, from the Carnian Tiki Formation of

India (Datta & Das 1996). The mammalian affinity of *Gondwanadon* might be questionable (Kielan-Jaworowska *et al.* 2004), but other Carnian remains are known, such as the basicranium of *Adelobasileus* Lucas & Hunt, 1990 from the Dockum Formation of Texas (Lucas & Luo 1993) and the tooth of *Tikitherium* Datta, 2005 from the same formation as *Gondwanadon* but slightly younger (Datta 2005). The Norian records a first diversification of mammals, with the occurrence of morganucodonts, haramiyids and 'symmetrodonts' in Great Britain (Fraser *et al.* 1985; but see Whiteside & Marshall 2008), Germany (Hahn 1973), Greenland (Jenkins *et al.* 1994, 1997) and Luxembourg (Cuny *et al.* 1995). Rhaetian mammals are known from Belgium (Wouters *et al.* 1985; Hahn *et al.* 1987; Duffin & Delsate 1993; Sigogneau-Russell & Hahn 1994; Delsate 1995), Great Britain (Parrington 1941; Butler & Macintyre 1994), France (Cuny 1993a; Sigogneau-Russell & Hahn 1994; Godefroit 1997; Sigogneau-Russell & Godefroit 1997), Germany (Plieninger 1847; Huene 1933; Clemens & Martin *in press*), Luxembourg (Cuny *et al.* 1995; Godefroit *et al.* 1998), Poland (Świłło *et al.* *in press*) and Switzerland (Clemens 1980). They comprise the same main groups, but with a greater generic diversity (Supplemental Table 1).

*Corresponding author. Email: maxime.debuyschere@edu.mnhn.fr

Morganucodonta Kermack, Musset & Rigney, 1973 is the most diverse order of early mammals, with 16 genera (Kielan-Jaworowska *et al.* 2004; Clemens 2011; this article). They are known from the Carnian (?) to Bathonian and have a Pangean distribution (USA, Greenland, Europe, China, India and southern Africa) (Supplemental Table 2) (Kielan-Jaworowska *et al.* 2004). A possible additional genus, *Purbeckodon* Butler, Sigogneau-Russell & Ensom, 2012, based on six upper molariform teeth and three possible lower molariform teeth, has been found in the Early Cretaceous of England (Supplemental Table 2) (Butler, Sigogneau-Russell & Ensom, 2012). Morganucodonts are small, slender animals, generally insectivorous and probably weighing less than 100 g (Kielan-Jaworowska *et al.* 2004). They are characterized by molariforms of triconodont morphology (Kermack *et al.* 1973). Their dental formula includes three or four incisors, one canine, four or five premolars, and three, four or five molars in the half jaw (e.g. Mills 1971; Kermack *et al.* 1973; Crompton 1974). *Morganucodon* Kühne, 1949 is the best-known genus, represented by hundreds of teeth, more or less complete jaws, and cranial and post-cranial remains from the Rhaetian of France (Sigogneau-Russell & Hahn 1994; Godefroit 1997) and Switzerland (Clemens 1980) (Supplemental Table 1), and the Early Jurassic of Britain (Parrington 1971; Kermack *et al.* 1973, 1981; Jenkins & Parrington 1976), China (Rigney 1963; Kermack *et al.* 1973, 1981; Young 1978; Luo & Wu 1994) and Arizona (Jenkins *et al.* 1983). *Megazostrodon* Crompton & Jenkins, 1968 is known from a nearly complete skeleton from the Early Jurassic of Lesotho (Crompton 1974; Jenkins & Parrington 1976) and one nearly complete skull with atlas and axis from the Early Jurassic of South Africa (Gow 1986). *Erythrotherium* Crompton, 1964 is known from a nearly complete skeleton from the Early Jurassic of Lesotho (Crompton 1974; Jenkins & Parrington 1976), while *Dinetherium* Jenkins, Crompton & Downs, 1983 is only known from jaws and cranial elements from the Early Jurassic of Arizona (Jenkins *et al.* 1983; Crompton & Luo 1993). Other genera are only known from isolated or even single teeth (Supplemental Table 2).

The Late Triassic locality of Saint-Nicolas-de-Port, north-eastern France, has yielded an abundant microfauna including numerous morganucodont teeth which have not been studied extensively (Sigogneau-Russell & Hahn 1994; Sigogneau-Russell pers. comm. 2011). The fossil richness of the ‘Grès infraliasiques’ Formation in the vicinity of Saint-Nicolas-de-Port has been known for a long time (Levallois 1851, 1862). However, the locality of Saint-Nicolas-de-Port became famous for its fossil mammals only in 1975 when Georges Wouters found the first Late Triassic mammal-like tooth from France in a sand quarry (Russell *et al.* 1976). Soon after this initial discovery, screenwashing operations were organized on a large scale in Saint-Nicolas-de-Port (Sigogneau-Russell

1978). Over one thousand mammalian isolated teeth were recovered, representing more than three times the quantity of mammal teeth from all other European Late Triassic sites together (Sigogneau-Russell & Hahn 1994; Kielan-Jaworowska *et al.* 2004). Denise Sigogneau-Russell conducted the study of this material, publishing 14 papers between 1976 and 1999. Concerning Morganucodonta, the genus *Brachyzostrodon* was erected on the basis of lower molars, with the type species *B. coupatezi* Sigogneau-Russell, 1983. Subsequently, Hahn *et al.* (1991) described a second species, *B. maior*, and two sets of upper molars referred to the same genus (*B.* sp. 1 and *B.* sp. 2). Finally, Sigogneau-Russell & Hahn (1994) suggested the presence of the genus *Morganucodon* and another genus of Morganucodontidae Kühne, 1958.

The purpose of the current study is to describe the taxonomic and morphological diversity of morganucodonts from the Saint-Nicolas-de-Port quarry and to document their fossil record across the Triassic/Jurassic transition.

Geological framework

Saint-Nicolas-de-Port is located in the eastern part of the Paris Basin, close to the city of Nancy (Lorraine Region) (Fig. 1A). The deposits yielding the material described here are part of the ‘Grès infraliasiques’ Formation (Fig. 1B) and consist of a succession of sand, sandstone and clay beds. Al Khatib (1976) described its depositional environment as a shallow marine platform very close to the continent. The site consists of a superposition of four sedimentary cycles. Each cycle begins with coarse sand with a bone-bed, followed by more-or-less ferruginous or clayey sands and sandstones and finally green clay (Fig. 2) (Laugier 1971). However, the structure of the formation is much more complicated. Most of the layers are lenticular and, therefore, the outcrops show great lateral variation (Fig. 2) (Godefroit & Battail 1997). For this reason, the precise level from which the mammalian teeth described by Sigogneau-Russell were collected remains uncertain; nevertheless, it seems that most specimens came from only one bone-bed (Fig. 2) (Godefroit & Battail 1997).

In the Lorraine and Vosges area, the base of the ‘Grès infraliasiques’ Formation rests on the green marls which characterize the top of the Norian ‘Marnes irisées’ Formation (Fig. 1B) and is often made up by a conglomerate which indicates the beginning of the Rhaetian transgression (Laugier 1971; Al Khatib 1976). Because of the ambiguity of the status of the Rhaetian in Europe, by the second half of the twentieth century Buffetaut & Wouters (1986) and Cuny (1995) had ascribed a latest Norian age to the Saint-Nicolas-de-Port outcrop. Since 1991, the Rhaetian has been recognized as a standard stratigraphical unit by the Subcommittee on Triassic Stratigraphy and no longer as a local lithostratigraphical stage (Ogg 2012). Because the

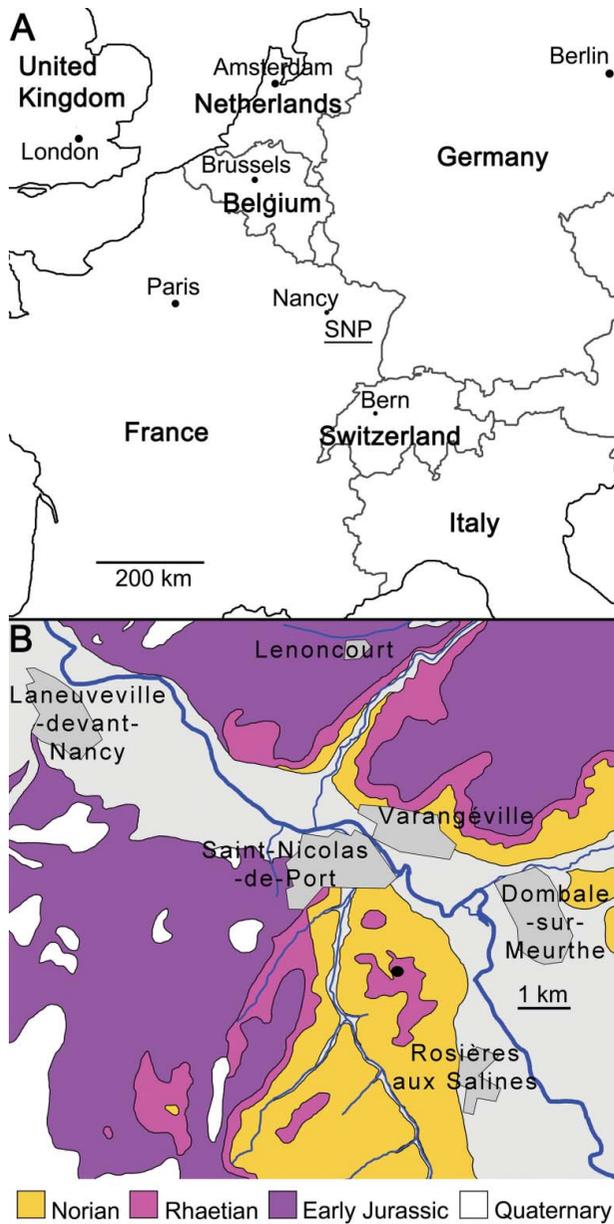


Figure 1. A, location of Saint-Nicolas-de-Port; scale bar = 200 km. B, geological map of the Saint-Nicolas-de-Port area (from Hilly *et al.* 1977; Vincent *et al.* 1978); black dot: fossil site of SNP.

‘Grès infraliasiques’ Formation is younger than the transgression and can be correlated with Rhaetian strata in Germany (Deutsche Stratigraphische Kommission 2005; Sues & Fraser 2010), we consider here that the microfauna from Saint-Nicolas-de-Port is Rhaetian in age, as already suggested by previous studies (Laugier 1971; Al Khatib 1976; Sigogneau-Russell & Hahn 1994).

There are some doubts about the ages of many sites that we have compared with Saint-Nicolas-de-Port below: their Rhaetian age is generally accepted but Norian or Hettangian alternatives cannot be excluded (see Supplemental Table 2

for references). These discussions were developed before the recognition of the Rhaetian by the International Commission on Stratigraphy, and few sites have been studied again since 1991. Because of these stratigraphical debates, we need to be cautious in our discussion and to keep in mind that a reinterpretation of site ages can lead to different conclusions.

Associated fauna

Saint-Nicolas-de-Port has yielded the most diverse mammalian fauna hitherto recorded from the Late Triassic (Sigogneau-Russell & Hahn 1994, 1995; Sigogneau-Russell & Godefroit 1997; Godefroit & Sigogneau-Russell 1999; Kielan-Jaworowska *et al.* 2004), as well as numerous fossils of other taxa. The non-tetrapod fauna is represented by four species of shark, two species of dipnans and three indeterminate genera of actinopterygians (Cuny 1995). There are also three families of temnospondyls (Cuny 1993b). Among Sauropsida, there are several examples of Lepidosauromorpha, including a possible sphenodontid and some archosaurs, such as one species of phytosaur, one pterosaur, a possible ornithischian and one prosauropod (Godefroit & Cuny 1997). Finally, 10 species of non-mammalian cynodonts are present, plus one unidentified genus (Godefroit & Battail 1997).

Material and methods

Institutional and other abbreviations

GIT: Geologisches Institut Tübingen (now Institut für Geowissenschaften, Eberhard Karls Universität), Tübingen, Germany; **IRSNB:** Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles, Belgium; **KM:** Kota Mammals; **MNHN:** Muséum National d’Histoire Naturelle, Paris, France; **NHMUK:** Natural History Museum, London, UK; **PIMUZ:** Paläontologisches Institut und Museum der Universität Zurich, Zurich, Switzerland; **RAS:** Rosières-aux-Salines, another name for the study site; **SNP:** Saint-Nicolas-de-Port; **VPL/JU:** Vertebrate Palaeontology Laboratory, Jammu University, Jammu, India.

Material

This study focuses on the collections of isolated teeth of morganucodonts collected from Saint-Nicolas-de-Port. Five collections have been studied. The first one was made by Dr D. Sigogneau-Russell’s team and is housed in the MNHN, Paris. It is identified with numbers bearing the acronym ‘SNP’. The second collection includes a set of casts of specimens, prefixed ‘RAS’, housed in the IRSNB, Brussels, found at the same time as the Sigogneau-Russell team collection. Both collections come from the same stratigraphical level (see above). The other three

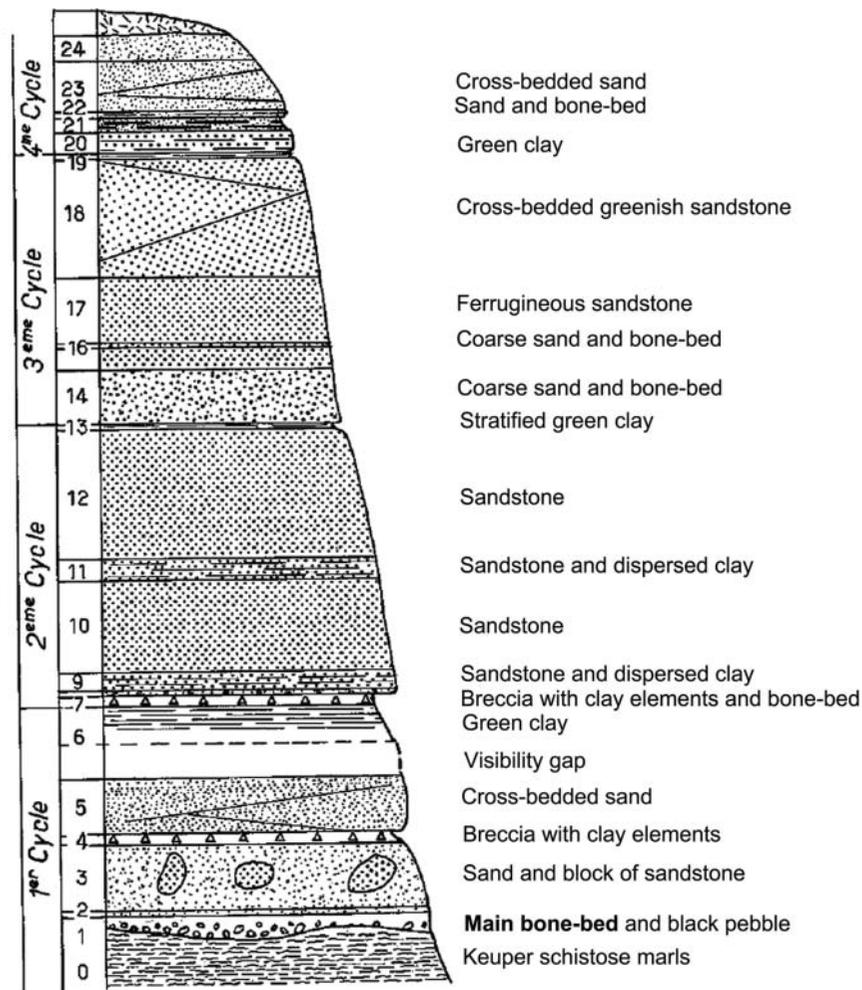


Figure 2. Stratigraphical section of the 'Grès infraliasiques' Formation at Saint-Nicolas-de-Port quarry (Godefroit & Battail 1997).

collections were made by amateur palaeontologists. The G. Wouters Collection, kept at the MNHN and the IRSNB, is identified by the suffix 'W' or 'FW'. The collection of J.-C. Lepage is housed in the MNHN under identification numbers with the name 'Lepage' or the letter 'L'. These collections include original specimens and casts. The Dr D. Delsate Collection is housed in the MNHN with identification number bearing the acronym 'DD'. Problematic specimens are the numbers '10 Ph' and '202', which bear no indication of the collection. They all come from the sand quarry of Saint-Nicolas-de-Port but their exact stratigraphical provenance within the quarry is unknown.

Observations, drawings and measurements

All teeth described here were observed under a binocular microscope (CETI) at a magnification of 36 \times . Drawings were made by the first author with a camera lucida. Biometric measurements were made with a digital readout (Heidenhain ND 1200, Traunreut, Germany). These

measurements were used to make boxplots and statistical tests with the R statistical environment (R Development Core team 2013). Wilcoxon tests were used to compare samples because they are too small (<30 specimens) for the Student t-test (Poinsot 2005). Three-dimensional images of studied teeth were obtained by X-ray computed tomographic (CT) scans at the AST-RX platform of the MNHN using a phoenix|x-ray|v|tome|x L 240-180 CT scanner. All scans were computed with an isotropic voxel size of 3.43179 μm , a high-voltage of 60 kV and a current of 200 μA , except SNP 2001 with an isotropic voxel size of 3.46665 μm and a current of 280 μA . Images were processed with VGStudio Max 2.2 (Volume Graphics, Heidelberg, Germany).

Dental nomenclature

The dental nomenclature used is essentially that of Crompton & Jenkins (1968, text-fig. 2) which defines cusps *a* to *g* with a drawing. Cusp *i* was first used by Pacey (1978) (see also Clemens 2011). The first author has added cusps *e'* and

i' in order to clarify some descriptions. Cusp definitions are: *a*, high central cusp in the main row; *b*, mesial cusp in relation to *a* in the main row; *c*, distal cusp in relation to *a* in the main row; *d*, distal cingular cusp in relation to *c*; *e*, the most mesial cusp on the lingual cingulum; *e'*, (disto)lingual cingular cusp in relation to *e*; *f*, the most mesial cusp on the labial cingulum; *g*, lingual cingular cusp between apices *a* and *c* (also known as the 'kühnecone', Parrington 1967); *i*, (mesio)lingual cingular cusp in relation to *d*; *i'*, (mesio)lingual cingular cusp in relation to *i*. This nomenclature has a descriptive purpose and does not necessarily imply homology. Capital letters are used for upper teeth and lower case letters for lower teeth.

The descriptions of the wear facets are based on the nomenclature of von Koenigswald *et al.* (2012, p. 146) for jaw movements. This nomenclature is used to define the direction and the angle of the slope of the wear facets (see Supplemental Appendix 1). The process and the pattern of occlusion are beyond the scope of this article and will be dealt with in detail elsewhere.

Methodology for characterizing the Saint-Nicolas-de-Port material

This study only focuses on molariform teeth of morganucodonts, because it is difficult to distinguish their premolariform teeth from those of their mammalian and cynodontan relatives (Godefroit & Battail 1997). Morganucodont molariform teeth have at least three cusps in the main row. Nevertheless, the distalmost premolars of several morganucodonts are quite molariform in aspect (e.g. Mills 1971; Parrington 1971), and we are unable to distinguish such 'molariform premolars' from the true molars. The identification of specimens as Morganucodonta is based on the following features: (1) a main row of three cusps, usually with (2) a supplementary fourth lesser distal cingular cusp and (3) cingular elements on at least one side (e.g. Kermack *et al.* 1973; Kielan-Jaworowska *et al.* 2004).

Descriptions and identifications of the isolated teeth from Saint-Nicolas-de-Port are based on tooth orientation, reconstruction of dental series, and to association of lower and upper molariforms.

The anatomical orientation of specimens is necessary to locate them in the tooth row and to name the cusps for descriptions and comparisons. In Morganucodonta, upper molariforms have both lingual and labial cingular elements (Kermack *et al.* 1973; Kielan-Jaworowska *et al.* 2004), and in lower molariforms, the central cusp is much higher (Jenkins & Crompton 1979). The labiolingual axis is quite easy to define because the cingulum of the lower teeth is always lingual, whereas the lingual cingulum of the upper teeth is almost always uninterrupted and less developed than the occasionally interrupted labial cingulum (Kielan-Jaworowska *et al.* 2004). The distal cusp *d/D* is usually aligned mesiodistally with the main row while the mesial cusps *e/E* and *f/F* are seldom aligned (Kielan-Jaworowska *et al.* 2004).

Three trends are evident in the tooth rows of Morganucodonta: (1) the cingular elements grow posteriorly; (2) the largest molariform tooth is generally the first molar (e.g. *Megazostrodon*) or the second molar (e.g. *Morganucodon*), rarely the third molar (sometimes in *Morganucodon*); and (3) size differences between main cusps decrease posteriorly (Mills 1971; Parrington 1971; Kermack *et al.* 1973; Crompton 1974; Clemens 2011).

Occlusal relations of upper and lower molariforms are inferred on the basis of size similarity, morphological concordance and wear facets. The wear facets are related to the three occlusion patterns in Morganucodonta. The first one is the 'offset shearing' described in *Morganucodon*, with the shearing of the lingual side of cusp *A* along the labial side of the notch between cusps *a* and *c* (Fig. 3A) (Crompton & Jenkins 1968). The second is the 'embrasure shearing' described in *Megazostrodon*, with the shearing of the lingual side of cusp *A* along the labial side of the space between the cusp *c* of the anterior tooth and the

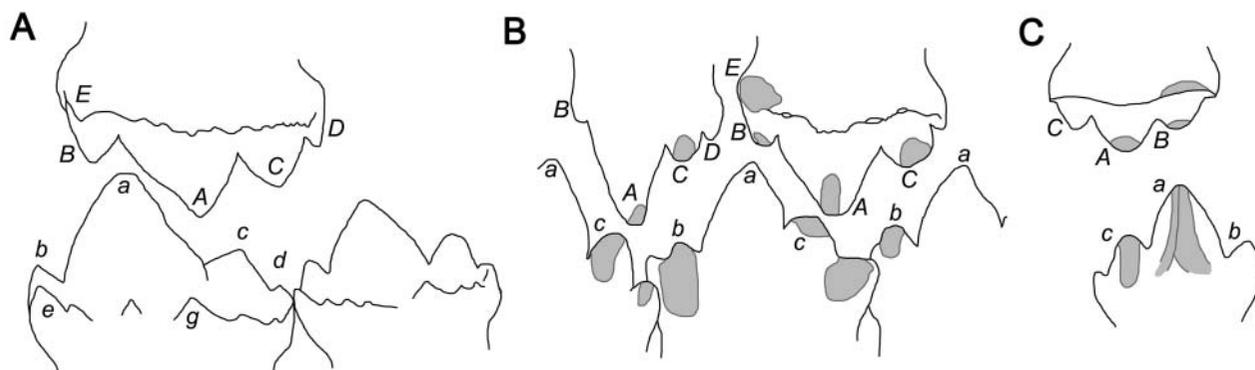


Figure 3. Reconstruction of occlusal relationships and wear facets of molariform teeth. **A**, *Morganucodon*, upper and lower teeth in lingual view. **B**, *Megazostrodon*, wear facets in grey, upper in lingual view and lower in labial view. **C**, *Bridetherium*, wear facets in grey, upper in lingual view and lower in labial view (from Crompton & Jenkins 1968; Crompton 1974; Clemens 2011).

cuspid *b* of the posterior tooth (Fig. 3B) (Crompton & Jenkins 1968). The third was described in *Bridetherium*, with the shearing of the lingual side of cusp *A* along the labial side of cusp *c* (Fig. 3C) (Clemens 2011).

Special attention must be paid to the great variability of some of the characters, especially the cingular features as shown, for example, by specimens of *Megazostrodon* (Gow 1986). Moreover, this variability can affect details anywhere in the crown, as shown in extant seals (Jernvall 2000; Salazar-Ciudad & Jernvall 2010). Alongside variations linked to tooth rank position or individual variations, this variability can be caused by minor changes at the population level and consequently might be unusable in taxonomic and phylogenetic analyses (Jernvall 2000; Salazar-Ciudad & Jernvall 2010).

Systematic palaeontology

Mammaliaformes Rowe, 1988

Order **Morganucodonta** Kermack, Musset & Rigney, 1973

Family **Morganucodontidae** Kühne, 1958

Genus ***Morganucodon*** Kühne, 1949

Type species. *Morganucodon watsoni* Kühne, 1949.

Additional species. *Morganucodon heikuopengensis* Young, 1978; *Morganucodon oehleri* Rigney, 1963; *Morganucodon peyeri* Clemens, 1980; unnamed species (Jenkins *et al.* 1983).

Diagnosis. (Kühne 1958, translated from German) “*M. watsoni* is a Rhaetic triconodont with at least 14 postcanines, of which the main cusp is always bent backwards. From the unicuspid first postcanine there is a gradual transition to two-, three-, four-, and finally five-cusped posterior postcanines. The posterior accessorial cusp is always larger than the anterior accessorial cusp, if both are present. Upper posterior postcanines have a continuous cingulum, lower posterior postcanines only have a lingual cingulum, in which the largest cingulum-cuspule is recognizable as an orimentary [‘orimentär’, probably meaning incipient] metaconid and the posterior cingulum-cuspule as an orimentary talonid.”

Distribution. Upper Triassic (Rhaetian): Saint-Nicolas-de-Port (‘Grès infraliasiques’ Formation), Lorraine, France; and Hallau, Kanton Schaffhausen, Switzerland. Lower Jurassic: fissure fillings of Saint Bride’s Island, Wales, UK; Yunnan (Lower Lufeng Formation), China and Arizona (Kayenta Formation), USA.

Morganucodon peyeri Clemens, 1980
(Figs 4A, 5)

Diagnosis. (Clemens 1980) “A small morganucodontid with molariform teeth smaller than those of *Morganucodon oehleri* but approximately the same size as those of *M. watsoni*, however, their crowns appear to be relatively narrower than those of the latter species. Buccal and lingual cingula of upper molariforms tend to be more weakly developed than those of *M. watsoni* and *M. oehleri* and the buccal more frequently interrupted across the base of the principal cusp. Resembling *M. watsoni*, but not *M. oehleri*, the lingual cingulum of the lower molars of *M. peyeri* is relatively well developed. Possibly the presence of a large, anterolingual cingular cusp, almost as large as the anterior accessory cusp, might separate *M. peyeri* from the other species. No evidence of buccal cingula, present on a very few lower molars of *M. watsoni* (Parrington, 1971) and on some of the few described molars of *M. oehleri* (Mills, 1971), has been found in the small sample of *M. peyeri*.”

Holotype. PIMUZ AIII-329, left lower molar in a fragment of dentary, from Hallau (Upper Triassic, Switzerland).

Referred material from Saint-Nicolas-de-Port. Lower molariforms: 10 Ph (left) (Fig. 5B), SNP 33 (right), SNP 99 W (left) (Figs 4A, 5A), SNP 171 W (right). SNP 253 W (right), SNP 527 W (left), SNP 2003 (left). SNP 99 W and 10 Ph are the sole complete teeth in this set. All other teeth are broken at the level of the junction between cusps *a* and *c*, except for SNP 33 in which part of cusp *c* is preserved.

Measurements. See Table 1.

Description. The three cusps of the main row are aligned along the mesiodistal axis of the tooth, although the apex of cusp *b* can be slightly labial to cusp *a*. Cusp *a* is the largest cusp and is slightly recurved distally. Cusp *c* is the second cusp in length, and cusp *b* is the smallest in length and width (about half the width of cusp *a*). Cusps *b* and *c* are at the same level, similar in height and degree of separation from cusp *a*. In lateral view, the mesial crest of cusp *a* can be either concave (SNP 99 W, SNP 253 W, SNP 2003) or straight, with a short vertical section at its lower end (10 Ph, SNP 33, SNP 171 W, SNP 525 W). In the same view, the distal crest of cusp *a* is generally straight, with a vertical section at its lower end. The vertical part of the distal crest is longer than that of the mesial crest. SNP 33 is the sole tooth with an entirely straight distal crest. The crest joining cusp *b* to cusp *e* forms an obtuse angle with the crest joining *a* to *b*.

There is no labial cingular element. The lingual cingulum is divided into two parts. Cusp *e* forms alone the mesial cingulum. This cusp is slightly smaller than *b*, but located much lower on the crown. It is projected slightly more mesially than *b* and is extended by a distal crest which extends down to the base of *a*. The distal cingulum is preserved only

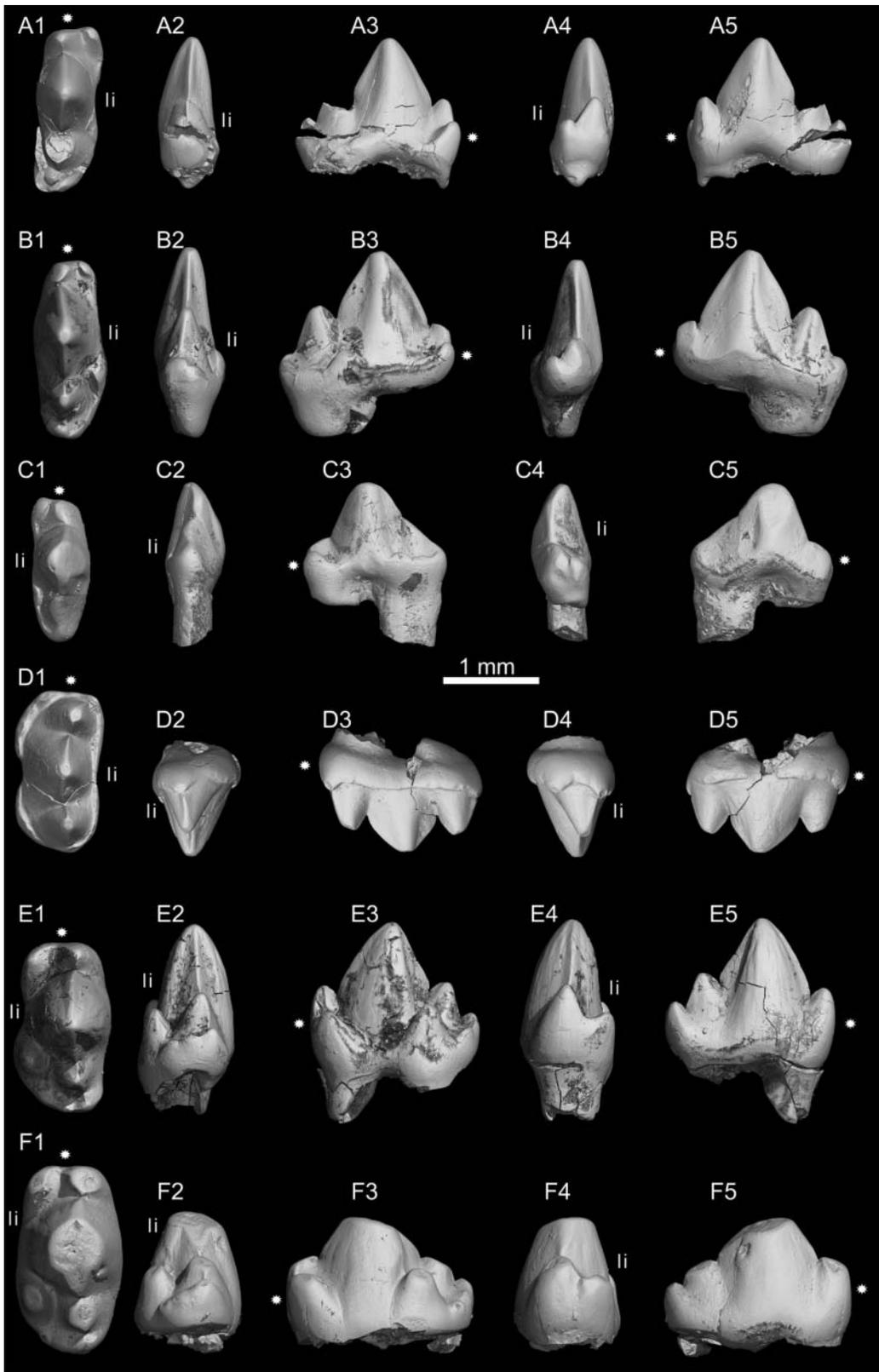


Figure 4. Views of CT-scan reconstructions of morganucodont molariforms. **A**, *Morganucodon peyeri*, SNP 99 W, left lower. **B–D**, *Megazostrodon chenali*; **B**, SNP 28 W, left lower; **C**, SNP 725, right lower, holotype; **D**, SNP 324 W, right upper. **E, F**, *Brachyzostrodon coupatezi*; **E**, SNP 500 W, right lower; **F**, SNP 68 W, right lower. Abbreviations and symbol: 1, occlusal view; 2, distal view; 3, lingual view; 4, mesial view; 5, labial view; 'li', lingual face; white star, mesial extremity.

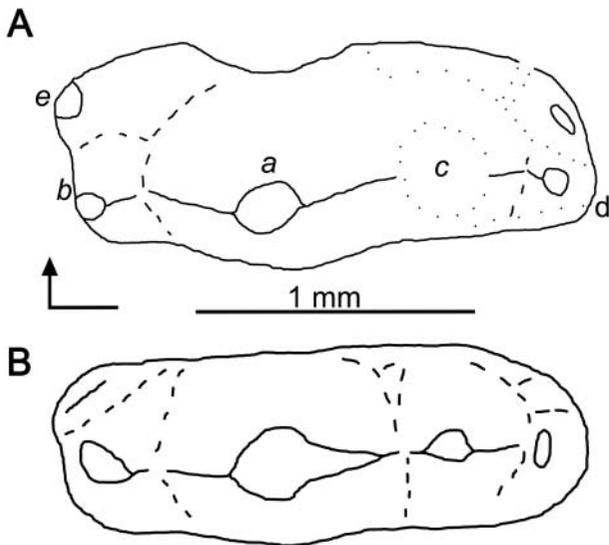


Figure 5. Sketch drawings of lower molariforms of *Morganucodon peyeri* in occlusal view. **A**, SNP 99 W (left); **B**, 10 Ph (left). Right-angled arrow indicates mesial extremity and lingual face. Letters in italics correspond to cusp nomenclature.

in SNP 99 W and 10 Ph, and is weakly developed bearing a single cusp, *d*, and a minute cuspsule that is lingual to cusp *d* (except in 10 Ph). The cingulum extends from cusp *d* to the base of cusp *a*. Cusp *d* is the smallest cusp of the tooth and is located labially relative to *c*.

Wear. None of the Saint-Nicolas-de-Port specimens show traces of wear.

Remarks. According to Clemens (1980), the main and almost unique diagnostic character of *Morganucodon peyeri* is biometrical. The holotype of *M. peyeri* AIII-329 is as long as the largest tooth of *M. watsoni* but much shorter than the smallest molar of *M. oehleri* (Table 2). The width of AIII-329 is less than the mean width of *M. watsoni* and the width of the smallest molar of *M. oehleri* (Table 2) (Mills 1971; Kermack *et al.* 1973; Clemens 1980). The exception is the fourth molar of the holotype of *M. oehleri*, which is as small as some teeth of *M. watsoni* (Table 2) (Kermack *et al.* 1973). As a result, the length to width ratio is greater in *M. peyeri* than in *M. watsoni* ($W = 33, p = 0.005495$) and *M. oehleri* ($W = 12, p = 0.05714$) (Table 2; Fig. 6). SNP 99 W and 10 Ph perfectly match the relative size proportion of AIII-329. The Saint-Nicolas-de-Port specimens are longer than AIII-329 and as narrow as (10 Ph) or narrower than (SNP 99 W) AIII-329 (Tables 1, 2). Morphological comparison shows that the distal lingual cingulum of SNP 99 W is less developed than that of *M. oehleri* and lacks cusp *g*, which is typical of the latter. However, the mesial lingual cingulum of all specimens from Saint-Nicolas-de-Port is

equivalent to this part in *M. watsoni* and *M. peyeri* (Kühne 1958; Mills 1971; Clemens 1980).

Family **Megazostrodonidae** Gow, 1986

Genus **Megazostrodon** Crompton & Jenkins, 1968

Type species. *Megazostrodon rudnerae* Crompton & Jenkins, 1968.

Additional species. *Megazostrodon chenali* sp. nov.

Emended diagnosis. *Megazostrodon* differs from all other morganucodontans by three main characters: (1) the labial cingulum of upper molars is well developed, with robust cusps, and divided into mesial and distal lobes (also present in *Brachyostrodon*, *Dinnetherium* and some specimens of *Morganucodon*); (2) cusp *A* occludes between cusp *c* of the opposite molar and cusp *b* of the succeeding molar ('embrasure shearing' occlusion; also possibly present in *Erythrotherium* and *Purbeckodon*); and (3) the bottom of the notch between cusps *a* and *c* is clearly higher than that between cusps *a* and *b* (also present in *Bridetherium*, *Erythrotherium*, *Hallatherium* and *Paceyodon*).

Distribution. Upper Triassic (Rhaetian): Saint-Nicolas-de-Port ('Grès infraliasiques' Formation), Lorraine, France. Lower Jurassic: 'Lesotho (Upper Elliot Formation)' and 'Orange Free State (Upper Elliot Formation)', South Africa.

Megazostrodon chenali sp. nov.

(Figs 4B–D, 7, 8)

Diagnosis. This new species differs from *M. rudnerae* by the smaller cusps on the labial cingulum of the upper molariforms. Its lower molariforms differ by having less developed lingual cingular elements, with a cusp *g* reduced or absent and the absence of additional lingual cuspsules to cusps *e* and *g*.

Etymology. In recognition of the great contribution of the amateur palaeontologist Emmanuel Chenal to the study of the microvertebrates from the Late Triassic of Lorraine and Vosges, France.

Holotype. MNHN SNP 725, right lower molariform (m2?), from Saint-Nicolas-de-Port (Upper Triassic, France) (Fig. 4C).

Referred material. Upper molariforms: RAS 5 FW (mesial right), SNP 27 (mesial left), SNP 324 W (distal right) (Figs 4D, 8), SNP 2006 (mesial left). Lower molariforms: RAS 37 FW (left m3?) (Fig. 7), RAS 72 G (left mesial?), RAS 90 FW (left m2?), RAS 94 G (left m2?), RAS 98 FW (left m3?), RAS 100 FW (right m4?), RAS 923 W (left m1?), RAS 933 W (right m4?) (Fig. 7), SNP 28 W (left m2?) (Figs 4B, 7), SNP 65 W (left m1?) (Fig. 7), SNP 152 W (right mesial?), ?SNP 225 W (left

Table 1. Dental measurements (in mm) of morganucodont molariforms from Saint-Nicolas-de-Port (Upper Triassic, France).

Taxon	Specimen	L	W	R
<i>Morganucodon peyeri</i>	10-Ph	1.73	0.62	2.79
	SNP 99 W	1.67	0.59	2.83
<i>Megazostrodon chenali</i>	RAS 37 FW	1.68	0.72	2.33
	RAS 90 FW	1.67	0.65	2.57
	RAS 94 G	1.79	0.68	2.63
	RAS 98 FW	1.68	0.72	2.33
	RAS 100 FW	1.69	0.75	2.25
	RAS 923 W	1.59	0.49	3.25
	RAS 933 W	1.79	0.86	2.08
	SNP 28 W	1.82	0.69	2.64
	SNP 65 W	1.99	0.47	4.23
	SNP 324 W	1.78	0.94	1.89
	SNP 725	1.52	0.63	2.41
	SNP Lepage 134	1.59	0.66	2.41
	<i>Brachyostrodon coupatezi</i>	SNP 68 W	1.94	1.07
SNP 100		1.87	1.15	1.63
SNP 500 W		1.73	0.96	1.80
SNP 737		2.16	1.06	2.04
<i>Brachyostrodon cf. coupatezi</i>	37 L	1.59	0.64	2.48
	85 L	1.10	0.52	2.12
	RAS 47	1.14	0.56	2.02
	RAS 717	1.73	0.78	2.22
	SNP 29 W	1.80	0.94	1.91
	SNP 81	1.43	0.70	2.04
	RAS 1020	2.67	1.21	2.21
<i>Brachyostrodon maior</i>	RAS 785	1.87	1.15	1.63
	RAS 45 FW	2.00	1.19	1.68
<i>Brachyostrodon cf. maior</i>	RAS 45 FW	2.00	1.19	1.68
<i>Paceyodon davidi</i>	SNP 2001	2.42	0.78	3.10
<i>Rosierodon anceps</i>	62 L	1.21	0.49	2.47
	89 L	0.94	0.50	1.88
	202	1.21	0.58	2.01
	SNP 22	0.80	0.43	1.84
	SNP 79 L	1.21	0.50	2.42
	SNP 739	1.24	0.68	1.81
	SNP 736	1.34	0.67	2.00
<i>Paikasigudodon cf. yadagirii</i>	SNP 736	1.34	0.67	2.00
Morganucodonta indet. 1	RAS 39 FW	1.39	0.67	2.07
Morganucodonta indet. 2	SNP 523 W	1.52	0.86	1.77

Note: L: length; W: width; R: ratio of length to width.

distal?), SNP 491 W (right distal?), SNP Lepage 134 (left m3?).

Measurements. See Table 1.

Description

Lower molariforms. The main cusps, *a*, *b* and *c*, are aligned mesiodistally (general case) or form an obtuse angle (average 150–160°) open towards the labial side (RAS 72 G, RAS 933 W, SNP Lepage 134 and SNP

491 W). Cusp *a* is heavily compressed transversely and very slightly recurved distally. Cusps *b* and *c* are more conical in shape than cusp *a*. Cusp *b* is more or less oblique relative to the mesiodistal axis. In width and height, cusp *a* is the largest and cusp *b* the smallest cusp. Cusp *c* is closer to cusp *a* in height but closer to cusp *b* in width. Notch *a–c* is deeper than notch *a–b*, but the apex of *b* is never higher than the base of the notch *a–c*. In lateral view, the crest joining cusp *a* to cusp *b* is rather convex except in RAS 72 G and RAS 923 W, where this crest is nearly straight. In the same view, the crest joining cusp *a*

Table 2. Dental measurements (in mm) of morganucodont molariforms taken from the literature.

Taxon	Specimen	L	W	R	Reference
<i>Morganucodon peyeri</i>	AIII-329	1.65	0.62	2.66	Clemens (1980)
<i>Morganucodon watsoni</i>					
Lower molars	M24560				Mills (1971)
	M1	1.28	0.54	2.37	
	M2	1.44	0.70	2.06	
	M3	1.20	0.62	1.94	
	M4	0.82	0.56	1.46	
	M24590				Mills (1971)
	M1	1.16	0.46	2.52	
	M2	1.40	0.70	2.00	
	M3	1.30	0.64	2.03	
	M22679				Mills (1971)
	M1	1.10	0.44	2.50	
	M2	1.50	0.70	2.14	
	M22768				Mills (1971)
	M1	1.10	0.46	2.39	
	M2	1.38	0.66	2.09	
<i>Morganucodon oehleri</i>					
Lower molars	CUP 2320				Kermack <i>et al.</i> (1973)
	M1	1.90	0.76	2.50	
	M2	2.30	0.98	2.35	
	M3	1.89	0.83	1.07	
	M4	1.06	0.45	2.36	
<i>Megazostrodon rudnerae</i>					
Lower molars	M26407				Original observation
	M1	1.77	0.57	3.11	
	M2	1.67	0.77	2.17	
	M3	1.27	0.73	1.74	
? <i>Brachyostrodon</i>					Clemens & Martin (in press)
	GIT 1561/14	2.28	1.48	1.54	
<i>Paceyodon davidi</i>	M45920	3.30	1.60	2.06	Clemens (2011)
<i>Paikasigudodon yadagirii</i>	KM/10	1.88	1.06	1.77	Prasad & Manhas (2002)

Note: L: length, W: width, R: ratio of length to width.

to cusp *c* is straight in its upper part and becomes nearly vertical under the level of the tip of cusp *c*, with some exceptions. In SNP 65 W, the change of slope is above the apex of *c*. In RAS 72 G, RAS 98 FW, RAS 923 W, RAS 933 W and SNP Lepage 134, the upper part of the crest is rather concave, the change of slope is either at the level of the apex of cusp *c*, or just above, and its lower part is far from vertical. In RAS 90 FW and RAS 100 FW, the crest *a–c* is truncated by wear (see below). The crest joining cusp *b* to cusp *e* forms a slightly obtuse angle with the main row, except when the main row is an obtuse angle in which case the angle formed by crests is clearly acute. The crest joining cusp *c* to cusp *d* is entirely straight.

There is no labial cingular element. The lingual cingulum is divided into mesial and distal parts. The mesial part is mostly made up by cusp *e*. This cusp forms the

mesiolingual corner of the tooth and is the largest cingular cusp. It is placed lower than cusp *b*. Cusp *e* is often followed by *e'*, a minute cusp in the continuation of cusp *e* and that is slightly more lingual and lower than the latter. The distal part of the lingual cingulum extends from cusp *d* to beneath the notch *a–c*, except in RAS 90 FW where cusp *g* is mesial to the notch *a–c*. Its distal end is higher than the mesial one. Cusp *d* forms this distal end. It is slightly smaller than cusp *e* and placed directly distal or slightly labial to cusp *c*. When cusp *d* is labial to cusp *c*, it corresponds to an obtuse-angled main row, except in RAS 37 FW where the main row is straight and *d* labial. The mesial end is formed by *g*, a cusp smaller than cusp *d*, with two sets of exceptions: in RAS 72 G, RAS 933 W and SNP 65 W where cusp *g* is absent (but in RAS 72 G, the area where cusp *g* would have been expected from

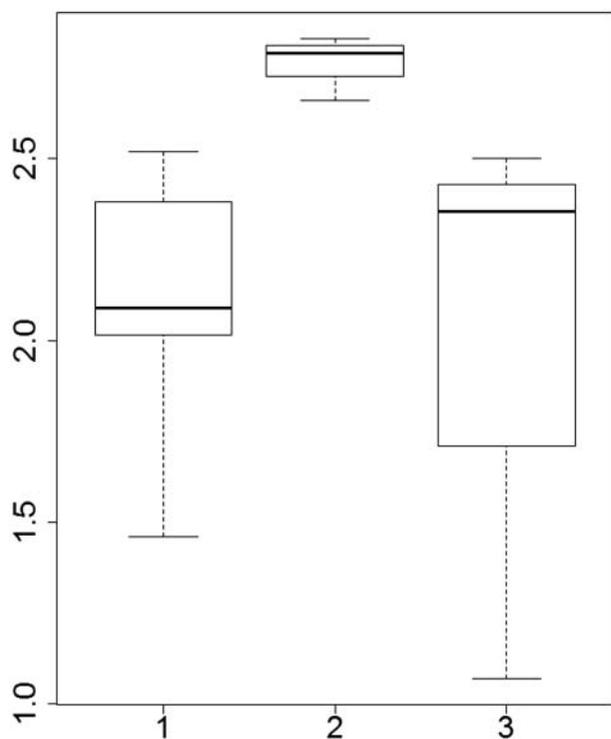


Figure 6. Boxplot for length to width ratio of some molariform teeth of *Morganucodon* based on measurements in Tables 1 and 2. 1, *M. watsoni*; 2, *M. peyeri*; 3, *M. oehleri*. Bold line inside box represents the median; lower and upper borders of box represent respectively the first and third quartiles; and the lower and upper extremities of the ‘whisker’ represent respectively the minimum and maximum values.

other, intact specimens is missing); in SNP 152 W and ?SNP 225 W, cusp *g* is larger than cusp *d*. RAS 90 FW, RAS 933 W and SNP 28 W bear a cusp *i* directly lingual to cusp *d*. SNP 65 W displays an additional cusp *i'* that is mesiolingual to *i*. RAS 37 FW, RAS 98 FW, SNP Lepage 134 and SNP 491 W shows an additional cusplule joining cusps *i'* and *g*.

Identification of tooth position in the postcanine row.

In *Megazostrodon rudnerae*, the length of the lower molars decreases posteriorly, whereas their width increases posteriorly in the type species (Table 2). In other words, there is a decrease of the length to width ratio

posteriorly (Table 2). Cusp *c* is much reduced in the distal molars. The mesial and distal cingula and their cusps grow to form a continuous chain in some teeth. However, the cingular elements are not helpful for identifying the rank position in this new species. Indeed, they are weakly developed, very sensitive to wear and show much individual variation. There is no more reduction of cusp *c* in the hypodigm. The length to width ratio is used as a proxy for determining the position of specimens in the tooth row (Table 1). Identification of tooth position in the series remains tentative in the Saint-Nicolas-de-Port material. RAS 72 G, SNP 152 W, SNP 225 W and SNP 491 W were not measured because of their poor preservational states, and tentative tooth rank identification is based on either their slender or stout appearance.

Remarks on SNP 225 W. The interpretation of this specimen is difficult because the anterior half and the base of the crown are missing. It shows no diagnostic character of *Megazostrodon*, and the cingular elements are very different from those of other specimens in their relative development. SNP 225 W is tentatively referred to *Megazostrodon chenali*, pending additional data.

Upper molariforms. The main cusps, *A*, *B* and *C*, form a lingually opened obtuse angle (average 160°). The apex of each main cusp is situated closer to the lingual border than to the labial border. Their labial side is strongly convex, whereas their lingual side is rather flattened and almost vertical. Cusp *A* is larger and higher than the other two cusps. Cusp *B* is a little smaller than cusp *C*, but they are subequal in height. Cusp *A* is very slightly recurved distally. The notches between these cusps are similar in depth but notch *A–C* is a little lower. In lateral view, the crests going from the tip of cusp *A* are straight in their upper part, and under the level of the tips of cusps *B* and *C* they bow to become almost vertical. The crests coming from cusps *B* and *C* towards cusp *A* or, respectively, cusps *E* and *F*, are entirely straight in occlusal and lateral views. The cingular cusps are much smaller than the main cusps.

The lingual cingulum extends from cusp *D* to the mesial extremity of the tooth with cusp *E*. It is smooth, thin and subhorizontal. Only SNP 324 W shows a very

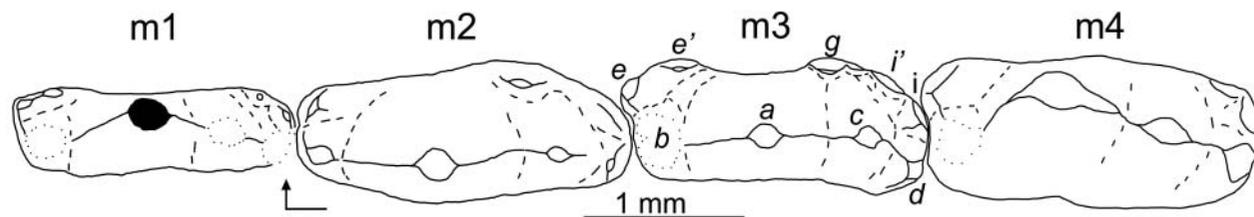


Figure 7. Hypothetical composite reconstruction of the left lower jaw of *Megazostrodon chenali* in occlusal view; m1, SNP 65 W; m2, SNP 28 W; m3, RAS 37 FW; m4, RAS 933 W (drawing reversed to appear as a left tooth). Right-angled arrow indicates mesial extremity and lingual face. Letters in italics correspond to cusp nomenclature.

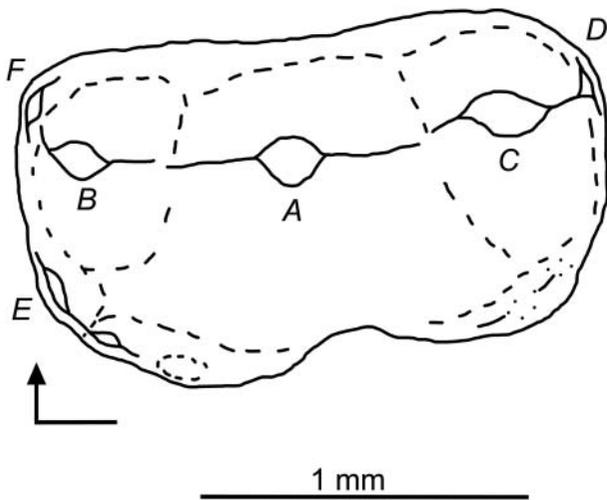


Figure 8. Sketch drawing of upper molariform of *Megazostrodon chenali* (SNP 324 W, right) in occlusal view. Right-angled arrow indicates mesial extremity and lingual face. Letters in italics correspond to cusp nomenclature.

slight elevation beneath the apex of cusp *A* and a very slight hollow in occlusal view. Cusp *E* forms the mesiolingual corner of the tooth and is among the largest three cingular cusps. Cusp *E* is always in the continuation of the angle outlined by the main cusps. The labial cingulum is much more developed than the lingual cingulum and is divided into mesial and distal lobes. The lobes are more or less crenulated by cusps. Each lobe begins medially at the lowest level of the crown, extends horizontally under the apex of an accessory cusp (*B* or *C*), and then rises to the extremity of the tooth. The mesial lobe is the most crenulated lobe. It bears the mesiolabial cusp *F*, which forms the mesiolabial corner of the tooth, and is a little lower than *E* but similar in size. The mesial lobe either joins the lingual cingulum on the mesial side of the tooth (SNP 2006), or ends just before it (SNP 324 W). In both cases, a groove is outlined between *E* and *F*, possibly for the insertion of cusp *D* of the preceding molar. The distal lobe joins cusp *D*, which is smaller than *E* and *F*. It is either in the continuation of the angle (SNP 324 W), or directly distal to *C* (RAS 5 FW, SNP 27).

Identification of tooth position in the postcanine row.

In *Megazostrodon rudnerae*, molar shape changes posteriorly showing reduction in length, increase in width, and enlargement of the cingular elements. SNP 324 W exhibits a more developed labial cingulum and a stouter outline. RAS 5 FW, SNP 2006 and SNP 27 are more slender and similar in size; however, their broken state makes this uncertain. These specimens are thus considered as mesial molariforms (closer to M1 or M2 of *M. rudnerae*), and SNP 324 W is considered as a distal molariform (closer to M3 or M4 of *M. rudnerae*).

Wear. Upper molariforms in the Saint-Nicolas-de-Port material lack heavy wear. Only two teeth are worn. Cusp *A* of SNP 324 W is slightly worn with a faint, shallow lingual facet. Cusp *B* bears a steep mesiolingual wear facet, cusp *E* a very steep, similarly oriented wear facet, while cusp *C* has a shallow distal or disto-distolingual wear facet. Cusp *D* bears a very steep disto-distolingual wear facet, possibly an interdental wear facet. The lingual cingulum bears two, very slight, vertical lingual wear facets just beneath the apex of *B* and *C*. The labial cingulum and its cusps show several traces of wear, but these are not related to the contact with the lower molars. In RAS 5 FW, wear facets are present only on the apices of cusps *B* and *C*. These facets have the same orientation as those of SNP 324 W and both are steep.

In the lower molariforms, SNP 28 W shows a vertical mesio-mesiolabial facet on the labial side of cusp *b*. RAS 94 G bears the same facet as SNP 28 W, a shallow distal facet on the apex of cusp *a*, a shallow disto-distolabial facet on the apex of cusp *c*, and a shallow distolabial facet on the distal side of cusp *d*. Each facet is more inclined than the more mesial facet. RAS 923 W shows the same facets as RAS 94 G, but also bears a very steep labial facet on the side of cusp *a*, from the apex to half-height. SNP 725 is so heavily worn that the labial side is almost completely truncated. The entire labial side of cusp *b* is occupied by a very steep mesiolabial facet. A very steep labial (slightly mesial) facet extends along the upper half of the labial side of cusp *a*. The labial side of cusp *c* is entirely truncated by a very steep labio-distolabial facet. Cusp *d* is almost completely worn out by a very steep labio-mesiolabial facet. The latter two facets form a large, shallow, U-shaped valley. RAS 90 FW and RAS 100 FW show slightly different patterns. In RAS 90 FW, the distal crest of cusp *a* is truncated by a notch halfway between the apex of cusp *a* and the apex of cusp *c*. This notch is composed by a distal vertical facet and a steep distal facet, the two facets forming an obtuse angle. In RAS 100 FW, the distal crest of cusp *a* is truncated by a wide hollow which joins the apex of cusp *a* and almost joins the level of the apex of cusp *c*. No facets can be distinguished within the hollow but its extremities show a gentler slope than in RAS 90 FW. Moreover, cusp *b* is truncated by a mesiolabial steep facet which extends from the apex to the base of the cusp. Cusp *c* shows a shallow distal facet on its apex and a very steep labial facet on the upper part of its labial side.

The wear facets described in the *Megazostrodon chenali* hypodigm are consistent with the descriptions of the material of *Megazostrodon* by Crompton (1974), although the wear of crest *a-c* was neither described nor depicted by Crompton (1974). The wear is concentrated mesially to cusps *b/B*, distally to cusps *c/C* and transversely to cusps *a/A*. As in *M. rudnerae*, *M. chenali* shows an 'embrasure shearing' occlusion pattern with cusp *a* shearing between

cusps *C* of the anterior molar and cusp *B* of the posterior molar.

Remarks. Characters of the lower molars distinguishing the new species from *Megazostrodon rudnerae* also resemble those of *Morganucodon* (weak development of cingular elements). On the other hand, the characters of the main cusp row and the occlusal pattern relate this species to *Megazostrodon rudnerae* (e.g. relations between notches, wear pattern). The latter differences are here considered most consistently significant of the occurrence of a new species of *Megazostrodon*, *M. chenali* sp. nov., at Saint-Nicolas-de-Port.

In their review of synapsids from Germany, Clemens & Martin (in press, fig. 7a–c, e, f) described an incomplete tooth from Olgahain (GIT 1561/15) as a morganucodontid indet. By comparison with the Saint-Nicolas-de-Port material described here, GIT 1561/15 shows a great resemblance with SNP 725 (Fig. 4C), the holotype of *Megazostrodon chenali*. GIT 1561/15 especially matches two diagnostic features included in the emended diagnosis of *Megazostrodon* and one diagnostic features of *M. chenali*. The bottom of the notch between cusps *a* and *c* is higher than that between cusps *a* and *b* (Clemens & Martin in press, fig. 7b, c), although the difference is weak in comparison with SNP 725 and rather close to the difference in SNP 28 W (Fig. 4B). The planar surface described by Clemens & Martin (in press, fig. 7a, c) on the labial side of cusp *c* in GIT 1561/15 fits the very steep labio-distolabial facet on cusp *c* of SNP 725. GIT 1561/15 shows a slightly flattened surface on the top of the labial side of cusp *a* (Clemens & Martin in press, fig. 7a, c), which can be considered as the beginning of the very steep labial facet on cusp *a* of SNP 725, and RAS 923 W. GIT 1561/15 shows a slight notch on the distal crest of cusp *a* which fits the notch described in RAS 90 FW and RAS 100 FW. GIT 1561/15 displays the same dental wear pattern as *Megazostrodon*. This specimen shares with the SNP specimens smaller lingual cingular elements by comparison with *M. rudnerae*. As a consequence, we tentatively refer GIT 1561/15 to *M. chenali*.

Family *incertae sedis*

Genus *Brachyzostrodon* Sigogneau-Russell, 1983

Emended diagnosis. *Brachyzostrodon* is characterized by lower molariforms with sub-equal cusps *b*, *c*, the cusp directly lingual to *b* and *g*. Cusps *b* and *c* are not connected to a cingulum or rarely so for *g*. The enamel surface is often wrinkled (as in *Wareolestes*). Upper molariforms are characterized by: (1) a well-developed labial cingulum with robust cusps and divided into mesial and distal lobes (also present in *Dinnetherium*, *Megazostrodon* and some specimens of *Morganucodon*); (2) a distolabial cingulum rising from the base of cusp *A* to cusp *D* (also present in *Dinnetherium*); and (3) an uninterrupted lingual cingulum with a strong downslope between cusps *A* and *E* (also present in *Bridetherium*).

Type species. *Brachyzostrodon coupatezi* Sigogneau-Russell, 1983.

Additional species. *Brachyzostrodon maior* Hahn, Sigogneau-Russell & Godefroit, 1991; *Brachyzostrodon* cf. *coupatezi* and *Brachyzostrodon* cf. *maior* (see below).

Distribution. Upper Triassic (Rhaetian): Saint-Nicolas-de-Port ('Grès infra-liasiques' Formation), Lorraine, France; and possibly Upper Triassic (Norian): Jameson Land (Fleming Fjord Formation), Greenland.

Brachyzostrodon coupatezi Sigogneau-Russell,
1983
(Figs 4E, F, 9, 15)

Emended diagnosis. In *B. coupatezi*, the cusp directly lingual to cusp *b* is *e*, by contrast with *B. maior* where it is *e'* (Figs 9, 13). The lower molariforms of *B. coupatezi* are slightly smaller than *B. maior* (Table 1; Fig. 10).

Remarks. The biometric criterion for species identification deserves caution for two reasons. Firstly, the difference in size is slight. There is overlap of dental dimensions in the two species: RAS 785 (*B. maior*) and SNP 100 (*B. coupatezi*) have the same length and width (Table 1). Secondly, the number of measurements (2 in *B. maior* and 4 in *B. coupatezi*) is too low to be considered

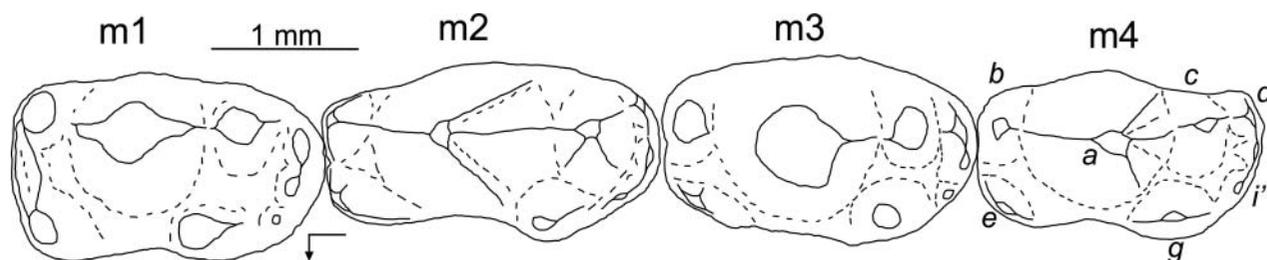


Figure 9. Hypothetical composite reconstruction of the right lower jaw of *Brachyzostrodon coupatezi* in occlusal view; m1, SNP 100; m2, SNP 737; m3, SNP 68 W; m4, SNP 500 W. Right-angled arrow indicates mesial extremity and lingual face. Letters in italics correspond to cusp nomenclature. Scale bar = 1 mm.

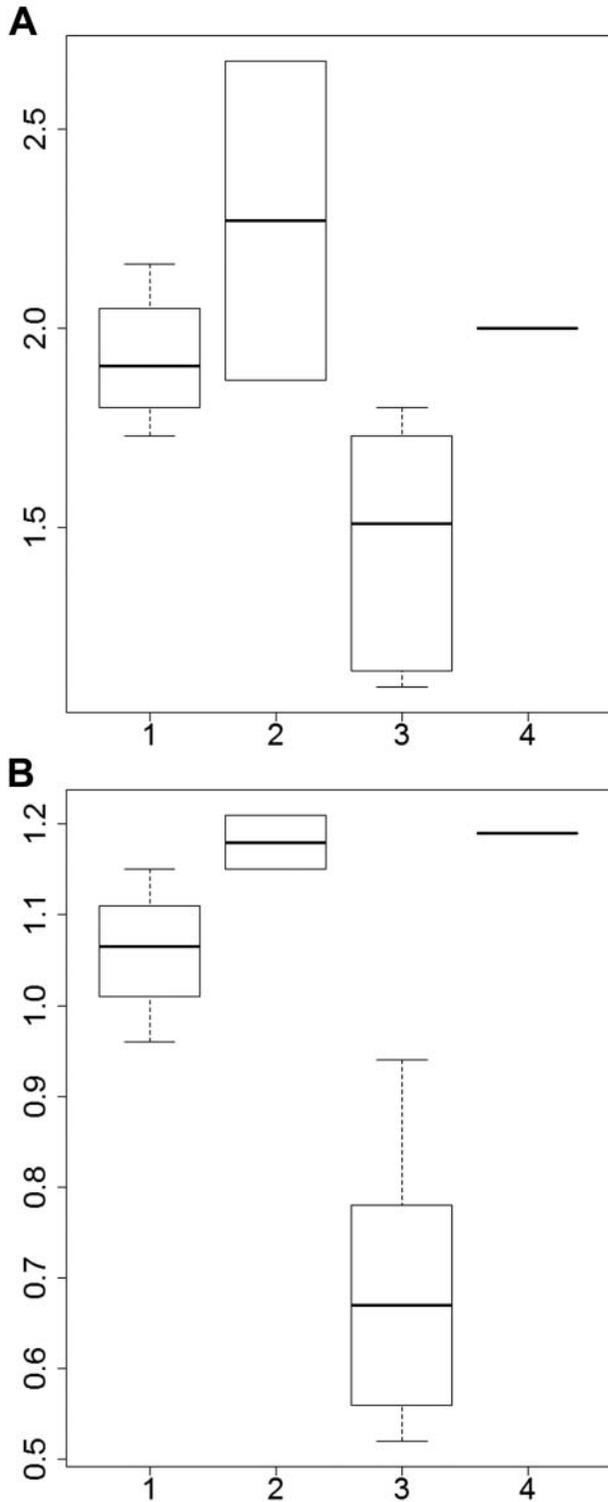


Figure 10. Boxplots of some molariform teeth of *Brachyostrodon* based on measurements in Tables 1 and 2. **A**, length; **B**, width. 1, *B. coupatezi*; 2, *B. maior*; 3, *B. cf. coupatezi*; 4, *B. cf. maior*. Bold line inside box represents median; lower and upper borders of box represent respectively the first and third quartiles; and lower and upper extremities of the ‘whisker’ represent respectively the minimum and maximum values.

as representative and precludes use of the Wilcoxon test (Poinsot 2005).

Holotype. MNHN SNP 100, left lower molariform (m1?), from Saint-Nicolas-de-Port (Upper Triassic, France) (Fig. 9).

Referred material. Lower molariforms: RAS 875 (right), SNP 68 W (right m3?) (Figs 4F, 9), SNP 108 W (right m1?), SNP 500 W (right m3 or m4?) (Figs 4E, 9, 15), SNP 737 (right m2?) (Fig. 9).

Measurements. See Table 1.

Description. The enamel of the tooth is more or less wrinkled. The main cusps are aligned mesiodistally. However, even in the general case where the apex is centred on the base, the apices of cusps *b* and *c* are slightly labial to the apex of cusp *a*. Sometimes the apex of cusp *b* is projected mesiolabially (SNP 737), or the apex of cusp *c* is projected labially (SNP 108 W). Cusps *b* and *c* are subequal in length, width and height, even though the base of cusp *c* is slightly wider than the base of cusp *b*. Their bases are slightly compressed mesiodistally. Cusp *b* forms the mesiolabial corner of the tooth. Cusp *a* is the largest, two or three times larger than any other cusp, and is curved distally. The base of cusp *a* is either almost circular (general case), or rather elliptical (SNP 737). The mesial crest of cusp *a* is always convex. Its distal crest is either entirely straight (SNP 500 W), or with a more vertical section at its lower end (SNP 108 W, SNP 737).

There is no labial cingular element. Cusp *e* forms the mesiolingual corner of the tooth. It is sub-equal in size to cusp *b*, but clearly situated lower on the crown. Cusps *b* and *e* are connected by a transverse crest which forms the mesial side of the tooth. The base of cusp *e* ends in the flank of cusp *a*, after the notch *a–b*. It is followed by a minute cuspule *e'* in SNP 108 W. Cusp *g* is always situated in front of the notch *a–c*, except in SNP 68 W and SNP 108 W where its apex is slightly distal. This cusp is sub-equal in size to cusp *c* and situated at the same level as cusp *e*. It is never connected with another cingular element, except in SNP 500 W where it is connected with the distal crest. The distal crest forms the distal border of the tooth from the labial corner to the lingual corner. It always bears three distinct cusps *d*, *i* and *i'* (except in SNP 108 W where *i'* is not shown). Cusp *d* is the most labial and largest one. Cusp *i* is directly lingual to cusp *d* and smaller, and cusp *i'* is mesiolingual to cusp *i* and the smallest of the crests. Cusp *d* is labial (SNP 500 W, SNP 737), directly distal (SNP 68 W) or lingual (SNP 100, SNP 108 W) to the apex of cusp *c*. A crest always connects cusps *c* and *d*. The distal crest is the most distant from cusp *g* in SNP 100 and SNP 108 W. In SNP 68 W, the crest is clearly closer to cusp *g*. There is connection between the distal crest and the cusp *g* in SNP

500 W, whereas the crest extends lingually to cusp *g* in SNP 737.

Identification of tooth position in the postcanine row.

The main variation within the material of *B. coupatezi* is the mesiodistal length of cusp *a*. There is also some variation of the occlusal outline of this cusp, which is circular (e.g. SNP 100, m1 in Fig. 9) to elliptical in shape (e.g. SNP 737, m2 in Fig. 9). We thus infer that the largest tooth of the series has the most elliptical cusp *a*, and that the teeth at each end of the series have the most circular cusp *a*. Differences in the distal crest have been used to distinguish mesial and distal teeth.

Wear. SNP 100 and SNP 68 W are heavily worn. Unfortunately, post-mortem alteration precludes the interpretation of the wear pattern on cusps *c*, *g* and *a* in SNP 100. Cusp *a* retains part of the wear facets but their pattern is not clear, cusp *e* is worn by a horizontal surface, and cusp *b* bears a shallow mesiolabial facet. Cusps *d* and *i* show faint, steep distal wear facets. There is also a vertical labial facet on the side of cusp *c*, particularly marked on the base of the cusp. Specimen SNP 68 W shows no trace of post-mortem alteration. Cusp *b* bears a steep mesiolabial facet. The apex of cusps *a* and *c* are removed by a steep distolabial facet. Cusp *g* shows a steep linguo-distolingual facet, whereas cusp *e* shows a steep mesiolingual facet.

Brachyostrodon cf. coupatezi Sigogneau-Russell,
1983
(Figs 11A, 12, 15)

Remarks. Comprising material previously described as *Brachyostrodon* sp. 1 by Hahn *et al.* (1991, p. 240, text-fig. 3, pl. 2, figs 1, 2).

Diagnostic characters. This material differs from *B. cf. maior* by: (1) a smooth lingual cingulum, the highest point of which is situated below the apex of cusp *A*; (2) well-defined cusps on the labial cingulum; (3) a cusp *D* clearly distinct from *C* (Figs 12, 14); and (4) a slightly smaller size (Table 1; Fig. 10).

Referred material. Upper molariforms: 37 L (right) (Fig. 12B), 85 L (left), RAS 47 (left), RAS 717 (right), SNP 18 L (right), SNP 29 W (left) (Figs 11A, 12A, 15), SNP 55 L (right), SNP 73 (right), SNP 81 (left), SNP 84 (right).

Measurements. See Table 1.

Description. The main cusp row is straight. The mesial part of the crown is lower than the distal part. As a consequence, cusp *B* is much lower than cusp *C*, although the cusps are sub-equal in size. Cusp *A* is the largest, not more than twice the size of cusp *C*. The crests joining the cusps are straight in lateral view. The enamel surface is wrinkled in SNP 18 L, SNP 29 W and SNP 73

(surface preservation of SNP 55 L is too poor for this observation).

The lingual cingulum is smooth and generally continuous from cusp *D* to the mesial end of the tooth (disrupted beneath the apices of cusps *B* and *C* in RAS 717). The highest point of the cingulum is situated beneath the apex of cusp *A*. The distal part is almost horizontal, whereas the mesial part extends down to a minimum just before cusp *E*. The latter forms the mesiolingual corner of the tooth; it is the second largest cingular cusp in size (smaller than cusp *D*, but larger than cusp *F*), except in 85 L where this relationship is reversed. The lingual cingulum ends on the mesial side, either in contact with the labial cingulum (37 L, RAS 717), or just before it (85 L, RAS 47, SNP 29 W, SNP 81). The cingula are not developed on the mesial side of 55 L. The labial cingulum is divided into more or less separated mesial and distal parts. The two parts almost join in front of the apex of cusp *A*. The mesiolabial cingulum is horizontal and extends from the mesial end of the crown to a point at least distal to the notch *A–B*. This cingulum can only bear the cusp *F*, forming the mesiolabial corner; cusp *F* is a little farther from the main row than cusp *E* (37 L, 85 L, SNP 29 W). This cingulum can also bear the cusp *F*, plus 2 or 3 cusps distal to cusp *F* (RAS 47, RAS 717). In SNP 81 there is a cusp, sub-equal in size to cusp *F*, in front of the notch *A–C*. The distolabial cingulum extends down from cusp *D* to a point either in front of the notch *A–C* (37 L, SNP 18 L, SNP 29 W), or mesial to this notch (RAS 47, RAS 717, SNP 81). Cusp *D* is the most distal cusp. It is slightly labial to cusp *C* in 37 L, SNP 18 L and SNP 29 W. The next cusps decrease in size. In SNP 29 W, RAS 717 and 37 L, there are two cusps: cusp *I* is directly labial to cusp *D*, and cusp *I'* is mesiolabial to cusp *I* and is situated in front of the apex of cusp *C*. In SNP 18 L and SNP 81, another cusp is added and stands in front of the apex of cusp *C*. In RAS 47, there is a chain of cusps along the distal cingulum.

Wear. Specimen SNP 29 W shows a weak very steep lingual wear facet, which spreads from beneath the apex of cusp *B* to a point halfway between the notch *A–B* and the apex of cusp *A*. The part mesial to the notch is orientated slightly distally, and the part distal to the notch slightly mesially. RAS 47 is much more heavily worn. A very steep distolingual facet extends on the entire lingual face of cusp *B*. It is connected with a very steep mesiolingual facet on the lingual cingulum between the notch *A–B* and the apex of cusp *A*. The apex of cusp *A* and the upper part of its lingual side are truncated by a steep mesiolingual facet. The lingual side of cusp *C* is entirely worn by a very steep distolingual facet that is connected with a very steep disto-distolingual facet on the side of cusp *D*.

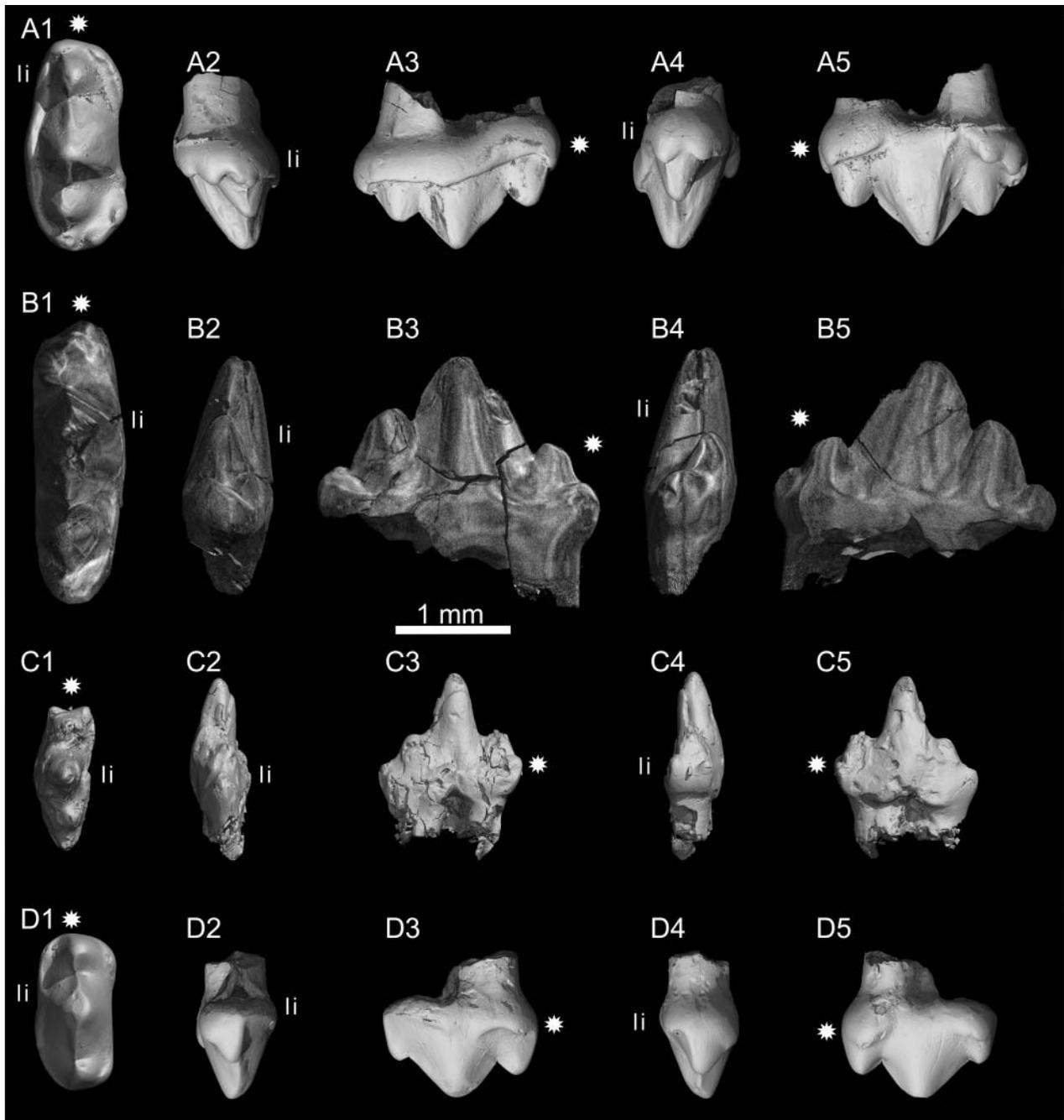


Figure 11. Views of CT-scan reconstructions of morganucodont molariforms. **A**, *Brachyostrodon* cf. *coupatezi* (SNP 29 W, left upper); **B**, *Paceyodon davidi* (SNP 2001, left lower); **C**, *Rosierodon anceps* (SNP 62 L, left lower, holotype); **D**, *Paikasigudodon* cf. *yadagirii* (SNP 736, left upper). 1, occlusal view; 2, distal view; 3, lingual view; 4, mesial view; 5, labial view. White star shows mesial extremity and 'li' shows the lingual face.

Brachyostrodon maior Hahn, Sigogneau-Russell
& Godefroit, 1991
(Fig. 13)

Emended diagnosis. In *B. maior*, the cusp directly lingual to *b* is *e'*, by contrast to *B. coupatezi* where it is *e*. Cusp *e* is mesial to the space between cusps *b* and *e'* (Figs 9, 13). The teeth of *B. maior* are slightly larger than

those of *B. coupatezi* (see comments on the biometry above) (Table 1; Fig. 10).

Holotype. IRSNB RAS 1020, right lower molariform (m2?), from Saint-Nicolas-de-Port (Upper Triassic, France) (Fig. 13).

Referred material. Lower molariforms: RAS 785 (left, m3?) (Fig. 13), SNP DD 44 (left).

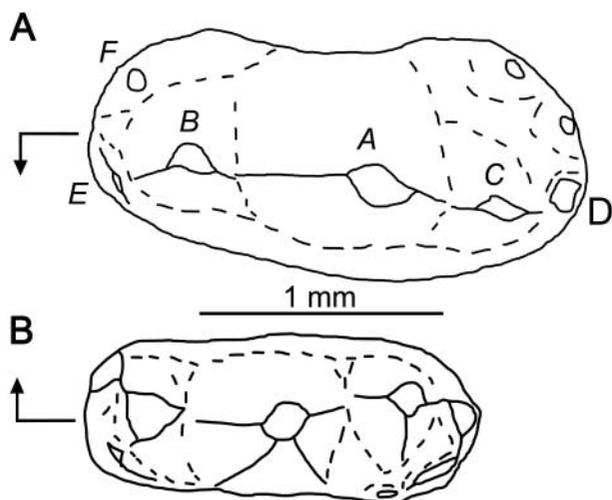


Figure 12. Sketch drawings of upper molariforms of *Brachyostrodon* cf. *coupatezi* in occlusal view. **A**, SNP 29 W (left); **B**, 37 L (right). Right-angled arrows indicate mesial extremity and lingual face; letters in italics correspond to cusp nomenclature.

Measurements. See Table 1.

Description. The enamel surface is more or less wrinkled on cusp *a* of RAS 1020 and RAS 785. The main cusps are aligned along the mesiodistal axis, although the apex of cusp *b* is projected rather labially. Cusp *b* is either sub-equal in size to cusp *c* (RAS 1020), or larger than cusp *c* (RAS 785). Cusp *a* is the largest cusp of the tooth, being two or three times larger than any other cusp. The mesial and distal crests of cusp *a*, preserved only in RAS 1020, are convex in lateral view.

There is no labial cingular element. In RAS 1020, cusp *e'* is directly lingual to cusp *b*, sub-equal in size and located at the same level. Cusp *e* is mesial to the space between cusps *b* and *e'* and is smaller than cusps *e'* and *g*. In RAS 785, the topography is the same but cusp *e* is larger and in

a more distolingual position. Cusp *e'* is slightly larger than cusp *b*. As a consequence, *e'* is more distal, not directly lingual to *b*, but in front of the notch *a-b*. Cusp *g* is always in front of the notch *a-c* and not connected with another cingular element. It is slightly smaller than cusp *e'*. The distal crest is very variable with three observed morphologies: (1) labially decreasing series *d-i-i'* (RAS 1020); (2) series with *d* and *i'* sub-equal in size and *i* much reduced (RAS 785); and (3) series with *d* and *i* (instead of *i'*) well developed at each extremity (SNP DD 44).

Identification of tooth position in the postcanine row.

This is based on the morphological characters and size proportions seen in *B. coupatezi*.

Wear. SNP DD 44 and RAS 785 show wear on all cusp apices. In SNP DD 44, the apex of cusp *c* is worn by a steep labio-mesiolabial facet. Cusp *d* bears a very steep disto-distolabial facet. Cusp *i* is marked by a shallow distolingual facet. Finally, cusp *g* shows a steep linguo-distolingual facet. The apex of cusp *a* in RAS 785 is truncated by a set of four wear facets. The largest facet is a shallow labial surface seen in the centre and the labial side of the apex. The lingual side shows a shallow lingual facet. The mesial and distal crest respectively bears shallow mesial and distal facets. A steep labio-mesiolabial facet spreads over the apex and the labial side of cusp *b*. Cusp *e* is worn by a shallow lingual facet and cusp *e'* by a steep facet of similar orientation. There is a steep labial facet on the entire side of cusp *c*, which is extended by a shallow facet of similar orientation on the base of cusp *a*. Cusp *i'* bears a steep distolingual facet. Cusp *g* shows a steep lingual facet.

Brachyostrodon cf. *maior* Hahn, Sigogneau-Russell & Godefroit, 1991 (Fig. 14)

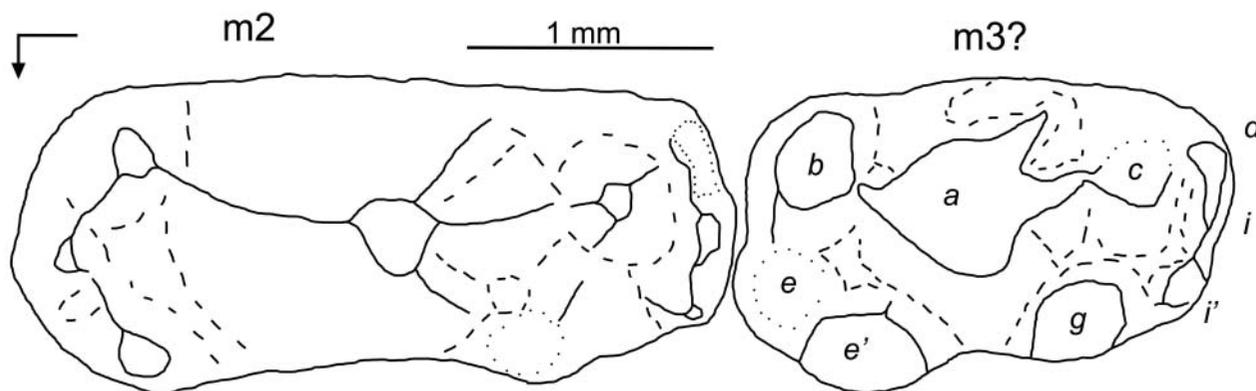


Figure 13. Hypothetical composite reconstruction of the right lower jaw of *Brachyostrodon maior* in occlusal view; m2, RAS 1020; m3, RAS 785. Right-angled arrow indicates mesial extremity and lingual face; letters in italics correspond to cusp nomenclature.

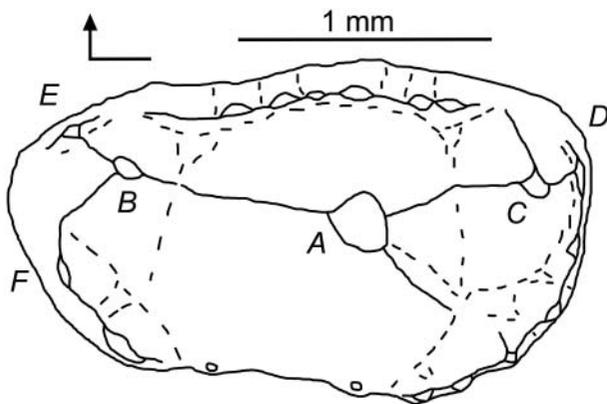


Figure 14. Sketch drawing of upper molariform of *Brachyostrodon* cf. *maior* in occlusal view (RAS 45 FW, right). Right-angled arrow indicates mesial extremity and lingual face; letters in italics correspond to cusp nomenclature.

Remarks. Material previously described as *Brachyostrodon* sp. 2 by Hahn *et al.* (1991, p. 241, text-fig. 4, pl. 2, fig. 3).

Diagnostic characters. This material differs from *B. cf. coupatezi* by: (1) a more or less crenulated lingual cingulum; (2) a distolabial cingulum with a chain of cusps, the most lingual of which, recognized as cusp *D*, is little differentiated from cusp *C* (Figs 12, 14); and (3) a slightly larger size (Table 1; Fig. 10).

Material. Upper molariforms: RAS 45 FW (right) (Fig. 14), SNP 5 Ph (left), SNP 292 W (right).

Measurements. See Table 1.

Description. The enamel surface is wrinkled on all main cusps. These cusps are more or less conical in shape and aligned mesiodistally, but the apex of cusp *B* is projected slightly lingually. Cusp *A* is the largest cusp of the tooth. Cusp *B* is a little smaller than cusp *C* and stands at a lower level. The crests joining these cusps are straight in occlusal and lateral views.

The lingual cingulum is continuous and entirely crenulated from cusp *D* to the mesial face of the tooth, except in RAS 45 FW where it is disrupted beneath the apex of cusps *B* and *C*. This cingulum is faintly inclined downward from cusp *D* to a point halfway between the apex of cusp *A* and the notch *A–B*. The remaining part tilts more strongly to cusp *E*. There is no mesial connection between the lingual and labial cingula. The labial cingulum is divided into mesial and distal parts. The mesial part terminates distally to the notch *A–B*. It bears two distinct cusps in RAS 45 FW. The largest cusp, *F*, is as mesial as cusp *E* and has the same size as the latter. The smallest cusp is situated in front of the notch *A–B*. The distal part extends from cusp *D* to a point mesial to the notch *A–C* and bears at least four weakly developed cusps (more than six in

RAS 45 FW). Cusp *D* is poorly distinct from the other; it is recognized by its position immediately distal to cusp *C*.

Wear. There is no trace of wear on these specimens.

Remarks on the upper molariforms of *Brachyostrodon*. Hahn *et al.* (1991) defined two sets of upper molariforms identified as *Brachyostrodon*, but did not investigate their relationships with the two species based on lower molariforms. In this study, we establish an association between lower molariforms and upper molariforms using morphometric data. The size difference between the two sets of upper teeth is greater than the difference between the lower teeth, although the former difference is based on a smaller number of measurements (Table 1; Fig. 10). Thus, no statistical test is possible (Poinso 2005). Biometry is not a clear-cut criterion but is relevant for taxonomic referral. Another argument is the relative abundance of lower and upper sets. The difference in abundance between the two sets of upper teeth is equivalent to the difference between the two sets of lower teeth. As a consequence, upper molars identified as *B. sp. 1* by Hahn *et al.* (1991) are identified here as *B. cf. coupatezi*, and upper molars identified as *B. sp. 2* by Hahn *et al.* (1991) are identified here as *B. cf. maior*.

Another incomplete tooth from Olgahain, GIT 1561/14, has been described by Clemens & Martin (in press, fig. 7d, g–j) as a morganucodontid indet. They compared this tooth with *Brachyostrodon* and *Helvetiodon* Clemens, 1980, but did not refer it formally to either of these taxa. We consider that GIT 1561/14 differs from *Helvetiodon* because a mesial accessory cusp is present in the tooth from Olgahain. This specimen matches the three diagnostic features of *Brachyostrodon* relative to the upper molariforms. The smooth enamel of GIT 1561/14 is not problematical because several teeth of *Brachyostrodon* do not display wrinkled enamel (e.g. RAS 47, SNP 29 W, SNP 55 L). This specimen seems closer to *B. cf. coupatezi* for two reasons: (1) the labial cingulum bears well-defined cusps; and (2) the lingual cingulum is smooth. On the other hand, however, GIT 1561/14 seems closer to *B. cf. maior* for three reasons: (1) the lingual cingulum shows some irregularities, which suggest the presence of cusps prior to abrasion; (2) the state of preservation precludes assessment of the degree of separation between cusp *C* and cusp *D*, but Clemens & Martin (in press) suppose that cusp *D* ‘was probably relatively small’, which is likely in view of their figure 7a; and (3) GIT 1561/14 is a little shorter than RAS 1020, the longest tooth of *Brachyostrodon* from SNP (Tables 1, 2). In its morphological features, the tooth from Olgahain shows characteristics of both sets of upper molars of *Brachyostrodon*. However, we consider its size as significant enough to tentatively refer GIT 1561/14 to *Brachyostrodon* cf. *maior*.

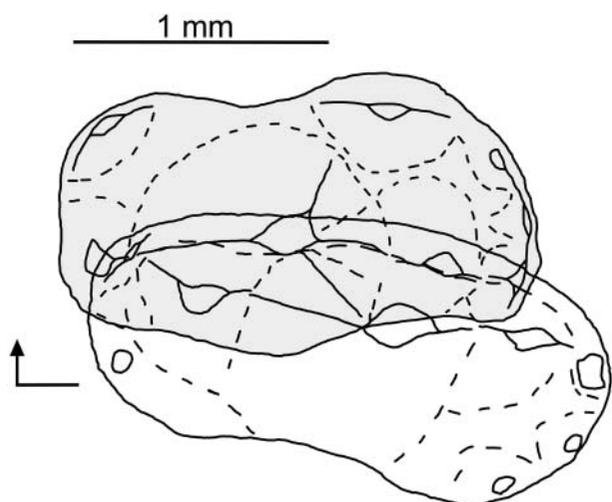


Figure 15. Reconstruction of occlusal relationships between a lower molariform of *Brachyzostrodon coupatezi* (SNP 500 W, in light grey) and an upper molariform of *B. cf. coupatezi* (SNP 29 W, transparent). Right-angled arrow indicates mesial extremity and lingual face.

Occlusion in *Brachyzostrodon*. Hahn *et al.* (1991) have already pointed out the peculiar wear pattern of *Brachyzostrodon*, with the development of the wear facets on the apex of the lower cusps. Heavy abrasion of the cusps is also characteristic. The alternate pattern of occlusion seems to be the same in *Morganucodon*, according to the distribution of wear facets (Sigogneau-Russell 1983; Hahn *et al.* 1991). Another clue for this interpretation is the close match of the crests of the main row in lower molariforms with the groove delimited by the lingual cingulum in the upper molariforms (Fig. 15). The difference in wear patterns between *Brachyzostrodon* and *Morganucodon* can be explained by the masticatory process and/or the diet (Hahn *et al.* 1991).

Genus *Paceyodon* Clemens, 2011

Type species. *Paceyodon davidi* Clemens, 2011.

Diagnosis. As for the species.

Distribution. Upper Triassic (Rhaetian): Saint-Nicolas-de-Port (“Grès infraliasiques” Formation), Lorraine, France; Lower Jurassic: Pant 4, fissure-fillings of Saint Bride’s Island, Wales, UK.

Paceyodon davidi Clemens, 2011 (Figs 11B, 16)

Diagnosis. (Clemens 2011) “The crown of the type and only specimen, interpreted to be a right lower molariform, is larger than lower molariforms of all currently known morganucodontans (*sensu* Kielan-Jaworowska *et al.* 2004) and most other Late Triassic or Early Jurassic mammaliaforms. Principal cusps are aligned along either side

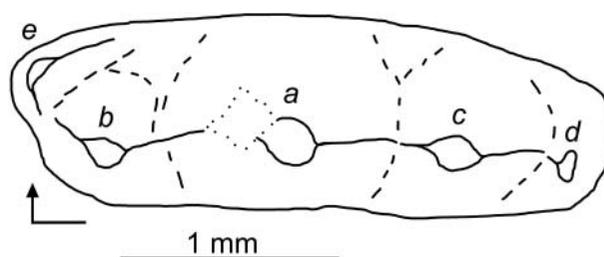


Figure 16. Sketch drawing of lower molariform of *Paceyodon davidi* in occlusal view (SNP 2001, left). Right-angled arrow indicates mesial extremity and lingual face; letters in italics correspond to cusp nomenclature.

of an axis that diverges mesiobuccally from the mesiodistal axis of the crown. The mesiolingual shelf, which presumably carried cusp *e*, is exceptionally large and salient mesially, but lacks a notch to form an interlock with the preceding postcanine. If present, cusp *g* was relatively small. At the level of cusp *c*, the crown is narrower than its mesial end and then tapers distally. The two roots are large and not widely separated.”

Holotype. NHMUK M45920, right lower molariform; Pant Quarry (Lower Jurassic, UK).

Referred material from Saint-Nicolas-de-Port. Lower molariform: SNP 2001 (left) (Figs 11B, 16).

Measurements. See Table 1.

Description. The main cusps are aligned along the same axis, although cusp *b* is positioned more labially from the alignment. Cusp *a* is the largest and cusp *b* the smallest cusp. The differences between cusps *a* and *c* are similar to the differences between cusps *c* and *b*. The apex of cusp *b* lies below the bottom of the notch *a–c*. Cusps *a* and *c* are slightly projected distally. The distal crest of cusp *a* is convex in lateral view; the other crests are straight.

There is no labial cingular element. Cusp *e* alone forms the mesial lingual cingulum and the mesiolingual corner of the tooth. It is sub-equal to cusp *b* in size, but stands much lower and much more mesial. The distal crest of *e* ends in front of the notch *a–b*. Cusp *d* is directly distal to cusp *c*. Cusp *d* is less developed than cusp *e*, but distinct enough from cusp *c*. Cusp *d* has a very short labial extension. The distal lingual cingulum is a weak bulge, which extends to the base of cusp *a* in front of the notch *a–c*.

Wear. There is no trace of wear on this specimen.

Remarks. There are four differences between the holotype of *Paceyodon davidi* and SNP 2001: (1) the holotype is much larger (almost 1 mm difference) (Tables 1, 2); (2) in SNP 2001 the distal crest of cusp *a* is more convex in lateral view; (3) cusp *b* is more distinct from cusp *a*; and (4) the lingual cingulum is less developed.

Differences 2–4 can be explained by individual variations or by the position in the dental series; they are not diagnostic characters. Difference (1) is more remarkable because 1 mm is approximately the mean size of molars in Morganucodonta, except in *Brachyostrodon*, *Wareolestes* and *Paceyodon* (Kielan-Jaworowska *et al.* 2004; Clemens 2011). However, this difference in size corresponds to a length ratio of 1.3, which is a range of size observed in morganucodonts, such as *Morganucodon* (Table 2) (Mills 1971; Clemens 1980). Actually, the size difference seen here is difficult to interpret, because the real range of variations is unknown in *Paceyodon*. As a consequence, the Saint-Nicolas-de-Port specimen described here is conservatively referred to the type species, *P. davidi*.

Genus *Rosierodon* gen. nov.

Type species. *Rosierodon anceps* sp. nov.

Diagnosis. As for the species-type.

Etymology. Rosier-: after Rosières-aux-Salines, a city close to the type locality; -odon: from the Greek ὄδονς, meaning tooth.

Distribution. Upper Triassic (Rhaetian): Saint-Nicolas-de-Port ('Grès infraliasiques' Formation), Lorraine, France.

Rosierodon anceps sp. nov.
(Figs 11C, 17)

Etymology. From the Latin 'anceps', ambiguous, because the referred specimens show a mixture of features seen in morganucodonts and kuehneotheriids.

Diagnosis. This new taxon is known only by lower molariforms distinguished by: (1) an occlusal outline in half-circle with a straight lingual face and a strongly convex labial face; (2) a very tall cusp *a*, symmetrical in lateral view; and (3) a circumference of the cusp *b* larger than the circumference of the cusp *c*.

Holotype. MNHN 62 L, lower left molariform (Figs 11C, 17A); from Saint-Nicolas-de-Port (Upper Triassic, France).

Referred material. Lower molariforms: 89 L (right), 202 (right), RAS 796 (left) (Fig. 17B), SNP 11 (right), SNP 22 (right), SNP 79 L (left), SNP 414 W (right), SNP 739 (left).

Measurements. See Table 1.

Description. The occlusal outline of the crown forms a half-circle. The lingual side is straight, whereas the labial side is strongly convex. The distal extremity is rather pointed. The mesial extremity is either also rather pointed

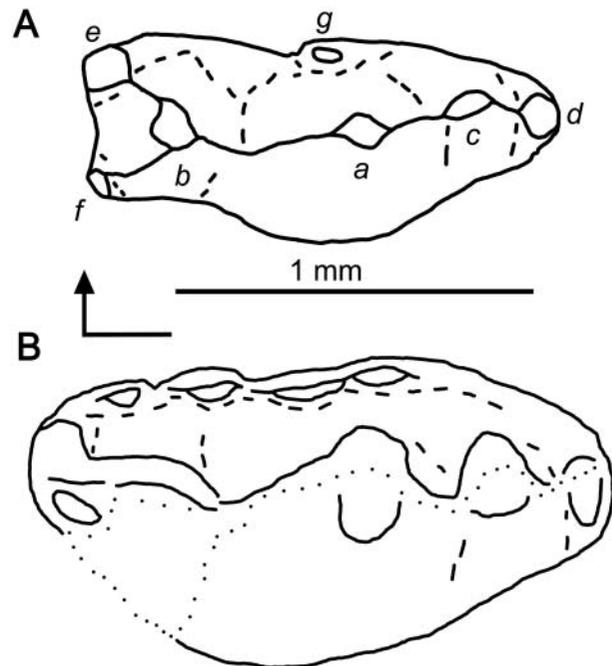


Figure 17. Sketch drawings of lower molariforms of *Rosierodon anceps* in occlusal view. **A**, SNP 62 L (left, holotype); **B**, RAS 796 (left). Right-angled arrow indicates mesial extremity and lingual face; letters in italics correspond to cusp nomenclature.

(SNP 11, SNP 79 L and RAS 796), or flatter with a concavity delimited by two cingular cusps, the lingual cusp being slightly more distal than the lingual cusp (62 L, 89 L, 202 and SNP 414 W). The main cusps are aligned mesiodistally. Cusp *b* projects slightly mesially. Cusps *a* and *c* are strictly vertical (except for cusp *c* in 202 and SNP 11, which is faintly projected distally). Cusp *a* is by far the highest cusp of the tooth, but is not much larger than the other cusps in circumference. Cusps *b* and *c* are sub-equal in height but cusp *b* is larger in circumference. Both notches *a–b* and *a–c* are very shallow and have the same width. Cusps *b* and *c* are not well separated from cusp *a*. There are crests joining cusp *a* to cusps *b* and *c*, cusp *c* to cusps *a* and *d*, and cusp *b* to cusps *a*, *e* and *f* (when present). All of these crests are straight in occlusal and lateral views.

Cusp *d* forms the distal extremity of the tooth. It is in the same alignment as the main cusps. It is less detached from cusp *c* than cusps *b* and *c* are from cusp *a*. Cusp *d* is the second cingular cusp in size (smaller than cusp *e*, larger than cusp *g*). From this cusp, the lingual cingulum extends to the mesial extremity. This cingulum, as a whole, is straight in lateral view, except for a slight rise between the apex of cusp *a* and the notch *a–c* in some specimens (89 L, SNP 22, SNP 79 L and SNP 414 W), which can become a cusp *g* in other specimens (62 L, 202, RAS 796, SNP 11 and SNP 739). The lingual cingulum is smooth, except in RAS 796 where it is crenulated between

cusps *d* and the notch *a–b*. SNP 11 also shows a little cusplule just distal to cusp *e*. Cusp *e* forms the mesiolingual corner of the tooth. In SNP 11, 202 and 89 L, the lingual cingulum continues beyond cusp *e* and bypasses the cusp *b* to the labial side of the tooth. This extension is absent in SNP 22, seems absent in SNP 79 L, and this part is not preserved in RAS 796. In 62 L, SNP 414 W and SNP 739, the labial extension carries a more or less developed cusp *f*. If cusp *f* is present, there is a notch in the cingulum between the cusps *e* and *f*.

Wear. Wear facets are not preserved, except in 89 L where there is a steep disto-distolabial wear facet on the apex of cusp *a* and a very steep distolabial wear facet on the upper part of the labial side of cusp *c*.

Remarks. This new taxon perfectly matches the three main features of *Morganucodonta*: (1) a main row of three cusps, usually with (2) a supplementary fourth lesser distal cingular cusp, and (3) cingular elements on at least one side (e.g. Kermack *et al.* 1973; Kielan-Jaworowska *et al.* 2004). However, it does not resemble any of the known genera of *Morganucodonta*. The most similar genus is *Purbeckodon* (see Butler *et al.* 2012) but this does not show any of the diagnostic characters of the Saint-Nicolas-de-Port material. Besides those morganucodont features, the Saint-Nicolas-de-Port teeth are rather similar to *Kuehneotherium* Kermack, Kermack & Musset, 1968: the development of the cingular elements, and the shape and proportions of main cusps are very similar in these two taxa. The possibility that these teeth are either anterior postcanines of *Kuehneotherium*, or a closely related form, has been considered. Some symmetrodont forms can show great variation in the triangulation of the main cusps of molars along the tooth row. In *Tinodon* Marsh, 1879, the main cusps are almost aligned on the first molar, but are more triangulated in the more posterior molars (Crompton & Jenkins 1967). However, the specimens described here are very different from the premolars known for early ‘symmetrodonts’ (Godefroit & Battail 1997; Gill 2004). Their variability is too important to represent only one or two loci of anterior molars. Consequently, the Saint-Nicolas-de-Port material is tentatively considered as representing a new genus of *Morganucodonta*, *Rosierodon*.

Genus *Paikasigudodon* Prasad & Manhas, 2002

Type species. *Kotatherium yadagirii* Prasad & Manhas, 1997.

Diagnosis. (Prasad & Manhas 2002) “Upper molar crown bearing a high central cusp with a flat labial face and convex lingual face; cusp *B* higher than *C*; presence of a large anterolabial cusp connected to *B* by a sharp crest; presence of an anterior and a posterior small lingual cingular

cusplule; rudimentary lingual cingulum between *A* and *B*. Differs from *Morganucodon* in the presence of a high central cusp *A* and large anterolabial cusp *F*; differs from *Morganucodon*, *Jeholodens*, *Austrotriconodon*, and all triconodontids in the non-linear arrangement of cusps; differs from *Morganucodon*, *Megazostrodon*, and *Gobiconodon* in the absence of a well-defined lingual cingulum and the presence of cusp *B* larger than cusp *C*; differs from *Gobiconodon* and *Megazostrodon* in the presence of asymmetrically placed *B* and *C*; differs from *Brachyzostrodon* Sigogneau-Russell, 1983 in the non-linear arrangement of cusps and non-wrinkled enamel on the crown.”

Distribution. Upper Triassic (Rhaetian): Saint-Nicolas-de-Port (‘Grès infraliasiques’ Formation), Lorraine, France; Early? Jurassic: Paikasigudem (Kota Formation), Andhra Pradesh, India.

Paikasigudodon cf. yadagirii (Prasad & Manhas, 1997; Prasad & Manhas, 2002)
(Figs 11D, 18)

1997 *Kotatherium yadagirii* Prasad & Manhas: 565, figs 2, 3.

2002 *Paikasigudodon yadagirii* Prasad & Manhas: 453, figs 4, 5.

Diagnosis. As for the genus.

Holotype. KM/10 (VPL/JU), left upper molariform; from Paikasigudem (Lower? Jurassic, India).

Material from Saint-Nicolas-de-Port. Upper molariform: SNP 736 (left) (Figs 11D, 18).

Measurements. See Table 1.

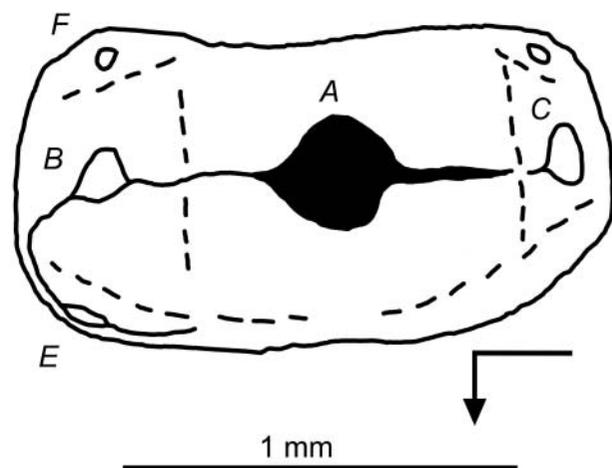


Figure 18. Sketch drawing of upper molariform of *Paikasigudodon cf. yadagirii* in occlusal view (SNP 736, left). Right-angled arrow indicates mesial extremity and lingual face; letters in italics correspond to cusp nomenclature.

Description. The main cusps are more or less aligned mesiodistally, but cusps *B* and *C* are a little more labial than cusp *A*. The outline of the tooth reflects this topography, with a concave labial side and a convex lingual side. Cusp *A* is the largest cusp and cusp *C* the smallest. Cusp *B* is closer to *C* than to *A* in size. The crests joining these cusps are straight in occlusal and lateral views.

Cusp *F* is directly mesial to cusp *B* and the largest cingular cusp, but barely distinct from cusp *B*. It is not extended by a cingulum. On the labial side, there is also a short and faint cingulum in front of the apex of cusp *C* and the notch *A–C*. Cusp *E* is directly mesial to cusp *B*, smaller than cusp *F*, but more distinct from cusp *B*. A crest extends from the apex of cusp *B* on the mesiolingual side of the cusp for joining the mesial extremity of the lingual cingulum. The cingulum extends distally from cusp *E* to a point beneath the apex of cusp *A*. There is also a faint cingulum from the distal part of cusp *C* to a point beneath the apex of cusp *A*. The two lingual cingula are close to each other.

Wear. There is a shallow lingual wear facet on the apex of cusp *A* associated with two smaller wear facets just below on the lingual side of cusp *A*. One is distolingual and the other is mesiolingual. These facets are steep, and extend from the respective crest of cusp *A* to join the other facet medially.

Remarks. SNP 736 clearly matches the diagnosis of *Pai-kasigudodon*, except for the following differences: (1) the cusps are less developed than those in the holotype; (2) there is neither a sharp crest joining *B* and *F*, nor labial cingular cusps; and (3) the Saint-Nicolas-de-Port specimen is smaller than the specimen from India. These differences can be explained as individual variations, variations linked to the tooth rank position, or can be used as diagnostic differences of a new species. The specimens differ most noticeably in their geological age. As a consequence, the Saint-Nicolas-de-Port material is referred in open nomenclature to *P. cf. yadagirii*.

Morganucodonta indet. 1

(Fig. 19)

Material. Upper molariform: RAS 39 FW (right) (Fig. 19).

Measurements. See Table 1.

Description. The main cusps are aligned mesiodistally, but the apex of cusp *A* is slightly more labial than the apex of cusps *B* and *C*. Cusp *A* is the largest cusp. Cusp *B* is slightly longer than cusp *C*; both have the same height. All are conical in shape and bent distally. The apex of *A* is slightly recurved distally. Notches *A–B* and *A–C* have the same depth. The base of cusp *B* is more detached from the base of cusp *A* than the base of cusp *C*. All crests joining

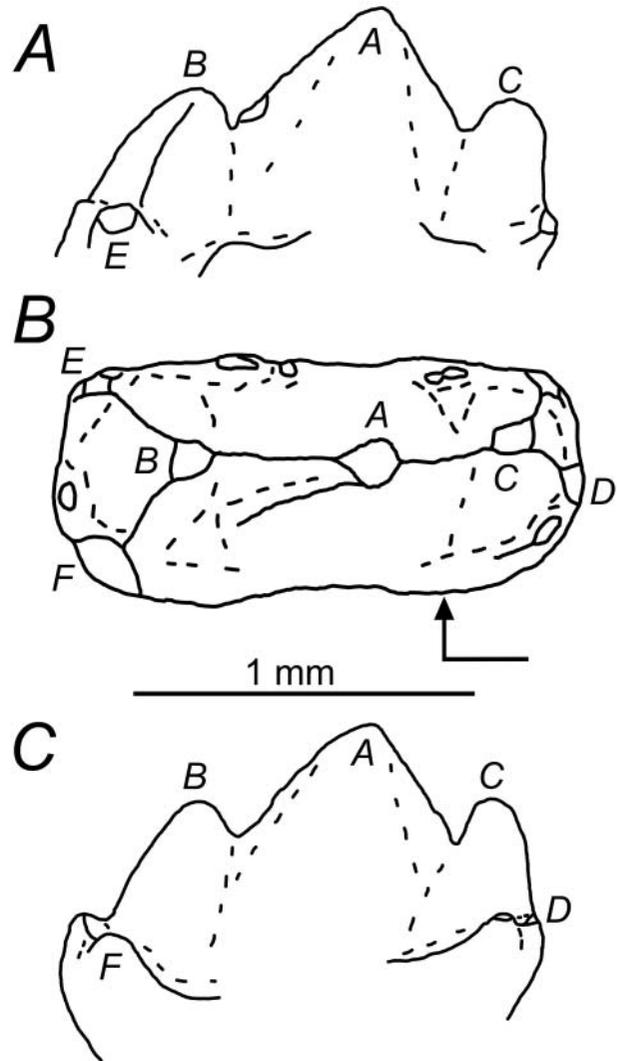


Figure 19. Sketch drawing of upper molariform of *Morganucodonta indet. 1* in **A**, lingual, **B**, occlusal and **C**, labial views; RAS 39 FW, right. Right-angled arrow indicates mesial extremity and lingual face; letters in italics correspond to cusp nomenclature.

the cusps are straight in occlusal and lateral views, except for an irregularity in the mesial crest of cusp *A* at the level of the apex of *B*. There are slight sulci along the labial and lingual sides of both crests of cusp *A*. The mesial part of the crown is at a lower level than the distal part.

The lingual and labial cingula are divided into mesial and distal parts by the cusp *A*. In the lingual cingulum, the disruption is situated just beneath the apex of cusp *A*. The distolingual cingulum is horizontal and extends from cusp *D* to the base of cusp *A*. The cingulum bears a cusp that is larger than *D* and forms the distolingual corner of the tooth. This cusp is connected to the apex of cusp *C* by a straight crest. The distolingual cingulum is slightly crenulated in front of the notch *A–C*. The mesiolingual cingulum extends from the base of cusp *A* to the mesial face of

cusps *B*. It tilts from its beginning towards cusp *E* and bears a small cusp in front of the notch *A–B*. Cusp *E* forms the mesiolingual corner of the tooth and is larger than cusps *D* and *F*. The mesiolingual cingulum does not join the mesiolabial cingulum. The hollow between them is lingual to the axis of the main cusps. The mesiolabial cingulum extends downwards from cusp *F* to the base of cusp *A* below the notch *A–B*. Cusp *F* is the most mesial cingular cusp. A second cusp, distolabial to *F* and subequal in size, forms the mesiolabial corner of the tooth. The distolabial cingulum extends downwards from cusp *D* to the base of cusp *A*, below the apex of *A*. Cusp *D* is small and barely distinct from cusp *C*. It is labial to the apex of *C*. A second cusp, larger than *D*, forms the distolabial corner of the tooth.

Wear. There is no trace of wear.

Remarks. This specimen is similar to the upper molariforms of *Brachyostrodon*. However, there are several important differences: the tilt of the main cusps, the disruption of the lingual cingulum, and the size relations between the labial cingular cusps and cusps *B* and *C*. RAS 39 FW can be seen as either an outlier specimen of *Brachyostrodon*, or a representative of the upper dentition of a new genus. With so little information, it is more appropriate to refer it in open nomenclature to *Morganucodonta* indet. 1.

***Morganucodonta* indet. 2**
(Fig. 20)

Material. Upper? molariforms: SNP 523 W (left?) (Fig. 20), SNP 2004 (left?).

Measurements. See Table 1.

Description. The main cusps are aligned along an axis that is slightly shifted from the mesiodistal axis of the tooth, with cusp *B* being more lingual than the cusp *C*. Cusp *A* is by far the largest cusp. Cusps *B* and *C* are subequal in size. The enamel surface of cusp *A* is wrinkled. Cusps *B* and *C* are conical in shape and cusp *A* is elliptical. The labial sides of the cusps are much more convex than the lingual side. The sole well-preserved crest is the mesial crest of cusp *A*, which is straight in occlusal and lateral views. Notches *A–B* and *A–C* are shallow.

On the lingual side of the tooth, there is a cingulum (crenulated in SNP 2004) in front of notch *A–B*. This cingulum extends downwards from the base of cusp *A* to the base of cusp *B*. It either terminates near the mesiolingual corner of the tooth (SNP 523 W), or reaches it (SNP 2004). On the same side, there is also a cingulum in front of notch *A–C*. It extends horizontally from the base of cusp *A* and bypasses cusp *C* to join the labial cingulum. On the labial side, there are two cingular cusps, sub-equal in size with cusps *B* and *C*, in front of notches *A–B* and *A–C*. The mesiolabial cingular cusp is slightly larger than

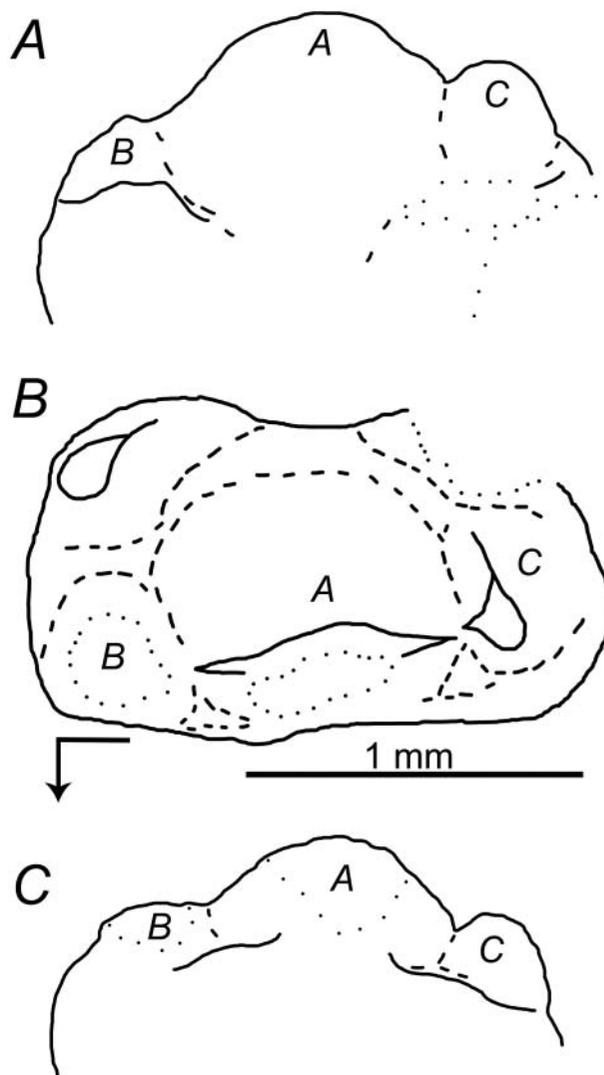


Figure 20. Sketch drawing of upper? molariform of *Morganucodonta* indet. 2 in **A**, lingual, **B**, occlusal and **C**, labial views; SNP 523 W, left?. Right-angled arrow indicates mesial extremity and lingual face; letters in italics correspond to cusp nomenclature.

the distolabial cingular cusp. The mesiolabial cusp extends from a point labial to cusp *B*, where its apex is, to a point close to the median plane of the tooth. It is extended by a faint cingulum ending at the mesial extremity of the tooth. The distolabial cusp is poorly preserved, but the cingulum on which it stands extends from a point close to the median plane of the tooth to a point labial to cusp *C* close to the distal extremity of the tooth and joins the lingual cingulum.

Wear. SNP 523 W is too poorly preserved for the interpretation of wear facets. However, it seems that the lingual side of cusp *A* carried a large, very steep lingual wear facet. SNP 2004 shows no trace of wear.

Remarks. These specimens are rather similar to the upper molariforms of *Brachyostrodont* in the outline of the cingular elements. However, the cingular elements differ in the interruption of the lingual cingulum and the development of two large labial cusps. SNP 523 W and SNP 2004 recalls lower molariforms of *Brachyostrodont* because of the relationships of the main cusps between them and the presence of two large cingular cusps. However, the development of labial and lingual cingula is diagnostic of the upper molars in Morganucodonta. It also lacks the distal crest seen in a lower molariforms of *Brachyostrodont*. The wrinkled enamel is shared with *Brachyostrodont* and *Wareolestes*. The latter genus is morphologically more distant from SNP 523 W and SNP 2004 than *Brachyostrodont*. Pending more data, these Saint-Nicolas-de-Port specimens are referred in open nomenclature to Morganucodonta indet. 2.

Discussion

Systematics

Within the Saint-Nicolas-de-Port fauna, *Megazostrodont* and *Brachyostrodont* are the most abundant morganucodont genera. Together, they represent about two-thirds of the morganucodont material, whereas *Morganucodon* and *Rosierodon* represent about one-quarter of the material, and *Paceyodon*, *Paikasigudodon* and indeterminate morganucodonts are only about one-tenth of the material (Supplemental Table 1).

With the exception of *Morganucodon* and *Megazostrodont*, which are the type genera of their respective families, all other genera identified at Saint-Nicolas-de-Port are considered here as family *incertae sedis*. The family Morganucodontidae, defined by Kühne (1958), was elevated to the suborder Morganucodonta by Kermack *et al.* (1973). This shows that Morganucodontidae, as a family, has been given different definitions and contents. However, the most recent diagnosis of Morganucodontidae by Kielan-Jaworowska *et al.* (2004) is the same as that of *Morganucodon*, because it is the best-known genus. This latter diagnosis is far less inclusive than the diagnosis proposed by Kühne (1958). The diagnosis of the family Megazostrodontidae, erected to include *Megazostrodont* and *Dinnetherium*, is based on two characters related to the lower jaw, and one character related to the upper molars (Gow 1986). The two families Megazostrodontidae and Morganucodontidae are based on three genera represented by mandibles; but mandibular diagnostic features are not applicable in more than 15 genera of morganucodonts that are currently known, for the most part, exclusively on the basis of their teeth. A revision of the family diagnoses of the morganucodonts is necessary to account for their currently admitted generic diversity. This needs a phylogenetic analysis of all morganucodonts, which is beyond the scope

of this paper. It will be developed after the completion of the taxonomic study of the entire mammalian fauna from Saint-Nicolas-de-Port, which is in progress.

Depositional environments and fossil record

Comparison of Rhaetian and Jurassic mammal faunas in relative abundance and taxonomic diversity must take into account the notable taphonomic differences between these faunas. This complicates the investigation and understanding of mammal macroevolution around the Triassic/Jurassic (TJ) boundary. All European Rhaetian mammal localities are considered as corresponding to marine deposits (Fig. 21) (e.g. Clemens 1980; Sigogneau-Russell & Hahn 1994). Mammal remains have been hydrodynamically transported, causing breakage and sorting of skeletal elements before fossilization. Rhaetian morganucodonts were very small animals, probably weighing less than 100 g (Kielan-Jaworowska *et al.* 2004), and between 27 and 89 g for *Morganucodon* (Luo *et al.* 2001). Their delicate bones were easily broken during taphonomic processes (e.g. by predators, transportation and diagenesis). Hydrodynamic transportation and sorting explains the concentration of isolated, millimetric teeth in European sites, but these sites are improperly referred to locally as ‘bone-beds’. In this regard, the Rhaetian European fossil record cannot be considered as representative of the original morganucodont diversity. However, Saint-Nicolas-de-Port represents an exception. The remarkable diversity and abundance of fossil mammals in this site can be explained either by an exceptionally rich original faunal assemblage, or by better conditions of post-mortem concentration. Field data support favourable taphonomic conditions rather than an exceptionally rich original biocoenosis. The coeval locality of Varangéville, 10 km north of Saint-Nicolas-de-Port, does not exhibit similar mammalian abundance or diversity (Godefroit 1997). According to fieldworkers at the Saint-Nicolas-de-Port quarry, most mammal fossils came from a single sand lens (Godefroit & Battail 1997; Godefroit pers. comm. 2013). The Saint-Nicolas-de-Port deposits represent better conditions for concentration than other European Rhaetian sites, and the fossiliferous sand lens was a kind of metrical ‘Konzentrat-Lagerstätte’. The Saint-Nicolas-de-Port mammal fauna is indeed the richest known mammal fauna in the Rhaetian. Even if it is clearly biased taphonomically, it still represents the best reference site for the beginning of the early evolutionary history of mammals.

Early Jurassic mammal localities show differences between one another and with the Rhaetian localities with respect to their depositional environments. The localities of Wales are similar to the Rhaetian localities of England, both being deposits filling fissures (e.g. Robinson 1971; Evans & Kermack 1994), but have yielded teeth, cranial and postcranial material without evidence of reworking (see

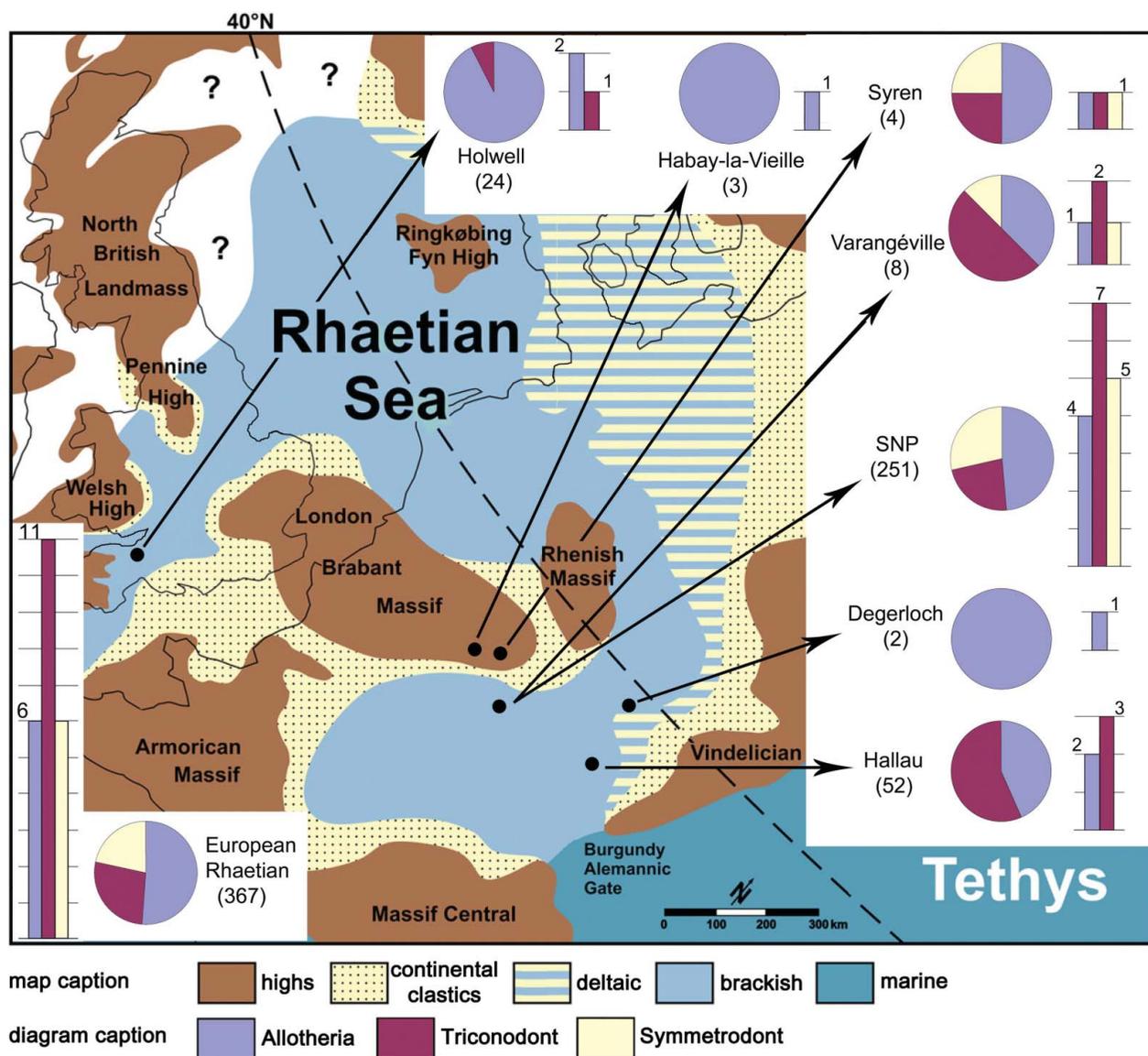


Figure 21. Palaeogeographical map showing some Rhaetian localities which have yielded mammalian remains (localities follow coast-line; Habay-la-Vieille and Syren are located in the continental domain of the London Brabant Massif, although these sites are described as marine, because the palaeogeographical map has been reproduced without modification). Numbers between brackets are the total number of molariform teeth in the locality. Pie charts represent relative abundances of morphological groups (Allotheria, ‘Symmetrodont’, ‘Triconodont’). Bar charts represent the specific diversity of morphological groups (map from Fischer *et al.* 2012; see Supplemental Table 1 for details).

Supplemental Table 2 for references). Early Jurassic localities in India are considered as lacustrine deposits (Prasad & Manhas 2002). Only isolated teeth have been described from these localities (see Supplemental Table 2 for references), but cranial and postcranial elements are reported to be present (Datta *et al.* 1978). Early Jurassic localities of southern Africa, North America and China most strongly differ from Rhaetian localities by their condition of preservation. They have yielded isolated skulls and more or less complete mammal skeletons (see Supplemental Table 2 for references) and are linked to flood plain deposits (Luttrell 1993;

Bordy *et al.* 2004) or to a mosaic of lacustrine and fluvial deposits (Luo & Wu 1994). In these low energy environments, cranial and post-cranial remains are often associated and well preserved, but biases in preservation of biodiversity remain important.

Diversity and abundance of morganucodonts at Saint-Nicolas-de-Port

This study highlights again the exceptional importance of the Saint-Nicolas-de-Port site for the understanding of the

evolution of early mammals. Six morganucodont genera are described here, plus two un-named taxa represented by two sets of indeterminate specimens. Consequently, Morganucodonta is now the most diverse order at Saint-Nicolas-de-Port, with seven identified species, along with four species of Haramiyida and five species of 'symmetrodonts' (Kuehneotheriidae) Kermack, Kermack & Musset, 1968, Woutersiidae Sigogneau-Russell & Hahn, 1995 and *Delsatia* Sigogneau-Russell & Godefroit, 1997 (Supplemental Table 1; Fig. 21).

A summary of the relative abundance of the main groups, based on published data and only for molariform teeth, is presented in Supplemental Table 1. It shows that, even though morganucodonts are diverse, they are rare in the Saint-Nicolas-de-Port fauna, as well as the 'symmetrodonts'. The morganucodonts are largely outnumbered by haramiyids, as previously pointed out by Sigogneau-Russell (1983).

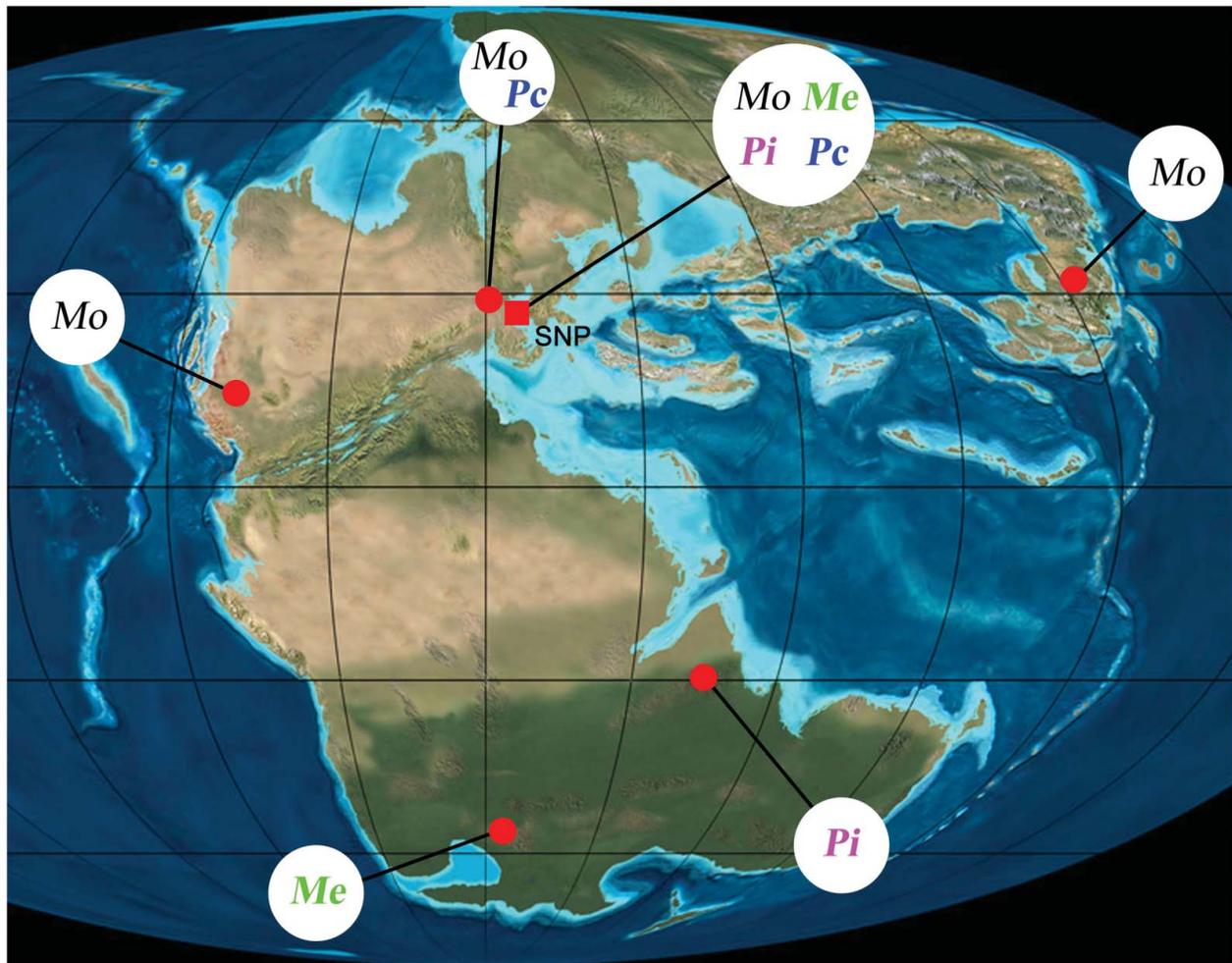
Diversity and abundance of morganucodonts within Late Triassic and Early Jurassic faunas

Rhaetian mammals are only known in Europe, and only as isolated teeth (Supplemental Table 1). With the exception of Hallau (Switzerland), Holwell (England), Saint-Nicolas-de-Port and Olgahain (Germany), each of the other Rhaetian localities has yielded no more than 10 mammal teeth (Supplemental Table 1; Fig. 21). Haramiyids are more abundant than morganucodonts (Fig. 21), and are known from all localities. Morganucodonts are absent in Habay-la-Vieille (Belgium) and are more numerous than haramiyids in Hallau and Varangéville (France) (Fig. 21). 'Symmetrodonts' are present only in France and in Luxembourg and are, at the most, as numerous as morganucodonts (Fig. 21). As in Saint-Nicolas-de-Port, morganucodonts are more diverse than other mammalian groups in Hallau, Varangéville (Fig. 21) and possibly in Olgahain (see above). Each group is represented by one species in Syren (Luxembourg) (Fig. 21). In Holwell, haramiyids are the most diverse, with two species against one species of morganucodont (Fig. 21). As a whole in the Rhaetian of Europe, morganucodonts are twice as diverse as haramiyids, which are in turn as diverse as the 'symmetrodonts' (Fig. 21).

Our discussions about relative abundances of mammals are based on isolated teeth. However, the number of teeth by individual varies according to taxon, sometimes markedly. The minimal number of individuals (MNI) is generally more significant, but this can be applied only in mammal taxa in which the dental formula is known and for teeth with well-established positions in the tooth series, which is not the case for Rhaetian mammals. Correcting the number of specimens identified for each species by the average number of teeth by dental row in each main taxon allows estimation of the MNI (Supplemental

Table 3). There are three, four or five molars in morganucodonts (e.g. Mills 1971; Kermack *et al.* 1973; Crompton 1974), six molars in early 'symmetrodonts' (Gill 2004), and two or three molars in haramiyids (Jenkins *et al.* 1997; Zheng *et al.* 2013; Zhou *et al.* 2013). Correction by dental row requires knowledge of tooth position (upper/lower, left/right) for all specimens; however, left/right information is not available for each specimen discussed here. Supplemental Table 3 shows corrections by number of molariforms in the same jaw, but only for Saint-Nicolas-de-Port, Hallau, Holwell and Olgahain because the other sites have yielded so few specimens that correction results in only one individual per species. As a result, their corrected relative abundance corresponds to the diversity diagram (Fig. 21). For localities presented in Supplemental Table 3, the pattern of relative abundance shows variation linked to the specific diversity of each main taxon. In Holwell, the correction moderates haramiyid overabundance (Supplemental Table 3). In Hallau, the ratio is reversed: haramiyids are slightly more numerous than morganucodonts (Supplemental Table 3). In Saint-Nicolas-de-Port, ratios change in an important way. Morganucodonts are almost twice as numerous as 'symmetrodonts' but, because of uncertainty in correction, they are either as numerous as haramiyids, or two times less numerous (Supplemental Table 3). Following taxonomic interpretation at Olgahain, the relative abundance of morganucodonts and haramiyids is either the same as in Holwell, or the same as in Saint-Nicolas-de-Port (Supplemental Table 3). Therefore, correction by approximation of MNI strongly changes our view of Rhaetian European mammalian fauna. Discussion based on isolated teeth gives contrasting patterns of relative abundance for the four main localities (Hallau, Holwell, Olgahain and Saint-Nicolas-de-Port), and correction results in a unique pattern for each of these localities. Haramiyids are more numerous than morganucodonts, and 'symmetrodonts' are the least numerous, although uncertainty in dental formulae obscures the importance of these differences.

At the beginning of the Early Jurassic, mammals attained a Pangean distribution (Supplemental Table 2; Fig. 22). Morganucodonts are present in all known Early Jurassic mammal localities with a specific diversity (12 species) comparable to that of Rhaetian localities (11 species) (Supplemental Table 2). However, the diversity of the Early Jurassic localities is more uniform, with usually one or two species, than the Rhaetian localities that can contain up to seven species (Supplemental Table 2). The general mammal assemblage known in the Rhaetian (morganucodonts, haramiyids and 'symmetrodonts') is only found in Welsh localities (e.g. Pacey 1978; Evans & Kermack 1994; Clemens 2007). In contrast to Rhaetian localities, there is no dominant taxon in the Early Jurassic localities (see Kielan-Jaworowska *et al.* 2004 for review).



Mo *Morganucodon* **Me** *Megazostrodon* **Pi** *Paikasigudodon* **Pc** *Paceyodon*

Figure 22. Palaeogeographical map showing Rhaetian (square) and Early Jurassic (circles) localities that have yielded morganucodonts (map from Blakey 2013; see Supplemental Table 2 for details).

Saint-Nicolas-de-Port contains the most diverse morganucodonts assemblage in the world, and also the richest one for the Rhaetian.

Distribution of morganucodonts in time and space

Although fossil data are far from being complete, current data show a major contrast in distribution between the morganucodont genera. Whereas most of the genera are only known from a single locality, four genera (*Morganucodon*, *Megazostrodon*, *Paceyodon* and *Paikasigudodon*) are known from several localities and show significant geographical distributions and stratigraphical ranges (Supplemental Table 2; Fig. 22).

Late Triassic morganucodonts are only known in Europe, with one possible exception, whereas Early Jurassic morganucodonts are distributed worldwide (Supplemental Table 2; Fig. 22). Even though the possible

morganucodont *Gondwanadon* is known from India (Datta & Das 1996), fossil data suggest that the Late Triassic Europe was the centre of initial diversification of morganucodonts from where they spread out widely in the Early Jurassic (Supplemental Table 2; Fig. 22). *Morganucodon* is the most widespread morganucodont with a Laurasian distribution in the Early Jurassic (Supplemental Table 2; Fig. 22). By contrast to the east–west distribution of *Morganucodon*, *Megazostrodon* and *Paikasigudodon* have a north–south continental distribution (Supplemental Table 2; Fig. 22). Taking into account sampling biases, this suggests a possible worldwide distribution of most of the Early Jurassic morganucodont genera.

Excepting the possible presence of morganucodonts in the Carnian and Norian (Supplemental Table 2), our knowledge of morganucodonts begins in the Rhaetian, with the first occurrence of eight genera representing more than half of the known morganucodont genera

(Supplemental Table 2). This great diversity suggests an initial morganucodont diversification as early as the Norian. The evolution of morganucodont faunas across the Triassic–Jurassic boundary is more difficult to assess. Current fossil data show extinction of 50% of the genera and appearance of 55% of the genera at this boundary (Supplemental Table 2). However, actual extinction and appearance rates cannot be assessed at the Triassic–Jurassic transition because of problems of stratigraphical resolution and taphonomy. Nevertheless, *Morganucodon* has long been known to cross the Triassic–Jurassic boundary (see Supplemental Table 2 for references), and this study shows that three other genera did likewise (Supplemental Table 2; Fig. 22). Indeed, all well-known morganucodont genera cross this boundary. The Triassic/Jurassic extinction event seems not to have impacted morganucodonts, even though this event remains poorly known, including for morganucodonts and other early mammals.

Acknowledgements

The authors thank Emmanuel Chenal for reactivating research on fossils from Saint-Nicolas-de-Port at the MNHN, for his invaluable help in the field, and in developing the PhD thesis of MD on which this publication is based. MD's thesis was supervised by the doctoral school of the MNHN 'ED 227, Sciences de la Nature et de l'Homme'. We also thank the following: Jerry Hooker and Pip Brewer for their help during a visit to the NHMUK; Thomas Martin for his translation of the German diagnosis of *Morganucodon* by Kühne, and along with Julia Schultz for welcoming MD to the Steinmann Institute for Geology, Mineralogy and Palaeontology (Bonn); Renaud Vacant for his restoration of SNP 324 W; Jocelyn Falconnet for sharing his knowledge of the ICZN; Miguel Garcia Sanz for his work on the AST-RX platform 'Plate-forme d'accès scientifique à la tomographie à rayons X' supervised by the UMS 2700 'outils et méthodes de la systématique intégrative CNRS-MNHN', as well as Florent Goussard and Damien Germain for their help in the processing of 3D images; and thank Zhe-Xi Luo and an anonymous reviewer for their helpful and relevant comments, and Philippe Janvier for his help in the revision. This study has been supported by the ATM 'Biodiversité actuelle et fossile. Crises, stress, restaurations et panchronisme: le message systématique' and by the UMR 7207 'Centre de Recherche sur la Paléobiodiversité et les Paléoenvironnements'.

Supplemental material

Supplemental material for this article can be accessed here: <http://dx.doi.org/10.1080/14772019.2014.960486>.

References

- Al Khatib, R.** 1976. *Le Rhétien de la bordure orientale du bassin de Paris et le 'Calcaire à Gryphées' de la région de Nancy*. Etude pétrographique et sédimentologique. Unpublished PhD thesis, Université de Nancy I, 278 pp.
- Benton, M. J.** 1994. Late Triassic to Middle Jurassic extinctions among continental tetrapods: testing the pattern. Pp. 366–397 in N. C. Fraser & H.-D. Sues (eds) *In the Shadow of the Dinosaurs – Early Mesozoic Tetrapods*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Blakey, R.** 2013. *Coloradeau Plateau Geosystems Inc.* Updated at: <http://cpgeosystems.com/index.html>, accessed 22 July 2013.
- Bordy, E. M., Hancox, P. J. & Rubidge, B. S.** 2004. Provenance study of the Late Triassic–Early Jurassic Elliot Formation, main Karoo Basin, South Africa. *South African Journal of Geology*, **107**, 587–602.
- Buffetaut, E. & Wouters, G.** 1986. Amphibian and reptile remains from the Upper Triassic of Saint-Nicolas-de-Port (Eastern France) and their biostratigraphic significance. *Modern Geology*, **10**, 133–145.
- Butler, P. M. & Macintyre, G. T.** 1994. Review of the British Haramiyidae (?Mammalia, Allotheria), their molar occlusion and relationships. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, **345**, 433–458.
- Butler, P. M., Sigogneau-Russell, D. & Ensom, P. C.** 2012. Possible persistence of the morganucodontans in the Lower Cretaceous Purbeck Limestone Group (Dorset, England). *Cretaceous Research*, **33**, 135–145.
- Clemens, W. A.** 1980. Rhaeto-Liassic mammals from Switzerland and West Germany. *Zitteliana*, **5**, 51–92.
- Clemens, W. A.** 2007. Early Jurassic altherians from South Wales (United Kingdom). *Fossil Record*, **10**, 50–59.
- Clemens, W. A.** 2011. New morganucodontans from an Early Jurassic fissure filling in Wales (United Kingdom). *Palaeontology*, **54**, 1139–1156.
- Clemens, W. A. & Martin, T.** in press. Review of the non-tritylodontid synapsids from bone beds in the Rhaetic Sandstone, southern Germany. *Paläontologische Zeitschrift*.
- Crompton, A. W.** 1964. A preliminary description of a new mammal from the Upper Triassic of South Africa. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **142**, 441–452.
- Crompton, A. W.** 1974. The dentitions and relationships of Southern African Triassic mammals, *Erythrotherium paringtoni* and *Megazostrodon rudnerae*. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology Series*, **24**, 397–437.
- Crompton, A. W. & Jenkins Jr, F. A.** 1967. American Jurassic symmetrodonts and Rhaetic "pantotheres." *Science*, **155**, 1006–1009.
- Crompton, A. W. & Jenkins Jr, F. A.** 1968. Molar occlusion in Late Triassic mammals. *Biological Reviews*, **43**, 427–458.
- Crompton, A. W. & Luo, Z.-X.** 1993. Relationships of the Liassic Mammals *Sinoconodon*, *Morganucodon oehleri* and *Dinetherium*. Pp. 31–44 in F. S. Szalay, M. J. Novacek & M. C. McKenna (eds) *Mammal Phylogeny: Mesozoic Differentiation, Multituberculates, Monotremes, Early Therians and Marsupials*. Springer-Verlag, New York.
- Cuny, G.** 1993a. Discovery of mammals in the Upper Triassic of the Jura. Pp. 95–99 in S. G. Lucas & M. Morales (eds) *The nonmarine Triassic. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, **3**.
- Cuny, G.** 1993b. *Evolution des faunes de vertébrés terrestres à la limite Trias-Jurassique en France et au Luxembourg:*

- implications à l'Europe occidentale. Unpublished PhD thesis, Université Pierre et Marie Curie, Paris, 234 pp.
- Cuny, G.** 1995. Evolution des faunes de vertébrés à la limite Trias-Jurassique: apport de la Lorraine. *Bulletin de la Société Belge de Géologie*, **104**, 55–65.
- Cuny, G., Godefroit, P. & Martin, M.** 1995. Micro-restes de Vertébrés dans le Trias Supérieur du Rinckebierg (Meder-nach, G-D Luxembourg). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **196**, 45–67.
- Datta, P. M., Yadagiri, P. & Jagannatha Rao, B. R.** 1978. Discovery of Early Jurassic micromammals from Upper Gondwana sequence of Pranhitai Godavari Valley, India. *Journal of the Geological Society of India*, **19**, 64–68.
- Datta, P. M. & Das, D. P.** 1996. Discovery of the oldest fossil mammal from India. *India Minerals*, **50**, 217–222.
- Datta, P. M. & Das, D. P.** 2001. *Indozostrodon simpsoni*, gen. et sp. nov., an Early Jurassic megazostrodonid mammal from India. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **21**, 528–534.
- Datta, P. M.** 2005. Earliest mammal with transversely expanded upper molar from the Late Triassic (Carnian) Tiki Formation, South Rewa Gondwana Basin, India. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25**, 200–207.
- Delsate, D.** 1994. Première dent de Mammifère (*Thomasia*, Haramiyidae) du gisement d'Attert (Rhétien, Belgique). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, sciences de la Terre*, **64**, 219–223.
- Delsate, D.** 1995. Une nouvelle dent d'Haramiyidae (*Thomasia woutersi* Butler & Macintyre 1994, Mammalia, Allotheria) du Rhétien d'Habay-la-Vieille (Lorraine belge). *Bulletin de la Société belge de Géologie*, **104**, 23–34.
- Deutsche Stratigraphische Kommission** 2005. Stratigraphie von Deutschland. IV-Keuper. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **253**, 1–293.
- Duffin, C. J. & Delsate, D.** 1993. The age of the Upper Triassic vertebrate fauna from Attert (Province of Luxembourg, Belgium). *Belgian Geological Survey*, **264**, 33–44.
- Evans, S. E. & Kermack, K. A.** 1994. Assemblages of small tetrapods from the Early Jurassic of Britain. Pp. 271–283 in N. C. Fraser & H.-D. Sues (eds) *In the Shadow of the Dinosaurs – Early Mesozoic Tetrapods*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fischer, J., Voigt, S., Franz, M., Schneider, J. W., Joachimski, M. M., Tichomirova, M., Götze, J. & Furrer, H.** 2012. Palaeoenvironments of the Late Triassic Rhaetian Sea: Implications from oxygen and strontium isotopes of hybodont shark teeth. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **353–355**, 60–72.
- Fraser, N. C., Walkden, G. M. & Stewart, V.** 1985. The first pre-Rhaetic therian mammal. *Nature*, **314**, 161–163.
- Fraser, N. C. & Sues, H.-D.** 1994. Comments on Benton's "Late Triassic to Middle Jurassic extinctions among continental tetrapods." Pp. 398–400 in N. C. Fraser & H.-D. Sues (eds) *In the Shadow of the Dinosaurs – Early Mesozoic Tetrapods*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Freeman, E.** 1979. A Middle Jurassic mammal bed from Oxfordshire. *Palaeontology*, **22**, 135–166.
- Gill, P. G.** 2004. *Kuehneotherium from the Mesozoic fissure fillings of South Wales*. Unpublished PhD thesis, University of Bristol, 165 pp.
- Godefroit, P.** 1997. Reptilian, therapsid and mammalian teeth from the Upper Triassic from Varangéville (Northeastern France). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, **67**, 83–102.
- Godefroit, P. & Battail, B.** 1997. Late Triassic cynodonts from Saint-Nicolas-de-Port, *Geodiversitas*, **19**, 567–631.
- Godefroit, P. & Cuny, G.** 1997. Archosauriform teeth from the Upper Triassic of Saint-Nicolas-de-Port (Northeastern France). *Palaeovertebrata*, **26**, 1–34.
- Godefroit, P., Cuny, G., Delsate, D. & Roche, M.** 1998. Late Triassic vertebrates from Syren (Luxembourg). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **210**, 305–343.
- Godefroit, P. & Sigogneau-Russell, D.** 1999. Kuehneotheriids from Saint-Nicolas-de-Port (Late Triassic of France). *Geologica Belgica*, **2**, 181–196.
- Gow, C. E.** 1986. A new skull of *Megazostrodon* (Mammalia: Triconodonta) from the Elliot Formation (Lower Jurassic) of southern Africa. *Palaeontologia Africana*, **26**, 13–23.
- Hahn, G.** 1973. Neue Zähne von Haramiyiden aus der Deutschen Ober-Trias und ihren Beziehungen zu den Multituberculaten. *Palaeontographica, Abteilung A*, **142**, 1–15.
- Hahn, G., Lepage, J. C. & Wouters, G.** 1987. Ein multituberculaten-zahn aus der Ober-Trias von Gaume (S-Belgien). *Bulletin de la Société belge de Géologie*, **96**, 39–47.
- Hahn, G., Sigogneau-Russell, D. & Wouters, G.** 1989. New data on Theroinidae: their relations with Paulchoffatiidae and Haramiyidae. *Geologica et Palaeontologica*, **23**, 205–215.
- Hahn, G., Sigogneau-Russell, D. & Godefroit, P.** 1991. New data on *Brachyzostrodon* (Mammalia; Upper Triassic). *Geologica et Palaeontologica*, **25**, 237–249.
- Hilly, J., Allouc, J. & Marchal, C.** 1977. *Carte géologique de la France à 1/50 000: Bayon (feuille 268)*. Bureau de Recherches Géologiques et Minières, Orléans.
- Huene, E. von** 1933. Zur Kenntnis des württembergischen Rhätbonebeds mit Zahnfunden neuer Säuger und säugerähnlicher Reptilien. *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde Württemberg*, **84**, 65–128.
- Jenkins Jr., F. A. & Parrington, F. R.** 1976. The postcranial skeletons of the Triassic mammals *Eozostrodon*, *Megazostrodon* and *Erythrotherium*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **273**, 387–431.
- Jenkins Jr., F. A. & Crompton, A. W.** 1979. Triconodonta. Pp. 74–90 in J. A. Lillegraven, Z. Kielan-Jaworowska & W. A. Clemens (eds) *Mesozoic Mammals: The First Two-thirds of Mammalian History*. University of California Press, Berkeley.
- Jenkins Jr., F. A., Crompton, A. W. & Downs, W. R.** 1983. Mesozoic mammals from Arizona: new evidence on mammalian evolution. *Science*, **222**, 1233–1235.
- Jenkins Jr., F. A., Shubin, N. H., Amaral, W. W., Gatesy, S. M., Schaff, C. R., Clemmensen, L. B., Downs, W. R., Davidson, A. R., Bonde, N. & Osbaeck, F.** 1994. Late Triassic continental vertebrates and depositional environments of the Fleming Fjord Formation, Jameson Land, East Greenland. *Meddelelser om Grønland*, **32**, 3–25.
- Jenkins Jr., F. A., Gatesy, S. M., Shubin, N. H. & Amaral, W. W.** 1997. Haramiyids and Triassic mammalian evolution. *Nature*, **385**, 715–718.
- Jernvall, J.** 2000. Linking development with generation of novelty in mammalian teeth. *Proceedings of the National Academy of Science*, **97**, 2641–2645.
- Kermack, D. M., Kermack, K. A. & Mussett, F.** 1968. The Welsh pantothere *Kuehneotherium praecursoris*. *Journal of the Linnean Society, Zoology Series*, **47**, 407–423.
- Kermack, K. A., Musset, F. & Rigney, H. W.** 1973. The lower jaw of *Morganucodon*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **33**, 87–175.
- Kermack, K. A., Musset, F. & Rigney, H. W.** 1981. The skull of *Morganucodon*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **71**, 1–158.

- Kielan-Jaworowska, Z., Cifelli, R. L. & Luo, Z.-X. 2004. *Mammals from the Age of Dinosaurs*. Columbia University Press, New York, 630 pp.
- Koenigswald, W., Anders, U., Engels, S., Schultz, J. A. & Kullmer, O. 2012. Jaw movement in fossil mammals: analysis, description and visualization. *Paläontologische Zeitschrift*, **87**, 141–159.
- Kühne, W. G. 1949. On a triconodont tooth of a new pattern from a fissure-filling in South Glamorgan. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **119**, 345–350.
- Kühne, W. G. 1958. Rhaetische Triconodonten aus Glamorganhre Stellung zwischen den Klassen Reptilia und Mammalia und ihre Bedeutung für die Reichert'sche Theorie. *Paläontologische Zeitschrift*, **32**, 197–235.
- Laugier, R. 1971. Le Lias inférieur et moyen du Nord Est de la France. *Sciences de la Terre, Mémoires*, **21**, 1–300.
- Levallois, J. 1851. Aperçu de la constitution géologique du département de la Meurthe, *Annales des Mines*, **19**, 635–667.
- Levallois, J. 1862. Aperçu de la constitution géologique du département de la Meurthe. *Mémoires de l'Académie Stanislas*, **1862**, 246–301.
- Lucas, S. G. & Hunt, A. P. 1990. The oldest mammal. *New Mexico Journal of Science*, **30**, 41–49.
- Lucas, S. G. & Luo, Z.-X. 1993. *Adelobasileus* from the Upper Triassic of West Texas: The oldest mammal. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **13**, 309–334.
- Luo, Z.-X. & Wu, X.-C. 1994. The small tetrapods of the lower Lufeng Formation, Yunnan, China. Pp. 251–270 in N. C. Fraser & H.-D. Sues (eds) *In the Shadow of the Dinosaurs – Early Mesozoic Tetrapods*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Luo, Z.-X., Crompton, A. W. & Sun, A.-L. 2001. A new mammaliaform from the Early Jurassic of China and evolution of mammalian characteristics. *Science*, **292**, 1535–1540.
- Luo, Z.-X. 2007. Transformation and diversification in early mammal evolution. *Nature*, **450**, 1011–1019.
- Luttrell, P. R. 1993. Basinwide sedimentation and the continuum of paleoflow in an ancient river system: Kayenta Formation (Lower Jurassic), central portion Colorado Plateau. Pp. 411–434 in C. R. Fielding (ed) *Current research in Fluvial Sedimentology*. *Sedimentary Geology*, **85**.
- Marsh, O. C. 1879. Additional remains of Jurassic mammals. *American Journal of Science*, **18**, 215–216.
- Mills, J. R. E. 1971. The dentition of *Morganucodon*. Pp. 29–63 in D. M. Kermack & K. A. Kermack (eds) *Early Mammals*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **50** (Supp. 1).
- Ogg, J. G. 2012. Triassic. Pp. 681–730 in F. M. Gradstein, J. G. Ogg, M. D. Schmitz & G. M. Ogg (eds) *The Geologic Time Scale 2012*. Elsevier, Amsterdam.
- Pacey, D. 1978. *On a tetrapod assemblage from a Mesozoic fissure fill, South Wales*. Unpublished PhD thesis, University College, London, 273 pp.
- Parrington, F. R. 1941. On two mammalian teeth from the Lower Rhaetic of Somerset. *Annals and Magazine of Natural History, Series 11*, **8**, 140–144.
- Parrington F. R. 1967. The origins of mammals. *Advancements in Science, London*, **24**, 165–173.
- Parrington, F. R. 1971. On the Upper Triassic mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*, **261**, 231–272.
- Plieninger, W. 1847. *Microlestes antiquus* und *Sargodon tornicus* in der Grenzbrecie von Degerloch. *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde Württemberg*, **3**, 164–167.
- Prasad, G. V. R. & Manhas, B. K. 1997. A new symmetrodont from the Lower Jurassic Kota Formation, Pranhita-Godavari Valley, India. *Geobios*, **30**, 563–572.
- Prasad, G. V. R. & Manhas, B. K. 2002. Triconodont mammals from the Jurassic Kota Formation of India. *Geodiversitas*, **24**, 445–464.
- Poinsot, D. 2005. *R pour les statophobes*. Updated at: http://www.info.univ-angers.fr/~gh/tuteurs/r_pour_les_statophobes.pdf, accessed 15 October 2012.
- R Development Core Team 2013. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- Raup, D. M. & Sepkoski Jr., J. J. 1982. Mass extinctions in the marine fossil record. *Science*, **215**, 1501–1503.
- Rigney, H. W. 1963. A specimen of *Morganucodon* from Yunnan. *Nature*, **197**, 1122–1123.
- Robinson, P. L. 1971. A problem of faunal replacement on Permo-Triassic continents. *Palaeontology*, **14**, 131–153.
- Rowe, T. 1988. Definition, diagnosis and origin of Mammalia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **8**, 241–264.
- Russell, D., Russell, D. & Wouters, G. 1976. Une dent d'aspect mammalien en provenance du Rhétien français. *Geobios*, **9**, 377–392.
- Salazar-Ciudad, I. & Jernvall, J. 2010. A computational model of teeth and the developmental origins of morphological variation. *Nature*, **464**, 583–586.
- Sigogneau-Russell, D. 1978. Découverte de mammifères rhétiens (Trias supérieur) dans l'Est de la France. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, **287**, 991–993.
- Sigogneau-Russell, D. 1983. Nouveaux taxons de mammifères rhétiens. *Acta Palaeontologica Polonica*, **28**, 233–249.
- Sigogneau-Russell, D. 1989. Haramiyidae (Mammalia, Allotheria) en provenance du Trias supérieur de Lorraine (France). *Palaeontographica Abteilung A*, **206**, 137–198.
- Sigogneau-Russell, D. & Hahn, G. 1994. Late Triassic microvertebrates from Central Europe. Pp. 197–213 in N. C. Fraser & H.-D. Sues (eds) *In the Shadow of the Dinosaurs – Early Mesozoic Tetrapods*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sigogneau-Russell, D. & Hahn, R. 1995. Reassessment of the Late Triassic symmetrodont mammal *Woutersia*. *Acta Palaeontologica Polonica*, **40**, 245–260.
- Sigogneau-Russell, D. & Godefroit, P. 1997. A primitive docodont (Mammalia) from the Upper Triassic of France and the possible therian affinities of the order. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Série IIa*, **324**, 135–140.
- Smith, A. J., Gill, P., Rayfield, E., Ruta, M. & Hooker, J. J. 2010. The taxonomic diversity of the stem mammal *Morganucodon* (Morganucodonta: Morganucodontidae) from the Late Triassic–Early Jurassic fissure deposits of Glamorganshire, Wales, UK. *Journal of Vertebrate Paleontology, Program and Abstracts*, **2010**, 167A.
- Sues, H.-D. & Fraser N. C. 2010. *Triassic Life on Land: the Great Transition*. Columbia University Press, New York, 236 pp.
- Świłło, M., Niedźwiedzki, G. & Sule, T. in press. Mammal-like tooth from the Upper Triassic of Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*.
- Vincent, P. L., Dabonville, J.-P., Le Roux, J., Rucquoi, D. & Thomas, A. 1978. *Carte géologique de la France à 1/50 000: Nancy (feuille 230)*. 2nd edition. Bureau de Recherches Géologiques et Minières, Orléans.
- Whiteside, D. I. & Marshall, J. E. A. 2008. The age, fauna and palaeoenvironment of the Late Triassic fissure deposits of

- Tytherington, South Gloucestershire, UK. *Geological Magazine*, **145**, 105–147.
- Wouters, G., Lepage, J. C. & Delsate, D.** 1985. Nouveau gisement de thérapsides et mammifères dans le Trias supérieur d'Attart, en Lorraine belge. *Bulletin de la Société belge de Géologie*, **94**, 251–253.
- Yadagiri, P.** 1984. New symmetrodonts from the Kota Formation. *Journal of the Geological Society of India*, **25**, 512–521.
- Young, C. C.** 1978. New material of *Eozostrodon*. *Vertebrata Palasiatica*, **16**, 1–3.
- Zheng, X., Bi, S., Wang, X. & Meng, J.** 2013. A new arboreal haramiyid shows the diversity of crown mammals in the Jurassic period. *Nature*, **500**, 199–202.
- Zhou, C.-F., Wu, S., Martin, T. & Luo, Z.-X.** 2013. A Jurassic mammaliaform and the earliest mammalian evolutionary adaptations. *Nature*, **500**, 163–167.

Supplemental Table 1. Abundance and diversity of Rhaetian mammal localities.

‘Morphological group’ is used for the clarity of Figure 21.

Morphological group	Taxon	Number of molariform	References
Saint-Nicolas-de-Port (France)			
Triconodont		62	
	Morganucodonta		This publication
	<i>Morganucodon peyeri</i>	7	
	<i>Megazostrodon chenali</i> sp. nov.	19	
	<i>Brachyzostrodon coupatezi</i>	16	
	<i>Brachyzostrodon maior</i>	6	
	<i>Rosierodon anceps</i> gen. et sp. nov.	9	
	<i>Paceyodon davidi</i>	1	
	<i>Paikasigudodon</i> cf. <i>yadagirii</i>	1	
	Morganucodonta indet. 1	1	
	Morganucodonta indet 2	2	
Symmetrodont		71	
	Kuehneotheriidae	55	Godefroit & Sigogneau-Russell 1999
	<i>Kuehneotherium praecursoris</i>		
	<i>Kuehneotherium</i> sp.		
	Woutersiidae		Sigogneau-Russell & Hahn 1995
	<i>Woutersia mirabilis</i>	8	
	<i>Woutersia butleri</i>	5	
	Incertae sedis		Sigogneau-Russell & Godefroit 1997
	<i>Delsatia rhupotopi</i>	3	
Allotheria		118	
	Haramiyida		
	Haramiyidae	106	Sigogneau-Russell 1989
	<i>Thomasia antiqua</i>		
	<i>Thomasia moorei</i>		
	Theroteinidae		Hahn <i>et al.</i> 1989
	<i>Theroteinus nikolai</i>	8	
	<i>Theroteinus</i> sp.	4	
Varangéville (France)			Godefroit 1997
Triconodont		4	
	Morganucodonta		
	<i>Morganucodon</i> sp.	1	
	aff. <i>Morganucodon</i>	1	
	Morganucodont indet.	1	
	Sinoconodontidae		
	aff. <i>Sinconodon</i>	1	
Symmetrodont		1	
	Woutersiidae		
	<i>Woutersia mirabilis</i>	1	
Allotheria		3	
	Haramiyida		
	Haramiyidae		
	<i>Thomasia antiqua</i>	1	
	<i>Thomasia</i> cf. <i>antiqua</i>	2	
Boisset (France)			Cuny 1993a
Allotheria		1	
	Haramiyida		
	Haramiyidae		
	<i>Thomasia</i> sp.	1	
Symmetrodont		1	
	Kuehneotheriidae	1	
Hallau (Switzerland)			Clemens 1980
Triconodont		30	

Morganucodonta		
<i>Morganucodon peyeri</i>	18	
? <i>Morganucodon</i> sp.	3	
?Morganucodonta		
<i>Helvetiodon schutzi</i>	7	
<i>Hallautherium schalchi</i>	2	
Allotheria	22	
Haramiyida		
Haramiyidae		
cf. <i>Thomasia antiqua</i>	4	
<i>Thomasia moorei</i>	2	
<i>Thomasia</i> sp.	2	
Haramiyidae?	14	
Degerloch (Germany)		Clemens 1980; Clemens & Martin in press
Allotheria	2	
Haramiyida		
Haramiyidae		
<i>Thomasia antiqua</i>	2	
Gaisbrunnen (Germany)		Clemens 1980; Clemens & Martin in press
Allotheria	1	
Haramiyida		
Haramiyidae		
? <i>Thomasia</i> sp.	1	
Olgahain (Germany)		
Triconodont	2	Clemens & Martin in press
Morganucodonta		
Morganucodont indet.	2	
Allotheria	14	Clemens 1980; Clemens & Martin in press
Haramiyida		
Haramiyidae		
<i>Thomasia antiqua</i>	7	
? <i>Thomasia antiqua</i>	7	
Lisowice (Poland) (Late Norian or Rhaetian)		Świlo <i>et al.</i> in press
Triconodont	1	
Morganucodonta		
<i>Hallautherium</i> sp.	1	
Syren (Luxembourg)		Godefroit <i>et al.</i> 1998
Triconodont	1	
Morganucodonta		
Morganucodonta indet.	1	
Symmetrodont	1	
Kuehneotheriidae		
<i>Kuehneotherium</i> sp. nov.	1	
Allotheria	2	
Haramiyida		
Haramiyidae		
<i>Thomasia antiqua</i>	2	
Habay-la-Vieille (Belgium)		
Allotheria	3	
Haramiyida		Delsate 1996
Haramiyidae		
<i>Thomasia woutersi</i>	2	
Multituberculata?		Hahn <i>et al.</i> 1987
<i>Mojo usuratus</i>	1	
Attert (Belgium)		Delsate 1994
Allotheria	1	
Haramiyida		

	Haramiyidae		
	<i>Thomasia woutersi</i>	1	
<hr/>			
Holwell (Great Britain)			
	Triconodont	2	
	Morganucodonta		Parrington 1941
	<i>Eozostrodon parvus</i>	2	
<hr/>			
	Allotheria	22	
	Haramiyida		
	Haramiyidae	22	Butler & Macintyre 1994
	<i>Thomasia antiqua</i>		
	<i>Thomasia moorei</i>		
<hr/>			
Emborough (Great Britain) (Norian for Fraser <i>et al.</i> 1985 but Rhaetian for Whiteside & Marshall 2008)			
	Symmetrodont	2	
	Kuehneotheriidae		Fraser <i>et al.</i> 1985
	<i>Kuehneotherium praecursoris</i>	2	
<hr/>			

Supplemental Table 2. Summary of described morganucodonts with indication of ages and localities. ‘?’ in taxon column means ‘morganucodont identification questionable’; ‘?’ in age columns means ‘age of locality questionable’; ‘?’ in area column means ‘presence of genus in locality questionable’.

Taxa	Ages			Area	References		
	Carnian	Norian	Rhaetian			Early J.	Middle J.
<i>Gondwanadon tapani?</i>	+					India	Datta & Das 1996
<i>Brachyzostrodon</i> sp.		+				Greenland?	Jenkins <i>et al.</i> 1994
<i>Brachyzostrodon coupatezi</i>			+			France	Sigogneau-Russell 1983
<i>Brachyzostrodon maior</i>			+			France	Hahn <i>et al.</i> 1991
<i>Eozostrodon parvus</i>			+			Great Britain	Parrington 1941
<i>Helvetiodon schutzi?</i>			+			Switzerland	Clemens 1980
<i>Hallautherium schalchi?</i>			+			Switzerland	Clemens 1980
<i>Hallautherium</i> sp.		+?	+?			Poland	Swilo <i>et al.</i> in press
<i>Rosierodon anceps</i> gen. et. sp. nov.			+			France	this publication
<i>Paceyodon davidi</i>			+	+		France, Great Britain	Clemens 2011; this publication
<i>Paikasigudodon</i> cf. <i>yadagirii</i>			+			France	this publication
<i>Paikasigudodon yadagirii</i>				+?	+?	India	Prasad & Manhas 2002
<i>Megazostrodon chenali</i> sp. nov.			+			France, Germany	Clemens & Martin in press; this publication
<i>Megazostrodon rudnerae</i>				+		Lesotho, South Africa	Crompton 1974, Gow 1986
<i>Morganucodon peyeri</i>			+			France, Switzerland	this publication; Clemens 1980
<i>Morganucodon watsoni</i>				+		Great Britain	Kühne 1949
<i>Morganucodon oehleri</i>				+		China	Rigney 1963
<i>Morganucodon heikuopengensis</i>				+		China	Young 1978
<i>Morganucodon</i> sp. nov.				+		Great Britain	Smith <i>et al.</i> 2010
<i>Morganucodon</i> sp.			+	+		Arizona, France	Jenkins <i>et al.</i> 1983; Godefroit 1997
<i>Bridetherium dorisae</i>				+		Great Britain	Clemens 2011
<i>Indotherium pranhitai</i>				+		India	Yadagiri 1984
<i>Indozostrodon simpsoni</i>				+		India	Datta & Das 2001
<i>Erythrotherium parringtoni</i>				+		Lesotho	Crompton 1964

<i>Dinnetherium nezorum</i>					Arizona	Jenkins <i>et al.</i> 1983
<i>Wareolestes rex</i>		+			Great Britain	Freeman 1979
<i>Purbeckodon batei?</i>				+	Great Britain	Butler <i>et al.</i> 2012

Supplemental Table 3. Correction of abundance in Rhaetian mammal localities by number of molariforms teeth by jaw (morganucodont: 6, 8 or 10, symmetrodont: 12, haramiyid: 4 or 6).

Abbreviations: L: number of lower molariforms; MNI: minimal number of individual; U: number of upper molariforms; ‘?’ in L and U columns means allocation questionable. See Supplemental Table 1 for references.

Morphological group	Taxa	U	L	MNI
Saint-Nicolas-de-Port (France)				
Triconodont				10-14
	Morganucodonta			
	<i>Morganucodon peyeri</i>	0	7	1-2
	<i>Megazostrodon chenali</i> sp. nov.	4	15	2-3
	<i>Brachyzostrodon coupatezi</i>	10	6	1-2
	<i>Brachyzostrodon maior</i>	3	3	1
	<i>Rosierodon anceps</i> gen. et sp. nov.	0	9	1-2
	<i>Paceyodon davidi</i>	0	1	1
	<i>Paikasigudodon</i> cf. <i>yadagirii</i>	1	0	1
	Morganucodonta indet. 1	1	0	1
	Morganucodonta indet. 2	2?		1
Symmetrodont				6
	Kuehneotheriidae	22	33	3
	<i>Kuehneotherium praecursoris</i>			
	<i>Kuehneotherium</i> sp.			
	Woutersiidae			
	<i>Woutersia mirabilis</i>	5	3	1
	<i>Woutersia butleri</i>	3	2	1
	Incertae sedies			
	<i>Delsatia rhupotopi</i>	0	3	1
Allotheria				13-19
	Haramiyida			
	Haramiyidae	61	45	11-16
	<i>Thomasia antiqua</i>			
	<i>Thomasia moorei</i>			
	Theroteinidae			
	<i>Theroteinus nikolai</i>	5	3	1-2
	<i>Theroteinus</i> sp.	0	4	1
Hallau (Switzerland)				
Triconodont				4-5
	Morganucodonta			
	<i>Morganucodon peyeri</i>	9	9	1-2
	? <i>Morganucodon</i> sp.	2	1	1
	?Morganucodonta			
	<i>Helvetiodon schutzi</i>	6	1?	1
	<i>Hallautherium schalchi</i>	0	2	1
Allotheria				6-7

Haramiyida			
Haramiyidae			
<i>cf. Thomasia antiqua</i>	0	4	1
<i>Thomasia moorei</i>	2	0	1
<i>Thomasia</i> sp.	0	2	1
Haramiyidae?	14?		3-4

Holwell (Great Britain)

Triconodont			1
	Morganucodonta		
	<i>Eozostrodon parvus</i>	0	2 1
Allotheria			3-4
	Haramiyida		
	Haramiyidae	9	13 3-4
	<i>Thomasia antiqua</i>		
	<i>Thomasia moorei</i>		

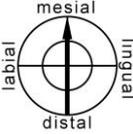
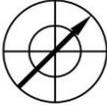
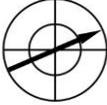
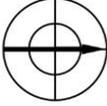
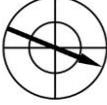
Olgahain (Germany)

Triconodont			1-2
	Morganucodonta		
	Morganucodont indet.	1	1 1-2
Allotheria			2-3
	Haramiyida		
	Haramiyidae		
	<i>Thomasia antiqua</i>	3	4 1
	? <i>Thomasia antiqua</i>	7?	2

Appendix

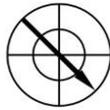
Tables of illustrations and definitions for descriptors of wear facets (From von Koenigswald *et al.* 2013).

Definitions of directional descriptors, with their related angle values, and associated symbols (From von Koenigswald *et al.* 2013).

Direction	Angle	Symbols
Mesial	About $0^\circ \pm 12^\circ$	
Mesio-mesiolingual	About $22^\circ \pm 12^\circ$	
Mesiolingual	About $45^\circ \pm 12^\circ$	
Linguo-mesiolingual	About $68^\circ \pm 12^\circ$	
Lingual	About $90^\circ \pm 12^\circ$	
Linguo-distolingual	About $112^\circ \pm 12^\circ$	

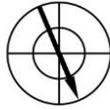
Distolingual

About $135^{\circ} \pm 12^{\circ}$



Disto-distolingual

About $158^{\circ} \pm 12^{\circ}$

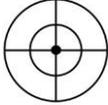
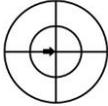
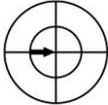
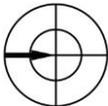


Distal

About $180^{\circ} \pm 12^{\circ}$



Definitions of descriptors for the inclination, with related angle values, and associated symbols (From von Koenigswald *et al.* 2013).

Inclination	Angle	Symbols
Vertical	About $90^{\circ} \pm 12^{\circ}$	
Very steep	About $68^{\circ} \pm 12^{\circ}$	
Steep	About $45^{\circ} \pm 12^{\circ}$	
Shallow	About $22^{\circ} \pm 12^{\circ}$	
Horizontal	About $0^{\circ} \pm 12^{\circ}$	

Reference

Koenigswald, W., Anders, U., Engels, S., Schultz, J. A. & Kullmer, O. 2013. Jaw movement in fossil mammals: analysis, description and visualization. *Paläontologische Zeitschrift*, **87**, 141–159.

Chapitre 5

Kuehneotheriidae

5. Kuehneotheriidae

Ce chapitre a été soumis pour publication au *Journal of Mammalian Evolution*, sous le titre « The Kuehneotheriidae (Mammaliaformes) from Saint-Nicolas-de-Port (Upper Triassic, France): systematic review ».

Les figures et tableaux ont été insérés dans le chapitre et la mise en forme modifiée par rapport à la version soumise afin de correspondre aux autres chapitres de ce mémoire de thèse. De plus, les noms de taxons créés dans cet article ont été effacés ici afin d'éviter tout problème vis-à-vis du Code International de Nomenclature Zoologique pour la publication de l'article.

L'article ayant été rédigé indépendamment du reste de ce mémoire de thèse, les références suivantes sont différentes :

Cuny, 1993 correspond à Cuny, 1993a dans le reste de la thèse ;

Debuyschere *et al.*, in press correspond au chapitre 4 ;

Sigogneau-Russell, 1983 correspond à Sigogneau-Russell, 1983a dans le reste de la thèse ;

Sigogneau-Russell, 1989a et 1989b correspondent respectivement à Sigogneau-Russell, 1989b et 1989 a dans le reste de la thèse ;

Simpson 1925 correspond à Simpson, 1925b dans le reste de la thèse.

Introduction

Most of the earliest mammaliaforms are still poorly known. Very few are involved in the discussions of the phylogenetic relationships, of the morphologic transformations and of the evolutionary history of mammals. Among them, *Kuehneotherium* Kermack, Kermack & Mussett, 1968 holds a special place. *Kuehneotherium* has been quickly considered and is still often considered as the first precursor of the therians, but also as very close relative to Morganucodontidae, when the dominant paradigm was the polyphyletic origin of mammals. However, if the Jurassic material of *Kuehneotherium* is now well-described, it is not true for the Triassic material.

Sigogneau-Russell (1978) reported the presence of specimens of Kuehneotheriidae Kermack, Kermack & Mussett, 1968 in the site of Saint-Nicolas-de-Port (Rhaetian, north-eastern France). Sigogneau-Russell & Hahn (1994: p. 210) confirmed the presence of *Kuehneotherium praecursoris* and “a second species yet to be described”. Godefroit & Sigogneau-Russell (1999) presented the hitherto sole study of *Kuehneotherium* from Saint-Nicolas-de-Port, describing the second most important collection after the collection from the Glamorganshire (Wales). Even if Godefroit & Sigogneau-Russell (1999) discussed some morphological and morphometrical differences between the material of Kuehneotheriidae from France and Wales, they did not formalize the taxonomical differences of the two samples because “the position of the isolated molars cannot be accurately identified” (Godefroit & Sigogneau-Russell 1999: p. 194). Gill (2004) proposed reconstructions of postcanine rows for three species of *Kuehneotherium*. The present study aims to reassess the *Kuehneotherium* teeth from Saint-Nicolas-de-Port and to describe the diversity of this genus in Europe during the Triassic-Jurassic transition.

Historical background

Descriptions of Kuehneotherium

The first remains of *Kuehneotherium* were discovered in the Liassic fissure fillings in the Pontalun Quarry (Wales) in 1954 (Kermack *et al.* 1968; Gill 2004). Fieldworkers essentially collected isolated teeth and some fragments of jaws (Kermack *et al.* 1968; Gill 2004). These fossils appeared for the first time in the literature following a meeting of the Geological Society of London (Kermack *et al.* 1956). Next, four rather short descriptions with figures, but without name, were published (Kermack & Mussett 1959a; Kermack *et al.* 1965; Kermack 1967; Moss & Kermack 1967). Twelve years after the first publication, the genus

and type species *Kuehneotherium praecursoris* Kermack, Kermack & Mussett, 1968 and the family Kuehneotheriidae Kermack, Kermack & Mussett, 1968 were erected. In the same paper, Kermack *et al.* (1968) reported material from the Pant Quarry, in the neighbouring (less than one kilometre) of Pontalun. The Pant material was presented as morphologically close but generically different from the Pontalun material (Kermack *et al.* 1968). Isolated teeth of *Kuehneotherium* were also discovered in the Norian of England (Fraser *et al.* 1985; but Rhaetian for Whiteside & Marshall 2008) and Greenland (Jenkins *et al.* 1994), and in the Rhaetian of France (Sigogneau-Russell 1978), Luxembourg (Godefroit *et al.* 1998) and possibly Belgium (Delsate 1995).

Our knowledge of *Kuehneotherium* essentially comes from Welsh fauna. Moss & Kermack (1967) studied the enamel ultrastructure of Pontalun material and of *Morganucodon* Kühne, 1949. Kermack *et al.* (1968) described upper and lower premolariform and molariform teeth, as well as dentaries and proposed a hypothetical partial dental formula of *K. praecursoris*. In 1974, Gill presented the first evidence of premolar resorption in *K. praecursoris*. Mills (1984) described extensively the material from Pant Quarry as a new, but unnamed, species of *Kuehneotherium*. Sigogneau-Russell *et al.* (1984) developed a study on the enamel and dentine ultrastructure of *Kuehneotherium* from Pant similar to that conducted by Moss & Kermack (1967) on the material from Pontalun. The most extensive study on *Kuehneotherium* is the unpublished PhD thesis of Gill (2004), where the family Kuehneotheriidae, the genus *Kuehneotherium* and the type species *K. praecursoris* are redefined, and two new species, temporarily named ‘*Kuehneotherium* B’ and ‘*Kuehneotherium* C’ are described. Finally, Gill *et al.* (2014) demonstrated a dietary specialization in *Kuehneotherium* and *Morganucodon*.

Kuehneotherium's relatives

Kühne (1950) described an isolated tooth from the Duchy Quarry (in the neighbouring of Pontalun and Pant), later named *Kuehneon duchyense* Kretzoi, 1960. When they established the family, Kermack *et al.* (1968) considered *Kuehneon* as a Kuehneotheriidae. However, the holotype, and sole specimen, was already lost at that time. *Kuehneon duchyense* is considered as a *nomen vanum* (Kermack *et al.* 1968) or a *nomen dubium* (Kielan-Jaworowska *et al.* 2004). *Cyrtlatherium* Freeman, 1979, from the Kirtlington Quarry in the Bathonian of England, was described as a Kuehneotheriidae. Sigogneau-Russell (2001) revised this statement by reinterpreting *Cyrtlatherium* as a docodont. *Woutersia* Sigogneau-Russell 1983,

from the Rhaetian of France, was initially described as a Kuehneotheriidae, but the reassessment of this genus led to the erection of its own family Woutersiidae Sigogneau-Russell & Hahn, 1995. *Kotatherium* Datta, 1981, from the Manganpalli site (Prasad & Manhas 1997) in the Lower Jurassic of India, was not initially allocated to a family, but considered as intermediate between *Kuehneotherium* and *Tinodon* Marsh, 1879. Following the conception of Fox (1985) of *Kuehneotherium* as *Tinodontidae* Marsh, 1887, Prasad & Manhas (1997) referred *Kotatherium* to Tinodontidae. Averianov (2002), Kielan-Jaworowska *et al.* (2004) and Gill (2004) referred, with different argumentations, *Kotatherium* to Kuehneotheriidae. Averianov (2002) referred *Delsatia* Sigogneau-Russell & Godefroit, 1997 to Kuehneotheriidae; but Kielan-Jaworowska *et al.* (2004) kept *Delsatia* as a docodont, following statement made by Sigogneau-Russell & Godefroit (1997). Cuny (1993) described a possible Kuehneotheriidae from Boisset in the Upper Triassic of France.

Kuehneotherium in discussions on mammalian evolution

By its age and its dental morphology, *Kuehneotherium* quickly became important in discussions on mammalian evolutionary history. If *Kuehneotherium* was initially presented as a symmetrodont (Kermack *et al.* 1956), its relationships with Symmetrodonta Simpson, 1925 and Pantotheria Marsh, 1880 were the first object of debate. On the one side, Kermack *et al.* (1965) referred *Kuehneotherium* to pantotheres, although they described *Kuehneotherium*'s molars pattern as easily suitable to derive symmetrodont and pantothere molars. In 1968, they published again this view and redefined Symmetrodonta as a suborder in Eupantotheria Kermack & Mussett, 1958. On the other side, Crompton & Jenkins (1967, 1968) kept *Kuehneotherium* in Symmetrodonta and excluded Symmetrodonta from Eupantotheria. With similar argumentations, Mills (1971) supported the views of Kermack *et al.* (1965), while Parrington (1971, 1973) supported the views of Crompton & Jenkins (1967, 1968). Finally, Prothero (1981) developed a cladistics approach and concluded that *Kuehneotherium* is not a symmetrodont or a pantothere, but is the sister-groupe of all other Theria Parker & Haswell, 1897. Authors using cladistics analyses followed this position (*e.g.*, Kielan-Jaworowska 1992), although some authors kept *Kuehneotherium* in Symmetrodonta (*e.g.*, Sigogneau-Russell 1989a). Since, the debate is stopped, essentially by lack of new data. For most authors, "symmetrodonta" became a morphological grade (*e.g.*, Kielan-Jaworowska *et al.* 2004) used for "the purpose of convenience" (Averianov 2002: p. 714), and *Kuehneotherium*

was removed from most of the phylogenetic analyses (*e.g.*, Luo *et al.* 2007), except analyses on docodonts (*e.g.*, Meng *et al.* 2015).

At the time of the discovery of *Kuehneotherium*, mammals were generally considered as polyphyletic (see Kielan-Jaworowska 1992). With the description of *Kuehneotherium*, a debate opened on common ancestry with *Morganucodon*. On the one side, several authors (*e.g.*, Kermack & Mussett 1959b; Mills 1971) proposed that *Morganucodon* and *Kuehneotherium* arose from two different stocks of cynodonts, and suggested a diphyletic origin of mammals. On the other side, several authors such as Hopson & Crompton (1969) proposed a “relatively recent” common ancestor for both genera, and by extension a monophyletic origin of mammals. Parrington (1971) went further and proposed that the symmetrodont morphology can be derived from the triconodont morphology. Authors using cladistics analyses followed this view (*e.g.*, Kielan-Jaworowska 1992).

As the oldest representative of Theria, *Kuehneotherium* was quickly involved in discussions on the origin of the tribosphenic molar, for example for hypotheses on the origin of the metacone (Hopson 1997) and its relation with the hypoconid (Clemens & Mills 1971), on the origin of the protocone (Crompton 1971) and on the evolution of the hypoflexid (Schultz & Martin, 2011, 2014). Butler (1997), followed by Luo & Martin (2007), used *Kuehneotherium* and its relative *Woutersia* in his hypothesis on the origin of docodont.

In parallel, *Kuehneotherium* became a key reference genus for comparative description of new Triassic/Jurassic or symmetrodont-like mammals (*e.g.*, Crompton 1974; Jenkins *et al.* 1983; Kermack *et al.* 1987; Hu *et al.* 1997; Luo *et al.* 2001).

Geology and associated fauna

The ancient sand quarry of Saint-Nicolas-de-Port (close to the city of Nancy) has yielded an abundant collection of microfaunal remains (Sigogneau-Russell & Hahn 1994). The site is part of the sandy succession of the ‘Grès infraliasiques’ Formation, considered as deposits in a shallow marine platform (Debuyschere *et al.* in press and references therein). The collections from Saint-Nicolas-de-Port display an important vertebrate diversity with several species of Chondrichthyes, Dipnoa, Actinopterygia, Temnospondyli, Sauropsida, non-mammalian Cynodontia and Mammaliaformes (Debuyschere *et al.* in press and references therein). Saint-Nicolas-de-Port yields especially the most abundant and most diverse Upper Triassic assemblage of mammals (Sigogneau-Russell & Hahn 1994; Kielan-Jaworowska *et al.* 2004; Debuyschere *et al.* in press), including morganucodonts (Debuyschere *et al.* in press),

haramiyids (Sigogneau-Russell 1989b, 1990), theroteinids (Sigogneau-Russell *et al.* 1986; Hahn *et al.* 1989), woutersiids (Sigogneau-Russell 1983; Sigogneau-Russell & Hahn 1995), the problematic *Delsatia* Sigogneau-Russell & Godefroit, 1997 and kuehneotheriids that are reviewed here.

Institutional and other abbreviations

AUP: Aberdeen University Palaeontology, Aberdeen, United Kingdom;

IRSNB: Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles, Belgium;

MCZ: Museum of Comparative Zoologie; Cambridge; Massachusetts;

MNHN: Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France;

MNHNL: Muséum national d'Histoire naturelle, Luxembourg, Grand Duchy of Luxembourg;

MNHP: Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France;

RAS: Rosières-aux-Salines, another name for the study site;

SNP: Saint-Nicolas-de-Port.

Material

This study describes 36 specimens of symmetrodont-like isolated teeth from Saint-Nicolas-de-Port. Denise Sigogneau-Russell and her co-workers have excavated only one stratigraphical level in the sand quarry. Specimens collected at this time are kept in the MNHN, with the acronym 'SNP', and in the IRSNB, with the acronym 'RAS'. Several amateur palaeontologists gathered their own collections alongside the Sigogneau-Russell's team and donated it to MNHN and IRSNB. The collection of Georges Wouters is identified by the suffix 'W' or 'FW', the collection of Jean-Claude Lepage is identified by the letter 'L' and the collection of Dominique Delsate is identified by the suffix 'DD'. However, there is no data on the exact stratigraphic origin within the quarry of these collections.

This study is based on the same collections that were studied by Godefroit & Sigogneau-Russell (1989). However, the detailed lists of specimens are different for two reasons: (1) this study includes new specimens, (2) some specimens studied by Godefroit & Sigogneau-Russell (1989) could not be found for reassessment, neither in Paris nor in Bruxelles (Table 1). Two particular cases should be highlighted. IRSNB 28114/202 is not described here because it was referred to *Rosierodon anceps* by Debuyschere *et al.* (in press). IRSNB 28114/76 is rejected here from Kuehneotheriidae. It will be described in a study on other symmetrodont-like mammaliaforms from Saint-Nicolas-de-Port.

Table 1. Lists of specimens of kuehneotheriids molariforms from Saint-Nicolas-de-Port (Upper Triassic, France) present in the study of Godefroit & Sigogneau-Russell (1989) but absent in this study, and conversely.

Present in Godefroit & Sigogneau-Russell (1989)		Present here	
IRSNB 28114/70DL	MNHP SNP 10	IRSNB 28114/72DL	SNP 51 L
IRSNB 28114/78DL	MNHP SNP 758	IRSNB 28114/76	RAS 117 FW
MNHP SNP 22	MNHP SNP 26	SNP89L	RAS 84 FW
MNHP SNP 103	IRSNB 28114/202	IRSNB 28114/170DL	SNP 8 L
			SNP 522 W

Methods

Observations, drawings and measurements

All specimens were observed with a binocular microscope (CETI) at a magnification power of 36. A camera lucida mounted on the microscope was used for drawings. Measurements were taken with a digital readout for metrology (Heidenhain ND 1200). These measurements have been used to make diagrams and statistical tests with the R statistical environment (R Development Core Team, 2015). 3D images of studied teeth were obtained by X-ray Computed Tomographic (CT) scans at the AST-RX platform of the MNHN using a phoenix|x-ray|v|tome|x L 240-180 CT scanner (Table 1 in Electronic Supplementary Material).

Dental nomenclature

The used nomenclature is essentially that of Crompton & Jenkins (1968: Text-fig. 2) who defined cusps *a* to *g* with a drawing. The cusp *i* was first used by Pacey (1978) (see also Clemens 2011). The definitions used here are the following ones: *a*: high central cusp in the main row; *b*: mesial cusp in relation to *a* in the main row; *c*: distal cusp in relation to *a* in the main row; *d*: distal cingular cusp in relation to *c*; *e*: the most mesial cusp on the lingual cingulum; *f*: the most mesial cusp on the labial cingulum; *g*: lingual cingular cusp between apices *a* and *c* (also known as the “kühnecone”(Parrington 1967)); *i*: (mesio-)lingual cingular cusp in relation to *d*. This nomenclature only has a descriptive purpose. The homonymy does not necessarily imply homology. Capital letters are used for upper teeth and lower case letters for lower teeth.

The descriptions of the wear facets were based on the nomenclature of von Koenigswald *et al.* (2013 p. 146) for jaw movements. This nomenclature is used to define the direction and the angle of the slope of the wear facets. The process and the pattern of the

occlusion are beyond the scope of this article and will be dealt with in detail later on (PhD Thesis MD in progress).

Methodology of characterization of Saint-Nicolas-de-Port material

This study focuses on the molariform teeth of *Kuehneotherium*, because it is difficult to distinguish the premolariform teeth of *Kuehneotherium* from those of other mammaliaforms and cynodonts from SNP (Godefroit & Battail 1997). Previous studies (Kermack *et al.*, 1968; Fraser *et al.* 1985; Gill 2004) showed that there is a clear morphological distinction between premolariform and molariform loci in *Kuehneotherium*. Consequently, we assume that all molariform specimens described here correspond really to molar loci.

Within the material from Saint-Nicolas-de-Port, referring a specimen to Kuehneotheriidae is not self-evident because the symmetrodont-like morphology is found in other taxa. For example, *Woutersia* and *Delsatia* share the disposition of their main cusps in reversed triangle (Sigogneau-Russell & Hahn 1995; Sigogneau-Russel & Godefroit 1997). *Kuehneotherium* is mostly characterized by its main cusps that are slender and relatively higher than in both other genera. *Delsatia* differs by crests between main cusps forming strictly right-angles and a cingulum restricted in some individualized cusps. *Woutersia* differs by large cingular cusps that are nearly as developed as main cusps.

The orientation of teeth is based on several criteria. The lingual side of a tooth can be easily distinguished from the labial side because, in the symmetrodont-like morphology, the triangle drawn by main cusps is opened to the lingual side in lower teeth whereas the triangle is opened to the labial side in upper teeth. In upper molars, the main cusps are less high relative to their diameter than the main cusps in lower molars. Consequently, main cusps of upper molars are more bulbous than main cusps of lower molars. The upper molars also develop lingual and labial cingula, the latter tending to be fainter and straighter than the former, whereas lower molars present a very reduced labial cingulum, if present.

Gill (2004) presents the most precise reconstruction of the postcanine row of *Kuehneotherium* (see also Gill *et al.* 2014: Fig. 1b). The molar row is characterized by an increasing triangulation and height of the main cusps posteriorly, with little differences between third, fourth and fifth molars and with an ultimate sixth molar reduced. The variation in triangulation of cusps is linked to backward decrease of the length/width ratio. These criteria lead to a reconstruction “considered to be reliable to plus or minus one locus” (Gill 2004: p. 43). A supplementary criterion is used here: the backward stronger development of

5. Kuehneotheriidae

the cingular elements with a reduction on the ultimate molar. This criterion was not formally described by Gill (2004) but it is illustrated in reconstructed dental rows (*e.g.*, Gill 2004: Fig. 3.11). However, the assignment of an isolated tooth to a locus remains quite arbitrary and difficult because there is no discontinuity in the variations along the molar series. In the reconstructions presented below, the criterion of triangulation was used first and the criterion of length/width ration was used to decipher close loci. The criterion of cingulum was used to test the reconstructions.

Table 2. Dental measurements (in mm) of kuehneotheriid molariforms from Saint-Nicolas-de-Port (Upper Triassic, France). L: length, W: width, R: ratio length/width.

Material	L	W	R	Material	L	W	R
<i>Kuehneotherium</i> sp. A.							
SNP 197 W	1.06	0.42	2.49	SNP 756	1.02	0.41	2.49
SNP 538 W	1.16	0.65	1.76	SNP 172 W	1.09	0.5	2.2
SNP 763	0.95	0.47	2.02	SNP 92	0.89	0.5	1.8
IRSNB M 1831	1.06	0.56	1.89	IRSNB 201	0.97	0.6	1.63
SNP 634	1.07	0.48	2.21	70 L	0.76	0.46	1.67
SNP 27 W	0.87	0.53	1.65	78 L	0.67	0.29	2.3
<i>Kuehneotherium</i> cf. <i>K.</i> sp. A.							
SNP 82	0.95	0.46	2.07	SNP 54 W	1.03	0.55	1.9
IRSNB 204	0.89	0.56	1.6				
<i>Kuehneotherium</i> sp. B.							
SNP 624	0.9	0.54	1.66	IRSNB RAS 147 FW	0.97	0.57	1.7
SNP 113 L	0.73	0.44	1.66	SNP 51 L	0.84	0.5	1.67
<i>Kuehneotherium</i> cf. <i>K.</i> sp. B.							
SNP 107 L	0.87	0.41	2.15	SNP 75 L	1.01	0.64	1.57
SNP 266 W	1.08	0.6	1.8	SNP 85	1.05	0.64	1.63
IRSNB RAS 73 FW	0.89	0.7	1.27	IRSNB RAS 60 FW	0.59	0.39	1.52
Gen. A sp. A							
IRSNB M 1832	1.41	0.78	1.81	IRSNB RAS 52 FW	1.47	0.75	1.95
SNP 50 W	1.32	0.66	1.98	SNP 127 L	1.27	0.69	1.84
SNP 408 W	1.49	0.81	1.83	SNP 703	1.41	0.81	1.75
SNP 8 L	1.28	0.58	2.19	SNP 522 W	1.28	0.64	1.99
IRSNB RAS 117 FW	1.6	0.8	2				
Kuehneotheriidae indet.							
IRSNB 121 DL	0.91	0.53	1.7	SNP 122 W	0.89	0.42	2.12
SNP 145 L	0.92	0.52	1.78	IRSNB M 1833	1.12	0.51	2.19
IRSNB M 1834	1.13	0.69	1.63	SNP 28	0.98	0.57?	1.72
SNP 121 L	0.90	0.46	1.95	SNP 761	1.09	0.47	2.32
SNP 53	0.94	0.49	1.94	SNP 16 DD	0.92	0.58	1.57
SNP 73 L	1.14	0.59	1.94				

Systematic

Mammaliaformes Rowe, 1988

Order **incertae sedis**

Family **Kuehneotheriidae** Kermack, Kermack & Mussett, 1968

Type genus. *Kuehneotherium* Kermack, Kermack & Mussett, 1968

Referred genera and taxa. *Kotatherium* Datta, 1981; *Kuehneon* Kretzoi, 1960, *nomen dubium*; Gen. A gen. nov.

Comment. Upon the available descriptions and illustrations (Kühne 1950), *Kuehneon* is very likely a Kuehneotheriidae (Kermack *et al.* 1968); but the holotype and sole specimen being lost, it is impossible to address the taxonomic difference with *Kuehneotherium*. Consequently, following previous studies (Kielan-Jaworowska *et al.* 2004), *Kuehneon* is considered here as a *nomen dubium*.

Diagnosis. (Gill 2004) “Small, plesiomorphic mammals with "obtuse-angled symmetrodont" molar pattern. Dentary resembles (*sic*) Morganucodontidae in being relatively longer and more gracile, with lower coronoid process; and lacking angular process. Dentary resembles Morganucodontidae and differs from Tinodontidae, Spalacotheriidae and other "symmetrodonts" in continuity of meckel's groove with mandibular foramen, presence of postdentary trough and overlying ridge and presence of coronoid and emargination of posteriorventral border. Dentition differs from that of all other mammals with symmetrodont molar pattern in greater number of premolars (up to six), ontogenetic posterior shift in tooth row and more extensive upper molar cingula.”

Distribution. Late Triassic – Lower Jurassic: India, Greenland, Britain, France, Luxembourg.

Genus *Kuehneotherium* Kermack, Kermack & Mussett, 1968

Type species. *Kuehneotherium praecursoris* Kermack, Kermack & Mussett, 1968

Referred species. *Kuehneotherium* sp. A. sp. nov., *Kuehneotherium* sp. B. sp. nov.

Comment. Gill (2004) defined two new species temporarily named ‘*Kuehneotherium* B’ and ‘*Kuehneotherium* C’. In the absence of publication of taxonomic names, both species do not exist for the ICZN. However, with precise diagnoses and descriptions, both species are usable for taxonomic purposes and used here for comparisons of Saint-Nicolas-de-Port material and diagnoses of new taxa.

Diagnosis. (Gill 2004) ““Obtuse-angled symmetrodontan" with a dental formula of $i? \ c1 \ p6 \ m6$. Incisors with single roots, except ultimate incisor with double, incompletely divided roots. Upper canine single-rooted and lower canine with double fused roots, which may divide near the apex. All lower premolars double rooted but the first four with incompletely divided roots, followed by two fully divided-root premolars. Upper premolars with divided roots, with possible exception of most mesial ones. Molars increase in triangulation to the posterior end of the jaw. Individual upper molars more triangulated, but less elevated, than individual lower molars. Upper molars with a stylocone and parastyle, and with both lingual and buccal cingula. Although lingual cingula may be weak or absent lingual to the paracone or the metacone; stylocone set lower and more buccally on the crown than metacone; metastyle present but variably separated from the metacone. Lower molars with a high protoconid; metaconid slightly more lingual than paraconid; well-developed lingual cingulid; buccal cingulid absent or limited to the anterior and posterior parts of the crown; talonid restricted to a pointed hypoconulid. Differs from *Tinodon* in retention of plesiomorphies on the dentary: presence of postdentary trough and overlying ridge, continuity of Meckel's groove with mandibular foramen and low angle of coronoid process, lateral mental foramina positioned posteriorly to the canine. Dentition differs from *Tinodon* in greater number of post canine teeth ($p6, m6$ as opposed to $p3, m4$); ontogenetic posterior shift in dentition; lingual cingulum more complete and buccal cingulum usually cuspidate, well-developed parastyle present. Lower molars with cusps e and f better separated and with hypoconulid larger, less lingually situated and more posteriorly projecting. Upper molars differ from *Kotatherium hadanei* in stronger, more complete cingulum, metacone less lingually placed; metastyle smaller and less separated from metastyle.”

Distribution. Late Triassic (Norian) - Lower Jurassic (Sinemurian?): Great Britain; Late Triassic (Rhaetian): France and Luxembourg; Late Triassic (Norian): Greenland, Jameson Land.

***Kuehneotherium* sp. A.** sp. nov.

(Figs. 1; 2A-D)

Etymology. From the Greek ‘ὀλίγος’, few, and the Greek ‘κῶνος’, cone; because the cusp *f* is absent.

Diagnosis. *Kuehneotherium* sp. A. differs from all other known species of *Kuehneotherium* by the absence of the mesiolabial cingular cusp *f*. It differs from *K. praecursoris*, ‘*K. B*’ and ‘*K. C*’ (*sensu* Gill 2004) by the presence of a variably developed lingual cingular cusp *g* and a smaller distal cingular cusp *d*. It differs from *K. praecursoris* and ‘*K. C*’ (*sensu* Gill 2004) by a mesiodistally and labiolingually smaller crown.

Holotype. MNHN.F.SNP 172 W, a third? lower left molar (Figs 1; 2C); from Saint-Nicolas-de-Port (Upper Triassic, France).

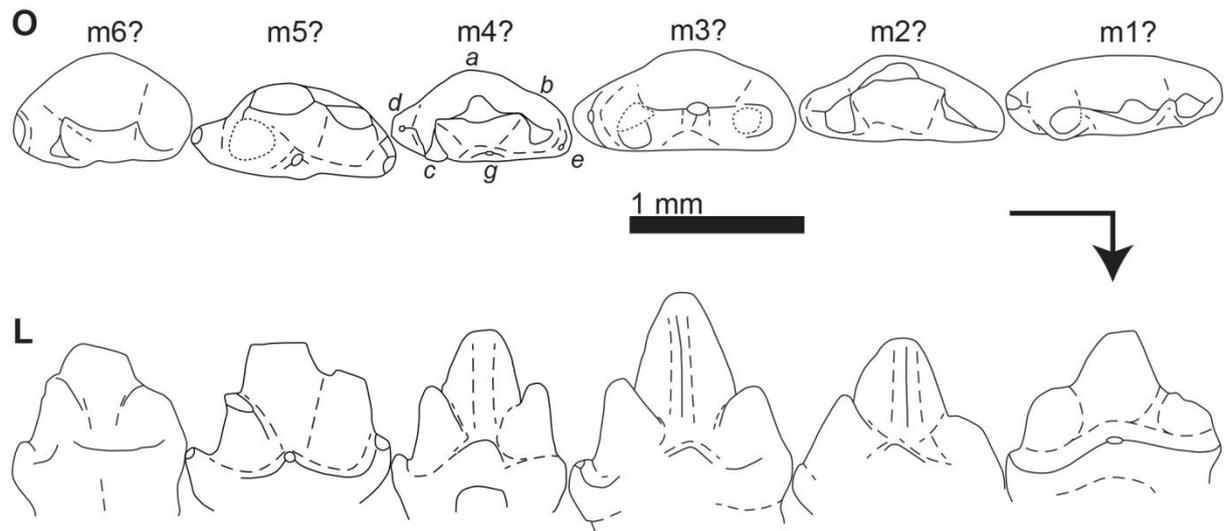


Fig. 1 Hypothetical composite reconstruction of the left lower molar series of *Kuehneotherium* sp. A. from Saint-Nicolas-de-Port in occlusal (O) and lingual (L) views. m1, MNHN.F.SNP 197 W; m2, MNHN.F.SNP 756; m3, MNHN.F.SNP 172 W (holotype); m4, IRSNB M1831; m5, MNHN.F.SNP 634; m6, MNHN.F.SNP 27 W (MNHN.F.SNP 756 and IRSNB M 1831 have been reversed to appear as left teeth). Right-angled arrow indicates mesial extremity and lingual side. Letters in italics correspond to cusp nomenclature.

Referred material.

Lower molars. MNHN.F.SNP 197 W (m1?, left) (Fig. 1), MNHN.F.SNP 756 (m2?, right) (Figs. 1; 2A), MNHN.F.SNP 538 W (m2?, left), MNHN.F.SNP 763 (m3?, left), MNHN.F.SNP 92 (m3?, right) (Fig. 2B), IRSNB M1831 (m4?, left) (Fig. 1), IRSNB 201 (m4?, right), MNHN.F.SNP 179 W (m5?, right), MNHN.F.SNP 634 (m5?, right) (Fig. 1), MNHN.F.SNP 70 L (m6?, left), MNHN.F.SNP 27 W (m6?, left) (Figs. 1; 2D), MNHN.F.SNP 78 L (m?, right).

Measurement. See Table 2.

Description. The three main cusps constitute a triangle, with the central cusp *a* on labial corner and the accessory mesial *b* and distal *c* cusps on lingual corners. Cusp *a* is the highest cusp of the tooth. The mesiodistal length of the base of the cusp *a* represents slightly less than half of the mesiodistal length of the tooth. In occlusal view, the apex of the cusp *a* is close to the centre of the crown. In the same view, the lingual and labial sides of the cusp *a* present some variations. In MNHN.F.SNP 179 W, MNHN.F.SNP 538 W and MNHN.F.SNP 92, the lingual side is essentially convex with mesial and distal sulci in the entire height of the cusp. In MNHN.F.SNP 756, MNHN.F.SNP 172 W, MNHN.F.SNP 179 W, MNHN.F.SNP 634 and IRSNB M 1831, the lingual side is essentially planar with a straight medial ridge on the entire height of the cusp. In IRSNB 201, MNHN.F.SNP 70 L and MNHN.F.SNP 27 W, the lingual side is planar. The labial side is essentially convex but mesial and distal extremities tend to develop more or less extended planar surface; particularly the distal surface is always more extended than the mesial one and is often connected with the labial side of the cusp *c* (e.g., IRSNB M 1831). In lateral view, the cusp *a* rises vertically, but mesial and distal parts are asymmetric. The cusp *a* shows two crests, one mesial and one distal, which are straight in occlusal view. The mesial crest is slightly longer than the distal one (MNHN.F.SNP 197 W) or is sub-equal. The slope of the mesial crest is more vertical than the slope of the distal crest. The mesial crest is straight in lateral view. In MNHN.F.SNP 197 W and MNHN.F.SNP 70 L, the distal crest is straight in lateral view. In MNHN.F.SNP 756, MNHN.F.SNP 92, MNHN.F.SNP 172 W and IRSNB M 1831, the distal crest is curved at the level of the apex of the cusp *c* and is vertical in its lower part. The *a-b* notch is under the level of the notch *a-c* in MNHN.F.SNP 197 W and MNHN.F.SNP 756. The *a-b* notch is at the same level as the notch *a-c* in MNHN.F.SNP 538 W, MNHN.F.SNP 92, MNHN.F.SNP 763, MNHN.F.SNP 172 W, MNHN.F.SNP 179 W, MNHN.F.SNP 634, MNHN.F.SNP 27 W, IRSNB M 1831 and IRSNB

201. The *a-b* notch is above the level of the notch *a-c* in MNHN.F.SNP 70 L. Both cusps *b* and *c* are positioned at the same level as the cusp *a*. Their bases have the same mesiodistal length and labiolingual width. The cusp *b* is slightly less high than the cusp *c* in MNHN.F.SNP 756 and MNHN.F.SNP 172 W. The cusp *b* is as high as the cusp *c* in MNHN.F.SNP 763, MNHN.F.SNP 634 and IRSNB 201. The cusp *b* is higher than the cusp *c* in MNHN.F.SNP 92, MNHN.F.SNP 70 L and IRSNB M 1831. The cusp *b* is slightly lingual to the cusp *a*. The cusp *b* projects slightly mesially, with the apex of the cusp being just above the mesial border of the base (MNHN.F.SNP 92, MNHN.F.SNP 763, MNHN.F.SNP 172 W, MNHN.F.SNP 634, MNHN.F.SNP 70 L, IRSNB M 1831), or rising vertically (IRSNB 201). The cusp *b* shows two crests, straight in occlusal and lateral views. The first crest goes distolabially to join the mesial crest of the cusp *a*, and forming an obtuse-angle. The second crest goes mesiolingually to join the mesial lingual cingular cusp *e*. Both crests define an axis of elongation for the apex of the cusp *b*. The cusp *c* is more lingual than the cusp *b*. The cusp *c* is more or less close to the cusp *a* (see commentaries on the tooth position in methods). The cusp *c* projects slightly lingually, apex of the cusp being just above the lingual border of the base. The lingual side of the cusp *c* is convex, except on the mesial side where the upper part of the cusp, opposite cusp *a*, is rather planar. The labial side of the cusp *c* is planar and delimited by two crests, straight in occlusal and lateral views. The first crest goes mesiolabially to join the distal crest of the cusp *a* and to form an obtuse-angle (MNHN.F.SNP 197 W, MNHN.F.SNP 538 W, MNHN.F.SNP 756, MNHN.F.SNP 172 W, MNHN.F.SNP 70 L) or a right-angle (MNHN.F.SNP 179 W, MNHN.F.SNP 27 W, IRSNB M 1831, IRSNB 201). The second crest goes distally, from the distolabial corner of the cusp, to join the distal cingular cusp *d*. The lower extremity of the crest is slightly more labial than the upper extremity. There are two exceptions with MNHN.F.SNP 70 L where the second crest is not present and MNHN.F.SNP 634 where the second crest goes from the distal extremity of the cusp *c* and does not tilt labially.

There is no labial cingulum. The lingual cingulum is uninterrupted from the cusp *d* to the mesiolingual corner of the tooth (Figs. 2A1, A4, B1, B4; C1, C4), except in MNHN.F.SNP 27 W and IRSNB M 1831 where the cingulum is interrupted by the base of the cusp *c*. The development of the cingular cusps is linked to the tooth position (see commentaries on the tooth position in methods). The cusp *d* is slightly larger than the cusp *g*, both are clearly larger than the cusp *e*, except in MNHN.F.SNP 634 (Fig. 1) and IRSNB 201 where the three cusps are sub-equal. The cusp *d* is entirely distal to the cusp *c*, but slightly labial to the apex of the cusp *c*. The cusp *d* is the best detached cingular cusp from main

cusps. The lingual cingulum continues around the base of the cusp *c*. The lowest and thinnest point of the cingulum is just below the apex of the cusp *c*. Just lingually to the apex of the cusp *a*, the cingulum develops a bulge, which supports the cusp *g* (Figs. 2A5, B5, C5) (see commentaries on the tooth position in methods). The base of the cusp *g* is more expanded than the base of the cusp *d* and is positioned slightly higher than the base of the cusps *d* and *e*. The cingulum continues to the mesiolingual corner of the tooth with a lowest point between the notch *a-b* and the apex of the cusp *b*. The cingulum ends by a bulge, which turns into cusp *e* on posterior molars (see commentaries on the tooth position in methods).

Comments on MNHN.F.SNP 78 L. MNHN.F.SNP 78 L differs from other specimens of *Kuehneotherium* sp. *A.* by a flat medial lingual cingulum. The degree of triangulation and the development of the cingular cusps *e* (very large in relation to size of the tooth) and *d* correspond to mid-series loci, but the specimen is much smaller than other mid-series teeth (Table 2). It is tentatively referred to *K.* sp. *A.*, awaiting more data. However, this specimen considered as problematic is not included in discussions and statistical tests (see below). The impact of MNHN.F.SNP 78 L on statistical tests has been tested: without this specimen, there is a statistically significant difference in width between *K.* sp. *A.* and Pant 2 material; with this specimen, there is no statistically significant difference (see below and Table 2; 3 in Electronic Supplementary Material).

Wear. In IRSNB M 1831, only the apex of the cusp *a* is abraded by wear. In MNHN.F.SNP 763, the apex of all cusps are abraded by wear. In MNHN.F.SNP 756, The distal crest of the cusp *a* is slightly flattened on its upper part. The apex of the cusp *c* shows a small steep linguo-distolingual facet. In MNHN.F.SNP 92, the crests of the cusp *a* are flattened on their upper half. The apex of the cusp *a* shows a small steep distolabial wear facet. The apex of the cusp *c* shows a small steep disto-distolingual facet. In MNHN.F.SNP 197 W, the distal crest of the cusp *a* is flattened on all his length by a facet wider at the apex than at the base. The apex of the cusp *a* shows a shallow disto-distolabial wear facet. The labial side of the cusp *b* is truncated by a, slightly concave, very steep labial wear facet. In MNHN.F.SNP 27 W, the distal crest of the cusp *a* is flattened on all his length by a facet wider at the apex than at the base. The apex of the cusp *a* shows a shallow mesial wear facet and the upper part of its labial side is truncated by a steep labio-mesiolabial wear facet. The apex of the cusp *c* shows a steep linguo-distolingual wear facet. The apex of the cusp *b* is truncated by a shallow labio-

mesiolabial wear facet. In IRSNB 201, the apex of the cusp *a* and its distal crest are truncated by a steep distal wear facet. The apex of the cusp *c* shows a shallow distolabial wear facet.

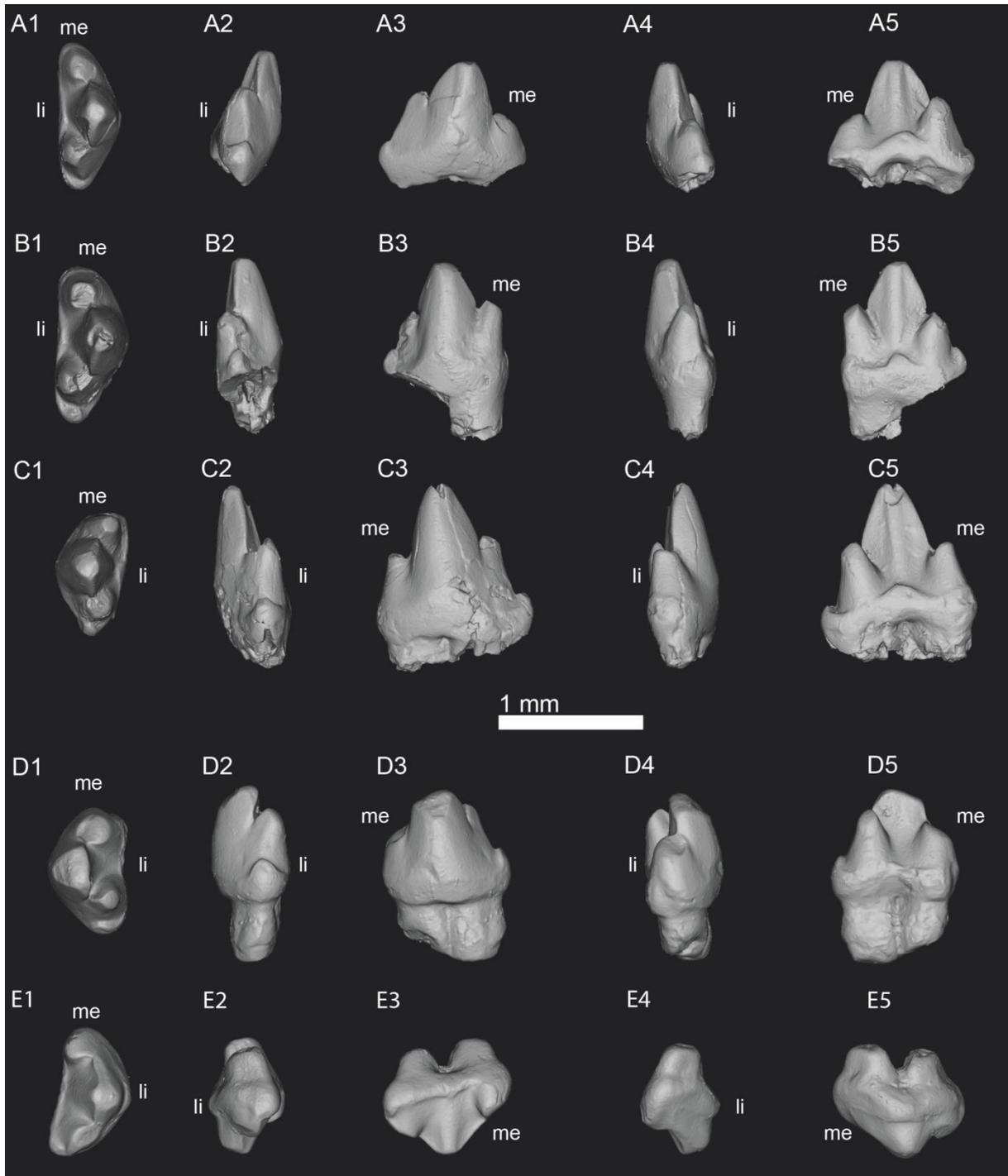


Fig. 2 Views of CT-scan reconstructions of kuehneotheriid molars from Saint-Nicolas-de-Port. **A-D**, *Kuehneotherium* sp. A. (A, MNHN.F.SNP 756, right lower; B, MNHN.F.SNP 92, right lower; C, MNHN.F.SNP 172 W, left lower, holotype; D, MNHN.F.SNP 27 W, left lower); **E**, *Kuehneotherium* cf. *K.* sp. A., MNHN.F.SNP 82, right upper. 1, occlusal view; 2, distal view; 3, labial view; 4, mesial view; 5, lingual view. 'me' indicates mesial extremity and 'li' indicates lingual side.

***Kuehneotherium* cf. *Kuehneotherium* sp. A.**

(Figs. 2E; 3)

Diagnostic characters. *Kuehneotherium* cf. *Kuehneotherium* sp. A. differs from all other known species of *Kuehneotherium* by a much reduced lingual cingulum and particularly the absence of the mesiolingual cingular cusp *E*. It differs from *K. praecursoris*, ‘*K. B*’ and ‘*K. C*’ (*sensu* Gill 2004) by a faint, smooth and continuous cingulum except systematic absence of cingulum beneath the labial face of the cusp *B*.

Referred material:

Upper molars. MNHN.F.SNP 82 (M1?, right) (Figs. 2E; 3), MNHN.F.SNP 54 W (M2?, left) (Fig. 3), IRSNB 204 (M6?, right) (Fig. 3).

Measurements. See Table 2.

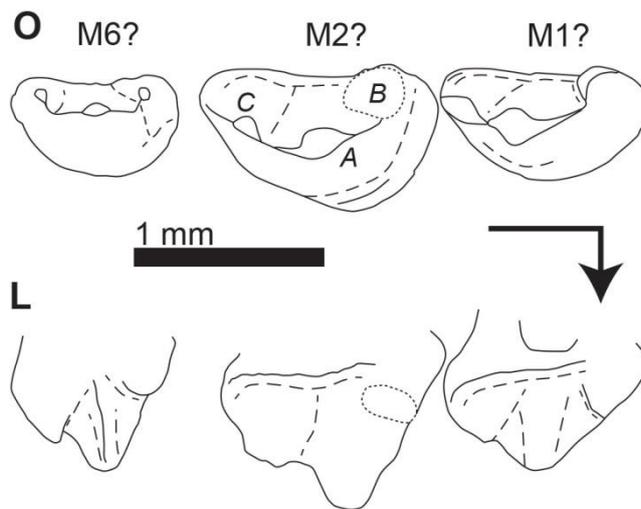


Fig. 3 Hypothetical composite reconstruction of the right upper molar series of *Kuehneotherium* cf. *Kuehneotherium* sp. A. from Saint-Nicolas-de-Port in occlusal (O) and lingual (L) views; M1, MNHN.F.SNP 82; M2, MNHN.F.SNP 54 W; M6, IRSNB 204 (MNHN.F.SNP 54 W has been reversed to appear as a right tooth). Right-angled arrow indicates mesial extremity and lingual side. Letters in italics correspond to cusp nomenclature.

Descriptions. The three main cusps constitutes a triangle, with the central cusp *A* on lingual corner and the accessory cusps mesial *B* and distal *C* on labial corners. Cusp *A* is the highest cusp of the tooth. The mesiodistal length of the base of the cusp *A* represents around the half of the mesiodistal length of the tooth. In occlusal view, the apex of the cusp *a* is close to the centre of the crown. In the same view, the labial side is essentially convex with mesial and distal vertical sulci on the entire height of the cusp. The lingual side is divided in mesial and distal planar surface, connected by a median convex surface, and extended on the lingual side of the accessory cusps. In lateral view, the cusp *a* rises vertically, but mesial and distal parts

5. Kuehneotheriidae

are asymmetric. The cusp *A* shows two crests, respectively mesial and distal, straight in occlusal view. The mesial and distal crests are aligned with the mesiodistal axis. The mesial crest is longer than the distal one. The mesial crest is straight in lateral view, except in MNHN.F.SNP 54 W where the mesial crest is concave because of the wear (see commentaries below) and presents a vertical part at its lower extremity. The distal crest is straight on lateral view, except in IRSNB 204 where the distal crest is concave because wear (see commentaries below). The *A-B* notch is under the level of the notch *A-C*. Both cusps *B* and *C* are positioned at the same level as the cusp *A*. The cusp *B* is the most labial cusp of the tooth. The base of the cusp *B* is less extended than the base of the cusp *C* because the cusp *B* is pressed against the flank of the cusp *A* but its mesiodistal length is sub-equal with the mesiodistal length of the cusp *C*. The cusp *B* is less high than the cusp *C*. The cusp *B* projects slightly labially. The cusp *B* shows one crest, straight in occlusal and lateral views. The crest goes labially to join the mesial crest of the cusp *A* and to form an obtuse-angle or a right-angle (difficult to distinguish on specimens because post-mortem abrasion and wear). The cusp *C* is slightly labial to cusp *A*. The base of the cusp *C* is roughly circular but its apex is elongated following a mesiolingual axis. The labial side of the cusp *C* is convex. The lingual side of the cusp *C* is divided between a mesial planar surface connected with the distal surface of the lingual side of the cusp *A*, and a distal planar surface. These two surfaces form an obtuse-angle. The labial and lingual sides of the cusp *C* are separated by two crests, respectively mesial and distal, straight in occlusal and lateral views. The mesial and distal crests define the axis of elongation of the cusp *C*. The mesial crest of the cusp *C* joins the distal crest of the cusp *A* to form an obtuse-angle. The distal crest of the cusp *C* joins the distal cingular cusp *D*.

The cingulum is divided in lingual and labial parts. The cusp *D* is a little cingular cusp, entirely distal and slightly labial to cusp *C*, but less labial than cusp *B*. The cusp *D* is little detached from cusp *C*. From base of the cusp *D*, the labial cingulum continues like a faint bulge on the base of the crown to the base of the cusp *B* (Figs 2E1, E3; 3). In lateral view, the cingulum is horizontal, except in MNHN.F.SNP 54 W where there is a descendant slope between the apex of the cusp *A* and the base of the cusp *B*. In occlusal view, the cingulum is straight in MNHN.F.SNP 54 W and MNHN.F.SNP 82, and concave on IRSNB 204. The lingual cingulum starts at the mesiolingual corner of the cups *B* and forms a shelf which ascends to a point beneath the apex of the cusp *A* (Fig. 3), except in MNHN.F.SNP 82 where the shelf is worn. Distally, the lingual cingulum is very faint and continues horizontally to join the cusp *D*, except in IRSNB 204 where the cingulum stops beneath the apex of the cusp *C*.

Wear. In IRSNB 204, the apices of all cusps are abraded by wear. The distal crest of the cusp A is flattened by a vertical distal facet. The distal crest of the cusp C is flattened by a steep distal facet. In MNHN.F.SNP 54 W, the upper part of the mesial crest of the cusp A is flattened by a very steep mesial crest which is associated with a shallow mesial facet on the lower part of the crest. The apex of the cusp A shows a shallow disto-distolingual wear facet. The distal crest of the cusp A is flattened by a vertical disto-distolingual wear facet. These two facets are connected. The apex of the cusp C seems to show a roughly steep lingual wear facet but it is difficult to distinguish because of post-mortem breaks. In MNHN.F.SNP 82, the lingual side of the cusp B is truncated by a steep mesiolingual facet which goes down to the cingulum. The mesial crest of the cusp A is flattened by a steep mesial wear facet. The apex of the cusp A is worn by a steep lingual facet. The distal crest of the cusp A is flattened by a very steep disto-distolingual wear facet. The lingual side of the cusp C is truncated by a steep linguo-distolingual wear facet.

***Kuehneotherium* sp. B.** sp. nov.

(Figs. 4; 5A)

Etymology. From the Polish name ‘Stanisław’, name of the last Duke of Lorraine; because the proximity between Saint-Nicolas-de-Port and Nancy, former capital of the Duchy of Lorraine.

Diagnosis. *Kuehneotherium* sp. B. differs from *K. praecursoris*, ‘K. B’ and ‘K. C’ (*sensu* Gill 2004) by the presence of a variably developed lingual cingular cusp *g* and a smaller distal cingular cusp *d*. It differs from *K. praecursoris* and ‘K. C’ (*sensu* Gill 2004) by a mesiodistally and labiolingually smaller crown. It differs from *K. sp. A.* by the development of a cingular element at the mesiolabial corner of the tooth.

Holotype. MNHN.F.SNP 113 L, a first or second lower left molar (Figs. 4; 5A); from Saint-Nicolas-de-Port (Upper Triassic, France).

Referred material.

Lower molars. MNHN.F.SNP 83 (m1-2?, left), MNHN.F.SNP 284 W (m3-4?, left) (Fig. 4), MNHN.F.SNP 624 (m4-5?, left) (Fig. 4), IRSNB RAS 147 W (m4-5?, left) (Fig. 4), MNHN.F.SNP 760 (m3-4-5?, left), MNHN.F.SNP 51 L (m6?, right) (Fig. 4).

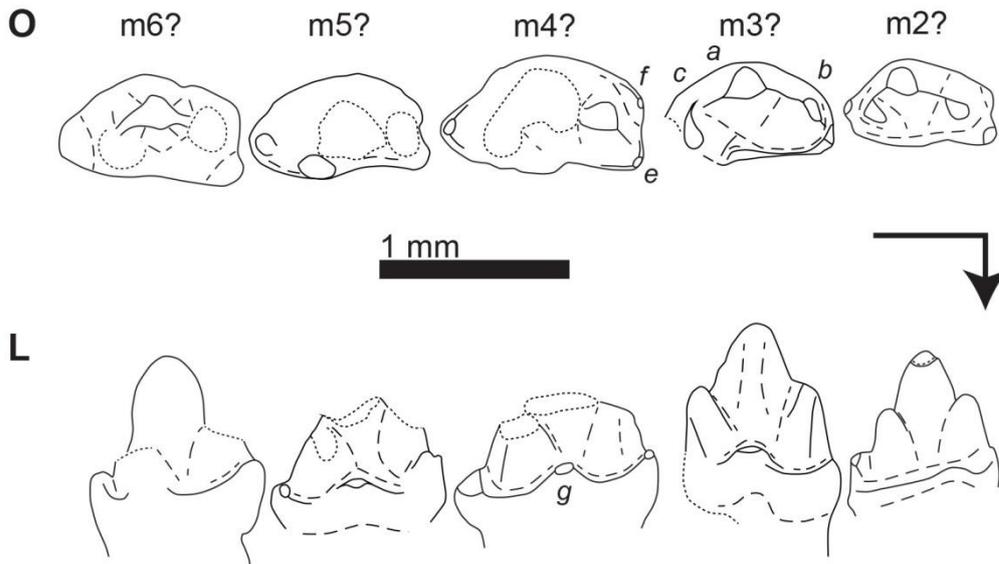


Fig. 4 Hypothetical composite reconstruction of the left lower molar series of *Kuehneotherium* sp. *B.* from Saint-Nicolas-de-Port in occlusal (O) and lingual (L) views; m2, MNHN.F.SNP 113 L (holotype); m3, MNHN.F.SNP 284 W; m4, IRSNB RAS 147 FW; m5, MNHN.F.SNP 624; m6, MNHN.F.SNP 51 L (MNHN.F.SNP 51 L has been reversed to appear as a left tooth). Right-angled arrow indicates mesial extremity and lingual side. Letters in italics correspond to cusp nomenclature.

Measurements. See Table 2.

Description. The three main cusps constitute a triangle, with the central cusp *a* on labial corner and the accessory cusps mesial *b* and distal *c* on lingual corners. The cusp *a* is the highest cusp of the tooth. The mesiodistal length of the base of the cusp *a* represents slightly less than half of the mesiodistal length of the tooth. In occlusal view, the apex of the cusp *a* matches the centre of the crown. In the same view, the lingual and labial sides of the cusp *a* present some variations. The lingual side is essentially planar with a straight medial ridge on the entire height of the cusp, except in MNHN.F.SNP 113 L where it is essentially convex with mesial and distal sulci on the entire height of the cusp. The labial side is essentially convex but mesial and distal extremities tend to develop more or less extended planar surface; particularly the distal surface is always more extended than the mesial one and is often connected with the labial side of the cusp *c* (e.g., MNHN.F.SNP 624). In lateral view, the cusp *a* rises vertically, but mesial and distal parts are slightly asymmetric. The cusp *a* shows two crests, respectively mesial and distal, straight in occlusal view. The mesial crest is around as long as the distal one. The slope of the mesial crest is more vertical than the slope of the distal crest. The mesial crest is straight in lateral view, except in MNHN.F.SNP 51 L where the mesial crest is slightly convex. The distal crest is convex. The *a-b* notch is under the level of the notch *a-c* in MNHN.F.SNP 83. The *a-b* notch is at the same level as the notch *a-c* in

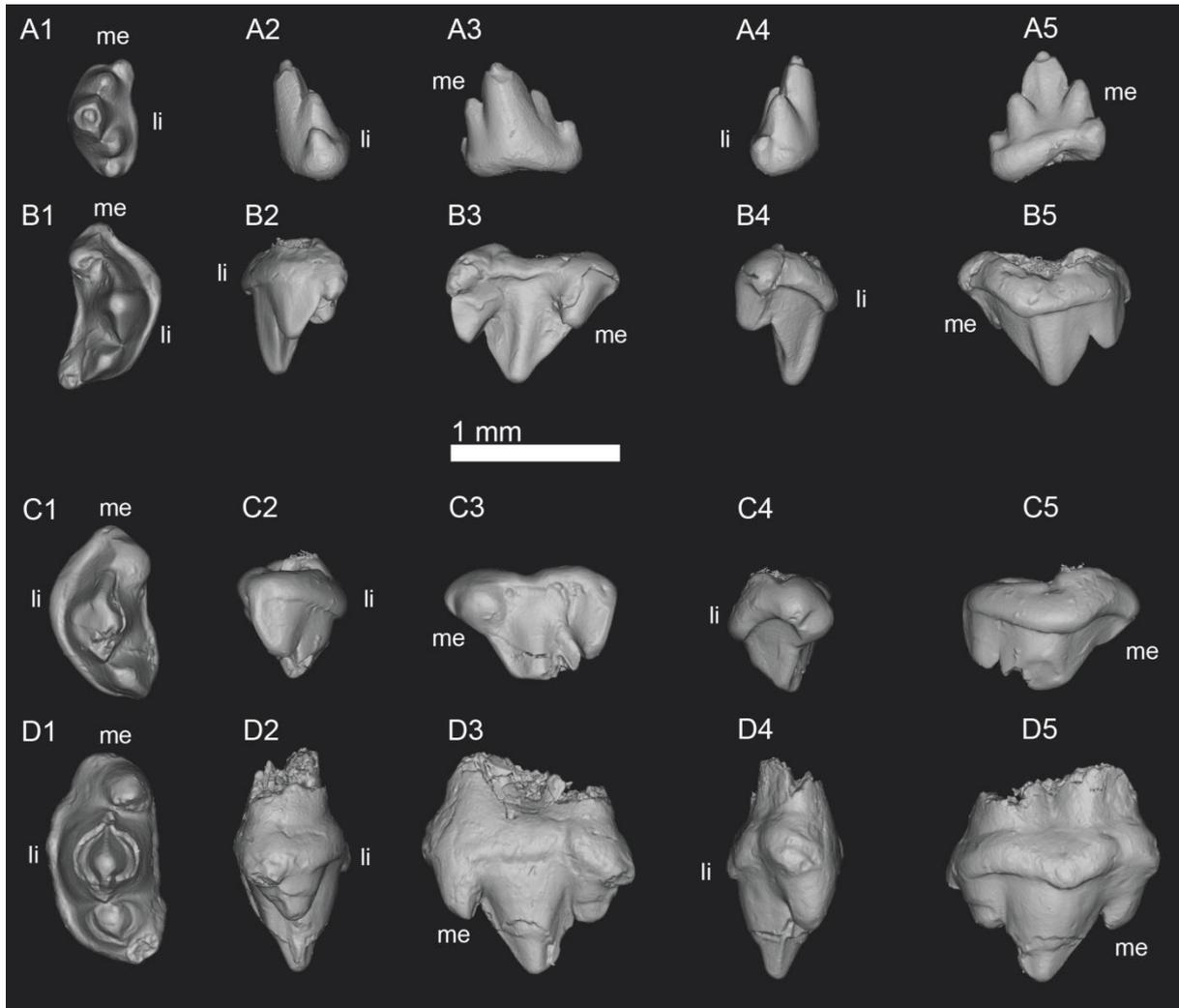


Fig. 5 Views of CT-scan reconstructions of kuehneotheriid molars from Saint-Nicolas-de-Port. **A**, *Kuehneotherium* sp. B., MNHN.F.SNP 113 L, left lower, holotype; **B-C**, *Kuehneotherium* cf. *K.* sp. B. (B, MNHN.F.SNP 266 W, right upper; C, MNHN.F.SNP 85, left upper); **D**, Gen. A sp. A, MNHN.F.SNP 127 L, left upper, holotype. 1, occlusal view; 2, distal view; 3, labial view; 4, mesial view; 5, lingual view. 'me' indicates mesial extremity and 'li' indicates lingual side.

MNHN.F.SNP 113 L, MNHN.F.SNP 51 L and IRSNB RAS 147 FW. The *a-b* notch is above the level of the notch *a-c* in MNHN.F.SNP 284 W. Both cusps *b* and *c* are positioned at the same level as the cusp *a*. Their base are sub-equal in mesiodistal length and labiolingual width, except in MNHN.F.SNP 113 L and IRSNB RAS 147 FW where the cusp *c* is slightly longer but less wide than the cusp *b*. The cusp *b* is also slightly wider than the cusp *c* in MNHN.F.SNP 51 L. The cusp *b* is as high as the cusp *c*. The cusp *b* is slightly lingual to the cusp *a*. The cusp *b* projects slightly mesially, apex of the cusp being just above the mesial border of the base. The cusp *b* shows two crests, straight in occlusal and lateral views. The first crest goes distolabially to join the mesial crest of the cusp *a* and to form an obtuse-angle. The second crest, less pronounced than the distal one, goes mesiolingually to join the mesial lingual cingular cusp *e*. The mesial side of the cusp *b*, labially to the mesial crest, is planar

5. Kuehneotheriidae

when the other sides of the cusp are convex. The cusp *c* is more lingual than the cusp *b*. The cusp *c* is more or less close to the cusp *a* (see commentaries on the tooth position in methods). The cusp *c* projects slightly lingually, apex of the cusp being just above the lingual border of the base. The lingual side of the cusp *c* is convex, except on the mesial side where the upper part of the cusp, opposite cusp *a*, is rather planar (except in MNHN.F.SNP 83). The labial side of the cusp *c* is planar and delimited by two crests, straight in occlusal and lateral views. The first crest goes mesiolabially to join the distal crest of the cusp *a* and to form an obtuse-angle (MNHN.F.SNP 84, MNHN.F.SNP 284 W) or a right-angle (MNHN.F.SNP 113 L, MNHN.F.SNP 624, IRSNB RAS 147 FW). The second crest goes distally, from the distolabial corner of the cusp, to join the distal cingular cusp *d*. The lower extremity of the crest is slightly more labial than the upper extremity.

The labial cingulum is limited to the mesial extremity of the tooth. The labial cingulum is fainter than the lingual one. Distally, the labial cingulum stops beneath the apex of ~~the~~ cusp *b*. Mesially, the labial cingulum connects the lingual cingulum, giving a square shape to the mesial extremity of the tooth (Figs. 4; 5A1, A4). The labial cingulum can develop a little mesial labial cingular cusp *f* (Fig. 4) (MNHN.F.SNP 51 L, MNHN.F.SNP 624, IRSNB RAS 147 FW). The cusp *f* is directly mesial to the cusp *a*. The lingual cingulum is uninterrupted from the cusp *d* to the mesiolingual corner of the tooth, except in MNHN.F.SNP 51 L where the cingulum is interrupted by the base of the cusp *c*. The cingular cusps are sensitive to the tooth position (see commentaries on the tooth position in methods). The cusp *d* is slightly larger than the cusp *e*, which is slightly larger than the medial lingual cingular cusp *g* (e.g., Fig. 4 m4). The cusp *d* is the cingular cusp best detached from main cusps (Fig. 5A1). The cusp *d* is entirely distal to the cusp *c*, but slightly labial to the apex of the cusp *c* and lingual to the apex of the cusp *a*. The lingual cingulum continues around the base of the cusp *c*. The lowest and thinnest point of the cingulum is just below the apex of ~~the~~ cusp *c*. Just lingually to the apex of ~~the~~ cusp *a* and pressed against the base of ~~the~~ cusp *c*, the cingulum develops a bulge, which supports the cusp *g* (Fig. 4), except in MNHN.F.SNP 83, MNHN.F.SNP 113 L and MNHN.F.SNP 51 L where the cusp *g* is absent (see commentaries on the tooth position in methods). The base of the cusp *g* is positioned slightly higher than the base of the cusps *d* and *e*. The cingulum continues to the cusp *e* with a lowest point between the notch *a-b* and the apex of ~~the~~ cusp *b*. The cusp *e* forms the mesiolingual corner of the tooth. The cusp *e* is entirely mesiolingual to the apex of ~~the~~ cusp *b*.

Wear. The described material shows little traces of wear. In MNHN.F.SNP 113 L, the distal crest of the cusp *a* is flattened on its upper part. MNHN.F.SNP 284 W show the same wear of the distal crest of ~~the~~ cusp *a* and a little shallow labio-mesiolabial wear facet on the apex of ~~the~~ cusp *c*, which extends slightly on the mesial crest of ~~the~~ cusp *c*.

***Kuehneotherium* cf. *Kuehneotherium* sp. *B*.**

(Figs. 5B-C; 6)

Diagnostical characters. *Kuehneotherium* cf. *K*. sp. *B*. differs from *K*. cf. *K*. sp. *A*. by the presence of a well-developed mesiolabial cingular cusp *E*. It differs from *K. praecursoris*, ‘*K*. *B*’ and ‘*K*. *C*’ (*sensu* Gill 2004) by a faint, smooth and continuous cingulum except systematic absence of cingulum beneath the labial face of the cusp *B*.

Referred material:

Upper molars. MNHN.F.SNP 266 W (M1?, right) (Figs. 5B; 6), MNHN.F.SNP 85 (M2?, left) (Figs. 5C; 6), MNHN.F.SNP 75 L (M3?, left) (Fig. 6), MNHN.F.SNP 107 L (M4?, left) (Fig. 6), IRSNB RAS 73 FW (M5?, left) (Fig. 6), IRSNB RAS 60 FW (M6?, left) (Fig. 6).

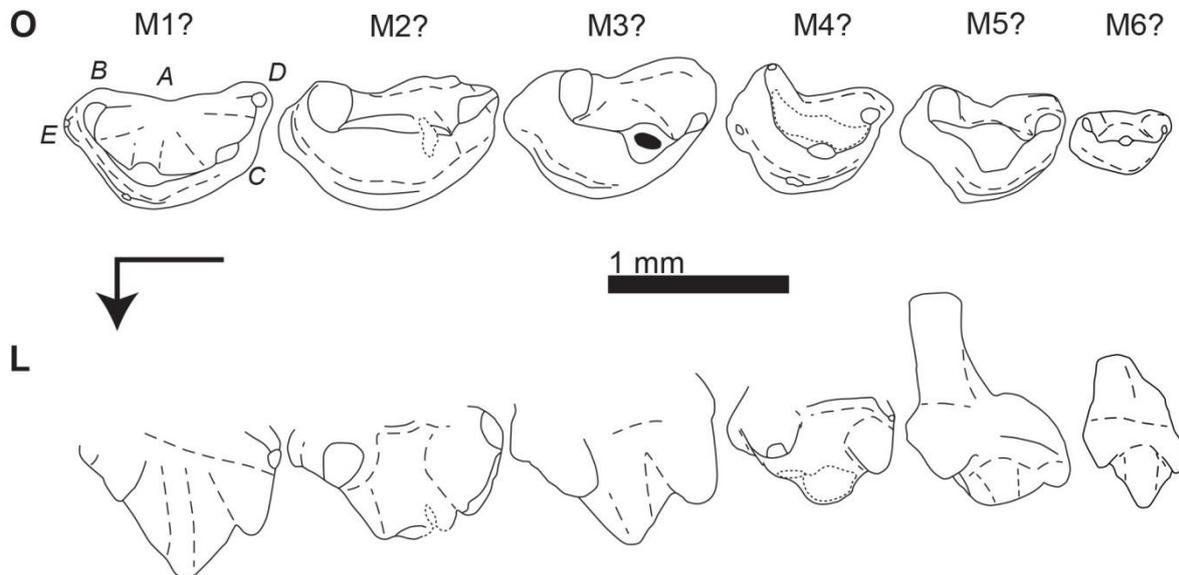


Fig. 6 Hypothetical composite reconstruction of the left upper molar series of *Kuehneotherium* cf. *K*. sp. *B*. from Saint-Nicolas-de-Port in occlusal (O) and (lingual (L) views, M1, MNHN.F.SNP 266 W; M2, MNHN.F.SNP 85; M3, MNHN.F.SNP 75 L; M4, MNHN.F.SNP 107 L; M5, IRSNB RAS 73 FW; M6, IRSNB RAS 60 FW (MNHN.F.SNP 266 W has been reversed to appear as a left tooth). Right-angled arrow indicates mesial extremity and lingual side. Letters in italics correspond to cusp nomenclature.

Measurements. See Table 2.

Descriptions. The three main cusps constitutes a triangle, with the central cusp *A* on lingual corner and the accessory cusps mesial *B* and distal *C* on labial corners. Cusp *A* is the highest cusp of the tooth. The mesiodistal length of the base of ~~the~~ cusp *A* represents around ~~the~~ half of the mesiodistal length of the tooth. In occlusal view, the apex of ~~the~~ cusp *A* matches the centre of the crown. In the same view, the labial side is essentially convex with mesial and distal vertical sulci on the entire height of the cusp, which underline the crests. The lingual side is divided in mesial and distal planar surface, connected by a median convex surface, and extended slightly on the lingual side of the accessory cusps. In lateral view, the cusp *A* tilts slightly backwards, but mesial and distal parts are asymmetric. The cusp *A* shows two crests, one mesial and one distal. The mesial and distal crests are aligned with the mesiodistal axis. The mesial crest is longer than the distal one. The mesial crest is slightly curved in occlusal view with a lower extremity more labial than the upper extremity. In lateral view, the mesial crest shows a hollow just under the apex of the cusp *A*, and then is straight to the cusp *B*. The distal crest is straight in occlusal view, but not in lateral view since it shows a bend at the level of the apex of the cusp *C* with an upper part less sloping than the mesial crest and a lower part almost vertical. The *A-B* notch is under the level of the notch *A-C*. The cusp *C* is positioned at the same level as the cusp *A*, but the cusp *B* is positioned slightly lower than cusps *A* and *C*. The cusp *B* is the most labial cusp of the tooth. The base of the cusp *B* is less extended than the base of the cusp *C* because the cusp *B* is pressed against the flank of the cusp *A* (except in MNHN.F.SNP 107 L and IRSNB RAS 60 FW), but its mesiodistal length is sub-equal with the mesiodistal length of the cusp *C*. The cusp *B* is less high than the cusp *C*. The cusp *B* projects labially, **from where a labial side of the tooth concave in occlusal view.** The cusp *B* shows two crests, which are straight in occlusal and lateral views. The first crest goes labially to join the mesial crest of the cusp *A* and to form an obtuse-angle or a right-angle (difficult to distinguish on most specimens because post-mortem abrasion and wear). The second crest goes mesiolabially to join the mesial lingual cingular cusp *E*. The cusp *C* is slightly labial to cusp *A*. The base of the cusp *C* is roughly circular but its apex is elongated following a mesiolingual axis. The labial side of the cusp *C* is convex. The lingual side of the cusp *C* is divided between a mesial planar surface connected with the distal surface of the lingual side of the cusp *A*, and a distal planar surface. These two surfaces form an obtuse-angle. The labial and lingual sides of the cusp *C* are separated by two crests, respectively mesial and distal, straight in occlusal view. The mesial and distal crests define the axis of

elongation of the cusp *C*. The mesial crest of the cusp *C* is straight in lateral view and joins the distal crest of the cusp *A* to form an obtuse-angle. The distal crest of the cusp *C* is gently convex and joins the distal cingular cusp *D*.

The cingulum is divided in lingual and labial parts. The cusp *D* is a little cingular cusp, entirely distal and slightly labial to cusp *C*, but less labial than cusp *B*. The cusp *D* is little detached from cusp *C*. MNHN.F.SNP 266 W is different with a cusp *D* well detached from cusp *C* and more labial than cusp *B*. From base of the cusp *D*, the labial cingulum continues like a faint bulge on the base of the crown to the base of the cusp *B* (Figs. 5B1, B3, B1, B3). In lateral view, the labial cingulum is horizontal. In occlusal view, the labial cingulum is straight in MNHN.F.SNP 85, MNHN.F.SNP 107 L and IRSNB RAS 60 FW, and concave in MNHN.F.SNP 266 W, MNHN.F.SNP 75 L and IRSNB RAS 73 W. The lingual cingulum starts at the mesiolingual corner of the tooth with the cusp *E* (Figs. 5B1, B4, C1, C4; 6). The cusp *E* is as developed as cusp *D*, but more detached from the crown. It is entirely mesial and lingual to cusp *B*, but labial to cusps *A* and *C*. In occlusal view, the lingual cingulum underlines a hollow beneath the cusp *B*. The lingual cingulum starts horizontally in lateral view and then ascends under the cusp *A* to a point beneath the apex of the cusp *A*, except in MNHN.F.SNP 107 L where the cingulum ascends directly, in IRSNB RAS 60 FW where the cingulum is horizontal and in IRSNB RAS 73 W where this part of cingulum is not present (see comments on wear below). The cingulum develops a little bulge just mesial to the apex of the cusp *A*, except in IRSNB RAS 60 FW. Distally, the lingual cingulum is very faint and continues horizontally to join the cusp *D*, except in MNHN.F.SNP 266 W where the cingulum stops beneath the apex of the cusp *C*, and in MNHN.F.SNP 75 L where the cingulum shows a lowest point beneath the apex of the cusp *C*.

Wear. IRSNB RAS 60 FW does not show trace of wear. IRSNB RAS 73 W does not show significant trace of wear except a shallow hollow on the lingual side of the tooth, which extends from just beneath the notch *A-B* to the level of the cingulum. In MNHN.F.SNP 266W and MNHN.F.SNP 107 L, the crest *B-E* is flattened and the apices of cusps are abraded by wear. In MNHN.F.SNP 85, the distal crest of the cusp *C* is flattened by a very steep distolingual wear facet and the apex of the cusp show a shallow distolingual wear facet. All the apex of the cusp *B* is abraded by wear, but only the lingual part show a little shallow mesial facet. This facet is triangular with an apex at the notch *A-C* and the two others at the mesial border of the cusp. The mesiolingual crest of the cusp *B* is flattened by a triangular steep mesiolingual wear facet pointing to the cingulum. This facet links the fact of the apex of

~~the~~ cusp *B* to the steep mesiolingual wear facet on ~~the~~ cusp *E*. The mesial crest of ~~the~~ cusp *A* is flattened by a steep mesial wear facet. The upper part of the lingual side of ~~the~~ cusp *A* is truncated by a steep lingual wear facet.

Gen. A gen. nov.

Etymology. Fluctuo-: from the Latin ‘fluctuo’, float, for the first part of the motto of the city of Saint-Nicolas-de-Port ‘Fluctuo nec mergor’; -odon: from the Greek ‘ὀδούζ’, tooth.

Type species. Gen. A sp. A sp. nov.

Diagnosis. As for the type species.

Distribution. Late Triassic (Rhaetian): France

Gen. A sp. A sp. nov.

(Figs. 5D; 7)

Etymology. From the Latin ‘nec’, not, and ‘mergo’, sink, for the second part of the motto of the city of Saint-Nicolas-de-Port, ‘Fluctuo nec mergor’.

Diagnosis. Gen. A sp. A differs from *Kuehneotherium* and *Kotatherium* by mesiodistally longer and labiolingually ~~wider~~ crown and less triangulated main cusps.

Holotype. MNHN.F.SNP 127 L, an upper left molar (Figs. 5D; 7); from Saint-Nicolas-de-Port (Upper Triassic, France).

Referred material.

Lower molars. IRSNB M 1832 (right) (Fig. 7), IRSNB RAS 52 FW (left) (Fig. 7), IRSNB RAS 84 FW (left), MNHN.F.SNP 94 W (left)

Upper molars. MNHN.F.SNP 50 W (right), MNHN.F.SNP 408 W (left) (Fig. 7), MNHN.F.SNP 703 (right), IRSNB RAS 117 FW (left), MNHN.F.SNP 8 L (right), MNHN.F.SNP 522 W (right)

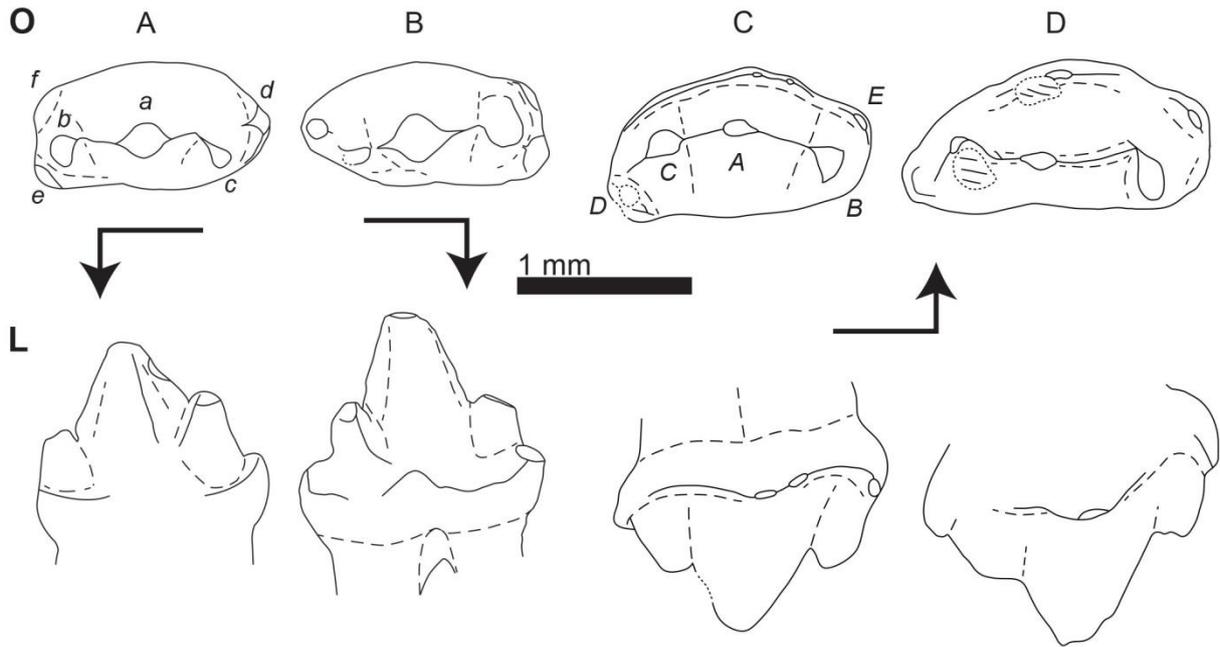


Fig. 7 Sketch drawings of molars of Gen. A sp. A from Saint-Nicolas-de-Port in occlusal (O) and lingual (L) views. **A**, IRSNB M 1832, right lower; **B**, IRSNB RAS 52 FW, left lower; **C**, MNHN.F.SNP 127 L, left upper, holotype; **D**, MNHN.F.SNP 408 W, left upper. Right-angled arrow indicate mesial extremity and lingual side. Letters in italics correspond to cusp nomenclature.

Measurements. See Table 2.

Description.

Lower molars. The three main cusps constitute an obtuse triangle (Figs 5D1; 7), with the central cusp *a* and the mesial accessory cusp *b* aligned with the mesiodistal axis of the tooth and the distal accessory cusp *c* projecting lingually. IRSNB RAS 84 FW and MNHN.F.SNP 94 W are exceptions with a cusp *b* slightly lingual to the cusp *a*. The cusp *a* is the highest cusp of the tooth. The mesiodistal length of the base of the cusp *a* represents slightly less than half of the mesiodistal length of the tooth, but the labiolingual width of the cusp is almost the same as the labiolingual width of the tooth. In occlusal view, the apex of the cusp *a* is slightly lingual to the centre of the tooth. In the same view, the lingual and labial sides of the cusp *a* present some variations. The lingual side is essentially convex with a slight mesial and a more marked distal sulci on the entire height of the cusp. The labial side is essentially convex but mesial and distal extremities tend to develop more or less extended planar surface; particularly the distal surface is always more extended than the mesial one and is often connected with the labial side of the cusp *c* (e.g., IRSNB M 1832). In lateral view, the cusp *a* arises vertically, but its mesial and distal parts are slightly asymmetric. The cusp *a* shows two crests, one mesial and one distal, which are straight in occlusal view. The mesial

5. Kuehneotheriidae

crest is around as long as the distal one. The slope of the mesial crest is more vertical than the slope of the distal crest, but sub-equal in MNHN.F.SNP 94 W. The mesial crest is straight in lateral view. The distal crest presents a concavity just beneath the apex of the cusp *a* and a convexity at the level of the apex of the cusp *c*, except in IRSNB RAS 52 FW where the distal crest is straight. The *a-b* notch is under the level of the *a-c* notch, except in IRSNB RAS 52 FW and MNHN.F.SNP 94 W where both notches are at the same level. Both notches are equivalent in depth and width. Both cusps *b* and *c* are positioned at the same level as the cusp *a*. The base of the cusp *c* is slightly longer mesiodistally than the base of the cusp *b*; but the latter is slightly wider labiolingually than the former. The cusp *c* is slightly higher than the cusp *b*. The cusp *b* projects slightly mesially with a little lingual component, apex of the cusp being just above the mesial border of the base and more close to the lingual border than to the labial border. The cusp *b* shows two crests, which are straight in occlusal and lateral views. The first crest goes distolabially to join the mesial crest of the cusp *a* and forming an obtuse-angle. The second crest, much less pronounced than the distal one, goes mesiolingually to join the mesial lingual cingular cusp *e*. The mesial side of the cusp *b*, between the cusp *e* and the mesial labial cingular cusp *f*, is rather planar when the other sides of the cusp are convex. The cusp *c* is more lingual than the cusp *b*. The cusp *c* projects distolingually, apex of the cusp being just above the distolingual border of the base. The lingual side of the cusp *c* is convex, except on the mesial side where the upper part of the cusp, opposite cusp *a*, is rather planar. The labial side of the cusp *c* is planar and delimited by two crests, straight in occlusal and lateral views, except in IRSNB RAS 84 FW where the distal crest is slightly concave in lateral view. The first crest goes mesiolabially to join the distal crest of the cusp *a* and forming an obtuse-angle (close to a right-angle in IRSNB RAS 52 FW). The second crest goes distolabially, from the distolabial corner of the cusp, to join the distal cingular cusp *d*.

The labial cingulum is limited to the mesiolabial corner of the tooth, except in MNHN.F.SNP 94 W where it is absent. Distally, the labial cingulum stops beneath the apex of the cusp *b*, except in IRSNB M1832 where it stops beneath the *a-b* notch. Mesially, the labial cingulum connects the lingual cingulum (except in IRSNB M1832), giving a square shape to the mesial extremity of the tooth. The labial cingulum develops a little cusp *f*, which is the smallest cusp of the tooth. The cusp *f* is less mesial than the cusp *e* and the most labial cusp of the tooth, except in IRSNB RAS 84 FW where the cusp *f* is directly mesial to the cusp *a*. The lingual cingulum is reduced to a faint bulge, either uninterrupted in IRSNB RAS 52 FW, or interrupted by base of the cusps *a* and *c* in IRSNB M1832 and seems to be continuous in MNHN.F.SNP 94 W (but the mesial part is not preserved). This part of the tooth and the

distal extremity are damaged in IRSNB RAS 84 FW. The cusp *d* is the best detached cingular cusp from main cusps. The cusp *d* is entirely distal to the cusp *c*, and aligned mesiodistally with the cusp *a*. The lingual cingulum continues around the base of the cusp *c*. The lowest and thinnest point of the cingulum is just below the apex of the cusp *c*. In IRSNB RAS 52 FW, the cingulum develops a bulge, just distal to the median axis of the cusp *a*, positioned slightly lower than the base of the cusps *d* and *e*. The cingulum continues to the cusp *e* with a lowest point between the notch *a-b* and the apex of the cusp *a*. The cusp *e* forms the mesiolingual corner of the tooth. The cusp *e* is entirely mesiolingual to the apex of the cusp *b*, and slightly more mesial than the cusp *f*.

Upper molars. The three main cusps constitute a triangle (Figs 5D1; 7), with the central cusp *A* on lingual corner and the accessory cusps mesial *B* and distal *C* on labial corners. In occlusal view, the labial side of the tooth is straight (except in MNHN.F.SNP 50 W and MNHN.F.SNP 8 L where it is slightly concave) and the lingual side of the tooth is more or less strongly convex. The cusp *A* is the highest cusp of the tooth. The mesiodistal length of the base of the cusp *A* represents a little less than half of the mesiodistal length of the tooth. In occlusal view, the apex of the cusp *A* is close to the centre of the crown. In the same view, the labial and lingual sides are essentially convex with mesial and distal vertical faint sulci on the entire height of the cusp, which underline the crests. MNHN.F.SNP 50 W is an exception with a distolingual side of the cusp *A* rather planar and in the extension of the lingual side of the cusp *C*. In lateral view, the cusp *A* tilts slightly backwards, but mesial and distal parts are asymmetric. The cusp *A* shows two crests, respectively mesial and distal. The mesial and distal crests are aligned with the mesiodistal axis. The mesial crest is longer than the distal one. In occlusal view, the mesial crest is straight (MNHN.F.SNP 408 W, MNHN.F.SNP 703, IRSNB RAS 117 W, MNHN.F.SNP 8 L, MNHN.F.SNP 522 W) or slightly curved with a lower extremity more labial than the upper extremity (MNHN.F.SNP 50 W, MNHN.F.SNP 127 L). In lateral view, the mesial crest is straight, except in MNHN.F.SNP 703 where it is very slightly concave. The distal crest is straight in occlusal view, but not in lateral view since it shows a bend at the level of the apex of the cusp *C* with an upper part less sloping than the mesial crest and a lower part almost vertical, except in MNHN.F.SNP 408 W and MNHN.F.SNP 8 L where the distal crest is straight in lateral view. The *A-B* notch is under the level of the notch *A-C*. The former is wider and slightly deeper than the latter. The cusp *C* is positioned at the same level as the cusp *A*, but the cusp *B* is positioned slightly lower than cusps *A* and *C*, except in MNHN.F.SNP 127 L, MNHN.F.SNP 8 L and IRSNB RAS 117 FW where the cusp *B* is at the same level as the cusps *A* and *C*. The

5. Kuehneotheriidae

cuspid *B* is the most labial cusp of the tooth, except in MNHN.F.SNP 127 L, MNHN.F.SNP 8 L and MNHN.F.SNP 50 W where the distal cingular cusp *D* is as labial as the cusp *B*. The cusp *B* is less high than the cusp *C*. The cusp *B* projects labially, with a more or less important mesial component in MNHN.F.SNP 408 W, MNHN.F.SNP 703 and IRSNB RAS 117 FW. The lingual side of the cusp *B* is planar when the labial side is convex. Sides of the cusp *B* are defined by two crests, straight in occlusal and lateral views. The first crest goes distolabially to join the mesial crest of the cusp *A* and to form an obtuse-angle. The second crest goes mesiolabially to join the mesial lingual cingular cusp *E*. The cusp *C* is slightly labial to cusp *A*, except in MNHN.F.SNP 408 W, MNHN.F.SNP 8 L, MNHN.F.SNP 522 W and IRSNB RAS 117 FW where the cusp *C* is aligned mesiodistally with the cusp *A*. The base of the cusp *C* is compressed mesiodistally, but the apex is slightly elongated mesiodistally. The labial side of the cusp *C* is roughly circular, but the lingual side is rather elliptical. The labial and lingual sides of the cusp *C* are separated by two crests, respectively mesial and distal, straight in occlusal and lateral views, which define the axis of elongation of the apex. The mesial crest goes mesio-mesiolingually to join the distal crest of the cusp *A* and form an obtuse-angle. The distal crest goes disto-distolabially to join the cusp *D*. MNHN.F.SNP 408 W and IRSNB RAS 117 FW are exceptions because on both teeth the mesial crest of the cusp *C* goes mesially and on the latter the distal crest of the cusp *C* goes distally.

The labial cingulum is a more or less crenulated faint ridge which joins the cusp *D* to the cusp *E*. It is horizontal and uninterrupted in MNHN.F.SNP 703 and MNHN.F.SNP 8 L; horizontal and interrupted by the base of the cusp *C* in MNHN.F.SNP 125 L; horizontal and interrupted by the base of the cusp *A* in IRSNB RAS 117 FW; horizontal on its distal part, descending on its mesial part and uninterrupted in MNHN.F.SNP 50 W; not present in MNHN.F.SNP 408 W and MNHN.F.SNP 522 W. The cusp *D* is more developed than the cusp *E* but little detached from cusp *C*. The cusp *D* is entirely distal and slightly labial to cusp *C*, but less labial than cusp *B* or as labial as cusp *B* (MNHN.F.SNP 127 L and MNHN.F.SNP 50 W). From the cusp *D*, the lingual cingulum starts horizontally to a point beneath the apex of the cusp *A*. MNHN.F.SNP 408 W and MNHN.F.SNP 127 L are exceptions because on the former the cingulum underlines a hollow beneath the cusp *C* and on the latter the cingulum underlines a hollow beneath the apex of the cusp *C* and the apex of the cusp *A*. This part of the lingual cingulum is not present in MNHN.F.SNP 8 L. Beneath the apex of the cusp *A*, the cingulum is more developed than elsewhere on the tooth. From this point, the cingulum extends down to the cusp *E* (not present in MNHN.F.SNP 50 W). The cusp *E* is less developed than the cusp *D* but it is the best detached cingular cusp. The cusp *E* is entirely

5. Kuehneotheriidae

mesial and lingual to cusp *B* and lingual to cusp *A*. The lingual cingulum is a little crenulated except in MNHN.F.SNP 50 W.

Wear. In the upper molars, the wear cannot be distinguished from the post-mortem abrasion.

In the lower molars, MNHN.F.SNP 94 W does not show trace of wear. IRSNB RAS 84 FW does not show trace of wear, except a slight abrasion of the apices of cusps. In IRSNB M1832, the apex of the cusp *a* shows a little shallow distal wear facet. The apices of the cusps *b* and *c* are abraded but do not show clear pattern of wear. The upper part of the distal crest of the cusp *a* show slight abrasion but it is not evident if the origin is wear or post-mortem abrasion. The cusp *d* show a slight steep disto-distolabial wear facet. In IRSNB RAS 52 FW, the apex of the cusp *c* is abraded without clear pattern. The apex of the cusp *b* is partly truncated by a shallow labio-distolabial wear facet which is connected with a very steep labio-distolabial wear facet on the labial side of the cusp. The apex of the cusp *a* show a shallow mesiolabial wear facet.

Kuehneotheriidae indet.

Material. IRSNB 121 DL (left lower), MNHN.F.122 W (left lower), MNHN.F.SNP 145 L (right lower), MNHN.F.SNP 757 (right lower), MNHN.F.SNP 275 W (left lower), MNHN.F.SNP 53 (right upper), MNHN.F.SNP 121 L (left lower), MNHN.F. SNP 16 DD (left lower), MNHN.F.SNP 28 (right? upper?), MNHN.F.SNP 761 (left? upper?), IRSNB RAS 76 G (?), IRSNB M 1834 (?), IRSNB M 1833 (?), IRSNB RAS 83 FW (?), IRSNB RAS 83 FW(?), MNHN.F.SNP 126 L (?), MNHN.F.SNP 38 W (?), MNHN.F.SNP 73 L (?)

Measurements. See Table 2.

Comments. These specimens present dental characteristics of Kuehneotheriidae. However, their state of preservation does not support a comparison with other Kuehneotheriidae material. Consequently, they are considered as indeterminate Kuehneotheriidae

Comparisons

The Saint-Nicolas-de-Port kuehneotheriid material was previously studied and published only by Godefroit & Sigogneau-Russell (1999). They compared material from Saint-Nicolas-de-

Port with descriptions made by Kermack *et al.* (1968) and Mills (1984), and samples from the Pontalun and Pant quarries (more exactly fissure 1 of Pontalun and fissure 2 of Pant following Gill (2004)). They highlighted several morphological differences such as: the frequent presence of a ‘kühnecone’ in specimens from Saint-Nicolas-de-Port, in contrast to the specimens from Wales in which it is always absent (an observation also made by Godefroit *et al.* (1998) and Gill (2004)); the reduction of the distal cingular cusp *d* in specimens from Saint-Nicolas-de-Port, that is described as ‘prominent’ in specimens from Wales; the greater variability of the mesial cingular cusps *e* and *f* in specimens from Saint-Nicolas-de-Port, also observed in the upper molars; and some differences in the development of the cingulum in the upper molars. However, because they were unable to identify the position of the isolated molars, Godefroit & Sigogneau-Russell (1999) did not distinguish individual and taxonomic variability. The uncertain taxonomic status of the material from Pant Quarry made also difficult the comparisons. The morphometrical study of Godefroit & Sigogneau-Russell (1999) also showed that specimens of Saint-Nicolas-de-Port are, on average, mesiodistally and labiolingually smaller than specimens from Wales. However, Gill (2004) reassessment of Welsh collections changed the taxonomic status of many specimens and consequently made this morphometrical study unusable in this state.

Identification of Saint-Nicolas-de-Port species

This review of the kuehneotheriid-like specimens from Saint-Nicolas-de-Port is firstly based on the study and the characterization of the lower molars because they are more numerous and better preserved than the upper molars. Their comparison led to the identification of three species: Gen. *A* sp. *A* gen. et sp. nov., *Kuehneotherium* sp. *B.* sp. nov. and *Kuehneotherium* sp. *A.* sp. nov.

Gen. *A* sp. *A* is essentially characterized by a larger mean size of the crown (Fig. 8 and Table 2), a lesser triangulation of the main cusps (Fig. 7) and a lesser variability in the triangulation. The two last characters may be explained by the presence of only the anteriormost molars. *Kuehneotherium* sp. *B.* and *Kuehneotherium* sp. *A.* differ in the development of the mesial elements of the cingulum. *Kuehneotherium* sp. *B.* has both the lingual and labial mesial cingular cusps (Fig. 4), whereas *Kuehneotherium* sp. *A.* has only the lingual mesial cingular cusp (Fig. 1). The reconstructions of dental rows proposed above (Figs. 1; 4) show that the difference in the development of the mesial cingulum is constant in the molar series. Moreover, although the cingulum is known as variable, the mesial cingular

elements are supposed to have a functional role in the interlocking mechanism of adjacent molars. This supports their taxonomic significance, and the distinction of two species *Kuehneotherium sp. A.* and *K. sp. B.*

In a second time, the examination of the upper molars allowed to identify three sets of teeth, by similar features as lower molars. These sets very likely correspond to the three species *Gen. A sp. A.*, *Kuehneotherium sp. A.* and *Kuehneotherium sp. B.*, although their formal species referral is more difficult. One set is referred to *Gen. A* because it is characterized by a larger mean size of the crown (Fig. 8 and Table 2), a lesser triangulation of the main cusps and a smaller variability in the triangulation. The two other sets are referred to *Kuehneotherium* and distinguished from each other by differences in the development of the mesiolingual cingulum. Consequently, each set of upper molars can be associated with the corresponding set of lower molars and species. However, the conspecific association of upper and lower molars based on the development of the mesial cingulum is problematic; because, in the upper molars, the cingular elements are more subject to individual variations, wear and post-mortem abrasion than in the lower molars. Moreover, these morphological differences are likely not linked to constraints of the occlusal pattern. This explains the specific referral in an open nomenclature as *Kuehneotherium cf. K. sp. A.* and *Kuehneotherium cf. K. sp. B.*. It is worth noting that the conspecific association of lower and upper molars could be inverted based on the relative abundance of teeth of each set. The specimens of *Kuehneotherium sp. A.* (n=13) are nearly two times more numerous than the specimens of *Kuehneotherium sp. B.* (n=7), whereas the specimens referred to *Kuehneotherium cf. K. sp. A.* (n=3) are twice less numerous than the specimens referred to *Kuehneotherium cf. K. sp. B.* (n=6). However, the morphological characters are considered here as more significant than the relative abundance, which is based on small numbers of specimens and from which the impact of the taphonomic processes cannot be addressed.

Comparisons with Kuehneotherium from Wales

Gen. A

The erection of the new genus *Gen. A* is based on the difference in size with *Kuehneotherium*. The specimens referred to *Gen. A* are as large as the largest known specimens of *Kuehneotherium* or even larger (Fig. 8 and Table 2; 3) (Mills 1984; Godefroit & Sigogneau-Russell 1999; Gill 2004). Another feature of *Gen. A* material is the weak triangulation of the main cusps (Figs. 5D; 7). However, this feature is also known in the first molars of

Kuehneotherium (Gill 2004), which can suggest that only anteriormost molars are present in Saint-Nicolas-de-Port material. However, the variability of development of the cingular elements is too high to be restricted to two molar loci. Moreover, if only anteriormost molars are present, the difference in size is more important in the diagnosis of *Gen. A*; because, the largest teeth in the molar series of *Kuehneotherium* are in mid-series (Mills 1984; Gill 2004). The Saint-Nicolas-de-Port material cannot be referred to *Kotatherium* for similar reasons, the holotype of this genus being even smaller than *Kuehneotherium* specimens (length around 0.55mm, width around 0.35 mm) (Datta 1981; Prasad & Manhas 1997).

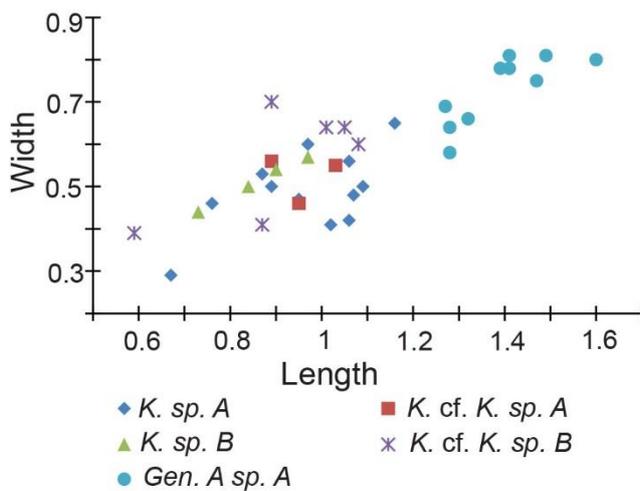


Fig. 8 Scatterplot Length x Width (in mm) of the Kuehneotheriidae molariforms from Saint-Nicolas-de-Port.

Kuehneotherium* sp. A. and *K. sp. B.

The erection of two new species of *Kuehneotherium*, *K. sp. A.* and *K. sp. B.*, is based on morphological and morphometrical characters.

Morphology. In the specimens from Pant and Pontalun quarries, there is never a ‘kühnecone’. The lingual cingulum is either strictly horizontal and smooth or, more often, shows a slight bulb (Kermack *et al.* 1968; Mills 1984; Godefroit *et al.* 1998; Godefroit & Sigogneau-Russell 1999; Gill 2004). In Saint-Nicolas-de-Port, most of specimens show a more or less developed bulb, but several specimens show a recognizable ‘kühnecone’ (Figs. 2A5, B5, C5) (Godefroit *et al.* 1998; Godefroit & Sigogneau-Russell 1999; Gill 2004). This variation of development appears linked to the position on the dental series. Following the reconstruction of molars rows presented above (Figs. 1; 4), the ‘kühnecone’ is present only in mid-series teeth. The specimens from Welsh quarries display a well-developed cusp *d.* This cusp is generally well detached from the crown of the tooth and is often the most developed cingular cusp, particularly in mid-series teeth (Kermack *et al.* 1968; Godefroit & Sigogneau-Russell 1999;

Gill 2004). In specimens from Saint-Nicolas-de-Port, the cusp *d* is less developed (Godefroit & Sigogneau-Russell 1999). This cusp is even much reduced in the first and ultimate molars (Figs. 1; 2D; 4). The difference in size with other cingular cusps is less important (*e.g.*, Fig. 1 m5) and the cusp is little detached from the main cusps. However, the post-mortem abrasion linked to the transport endured by Saint-Nicolas-de-Port materials (Debuyschere *et al.*, in press) may have increased the difference of size for the cusps *d*, but may have reduced the difference of size for the ‘kühnecone’. Both characters represent the main difference between the *Kuehneotherium* species from Wales and France. Between the two *Kuehneotherium* species in Saint-Nicolas-de-Port, the most diagnostic character is the absence of the cusp *f* in *Kuehneotherium* sp. A.. By this difference, *Kuehneotherium* sp. A. is also considered as the most distinct species from the species from Wales, in which the cusp *f* is always present.

Morphometry. The material from Wales includes lower molars from Pant 2 and Pant 5, supposed to represent respectively mostly Gill’s temporarily named ‘*Kuehneotherium* B’ and ‘*Kuehneotherium* C’ (Gill 2004; 2014, pers.com.). Raw data for the material from Wales is courtesy of Dr. P. G. Gill (Gill 2014, pers. com.). *Kuehneotherium praecursoris*, type-species of the genus, is not represented but in her thesis, Gill (2004: *e.g.*, Table 4.1) showed that length and width of *Kuehneotherium praecursoris* are sub-equal in means and standard deviations with length and width of ‘*Kuehneotherium* C’. Measurements of Saint-Nicolas-de-Port materials are presented in Table 2. The lower molars are too few (11 individual for *Kuehneotherium* sp. A. and 4 individuals for *Kuehneotherium* sp. B.) for application of the Student t-test that needs at least 30 individuals per sample (Poinsot 2005). Consequently, the comparison between Pant materials and Saint-Nicolas-de-Port material is based on Wilcoxon test. Even for the Wilcoxon test, the size of the *Kuehneotherium* sp. B. sample (4 individuals) is very small, at the limit of the competence of the test. Interpretation of statistical tests with *Kuehneotherium* sp. B. thus needs caution. The distribution of Saint-Nicolas-de-Port specimens (Fig. 8) fits the distribution of both Pant 2 and Pant 5 (see Godefroit & Sigogneau-Russell 1999; Gill 2004). However, their respective means are different from each other (Table 3). *Kuehneotherium* sp. A. is very significantly smaller in length and significantly smaller in width than ‘*Kuehneotherium* C’ (Table 4). *Kuehneotherium* sp. A. is also significantly smaller in width than ‘*Kuehneotherium* B’, but the difference in length is not significant (Table 4). *Kuehneotherium* sp. B. is very significantly smaller in length than ‘*Kuehneotherium* C’, but the other differences are not significant (Table 4). These tests demonstrate clearly that *Kuehneotherium* species from Saint-Nicolas-de-Port are different in overall size of the crown from ‘*Kuehneotherium* C’, and by extension from *Kuehneotherium*

5. Kuehneotheriidae

praecursoris. On the other hand, there is no significant difference between the species of *Kuehneotherium* from the assemblage of Saint-Nicolas-de-Port (Table 4).

Table 3. Means, standard deviations and medians for length and width (in mm) of Saint-Nicolas-de-Port (Upper Triassic, France) and Pant (Lower Jurassic, Wales) material of Kuehneotheriidae. Raw data for the Pant material is courtesy of Dr. P. G. Gill.

Taxa	Measurements	Mean	Standard Deviation	Median
<i>K. sp. A.</i>	Length	0.99	0.1163	1.02
	Width	0.51	0.0733	0.5
<i>K. cf. K. sp. A.</i>	Length	0.96	0.0702	0.95
	Width	0.52	0.0551	0.55
<i>K. sp. B.</i>	Length	0.86	0.1017	0.87
	Width	0.51	0.0562	0.52
<i>K. cf. K. sp. B.</i>	Length	0.92	0.1804	0.95
	Width	0.56	0.1306	0.62
Gen. <i>A. sp. A</i>	Length	1.39	0.1079	1.4
	Width	0.73	0.0818	0.77
Pant 2	Length	0.95	0.1144	0.95
	Width	0.44	0.1049	0.43
Pant 5	Length	1.15	0.1847	1.17
	Width	0.57	0.1122	0.57

Table 4. Statistical comparisons of the mean of the dimensions of kuehneotheriid lower molariforms from Saint-Nicolas-de-Port (Upper Triassic, France) and Pant Quarry (Lower Jurassic, Wales). In each box, the first line gives the value of the test (W for the Wilcoxon test, t for the Student test) and the second line the p-value for the test (threshold=0.05), * indicates statistically significant results. The alternative hypothesis is “true location shift is not equal to 0”. Raw data for the Pant material is courtesy of Dr. P. G. Gill.

		Pant 2		Pant 5		<i>K. sp. B.</i>	
		Length	Width	Length	Width	Length	Width
<i>K. sp. A.</i>	Length	W= 875.5		W= 185.5		W= 35.5	
		0.1996		0.000903*		0.08908	
	Width		W= 973.5		W= 295		W= 19
			0.04115*		0.03571*		0.7432
<i>K. sp. B.</i>	Length	W= 142.5		W= 32			
		0.1295		0.005987*			
	Width		W= 375.5		W= 99		
			0.123		0.1427		
Pant 5	Length	t= -8.9352					
		3.03e-15*					
	Width		t= -8.4325				
			1.11e-14*				

Comparisons with *Kuehneotherium* from other sites

Aside to Saint-Nicolas-de-Port, Pant and Pontalun quarries, three sites yielded specimens of *Kuehneotherium*. The site of Emborough quarry, in England, yielded two complete isolated

teeth, one premolar and one molar, referred to *Kuehneotherium* by Fraser *et al.* (1985), without specific assignment. Emborough is considered as Norian by Fraser *et al.* (1985), but as Rhaetian by Whiteside & Marshall (2008). Gill (2004) reassessed these teeth. The premolar (AUP 11134) is lost. The molar (AUP 11133) is morphologically closer to ‘*Kuehneotherium B*’ than to other species of *Kuehneotherium*. The site of Syren, in Luxembourg, yielded one incomplete isolated tooth (Godefroit *et al.* 1998). Syren is considered as Rhaetian based on palynological evidence (Godefroit *et al.* 1998). The specimen (MNHNL ko 176) is the distal part of a molar tooth. Godefroit *et al.* (1998) assigned this tooth to a new, but unnamed, species of *Kuehneotherium*, because of the presence of a ‘kühnecone’. As the authors made out (Godefroit *et al.* 1998), the presence of a ‘kühnecone’ makes the Syren specimen closer to the Saint-Nicolas-de-Port materials. The rather reduced cusp *d* in the Syren specimen (Godefroit *et al.* 1998: Fig. 10.4) is another feature closer to the Saint-Nicolas-de-Port material. The size of the Syren tooth is unknown, but the morphological characters supports its referral to one of the two Saint-Nicolas-de-Port species of *Kuehneotherium*, rather than to Pant and Pontalun species. However, the diagnoses of the Saint-Nicolas-de-Port species are based on the mesial part of the tooth, which is not preserved in the Syren specimen. A more precise assignment is thus impossible. The site of Jameson Land (more precisely the ‘area VI’), in Greenland, considered as Norian in age, yielded ten isolated mammalian teeth in which one lower (MCZ Field No. 64/91G No. 8) and one upper (MCZ Field No. 64/91G No. 9) molars are identified as *Kuehneotherium* sp. (Jenkins *et al.* 1994). However, no complete description has been published and the original illustrations (Jenkins *et al.* 1994: Fig. 14.A, B) cannot be used for comparisons. The generic assignment of these specimens to *Kuehneotherium* cannot even be reassessed. According to Fig. 14 A and B in Jenkins *et al.* (1994), the lower tooth has a length between 1.45 and 1.5 mm and the upper tooth has a length between 1.35 and 1.4 mm, which fits the size range of *Kuehneotherium praecursoris*, ‘*Kuehneotherium C*’ (also proposed by Gill 2004) and Gen. A sp. A.

Discussion

For the time being, *Kuehneotherium* is known with confidence in five localities (Emborough, Pant, Pontalun, Saint-Nicolas-de-Port, Syren) and possibly from another site (Jameson Land). Among these localities, four are Upper Triassic in age (Emborough, Jameson Land, Saint-Nicolas-de-Port, Syren) and two are Lower Jurassic in age (Pant, Pontalun). *Kuehneotherium praecursoris* and ‘*Kuehneotherium C*’ are known in the Lower Jurassic Pant and Pontalun

5. Kuehneotheriidae

sites (Gill 2004), one of these species (see previous paragraph) possibly also occurs in the Jameson Land site. ‘*Kuehneotherium B*’ is known in the Lower Jurassic Pant and Pontalun sites (Gill 2004), and probably in the Upper Triassic Emborough site. *Kuehneotherium sp. A.* and *Kuehneotherium sp. B.* are known in the Upper Triassic Saint-Nicolas-de-Port site and probably one of these species probably also occurs in the Upper Triassic Syren site.

From this fossil record, two local specific associations of *Kuehneotherium* species are distinguishable. The first association includes *Kuehneotherium sp. A.* and *Kuehneotherium sp. B.*, and is known with certainty in Saint-Nicolas-de-Port and likely in Syren, two continental Europe localities. The second association includes *Kuehneotherium praecursoris*, ‘*Kuehneotherium B*’ and ‘*Kuehneotherium C*’, and is known in the British localities of Emborough, Pant and Pontalun and possibly in Jameson Land, the most western site. The difference of species associations between continental Europe localities and British-Greenlandic localities may be explained by distinct geographic (*e.g.*, local provincialism) and/or by stratigraphic (*e.g.*, relative age to the Triassic/Jurassic boundary) distributions. However, the presence of ‘*Kuehneotherium B*’ in Emborough and the possible presence of a large species of *Kuehneotherium* in Jameson Land show that at least three or four species of *Kuehneotherium* were contemporary but are not known in the same site/fauna until now. This might suggest that two specific assemblages of *Kuehneotherium* existed in the Upper Triassic, one east to London Brabant Massif and the other west to London Brabant Massif. This also suggests that, in the western assemblage, one or two species (*Kuehneotherium B* and possibly the large form) have crossed the Triassic/Jurassic boundary. This question cannot be addressed in the eastern assemblage, because of the lack of Lower Jurassic fossils. As for the morganucodonts, the Triassic/Jurassic extinction event seems not to have had any impact on *Kuehneotherium* (Debuysschere *et al.* in press).

Chapitre 6

Woutersia et Delsatia

6.1. Introduction

Sigogneau-Russell (1983a) crée le genre *Woutersia*, et son espèce-type *Woutersia mirabilis*, pour décrire une molariforme inférieure et deux molariformes supérieures isolées découvertes dans l'ancienne carrière de Saint-Nicolas-de-Port. Le genre est présenté comme un Kuehneotheriidae Kermack, Kermack & Musset, 1968 mais il est jugé plus primitif que *Kuehneotherium praecursoris* Kermack, Kermack & Musset, 1968. Sigogneau-Russell & Hahn (1995) réévaluent le genre *Woutersia*. Ils créent la famille des Woutersiidae en considérant *Woutersia* comme un symmétronte « paralleling the later docodonts » (Sigogneau-Russell, 1995 : p. 258), et décrivent une deuxième espèce, *Woutersia butleri*, sur la base de deux molariformes inférieures et trois molariformes supérieures isolées. Ils décrivent aussi un spécimen particulier, SNP 719. Mis à part *Woutersia*, ils ne lui trouvent pas d'autres taxons de proche comparaison que les docodontes Jurassiques *Docodon* Marsh, 1881, *Haldanodon* Kühne & Krusat, 1972 et *Simpsonodon* Kermack, Lee, Lees & Musset, 1987. Finalement, ils attribuent SNP 719 à *Woutersia mirabilis* et considèrent le genre comme un thérien présentant « a certain parallelism » avec les docodontes. La découverte par Godefroit (1997) d'une molariforme inférieure de *Woutersia mirabilis* à Varangéville, commune faisant face à Saint-Nicolas-de-Port sur la Meurthe, correspond à la seule présence du genre *Woutersia* hors de Saint-Nicolas-de-Port.

Pour Sigogneau-Russell & Godefroit (1997), le genre *Delsatia* de Saint-Nicolas-de-Port, et son espèce-type *Delsatia rhupotopi*, apportent de nouveaux éléments à la discussion sur les affinités entre *Woutersia* et les docodontes. En effet, ils décrivent *Delsatia* comme un intermédiaire morphologique entre *Woutersia* et des docodontes tels que *Borealestes* Waldman & Savage, 1972, *Haldanodon* et *Simpsonodon*. *Delsatia* lui-même est considéré comme le plus ancien docodonte connu.

Par la suite, les auteurs s'intéressent à *Woutersia* et à *Delsatia*, presque toujours ensemble dans la discussion de l'origine des docodontes. Butler (1997) propose un système d'homologies afin de pouvoir comparer les molariformes des docodontes avec celles d'autres mammifères (voir discussion plus bas). Il utilise *Woutersia* comme un intermédiaire morphologique entre les docodontes et les autres mammifères et en fait la pierre angulaire de son argumentaire. Il considère *Woutersia* comme un docodonte à part entière et propose un scénario évolutif menant d'une molariforme de type symmétronte à une molariforme de type docodonte et s'appuyant sur la transformation des fonctions occlusales des cuspidés. Butler (1997) rédige un bref commentaire sur *Delsatia*, où il fait valoir que ses hypothèses

d'homologie supposent de moins grandes transformations que celles de Sigogneau-Russell & Godefroit (1997) pour atteindre le type docodonte. Selon lui, aucun argument ne permet de classer *Delsatia* parmi les docodontes plutôt que parmi les « symmérodontes ». Sigogneau-Russell (1998) note la ressemblance entre *Delsatia* et *Shuotherium* Chow & Rich, 1982 et suggère même qu'ils puissent être groupes-frères. Averianov (2002) reprend brièvement les hypothèses présentées précédemment et soutient les propositions de Butler (1997) avec quelques différences. Il considère les molariformes de *Woutersia* comme « structurally antecedent » aux molariformes des docodontes mais ne reconnaît pas le genre lui-même comme un docodonte (Averianov, 2002 : p. 710). Il place *Delsatia* dans la famille des Kuehneotheriidae en le présentant comme « very similar to *Kuehneotherium* [...] [e]xcept for the facts that paracristid and protocristid break at almost right angle, and that the lingual cingulid is discontinuous [...] » (Averianov, 2002: p. 711). Il propose aussi que *Shuotherium* puisse dériver d'une forme telle que *Delsatia*. Sigogneau-Russell (2003 : p. 373) considère que l'hypothèse *Woutersia* et l'hypothèse *Delsatia* sur l'origine des docodontes sont toutes deux « unsatisfactory ». Kielan-Jaworowska *et al.* (2004) présentent *Woutersia* et *Delsatia* en suivant la systématique proposée à leur création. Cependant, ils émettent un doute sur le statut docodonte de *Delsatia*. Selon eux, la principale différence entre les deux genres est une différence d'angulation des cuspides principales. Ce caractère étant réputé varier dans la série dentaire chez les « symmérodontes », ils suggèrent que les deux genres puissent représenter différents loci d'un même taxon. Luo & Martin (2007) reprennent les homologies proposées par Butler (1997) dans une analyse cladistique des principaux genres de docodontes. Pour enraciner leur arbre, ils sélectionnent six genres de mammaliaformes considérés comme relativement proches des docodontes ou représentatifs des mammaliaformes : *Morganucodon* Kühne, 1949, *Megazostrodon* Crompton & Jenkins, 1968, *Kuehneotherium*, *Delsatia*, *Woutersia* et *Tikitherium* Datta, 2005. Leur analyse montre que *Woutersia* est plus proche des docodontes que *Delsatia* mais que *Tikitherium* est le groupe-frère des docodontes (Fig. 6.1A). Plus récemment, Meng *et al.* (2015) réalisent une analyse phylogénétique avec des résultats similaires à ceux de Luo & Martin (2007) à l'exception de la présence de *Gondtherium* Prasad & Manhas, 2007 entre *Woutersia* et *Tikitherium* (Fig. 6.1B). Averianov *et al.* (2010) réalisent une autre analyse avec *Woutersia* en groupe-frère des docodontes, mais sans inclure *Tikitherium* et *Delsatia* (Fig. 6.1C). En dehors de la question de l'origine des docodontes, *Woutersia* est aussi considéré par certains auteurs indépendamment de *Delsatia*. Datta (2005) compare *Tikitherium copei*, basé sur une seule molariforme supérieure, avec *Woutersia butleri*, ainsi qu'avec plusieurs docodontes et *Shuotherium*. Sans parvenir à trancher la

question, Datta (2005) met en avant une plus grande ressemblance entre *Tikitherium* et *Shuotherium*. Enfin, Bi *et al.* (2014), dans leur discussion sur la phylogénie des Allotheria Marsh, 1880, notent une ressemblance entre *Woutersia* et *Haramiyavia* Jenkins, Gatesy, Shubin et Amaral, 1997, mais ils ne précisent pas la teneur de cette ressemblance.

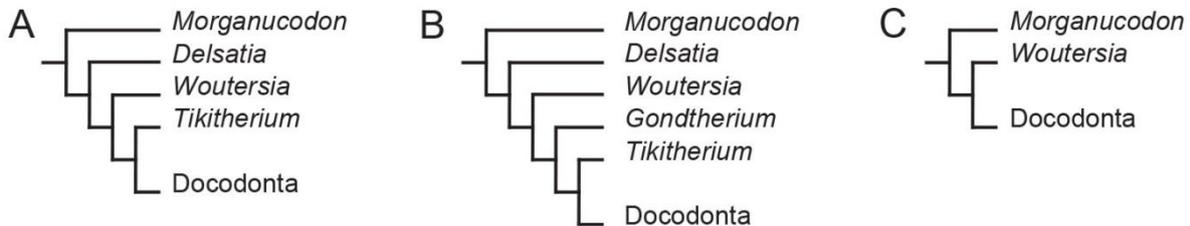


Figure 6. 1. Cladogrammes des relations phylogénétiques entre *Woutersia*, *Delsatia* et Docodonta, d'après **A**, Luo & Martin (2007) ; **B**, Meng *et al.* (2015) ; **C**, Averianov *et al.* (2010).

Dans ce chapitre, la taxonomie et la systématique des genres *Woutersia* et *Delsatia* sont réévaluées sur la base de spécimens inédits. Les hypothèses présentées plus haut sont confrontées aux nouvelles données de Saint-Nicolas-de-Port, afin d'évaluer ce que ces deux genres peuvent nous apprendre sur les origines de certaines formes pseudo- ou pré-tribosphéniques au Jurassique moyen.

6.2. Systématique

Mammaliaformes Rowe, 1988

Ordre *incertae sedis*

Famille **Woutersiidae** Sigogneau-Russell & Hahn, 1995

Genre-type : *Woutersia* Sigogneau-Russell, 1983a, par monotypie.

Diagnose originale (Sigogneau-Russell & Hahn, 1995) : « An early family of Theria whose lower molars, and even more the upper molars, tend to widen labiolingually and increase or develop a cusp on the lingual cingulum, thus extending their role towards a crushing function. » Traduction par M. Debuyschere : « Une famille précoce de Theria dont les molaires inférieures, et plus encore les molaires supérieures tendent à s'élargir labiolingualement et agrandissent ou développent une cuspidé sur le cingulum lingual, étendant ainsi leur rôle vers une fonction broyeuse. »

Diagnose émendée (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004 after Sigogneau-Russell, pers. comm.) : « “Obtuse-angled symmetrodontans” generally similar to Kuehneotheriidae, differing in having lower molars that are wider labiolingually with more robust cusps. Lower molars differ in having a more obtuse angle, stronger cusp *g*, anterolabial cingulid rather than cuspule *f*, cuspule *e* situated more distally, and smaller cusp *d*. Upper molars differ in the more consistent presence of a lingual cusp. » Traduction par M. Debuyschere : « “Symmétrodontes **obtusangle**” globalement similaire aux Kuehneotheriidae, différents par des molaires inférieures plus larges labiolingualement avec des cuspidés plus robustes. Les molaires inférieures diffèrent par un angle plus ~~obus~~, une cuspide *g* plus forte, un cingulide antérolabial au lieu d’une cuspule *f*, une cuspule *e* située plus distalement et une cuspide *d* plus petite. Les molaires supérieures diffèrent par la présence plus constante d’une cuspide linguale. »

Diagnose révisée : Comme pour le genre-type.

Distribution : Trias supérieur (Rhétien) : France, Lorraine, Saint-Nicolas-de-Port et Varangéville (Grès « infraliasiques »).

Genre *Woutersia* Sigogneau-Russell, 1983a

Espèce-type : *Woutersia mirabilis* Sigogneau-Russell, 1983a

Espèce attribuée : *Woutersia butleri* Sigogneau-Russell & Hahn, 1995

Diagnose originale (Sigogneau-Russell, 1983a) : « lower molars compact, with a short lingual cingulum terminated medianly by a large cusp *g*' ; cusp *e* nearly as large as cusps *b* and *c*, and shifted anteriorly with respect to *b*; labial cingulum short; talonid smaller than in *Kuehneotherium*, with *d* little developed; principal cusp *a* relatively lower than in this genus; cusps *b* and *c* lower and less voluminous with respect to *a*. » Traduction par M. Debuyschere : « Molaire inférieure compacte, avec un court cingulum lingual se terminant médialement par une grande cuspide *g*' ; une cuspide *e* presque aussi grande que les cuspidés *b* et *c*, et décalée antérieurement par rapport à *b*; un cingulum lingual court; un talonide plus petit que chez *Kuehneotherium*, avec *d* peu développée ; cuspide principale *a* relativement

plus basse que chez ce genre ; cuspides *b* et *c* plus basses et moins volumineuses par rapport à *a*. »

Diagnose émondée (Sigogneau-Russell & Hahn, 1995) : « Lower molars compact, with a large lingual median cusp *g*; cusp *e* nearly as large as cusps *b* and *c*; cusp *a* relatively lower than in *Kuehneotherium praecursoris* Kermack *et al.*, 1968, and divided longitudinally by two vertical sulci; anterior and posterior labial cingula present; talonid shorter than in *Kuehneotherium*, with cusp *d* little developed. » Traduction par M. Debuysschere : « Molaires inférieures compactes, avec une grande cuspide **lingual médial** *g* ; cuspide *e* presque aussi grande que les cuspides *b* et *c* ; une cuspide *a* relativement plus basse que chez *Kuehneotherium praecursoris* Kermack *et al.*, 1968, and divisée longitudinalement par deux sulci verticaux ; cingulum labial antérieur et postérieur présent ; talonide plus court que chez *Kuehneotherium*, avec une cuspide *d* peu développée. »

Diagnose révisée : Molariformes de type « symmétronte » qui diffèrent de celles des Kuehneotheriidae par une cuspide centrale *a/A* moins haute relativement à la surface de sa base, des cuspides cingulaires linguales *e* et *g* proches de la taille des cuspides accessoires *b* et *c*, une cuspide accessoire *C* peu détachée du flanc de la cuspide centrale *A* et inclinée distalement, une cuspide cingulaire médiolinguale *g/G* très développée, et par une largeur labiolinguale plus grande mais un rapport longueur sur largeur plus réduit. Les molariformes diffèrent de celles de *Delsatia* par une cuspide accessoire mésiale *b* presque alignée mésiodistalement avec la cuspide centrale *a* mais non alignée mésiodistalement avec la cuspide accessoire distale *c* et par un cingulum lingual supérieur développé. Les molariformes diffèrent de celle de *Tikitherium* par une cuspide accessoire mésiale *B* plus développée et légèrement plus basse que la cuspide accessoire distale *C* et par une cuspide cingulaire médiolinguale *G* plus proche de la cuspide centrale *A*. Les molariformes diffèrent de celles de *Shuotherium* et des docodontes par l'absence d'un pseudo-talonide porté par la partie mésiale des molariformes inférieures.

Distribution : Trias supérieur (Rhétien): France, Lorraine, Saint-Nicolas-de-Port (Grès « infraliasiques »).

Tableau 6. 1. Mesures dentaires (en mm) des molariformes de *Woutersia* et *Delsatia*, de Saint-Nicolas-de-Port (Trias supérieure, France). L : longueur, l : largeur, R : rapport longueur/largeur.

Numéro	L	l	R	Numéro	L	l	R
<i>Woutersia mirabilis</i>							
MNHN.F.SNP 426 W	1,36	0,8	1,7	MNHN.F.SNP 101	1,73	1,09	2,59
MNHN.F.RAS 706	1,58	1,14	1,39	MNHN.F.RAS 9	1,59	0,9	1,66
IRSNB sans numéro	1,6	1,03	1,56	MNHN.F.SNP 52 W	1,68	1,08	1,55
MNHN.F.RAS 884	1,46	1,02	1,43	MNHN.F.SNP 719	1,79	1,66	1,08
MNHN.F.SNP 102 W		1,18		MNHN.F.SNP 721		0,98	
<i>Woutersia butleri</i>							
MNHN.F.SNP 119 W	1,14	0,74	1,54	IRSNB RAS 81 FW	1,19	0,83	1,43
IRSNB RAS 92 WF	1,11	0,69	1,62	MNHN.F.SNP 517 W	1,19	0,88	1,36
MNHN.F.SNP 88 W	1,14	0,94	1,21	MNHN.F.SNP 720	1,11	0,95	1,17
<i>Delsatia rhupotopi</i>							
MNHN.F.SNP 32	1,91	1,0	1,9	MNHN.F.27 FW	1,88	1,08	1,74
IRSNB M 1831	1,60	1,02	1,57	IRSNB M 1832	1,47	0,96	1,54
MNHN.F.SNP 722 W	1,46	0,96	1,52	IRSNB 99 DL	1,4	0,77	1,8
IRSNB non publiée	1,49	0,94	1,59				

Woutersia mirabilis Sigogneau-Russell, 1983a

Figs. 6.2-4.

Diagnose originale (Sigogneau-Russell, 1983a) : « Large size. » Traduction par M. Debuyschere : « Grande taille. »

Diagnose révisée : *W. mirabilis* se distingue de *W. butleri* par des molariformes inférieures et supérieures plus longues mésiodistalement (Tab. 6.1 ; Fig. 6.5), un cingulum mésiolabial inférieur plus développé, un cingulum lingual inférieure moins complexe et la présence de la cuspide cingulaire mésiolinguale *E*.

Holotype : MNHN.F.SNP 101 (Figs. 6.2A, 6.3A), molariforme inférieure gauche, de Saint-Nicolas-de-Port (Trias supérieur, France).

Matériel rapporté par Sigogneau-Russell (1983a) :

Molariformes supérieures : SNP 52 W (droite), SNP 674 (droite)

Nouveau matériel rapporté par Sigogneau-Russell & Hahn (1995) :

Dents supérieures : RAS 884 (droite), SNP 426 (gauche), ?SNP 719 (droite)

Dents inférieures : RAS 975 (droite), RAS 706 (droite)

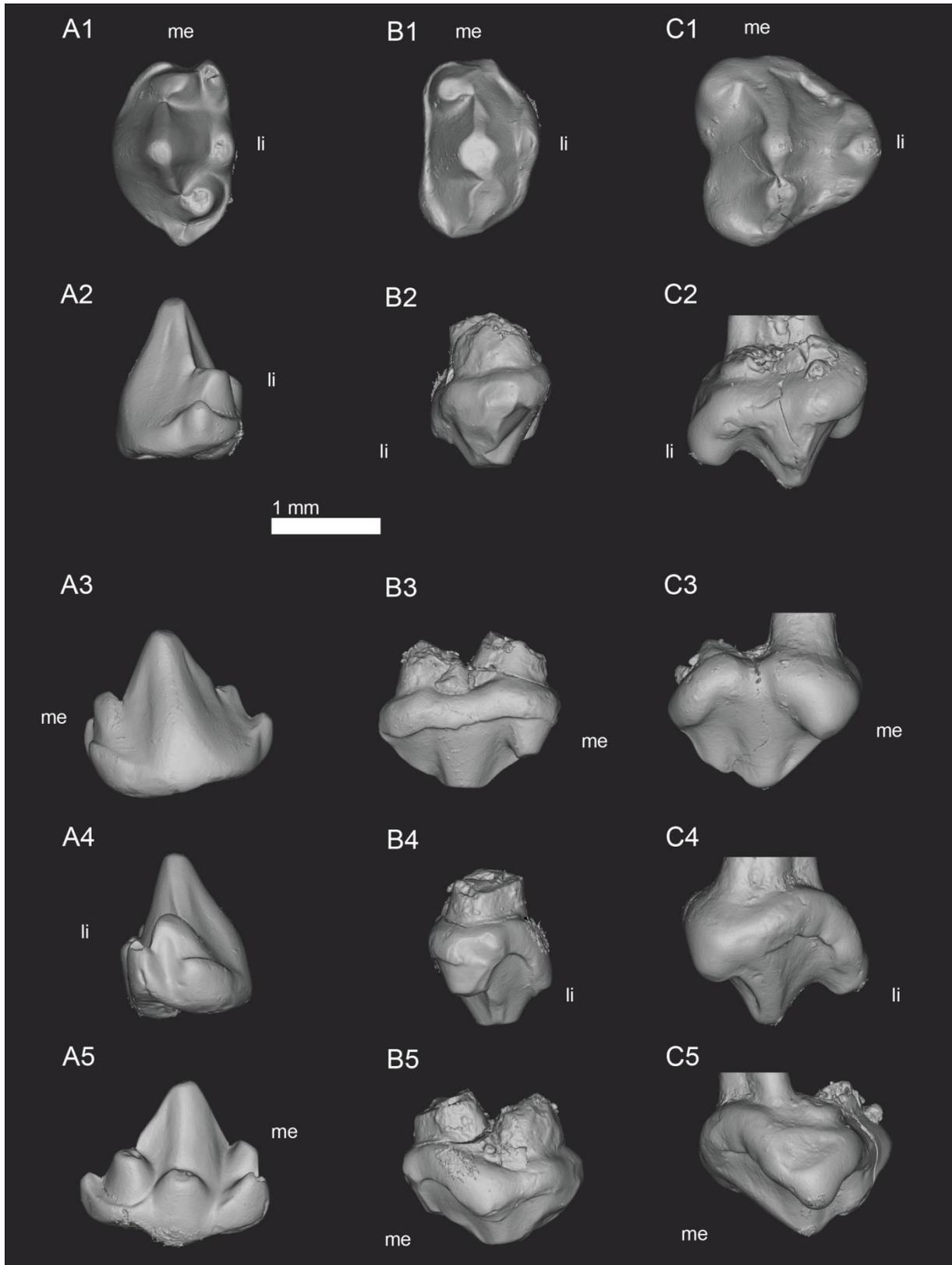


Figure 6. 2. Vues des modèles 3D des molariformes de *Woutersia mirabilis*. **A**, SNP 101, inférieure gauche, holotype ; **B**, SNP 52 W, supérieure droite ; **C**, SNP 719, supérieure droite. 1, vue occlusale ; 2, vue distale ; 3, vue labiale ; 4, vue mésiale ; 5, vue linguale. « me » indique l'extrémité mésiale ; « li » indique la face linguale.

Matériel rapporté ici :

Prémolariformes ? supérieures : MNHN.F.SNP 426 W (gauche) (Fig. 6.4C)

Molariformes supérieures : MNHN.F.SNP 52 W (droite) (Figs. 6.2B, 6.4A), MNHN.F.RAS 884 (droite) (Fig. 6.4B), ?MNHN.F.SNP 719 (droite) (Figs. 6.2C, 6.4D), MNHN.F.SNP 674 (SNP 74 dans Sigogneau-Russell, 1983a et Sigogneau-Russell & Hahn, 1995) (droite), MNHN.F.SNP 102 W (droite), MNHN.F.SNP 721 (droite)

Molariformes inférieures : MNHN.F.RAS 706 (droite) (Fig. 6.3B), MNHN.F.RAS 9 (droite) (Fig. 6.3C), IRSNB « sans numéro » (droite) (Fig. 6.3D)

Mesures : voir tableau 6.1.

Description des molariformes inférieures

Les trois cuspides principales forment un triangle très plat, la cuspide centrale *a* se plaçant au sommet labial et les cuspides accessoires mésiale *b* et distale *c* se plaçant aux sommets linguaux. La cuspide *a* domine largement la couronne par sa taille. Elle est deux fois plus haute que les cuspides accessoires et sa longueur mésiodistale représente entre un tiers et la moitié de la longueur mésiodistale de la dent. Le sommet de la cuspide *a* est sensiblement labial par rapport au centre de la couronne en vue occlusale. En vue latérale, la cuspide *a* est presque droite, mais elle penche très légèrement distalement sans se recourber. En vue occlusale, son flanc lingual s'inscrit dans un demi-cercle tandis que son flanc labial est plus proche d'une demi-ellipse dont l'axe long est aligné avec l'axe labiolingual de la dent. La cuspide *a* présente deux crêtes, respectivement mésiale et distale, rectilignes en vue occlusale. En vue latérale, la crête distale montre une partie supérieure rectiligne, que l'usure peut rendre légèrement concave (MNHN.F.SNP 101), de pente plus faible que celle de la crête mésiale ; puis la crête distale présente un coude, situé plus bas que le sommet de la cuspide *c*, pour finir presque à la verticale. La crête mésiale est convexe en vue latérale, et plus courte et moins pentue que la crête distale. Ces deux crêtes forment un axe qui, du côté mésial, diverge labialement de l'axe mésiodistal de la dent. Sur le flanc lingual de la cuspide *a*, la crête distale est accompagnée sur toute sa longueur par un fossé bien marqué. La crête mésiale est aussi soulignée par un fossé plus (IRSNB « sans numéro », MNHN.F.RAS 9) ou moins (MNHN.F.SNP 101) marqué, mais toujours plus faible que le fossé de la crête distale. Le flanc labial de la cuspide *a* présente deux fossés peu profonds qui, partant du sommet, descendent respectivement distolabialment et mésiolabialment jusqu'à la base de la couronne en s'élargissant. Les encoches séparant les cuspides accessoires de la cuspide

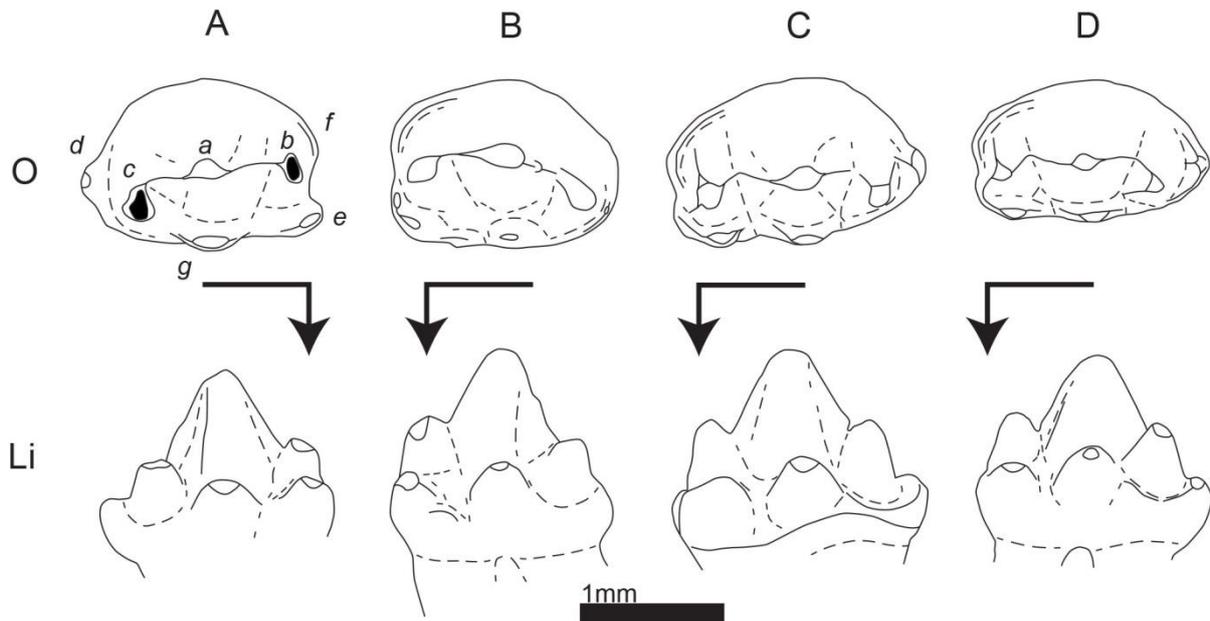


Figure 6. 3. Dessins schématiques des molariformes inférieures de *Woutersia mirabilis* en vues occlusale (O) et linguale (Li). **A**, SNP 101, gauche, holotype ; **B**, RAS 706, droite ; **C**, RAS 9, droite ; **D**, IRSNB « sans numéro », droite. Les flèches coudées indiquent l'extrémité mésiale et la face linguale pour les vues occlusale et linguale. Les lettres en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

centrale sont à la même hauteur et de taille et de profondeur similaires. La cuspide accessoire mésiale *b* est de taille subégale à la cuspide accessoire distale *c*, mais sa base est positionnée légèrement plus haut sur la couronne. La cuspide *b* est très légèrement linguale à la cuspide *a*. Son sommet se place sur l'axe mésiodistal de la couronne avec la cuspide cingulaire distale *d* et l'encoche séparant les cingulum mésiaux lingual et labial. La cuspide *b* est compressée mésiodistalement. Sa base s'inscrit dans une ellipse dont l'axe long correspond à l'axe labiolingual de la dent, mais avec une extrémité labiale plus étroite que l'extrémité linguale. Cependant, à cause des crêtes portées par la cuspide, l'axe d'allongement de son sommet se décale dans une direction mésio-mésiolinguale. La cuspide *b* porte jusqu'à trois crêtes. La première crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, s'étend distodistolabiale du sommet jusqu'à la crête mésiale de la cuspide *a*, en formant un angle obtus très ouvert. La seconde crête, rectiligne en vue occlusale et en vue latérale, s'étend mésio-mésiolinguale du sommet jusqu'à l'extrémité mésiale du cingulum lingual ; MNHN.F.SNP 101 se distingue par une disposition où la crête tombe juste distalement à cette extrémité. Sur MNHN.F.SNP 101, la cuspide *b* porte une troisième crête, faiblement marquée, qui s'étend mésio-mésiolabiale du sommet jusqu'à l'extrémité mésiale du cingulum labial. Les flancs de la cuspide *b* sont convexes, sauf le flanc mésial qui porte soit une large surface plane (MNHN.F.RAS 706, MNHN.F.RAS 9, IRSNB « sans numéro »), soit une étroite surface

concave (MNHN.F.SNP 101). La cuspide accessoire distale *c* est plus linguale que la cuspide *b* et moins détachée de la cuspide *a*. En vue occlusale, sa base prend une forme proche de celle d'une goutte d'eau, dont la pointe serait orientée labialement. La base de la cuspide *c* est donc aussi compressée mésiodistalement que celle de la cuspide *b* mais elle s'étale plus lingualement. Le sommet de la cuspide *c* se situe presque à la verticale de la limite linguale de sa base. Le flanc lingual de la cuspide *c* est convexe avec un léger allongement mésio-mésiolingual. Le flanc labial de la cuspide *c* présente une surface plane orientée distolingualement. Les deux flancs sont séparés par deux crêtes, rectilignes en vue occlusale et en vue latérale. La première crête part mésiolabialment du sommet pour rejoindre la crête distale de la cuspide *a*, en formant un angle obtus. La deuxième crête part distolabialment du sommet pour rejoindre la cuspide cingulaire distale *d*.

Le cingulum est divisé en quatre ou cinq segments. Le cingulum labial mésial ne porte pas de cuspide et est l'élément cingulaire le moins développé. Il commence à un point situé à la base de la couronne, directement labial à l'encoche *a-b*. Il monte mésialement vers le haut de la couronne jusqu'à atteindre la même hauteur que le cingulum lingual mésial. Arrivé mésialement au sommet de la cuspide *b*, le cingulum labial mésial disparaît en rentrant dans le flanc de la cuspide *b*. Le cingulum labial mésial s'épaissit mésialement jusqu'à former un renflement juste avant de disparaître. Il n'y a pas de connexion avec le cingulum lingual mésial. Le cingulum lingual mésial s'étend du point d'arrivée de la crête mésiolinguale de la cuspide *b* jusqu'à un point légèrement mésial à l'encoche *a-b*. Ce cingulum porte la cuspide cingulaire linguale mésiale *e* qui est très comprimée labiolingualement. La cuspide *e* est directement linguale à la moitié mésiale du sommet de la cuspide *b*. La cuspide *e* porte une crête mésiale liée à la crête mésiolinguale de la cuspide *b* et une crête distale qui s'arrête avec le cingulum lingual mésial. La cuspide *e* est moins développée que la cuspide cingulaire linguale médiane *g* et de taille légèrement supérieure à la cuspide cingulaire distale *d*. Le cingulum lingual mésial est séparé du cingulum lingual médian par un espace qui est dans le prolongement direct de la vallée séparant les cuspides *a* et *b*. Le cingulum lingual médian se réduit à la cuspide *g* qu'elle porte. La cuspide *g* est positionnée au même niveau que la cuspide *e* mais est un peu haute. La cuspide *g* est très comprimée labiolingualement et directement lingual au sommet de la cuspide *a*. Elle se détache moins du flanc de la cuspide *a* que la cuspide *e* ne se détache du flanc de la cuspide *b*. La cuspide cingulaire distale *d* est la plus petite des cuspides cingulaires mais elle est bien détachée de la base de la cuspide *c*. Sur l'axe labiolingual, elle se trouve au même niveau que la cuspide *b*, entre les cuspides *a* et *c*. Elle est positionnée à la même hauteur que les cuspides *e* et *g*. Elle se prolonge labialement

par un très court cingulum qui s'arrête avant le sommet de la cuspide *c* et lingualemment par un cingulum assez étroit qui descend jusque sous le sommet de la cuspide *c* puis remonte jusqu'à s'arrêter devant l'encoche *a-c*, juste avant de rejoindre la cuspide *g*. MNHN.F.RAS 706 est une exception car elle présente un cingulum distal sans cuspide *d* clairement différenciée.

Description des molariformes supérieures

Les trois cuspides principales forment un angle obtus presque plat, ouvert labialement, avec la cuspide centrale *A* au sommet lingual. La cuspide *A* forme l'essentiel du volume de la couronne. La cuspide *A* est plus de deux fois plus grande que les cuspides accessoires mais son sommet, légèrement distal au centre de la couronne, ne domine pas de beaucoup les sommets des cuspides accessoires. La cuspide *A* s'élève en penchant légèrement distalement, sans se recourber. Elle est nettement compressée labiolingualemment et ses flancs sont simplement convexes. La cuspide *A* présente deux crêtes, respectivement mésiale et distale, rectilignes en vue latérale. La crête mésiale est de loin la plus longue des deux. Elle part du sommet dans une direction mésiale puis, quand elle passe sous le niveau de l'encoche *A-C*, elle se courbe légèrement labialement vers la cuspide accessoire mésiale *B*. La crête mésiale est soulignée par un sillon labial qui apparaît un peu en-dessous du sommet de la cuspide *A* et descend avec une pente plus forte que la pente de la crête. Le sillon délimite donc un mur sous la crête mésiale, proche de la verticale, qui grandit jusqu'au point où la crête atteint la cuspide *B*. La crête distale de la cuspide *A* est très courte et rectiligne en vue occlusale. Elle descend du sommet de la cuspide *A* jusqu'à rejoindre la cuspide accessoire distale *C*. La cuspide *C* est la deuxième cuspide la plus développée de la couronne. Sa base est à peu près aussi étendue que la base de la cuspide *B* mais la cuspide *C* est deux fois plus développée en hauteur. La base de la cuspide *C* est positionnée plus haut que la base de la cuspide *A*, mais son sommet est plus bas que le sommet de la cuspide *A*. La cuspide *C* se détache peu du flanc de la cuspide *A*. La cuspide *C* est alignée avec la cuspide *A* sur l'axe mésiodistal et se projette légèrement distalement. La cuspide *C* porte deux crêtes, rectilignes en vue occlusale et en vue latérale. La première crête est la plus courte et part mésialement, ou mésio-mésiolingualemment (MNHN.F.RAS 884), pour rejoindre la crête distale de la cuspide *A*. La deuxième crête est plus longue et part distolabialement pour rejoindre la cuspide cingulaire distale *D*. La cuspide *B* est la plus petite des cuspides principales mais aussi celle qui se détache le mieux des autres. La cuspide *B* est aussi longue mésiodistalement et moitié moins large labiolingualemment que la cuspide *C*. La base de la cuspide *B* est positionnée à la même hauteur que la base de la cuspide *A*. La cuspide *B* est plus labiale que les cuspides *A*, *C* et *D*.

La cuspide *B* porte deux crêtes, rectilignes en vue occlusale et en vue latérale. La première crête est la plus courte et part lingualemment du sommet pour rejoindre la crête mésiale de la cuspide *A* en formant un angle légèrement obtus. La deuxième crête part plus mésialement du sommet dans une direction mésiolinguale pour rejoindre la cuspide cingulaire linguale mésiale *E*.

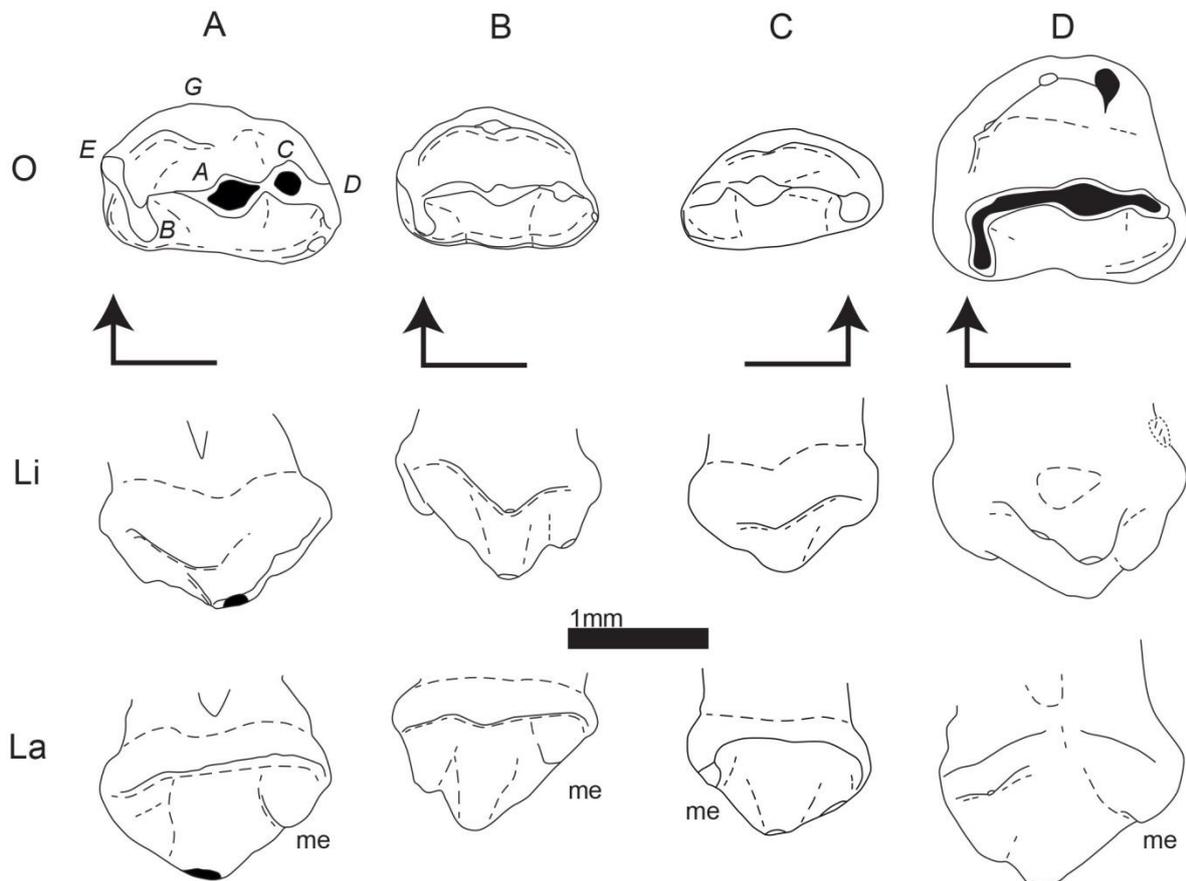


Figure 6. 4. Dessins schématiques de molariformes supérieures de *Woutersia mirabilis* en vues occlusale (O), labiale (La) et linguale (Li). **A**, SNP 52 W, droite ; **B**, RAS 884, droite ; **C**, SNP 426 W, prémolariforme ? gauche ; **D**, ?SNP 719, gauche. Les flèches coudées indiquent l'extrémité mésiale et la face linguale pour les vues occlusale et linguale. « me » indique l'extrémité mésiale pour la vue labiale. Les lettres en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

Le cingulum est divisé en deux parties, linguale et labiale, qui se connectent parfois à l'extrémité mésiale mais ne se rencontrent jamais à l'extrémité distale. La cuspide *D* est l'une des cuspides les plus petites de la dent, mais aussi la plus distale. Elle est plus labiale que les cuspides *A* et *C*, mais moins que la cuspide *B*. Elle est reliée à la cuspide *C* par une crête qui part mésiolingualemment de son sommet. MNHN.F.SNP 52 W et MNHN.F.SNP 102 W portent une cuspide, plus petite que la cuspide *D*, qui est plus mésiale que la cuspide *D*, plus distale que la cuspide *C* et plus labiale que la cuspide *B*. Cette cuspide est réduite à une bosse du cingulum sur MNHN.F.RAS 884 et absente sur MNHN.F.SNP 719 et MNHN.F.SNP 721

(MNHN.F.SNP 674 est cassée distalement à la cuspide *A*). Partant de la cuspide *D*, le cingulum labial descend en contournant la cuspide *C* jusqu'à un point labial à l'encoche *A-C* (où il s'arrête sur MNHN.F.SNP 719 et MNHN.F.SNP 102 W). Sur MNHN.F.SNP 52 W, MNHN.F.SNP 721 et MNHN.F.RAS 884, le cingulum lingual fait un renflement médian sous le sommet de la cuspide *A* puis recommence à descendre jusque sous le sommet de la cuspide *B*. Le cingulum remonte à nouveau en contournant la cuspide *B*. Il disparaît dans le flanc mésial de la cuspide *B* sur MNHN.F.RAS 884 et se connecte au cingulum lingual sur MNHN.F.SNP 52 W. Sur MNHN.F.SNP 52 W, le cingulum labial est brièvement interrompu par la base de la cuspide *A* juste mésialement au renflement médian. Le cingulum lingual commence mésialement avec la cuspide *E*. La cuspide *E* est sensiblement plus grosse que la cuspide *D* mais elle se détache moins du cingulum. La cuspide *E* est plus linguale que les cuspides *A* et *C* et plus mésiale que la cuspide *B*. Le cingulum lingual part de la cuspide *E* en remontant jusqu'à la cuspide cingulaire linguale médiane *G*. Cette partie du cingulum semble crénelée sur MNHN.F.SNP 719. La cuspide *G* est la plus grande cuspide cingulaire mais elle reste plus petite que les cuspides principales, sauf sur MNHN.F.SNP 719 et MNHN.F.SNP 102 W où elle est de taille subégale aux cuspides accessoires. La cuspide *G* est l'élément le plus lingual de la dent et se positionne directement lingualement au sommet de la cuspide *A* (sauf sur MNHN.F.RAS 884 où elle est légèrement plus mésiale que ce sommet). La base de la cuspide *G* se trouve à la même hauteur que la base de la cuspide *C*. Sur MNHN.F.SNP 719 et MNHN.F.SNP 102 W, le sommet de la cuspide *G* dépasse le sommet de la cuspide *C*. Sur MNHN.F.RAS 884, le sommet de la cuspide *G* se trouve entre les sommets des cuspides *B* et *C*. Sur MNHN.F.SNP 674, la cuspide *G* dépasse aussi la cuspide *B* mais la cuspide *C* n'est pas conservée. Sur MNHN.F.SNP 721, la cuspide *G* est plus **base** que la cuspide *C* mais la cuspide *B* n'est pas conservée. Sur MNHN.F.SNP 52 W, l'usure et les cassures empêchent d'évaluer les hauteurs. Après la cuspide *G*, le cingulum lingual descend jusqu'à disparaître sous le sommet de la cuspide *C*. La pente du cingulum lingual est plus forte mésialement à la cuspide *G* que distalement à la cuspide *G*.

Commentaires sur MNHN.F.SNP 426 W

Sigogneau-Russell & Hahn (1995) décrivent cette dent comme une possible prémolaire supérieure de *Woutersia mirabilis* en donnant trois différences par rapport à MNHN.F.RAS 884 et MNHN.F.SNP 52 W, deux molariformes supérieures attribuées à la même espèce : (i) taille plus petite, (ii) absence d'indentation antérieure et (iii) pas de cingulum face à la cuspide *B*.

Cette interprétation est reprise ici. Elle se justifie par les différences observées entre MNHN.F.SNP 426 W (Fig. 6.4C) et les molariformes décrites plus haut (Fig. 6.4A-B) :

- 1) MNHN.F.SNP 426 W est plus petite mésiodistalement et labiolingualement (Tab. 6.1) ;
- 2) MNHN.F.SNP 426 W présente un rapport longueur/largeur plus grand (Tab. 6.1) ;
- 3) La couronne de MNHN.F.SNP 426 W est plus basse ;
- 4) La cuspide *B* est plus réduite sur MNHN.F.SNP 426 W ;
- 5) La jonction des crêtes de la cuspide *A* et de la cuspide *B* forme un angle presque plat sur MNHN.F.SNP 426 W ;
- 6) Le cingulum labial est réduit à un très fin bourrelet, qui n'est pas séparé de la couronne par un fossé sur MNHN.F. MNHN.F.SNP 426 W ;
- 7) le cingulum lingual est très réduit sous la cuspide *B* sur MNHN.F.SNP 426 W ;
- 8) Le cingulum lingual ne porte pas de trace de la cuspide *E* et la cuspide *G* est réduite à un renflement ;
- 9) les racines sont moins bien séparées sur MNHN.F.SNP 426 W.

Aucune de ces différences ne peut justifier de l'attribution de MNHN.F.SNP 426 W à un autre taxon. Les différences 1 et 3 indiquent que MNHN.F.SNP 426 W ne se trouvait pas au milieu de la série des postcanines car les dents les plus petites se trouvaient aux extrémités de la série. La différence 9 va dans le même sens puisque des racines complètement divisées mais non-espacées se retrouvent essentiellement dans les prémolariformes et les dernières molariformes. La différence 3 peut aussi être liée à l'usure de la dent. Les différences 2 et 4 à 8 montrent que MNHN.F.SNP 426 W était positionnée plus antérieurement sur la mâchoire que les autres dents. En conséquence, nous considérons que MNHN.F.SNP 426 W était probablement une prémolariforme (à vérifier sur un matériel plus complet).

Usure

Molariformes inférieures. IRSNB « sans numéro » ne porte pas de trace d'usure, à part les sommets des cuspides qui sont légèrement émoussés. MNHN.F.RAS 706 est trop abîmée pour être lisible sur ce point d'autant plus que les sommets des cuspides *b*, *c* et *e* et le flanc distal de la cuspide *a* sont cassés. MNHN.F.RAS 9 présente un degré d'usure assez faible, restreint au sommet des cuspides. Les cuspides *e* et *g* portent toutes deux une facette linguale « très penchée ». La cuspide *b* porte une facette mésiolabiale « peu penchée ». La cuspide *a* porte une facette distale « horizontale ». La cuspide *c* porte une crête distale « penchée ». La cuspide *d* porte une crête disto-distolabiale « très penchée ». MNHN.F.SNP 101 présente le même patron mais à un degré d'usure plus important. Parmi les différences, la cuspide *b* porte

une facette mésiolabiale « penchée » qui s'étale légèrement sur le flanc labial de la cuspide. La facette au sommet de la cuspide *a* est devenue distolabiale et « penchée ». Elle est connectée à une nouvelle facette qui court sur la partie supérieure de la crête distale de la cuspide *a*. Cette nouvelle facette tronque la crête en la creusant légèrement juste au-dessus du coude, lui donnant un profil concave, et penche légèrement labialement. Il semble que la crête mésiale est aussi légèrement usée, mais pas assez pour créer une facette. La cassure du sommet de la cuspide *c* a effacé la facette associée.

Molariformes supérieures. Sur MNHN.F.SNP 721, l'usure ne peut être distinguée de l'abrasion post-mortem. MNHN.F.SNP 674, bien qu'incomplète, présente le stade d'usure le plus faible. Les sommets des cuspides *A* et *B* sont émoussés et la crête mésiale de la cuspide *A* est aplatie par l'usure. MNHN.F.RAS 884 porte aussi des traces d'usure assez faible. Le sommet de la cuspide *A* et sa crête mésiale semblent moins touchés mais la cuspide *B* est clairement à un stade plus avancé. Le sommet de la cuspide *B* est usé par une facette mésiale « penchée » qui se prolonge sur le flanc mésiolingual de la cuspide *B* avec une facette mésiolinguale « très penchée » faiblement marquée qui descend jusqu'à la cuspide *E*. La facette usant le sommet de la cuspide *B* se place dans le même plan que l'usure de la crête mésiale de la cuspide *A*. MNHN.F.SNP 719 présente un stade d'usure plus poussé. Une grande facette triangulaire mésio-mésiolinguale « penchée » s'étale sur le flanc lingual de la crête mésiale de la cuspide *A* en partant du sommet de la cuspide jusqu'à sur le flanc mésiolingual de la cuspide *B* en descendant jusqu'à la cuspide *E*. Cette grande facette inclut aussi l'usure de la partie mésiale du sommet de la cuspide *B* laissant la partie distale simplement émoussée par l'usure. La cuspide *E* est complètement effacée par une facette mésio-mésiolinguale « penchée » qui est connectée à la grande facette triangulaire. Le sommet de la cuspide *C* porte une facette distale « penchée ». La crête distale de la cuspide *C* porte une facette distale « très penchée » qui descend du sommet de la cuspide jusqu'à sur le cingulum. Les deux facettes portées par la cuspide *C* sont connectées. Sur MNHN.F.SNP 102 W, le sommet de la cuspide *A* porte une facette mésiale « horizontale ». Le sommet de la cuspide *C* porte une facette distale « penchée ». La crête distale de la cuspide *C* porte une facette distale « très penchée ». La cuspide *D* porte une facette distolinguale « penchée ». MNHN.F.SNP 52 W présente le stade d'usure le plus avancé. Le sommet de la cuspide *B* est aplani par une facette mésiale « horizontale ». La crête mésiolinguale de la cuspide *B* est aplatie sur toute sa longueur par une facette partant du sommet jusqu'à la base de la cuspide. La cuspide *E* est en partie remodelée par une facette mésiolinguale « très penchée », dans le prolongement direct de la facette précédente. La crête mésiale de la cuspide *A* est aplatie sur

presque toute sa longueur par une facette, penchant lingualement, qui lui donne une forme concave à mi-hauteur en vue latérale. Le sommet de la cuspide A est aplani par une grande facette horizontale qui se prolonge sur les sommets des crêtes mésiale et distale. Le sommet de la cuspide C et son flanc lingual sont remodelés par une facette disto-distolinguale « penchée ». La crête distale de la cuspide C est aplatie par une facette distale « très penchée ». La cuspide D est en partie remodelée par une facette distale verticale. Ces trois dernières facettes sont connectées entre elles. Le cingulum lingual porte une facette, juste sous le sommet de la cuspide C, linguale « verticale ». La cuspide G est en partie remodelée par une facette linguale « penchée » à son sommet qui devient « très penchée » sur sa partie distale.

Commentaires sur MNHN.F.SNP 719

MNHN.F.SNP 719 est le spécimen le plus remarquable parmi les molariformes supérieures de *Woutersia mirabilis* (Figs. 6.2C, 6.4D). Il est sensiblement plus long mésiodistalement que toutes les autres dents (environ 0,1 mm de plus que SNP 52 W) mais surtout beaucoup plus large labiolingualement, relativement à sa longueur, (environ 0,5 mm de plus que SNP 52 W) (Tab. 6.1). Cette particularité morphométrique est essentiellement due à un cingulum lingual beaucoup plus développé. La cuspide G sur MNHN.F.SNP 719 est aussi développée que les cuspides accessoires, tandis qu'elle est nettement plus réduite sur les autres spécimens. À l'inverse, son cingulum labial est limité à la partie distale de la dent alors qu'il s'étale sur toute la longueur sur les autres spécimens. Ces deux caractères sont partagés par MNHN.F.SNP 102 W, qui est cependant nettement moins grande (Tab. 6.1).

Sigogneau-Russell & Hahn (1995) ont discuté le cas de MNHN.F.SNP 719. Sur la base de sa grande extension labiolinguale, ils envisagent qu'il s'agisse d'une molariforme postérieure. Cependant, ils notent que cette interprétation va à l'encontre de la tendance observée chez *Kuehneotherium* d'avoir des molariformes postérieures plus courtes que les molariformes médianes. Enfin, ils doutent de l'attribution de MNHN.F.SNP 719 à *Woutersia mirabilis* et même au genre du fait du grand écart **morphologie** et morphométrique entre MNHN.F.SNP 719 et MNHN.F.RAS 884 et MNHN.F.SNP 52W.

Le faible ratio longueur sur largeur de MNHN.F.SNP 719 plaide en effet pour une position distale sur la mâchoire par comparaison avec le ratio des autres spécimens connus de *Woutersia*. Le fort développement du cingulum lingual peut aussi soutenir cette interprétation, mais la réduction du cingulum labial indique plutôt une position mésiale. Cependant, l'écart entre MNHN.F.SNP 719 et les autres spécimens est trop grand pour être expliqué par la seule

position dans la série dentaire. Il est si grand qu'une attribution à un nouveau taxon pourrait être envisagée. Toutefois, MNHN.F.SNP 102 W représente un intermédiaire intéressant entre MNHN.F.SNP 719 et les autres spécimens car il présente la même morphologie mais sa taille est plus proche de celle de MNHN.F.SNP 52 W et MNHN.F.RAS 884. MNHN.F.SNP 721 réduit également l'écart. Il est légèrement plus grand que MNHN.F.SNP 102 W. Sa cuspide G est moins développée que sur MNHN.F.SNP 719 et MNHN.F.SNP 192 W mais plus que sur les autres spécimens tandis que son cingulum labial est plus proche de celui de MNHN.F.SNP 52 W et MNHN.F.RAS 884. Finalement, MNHN.F.SNP 719 ne se différencie que par sa grande largeur labiolinguale. L'importance de ce caractère est cependant difficile à évaluer sur la base d'un unique spécimen. Il est donc plus prudent de conserver l'identification de MNHN.F.SNP 719 comme une molariforme supérieure de *Woutersia mirabilis*, en attendant des données supplémentaires.

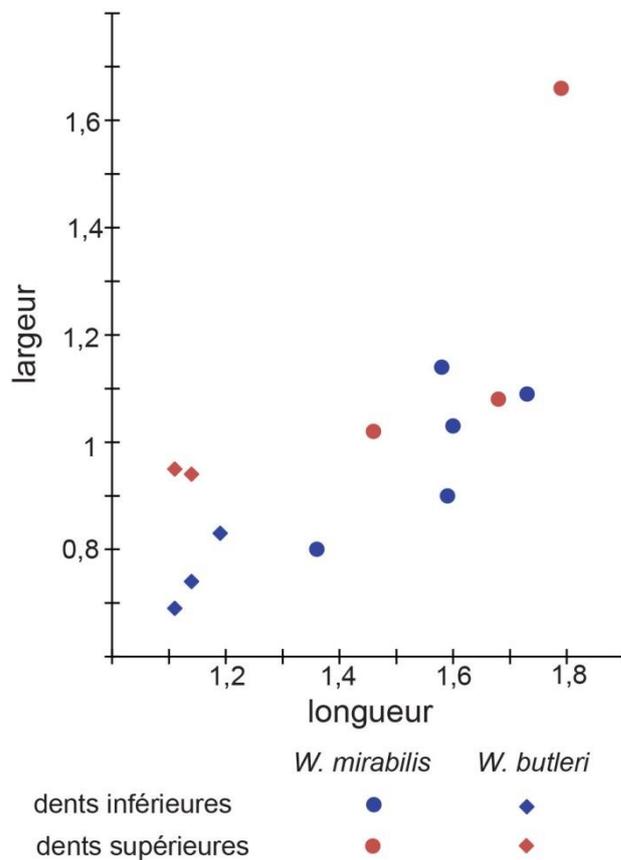


Figure 6. 5. Distribution des spécimens de *Woutersia mirabilis* et *Woutersia butleri* suivant leur longueur et leur largeur (en mm).

Woutersia butleri Sigogneau-Russell & Hahn, 1995

Figs. 6.6-8

Diagnose originale (Sigogneau-Russell & Hahn, 1995) : « Teeth of small size (length of type - 1.17 mm: width of type - 0.84 mm. *i.e.* 2/3 of *Woutersia mirabilis*); *c* less lingual relative to *a*; *b* and *c* bigger with respect to *a*. » Traduction par M. Debuyschere : « Dents de petite taille (longueur du type : 1,17 mm, largeur du type : 0,84 mm *i.e.* 2-3 de *Woutersia mirabilis*) ; *c* moins linguale par rapport à *a* ; *b* et *c* plus grandes par rapport à *a*. »

Diagnose révisée : *W. butleri* se distingue de *W. mirabilis* par des molariformes inférieures et supérieures moins longues mésiodistalement (Tab. 6.1, Fig. 6.5), un cingulum mésiolabial inférieur moins développé, un cingulum lingual inférieure plus complexe et l'absence de la cuspidé cingulaire *E*.

Holotype : MNHN.F.SNP 517 (Fig. 6.6A, 6.7A), molariforme inférieure droite, de Saint-Nicolas-de-Port (Trias supérieur, France).

Matériel rapporté par Sigogneau-Russell & Hahn (1995) :

Dents supérieures : SNP 88 (droite), SNP 82 (droite), SNP 720 (droite)

Dents inférieures : SNP 119 (gauche).

Matériel rapporté ici :

Molariformes supérieures : MNHN.F.SNP 88 W (droite) (Figs. 6.6C, 6.8A), MNHN.F.SNP 720 (droite) (Figs. 6.6D, 6.8B)

Molariformes inférieures : MNHN.F.SNP 119 W (gauche) (Figs. 6.6B, 6.7B), IRSNB RAS 92 WF (droite) (Fig. 6.7C), IRSNB RAS 81 FW (droite) (Fig. 6.7D).

Matériel rejeté ici :

Molariformes supérieures : MNHN.F.SNP 82 (voir commentaire plus bas).

Mesure : voir Tableau 6.1.

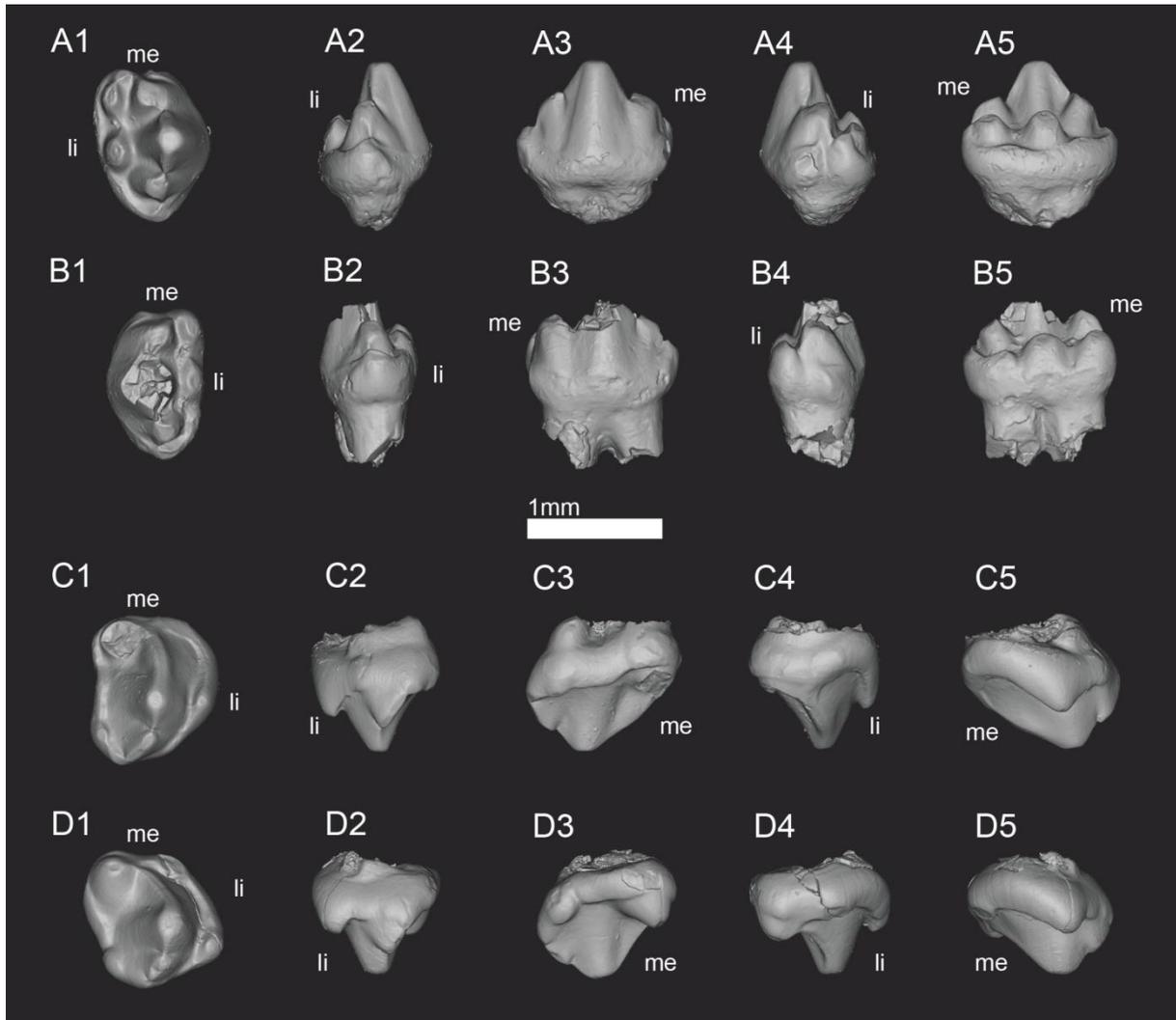


Figure 6. Vues des modèles 3D des molariformes de *Woutersia butleri*. **A**, SNP 517 W, inférieure droite, holotype ; **B**, SNP 119 W, inférieure gauche ; **C**, SNP 88 W, supérieure droite ; **D**, SNP 720, supérieure droite. 1, vue occlusale ; 2, vue distale ; 3, vue labiale ; 4, vue mésiale ; 5, vue linguale. « me » indique l'extrémité mésiale ; « li » indique la face linguale.

Description des molariformes inférieures

Les trois cuspides principales forment un triangle très plat, la cuspide centrale *a* se plaçant au sommet labial et les cuspides accessoires mésiale *b* et distale *c* se plaçant aux sommets linguaux. La cuspide *a* domine largement la couronne par sa taille. Elle est deux fois plus haute que les cuspides accessoires et sa longueur mésiodistale représente environ un tiers de la longueur mésiodistale de la dent. Le sommet de la cuspide *a* est sensiblement labial au centre de la couronne en vue occlusale. En vue latérale, la cuspide *a* s'élève verticalement mais ses flancs sont légèrement asymétriques. En vue occlusale, le flanc lingual et le flanc labial s'inscrivent dans un demi-cercle mais le rayon du flanc labial est plus long que celui du flanc lingual. La cuspide *a* présente deux crêtes, respectivement mésiale et distale, rectilignes en vue occlusale et en vue latérale. La crête mésiale est plus pentue et plus courte que la crête

distale, sauf sur MNHN.F.SNP 517 W où elles sont de pente et de longueur équivalentes. Sur MNHN.F.SNP 517 W, la crête distale présente un coude juste au-dessus du sommet de la cuspide *c*. Sur IRSNB RAS 81 FW et MNHN.F.SNP 517 W, les crêtes de la cuspide *a* forment un angle obtus presque plat. Les crêtes de la cuspide *a* sont pincées, labialement et lingualemment, par des fossés peu profonds. Ces fossés sont peu prononcés sous la crête mésiale et nettement plus développés sous la crête distale. Les encoches séparant la cuspide centrale des cuspides accessoires sont peu profondes. L'encoche *a-b* est placée sensiblement plus haut que l'encoche *a-c* sauf sur MNHN.F.SNP 517 W où elles sont à la même hauteur. La cuspide accessoire mésiale *b* est de taille subégale à la cuspide accessoire distale *c* (sauf sur MNHN.F.SNP 517 W où la cuspide *b* est plus petite en hauteur) mais sa base est positionnée légèrement plus haut sur la couronne et est plus étendue labiolingualemment. La cuspide *b* est très légèrement linguale à la cuspide *a*. Son sommet se place sur l'axe mésiodistal de la couronne avec la cuspide cingulaire distale *d* et l'encoche portée par l'extrémité mésiale de la dent, sauf sur IRSNB RAS 92 WF où la cuspide *b* est labiale à cet axe. La cuspide *b* est compressée mésiodistalemment. Sa base s'inscrit dans une ellipse dont l'axe long correspond à l'axe labiolingual de la dent. Le sommet de la cuspide est presque à la verticale de la limite linguale de sa base. Cependant, à cause des crêtes portées par la cuspide, l'axe d'allongement de son sommet se décale dans une direction mésio-mésiolinguale. La cuspide *b* porte deux crêtes. La première crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, part disto-distolabialemment du sommet pour rejoindre la crête mésiale de la cuspide *a*, en formant un angle obtus très ouvert. La seconde crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, part mésio-mésiolingualemment du sommet pour rejoindre l'extrémité mésiale du cingulum lingual. Les flancs de la cuspide *b* sont convexes, sauf le flanc mésial qui porte soit une large surface plane (MNHN.F.SNP 119 W), soit une étroite surface concave (MNHN.F.SNP 517 W) (cuspide *b* en partie cassée sur IRSNB RAS 81 FW et IRSNB RAS 92 WF). La cuspide *c* est aussi linguale que la cuspide *b*. En vue occlusale, sa base prend une forme proche de celle d'une goutte d'eau, dont la pointe serait orientée labialemment. Le sommet de la cuspide *c* se situe presque à la verticale de la limite linguale de sa base. Le flanc lingual de la cuspide *c* est convexe avec un léger allongement mésio-mésiolingual. Le flanc labial de la cuspide *c* présente une surface plane orientée distolingualemment, sauf sur MNHN.F.SNP 517 W où elle est sensiblement concave. Les deux flancs sont séparés par deux crêtes, rectilignes en vue occlusale et en vue latérale. La première crête part mésiolabialemment du sommet pour rejoindre la crête distale de la cuspide *a*, en formant un angle obtus. La deuxième crête part distolabialemment du sommet pour rejoindre la cuspide cingulaire distale *d*.

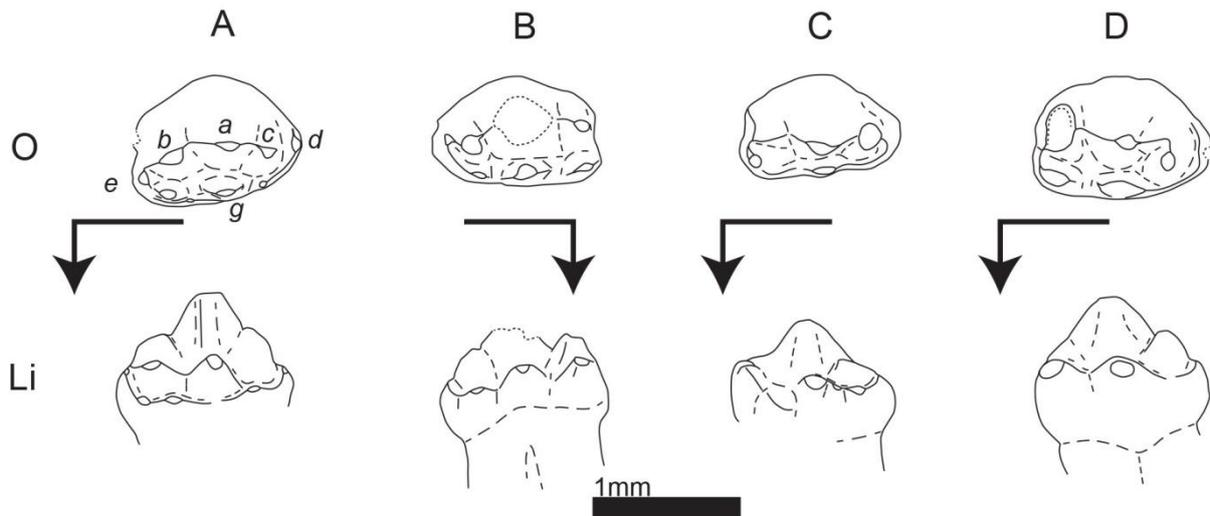


Figure 6. 7. Dessins schématiques de molariformes inférieures de *Woutersia butleri* en vues occlusale (O) et linguale (Li). **A**, SNP 517 W, droite, holotype ; **B**, SNP 119 W, gauche ; **C**, IRSNB RAS 92 WF, droite ; **D**, IRSNB RAS 81 FW, droite. Les flèches coudées indiquent l'extrémité mésiale et la face linguale pour les vues occlusale et linguale. Les lettres en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

Le cingulum est presque totalement lingual. La cuspidé cingulaire distale *d* constitue l'extrémité distale de la dent. Parmi les cuspides observées sur l'ensemble des spécimens, c'est la plus petite cuspidé. La cuspidé *d* est directement distale à la cuspidé *c* sauf sur MNHN.F.SNP 517 W et IRSNB RAS 81 FW où elle est très légèrement labiale et s'aligne avec le sommet de la cuspidé *a*. Elle se prolonge parfois labialement par un très court cingulum (MNHN.F.SNP 517 W, IRSNB RAS 81 FW). Le cingulum se poursuit lingualemment en contournant la cuspidé *c*. Le cingulum porte parfois une petite cuspidé *i*, directement linguale à la cuspidé *c* (absente sur IRSNB RAS 81 FW, à peine esquissée sur IRSNB RAS 92 WF, bien dessinée sur MNHN.F.SNP 517 W, développée sur MNHN.F.SNP 119 W). La cuspidé *i* est positionnée sensiblement plus bas que les cuspides *d* et *g*. La cuspidé cingulaire médiane *g* est directement linguale à la cuspidé *a*. La cuspidé *g* est la plus haute des cuspides cingulaires ; compressée labiolingualemment elle est presque aussi longue mésiodistalemment que la cuspidé *a*. Sur IRSNB 81 FW, IRSNB 92 WF et MNHN.F.SNP 119 W, la cuspidé *e* est directement mésiale à la cuspidé *g* et linguale à la cuspidé *b*, bien que légèrement plus mésiale que cette dernière. La cuspidé *e* est légèrement moins haute que la cuspidé *g*, mais sa base est positionnée légèrement plus haut. La cuspidé *e* est aussi longue mésiodistalemment que la cuspidé *b*. La cuspidé *e* est aussi comprimée que la cuspidé *g* mais son axe d'allongement est mésio-mésiolabial. La cuspidé *e* forme le coin mésiolingual de la couronne et reçoit la crête mésiolinguale de la cuspidé *b*. Sur MNHN.F.SNP 517 W, la cuspidé précédemment décrite est la cuspidé *e'*. La cuspidé *e* se place mésialement à l'espace

entre la cuspide *e'* et la cuspide *b*. La cuspide *e* reçoit toujours la crête de la cuspide *b* mais elle est beaucoup plus petite que la cuspide *e'*. La cuspide *e'* est pour sa part plus réduite que sur les autres spécimens. Le cingulum lingual forme une chaîne continue d'éléments sur le flanc de la couronne. L'espace le plus important dans cette chaîne se trouve entre la cuspide *g* et la cuspide *e/e'* face à l'encoche *a-b* mais la cingulum ne montre pas d'interruption claire. Le cingulum est unique sur la plupart des spécimens sauf sur MNHN.F.SNP 517 W où il se dédouble. Mésialement à la cuspide *i*, le cingulum se divise entre une branche donnant la cuspide *g* puis la cuspide *e'*, et une branche passant lingualement à ces deux cuspides puis donnant la cuspide *e*. Ce second cingulum, particulièrement fin, développe deux cuspules sous la partie distale de la base de la cuspide *e'*. Mésialement, le cingulum s'arrête en dessinant le bord lingual d'une large concavité qui occupe toute l'extrémité mésiale de la dent, le flanc labial étant dessiné par un très faible bourrelet labial.

Description des molariformes supérieures

Les trois cuspides principales forment un angle obtus presque plat, ouvert labialement, avec la cuspide centrale *A* au sommet lingual. La cuspide *A* forme la majorité du volume de la couronne. La cuspide *A* est plus de deux fois plus grande que les cuspides accessoires. Son sommet est légèrement distal au centre de la couronne. La cuspide *A* s'élève en penchant légèrement distalement, sans se recourber. Elle est nettement compressée labiolingualement et ses flancs sont essentiellement convexes. La cuspide *A* présente deux crêtes, respectivement mésiale et distale. La crête mésiale est de loin la plus longue des deux. Elle part du sommet dans une direction mésiale puis, quand elle passe sous le niveau de l'encoche *A-C*, elle se courbe labialement vers la cuspide accessoire mésiale *B*. En vue latérale, la crête mésiale est rectiligne avec un coude sur MNHN.F.SNP 88 W et concave, probablement suite à l'usure, sur MNHN.F.SNP 720. La crête mésiale est soulignée par un sillon labial qui apparaît un peu en-dessous du sommet de la cuspide *A* et descend avec une pente plus forte que la pente de la crête. Le sillon crée donc un mur sous la crête mésiale, proche de la verticale, qui grandit jusqu'au point où la crête atteint la cuspide *B*. La crête distale de la cuspide *A* est très courte et rectiligne en vue occlusale et en vue latérale. Elle descend du sommet de la cuspide *A* jusqu'à rejoindre la cuspide accessoire distale *C*. La cuspide *B* est la deuxième cuspide la plus développée de la couronne. Sa base est positionnée au même niveau que celle de la cuspide *A* et elle est fois moins haute. La cuspide *B* est la cuspide la plus labiale. Elle a une forme de cône et son sommet se projette un peu mésialement. La cuspide *B* ne porte qu'une seule crête, rectiligne en vue latérale et en vue occlusale, qui part labio-distolabiallement du sommet pour

rejoindre la crête mésiale de la cuspidé *A* en formant un angle presque plat. La cuspidé *C* est plus réduite que la cuspidé *B*. La hauteur de la cuspidé *C* est équivalente à celle de la cuspidé *B* mais sa base est nettement moins étendue. La base de la cuspidé *C* est positionnée plus haut que celle de la cuspidé *B*, ce qui place son sommet à mi-hauteur entre le sommet de la cuspidé *B* et le sommet de la cuspidé *C*. La cuspidé *C* se détache peu du flanc de la cuspidé *A*. La cuspidé *C* est alignée avec la cuspidé *A* sur l'axe mésiodistal et se projette légèrement distalement. La cuspidé *C* porte deux crêtes, rectilignes en vues occlusale et latérale. La première crête est la plus courte et part mésialement pour rejoindre la crête distale de la cuspidé *A*. La deuxième crête est plus longue et part distolabiale pour rejoindre la cuspidé cingulaire distale *D*.

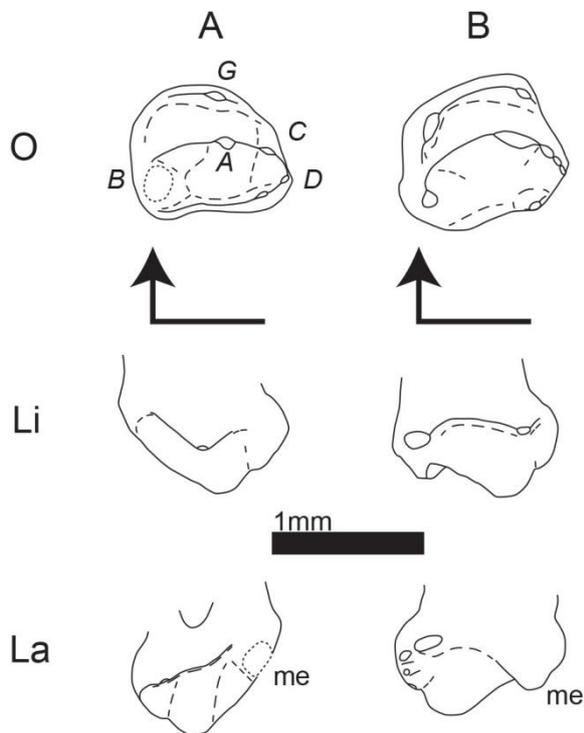


Figure 6. 8. Dessins schématiques de molariformes supérieures de *Woutersia butleri* en vues occlusales (O), labiale (La) et linguale (Li). **A**, SNP 88W, droite ; **B**, SNP 720, droite. Les flèches coudées indiquent l'extrémité mésiale et la face linguale pour les vues occlusale et linguale. « me » indique l'extrémité mésiale pour la vue labiale. Les lettres en italiques correspondent à la nomenclature des cuspidés.

Le cingulum est divisé en deux parties, linguale et labiale, qui ne se connectent jamais. La cuspidé *D* est l'une des cuspidés les plus petites de la dent mais aussi la plus distale. Elle est plus labiale que les cuspidés *A* et *C* et autant que la cuspidé *B*. Elle est reliée à la cuspidé *C* par une crête qui part mésiolingualement de son sommet. La base de la cuspidé *D* est à la même hauteur que la base de la cuspidé *C*. Le cingulum se poursuit labialement en descendant jusqu'à une cuspidé un peu plus développée que la cuspidé *D*, directement labiale à l'espace

entre l'encoche A-C et le sommet de la cuspide C. Cette cuspide est positionnée plus haut que la cuspide B sur MNHN.F.SNP 88 W et à la même hauteur sur MNHN.F.SNP 720. Mésialement à cette cuspide, le cingulum est marqué par une vallée qui se trouve dans la continuité de la vallée séparant les cuspides A et C. Le cingulum continue mésialement à cette vallée sous la forme d'un simple bourrelet horizontal. Sur MNHN.F.SNP 88 W, le cingulum descend à nouveau juste avant d'atteindre la cuspide B pour se trouver à la même hauteur que la base de cette dernière. Le cingulum contourne la base de la cuspide B pour s'arrêter labialement à son sommet sur MNHN.F.SNP 720 ou sous la face mésiolabiale de la cuspide sur MNHN.F.SNP 88 W. MNHN.F.SNP 720 présente un renflement lingual, sous la face mésiolinguale de la cuspide B qui pourrait correspondre à une cuspide E mais qui est absent sur MNHN.F.SNP 88 W. Le cingulum lingual commence juste sous la jonction des cuspides A et B avec une crête descendant de cette jonction pour rejoindre le niveau du cingulum. Sur MNHN.F.SNP 88 W, la jonction de cette crête est marquée par un renflement cingulaire. Sur MNHN.F.SNP 720, le cingulum développe une cuspide qui est un peu plus distale que le renflement de MNHN.F.SNP 88 W. Le cingulum lingual continue à descendre jusqu'à un point directement lingual à l'extrémité distale de la cuspide B, puis remonte jusqu'à la cuspide cingulaire linguale médiane G. La cuspide G est la cuspide cingulaire la mieux dessinée. La cuspide G est positionnée à la même hauteur que la cuspide D sur MNHN.F.SNP 720 ; et un peu plus haut sur MNHN.F.SNP 88 W. La cuspide G est plus distale que le sommet de la cuspide A sur MNHN.F.SNP 720 mais plus mésiale que le même sommet sur MNHN.F.SNP 88 W. Le cingulum lingual continue distalement à la cuspide G, à l'horizontale, jusqu'à disparaître sous le sommet de la cuspide C.

Commentaires sur MNHN.F.SNP 82

Sigogneau-Russell & Hahn (1995) interprètent ce spécimen comme une prémolaire supérieure de *Woutersia butleri* par comparaison avec deux molariformes supérieures de *Woutersia mirabilis* (MNHN.F.SNP 52 W et MNHN.F.SNP 426 W). MNHN.F.SNP 82 présente les mêmes caractéristiques qui avaient menées Sigogneau-Russell & Hahn (1995) à considérer MNHN.F.SNP 426 W comme une prémolaire (voir plus haut). Cependant, MNHN.F.SNP 82 présente par rapport à MNHN.F.SNP 426 W une plus forte angulation, une cuspide C mieux détachée et un patron d'usure qui la rapproche de la molariforme MNHN.F.SNP 52 W (Sigogneau-Russell & Hahn, 1995). Godefroit & Sigogneau-Russell (1999) identifient MNHN.F.SNP 82 comme une molariforme supérieure de *Kuehneotherium* (table 3 in ref.) sans commenter cette nouvelle assignation.

MNHN.F.SNP 82 est ici considérée comme une molariforme supérieure de *Kuehneotherium* cf. *oligokonos* (voir Chapitre 5). Elle diffère de toutes les molariformes supérieures de *Woutersia* par une cuspide *C* bien détachée du flanc de la cuspide *A* et un cingulum lingual beaucoup moins développé, sans aucune indication d'une élévation menant à une cuspide *G* de grande taille. Ces caractères la rapprochent des molariformes supérieures de *Kuehneotherium*. L'assignation à l'espèce *K. cf. oligokonos* découle de l'absence de la cuspide cingulaire *E* et d'un cingulum continu, fin et lisse.

Usure

Molariformes inférieures. MNHN.F.SNP 517 W et IRSNB RAS 81 FW présentent des signes d'usure légère. Les sommets de toutes les cuspides sont émoussés mais aucune facette n'est clairement définie. Cependant, MNHN.F.SNP 517 W semble montrer les traces d'une usure privilégiée sur le sommet du flanc labial de la cuspide *b*. MNHN.F.SNP 119 W semble correspondre à un stade d'usure un peu plus avancé car il présente une facette d'usure bien définie bien qu'encore réduite. Le sommet de la cuspide *c* porte une facette distolabiale « très penchée ». Le sommet de la cuspide *b* est trop abîmé pour voir si elle portait aussi une facette. IRSNB RAS 92 WF présente un stade d'usure très avancé, le flanc labial de la dent étant en partie remodelé. La cuspide *b* est fortement réduite et son flanc labial est même devenu concave du fait d'une grande facette labio-mésiolabiale « très penchée » qui couvre le flanc de la cuspide du sommet jusqu'à la base. La crête mésiale de la cuspide *a* est accompagnée labialement sur toute sa longueur par une facette mésio-mésiolabiale « verticale ». La crête distale de la cuspide *a* est accompagnée labialement sur toute sa longueur par une facette disto-distolabiale « très penchée ». La moitié supérieure du flanc labial de la cuspide *c* a été remodelée par une facette distolabiale « très penchée ». La cuspide *d* porte une facette labio-distolabiale « très penchée ». Toutes les facettes décrites sur IRSNB RAS 92 WF sont connectées les unes aux autres, formant une surface d'usure étendue sur la quasi-totalité de la longueur mésiodistale de la dent.

Molariformes supérieures. MNHN.F.SNP 88 W ne présente que des traces d'usure légère avec un émoussement de tous les sommets et un léger aplatissement de la crête mésiale de la cuspide *A* et de la crête descendant dans le cingulum lingual. MNHN.F.SNP 720 présente un état d'usure sensiblement plus avancé. Le sommet de la cuspide *B* est usé selon un plan mésiolabial « peu penchée ». Le sommet de la cuspide *A* porte une facette mésiale « horizontale ». La crête mésiale de la cuspide *A* est aplatie sur toute sa longueur par un plan d'usure penchant légèrement lingualement. Cette usure rend aussi le profil de la crête

concave. Le renflement du cingulum lingual est fortement remodelé par une facette mésio-mésiolinguale « penchée ».

Position dans la série dentaire

Dans les deux espèces de *Woutersia* décrites ci-dessus, parmi les dents inférieures et supérieures, les spécimens montrent de légères différences dans la position de la cuspide *c* ou de la cuspide *B* par rapport à la cuspide *a/A*, le développement des éléments cingulaires et le rapport longueur sur largeur. Ces différences correspondent aux variations les plus souvent utilisées pour reconnaître les différents loci d'une série dentaire. Cependant, ces différences sont trop faibles et trop sensibles à l'usure et à la variation individuelle pour permettre de reconnaître avec confiance les loci représentés par le matériel décrit ici, ou même pour distinguer clairement les dents plus mésiales des dents plus distales.

Famille *incertae sedis*

Genre *Delsatia* Sigogneau-Russell & Godefroit, 1997

Espèce-type : *Delsatia rhupotopi* Sigogneau-Russell & Godefroit, 1997, par monotypie.

Diagnose : comme pour l'espèce-type.

Distribution : Trias supérieur (Rhétien): France, Lorraine, Saint-Nicolas-de-Port (Grès « infraliasiques »).

Delsatia rhupotopi Sigogneau-Russell & Godefroit, 1997

Figs. 6.9-11

Diagnose originale (Sigogneau-Russell & Godefroit, 1997) : « primitive docodont lower molars characterized by the equality of lingual cusps *b* and *c*, linked to the main labial cusp *a* by angulated crests; by a well-developed anterior cuspule *f*, a well-defined talonid cusp *d* but no posterior basin. » Traduction par M. Debuysschere : « molaires inférieures docodontes primitives caractérisées par l'égalité des cuspidés linguales *b* et *c*, liées à la cuspide principale labiale *a* par des crêtes angulées ; par une cuspule antérieure *f* bien développée, et une cuspide du talonide *d* bien définie mais pas de bassin postérieur. »

Diagnose révisée : molariformes de type « symmétronte » qui diffèrent des Kuehneotheriidae et des Woutersiidae par une cuspide accessoire mésiale *b/B* aussi linguale que la cuspide accessoire distale *c/C* et un cingulum réduit à des cuspides isolées.

Holotype : IRSNB M 1831 (IRSNB) (Fig. 6.10), troisième molariforme inférieure droite, de Saint-Nicolas-de-Port (Trias supérieur, France).

Matériel rapporté par Sigogneau-Russell & Godefroit (1997) :

Dents inférieures : IRSNB M1832 (molariforme gauche), SNP 32, (molariforme droite) (numérotée 632 dans Sigogneau-Russell & Godefroit 1997), RAS 27 FW (prémolariforme droite), SNP 408 W (prémolariforme ? supérieure gauche).

Matériel rapporté ici :

Dents inférieures : MNHN.F.RAS 27 FW (pénultième prémolariforme droite) (Fig. 6.10), MNHN.F.SNP 32 (dernière prémolariforme droite) (Figs. 6.9, 6.10), MNHN.F.SNP 722 W (première molariforme gauche) (Fig. 6.10), IRSNB M 1832 (deuxième molariforme gauche) (Fig. 6.10)

Dents supérieures : IRSNB « non-publiée » (molariforme gauche) (Fig. 6.11B), IRSNB 99 DL (molariforme gauche) (Fig. 6.11A), IRSNB RAS 76 G (molariforme).

Matériel rejeté ici : MNHN.F.SNP 408 W (voir commentaire plus bas).

Mesures : voir tableau 6.1.

Description des prémolariformes inférieures

La cuspide centrale *a* domine très largement la couronne par sa taille. Elle forme la majorité de la couronne de la dent et l'essentiel de son flanc labial. En vue occlusale, la cuspide *a* présente un contour plutôt ellipsoïde, avec le grand axe orienté mésiodistalement. Le sommet de la cuspide *a* correspond au centre de la dent en vue occlusale. La cuspide *a* est droite en vue latérale, mais ses flancs sont asymétriques. Elle présente deux crêtes, respectivement mésiale et distale, rectilignes en vue occlusale et en vue latérale. Cependant, la crête mésiale semble légèrement courber lingualement à son extrémité mésiale. Les deux crêtes partent du sommet de la cuspide *a* et descendent jusqu'à sa base avec des pentes équivalentes. La crête distale descend légèrement moins bas que la crête mésiale. Les flancs de la cuspide *a* sont

convexes à l'exception d'une surface, légèrement concave, face à la cuspide accessoire distale *c*. Cette surface part du sommet de la cuspide *a* et descend jusqu'à la base de la cuspide en étant limitée labialement par la crête distale portée par la cuspide *a*. En descendant, elle gagne régulièrement en largeur jusqu'à rencontrer **la taille** de la cuspide *c*. La cuspide *c* est positionnée sur le côté lingual de la dent. Elle est légèrement moins développée que sur les molariformes. La cuspide *c* porte deux crêtes partant de son sommet jusqu'à sa base. La plus développée s'étend labialement puis se courbe un peu mésialement dans sa deuxième moitié pour rejoindre la crête distale de la cuspide *a* en formant un angle légèrement obtus. La deuxième crête, moins marquée, s'étend distolabialement jusqu'à rejoindre la base de la cuspide cingulaire distale *d*. Les flancs de la cuspide *c* sont convexes à l'exception d'une part d'un creux courant sur le flanc distolabial entre les deux crêtes portées par la cuspide *c*, et d'autre part du flanc mésiolabial qui est moins convexe sur la pénultième prémolariforme (MNHN.F.RAS 27 FW) et presque plan sur la dernière prémolariforme (MNHN.F.SNP 32). La cuspide accessoire mésiale *b*, présente sur le flanc mésiolabial de la couronne, est très réduite par rapport aux molariformes. La cuspide *b* est de taille équivalente à la cuspide cingulaire mésiolabiale *f* sur la pénultième prémolariforme (MNHN.F.RAS 27 FW) et elle devient plus grande sur la dernière prémolariforme (MNHN.F.SNP 32). Sur la pénultième prémolariforme (MNHN.F.RAS 27 FW), la crête mésiale de la cuspide *a* semble rejoindre la cuspide *b* directement mais la cuspide accessoire est trop réduite pour porter elle-même une crête. Sur la dernière prémolariforme (MNHN.F.SNP 32), la cuspide *b* porte deux crêtes, faiblement marquées, rectilignes en vue latérale et en vue occlusale. La première crête s'étend labialement et s'arrête à la base de la cuspide *b* sans rejoindre la crête mésiale de la cuspide *a*. La deuxième crête s'étend mésiolabialement jusqu'à la base de la couronne pour s'arrêter à l'endroit où se développe, sur les molariformes, la cuspide cingulaire mésiolinguale *e*.

Le cingulum se limite à deux cuspides cingulaires. La cuspide cingulaire mésiolabiale *f* est la plus réduite. Sa taille est équivalente à celle de la cuspide *b* sur la pénultième prémolariforme (MNHN.F.RAS 27 FW), puis elle se développe sur la dernière prémolariforme pour atteindre une taille proche de la sienne sur la première molariforme (MNHN.F.SNP 722 W). Elle est labiale au sommet de la cuspide *a* et est aussi mésiale que la cuspide *b*. La cuspide cingulaire distale *d* est plus développée que la cuspide *f* bien qu'elle présente aussi une réduction de taille par rapport aux molariformes, réduction accentuée sur la dernière prémolariforme (MNHN.F.RAS 27 FW). La cuspide *d* est complètement distale à la cuspide *c* et se place, sur l'axe labiolingual, entre les cuspides *a* et *c*.

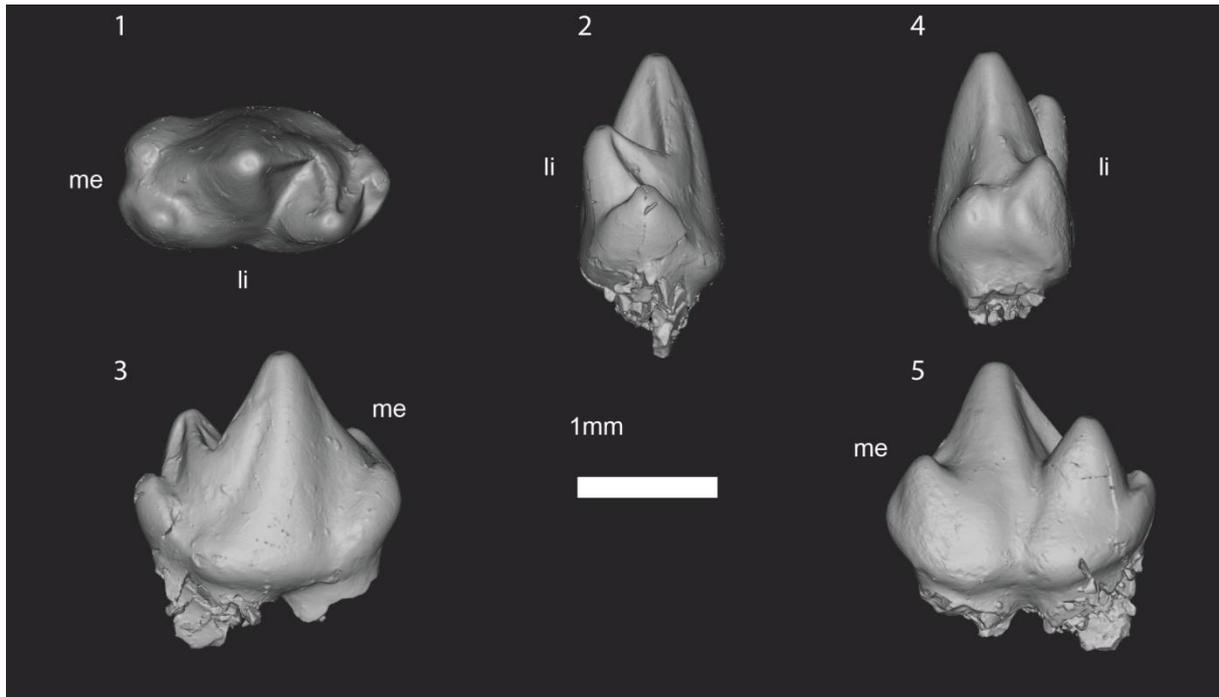


Figure 6. 9. Vues des modèles 3D d'une prémolariforme de *Delsatia rhupotopi* (SNP 32, dernière prémolariforme droite). 1, vue occlusale ; 2, vue distale ; 3, vue labiale ; 4, vue mésiale ; 5, vue linguale. « me » indique l'extrémité mésiale ; « li » indique la face linguale.

Description des molariformes inférieures

Les trois cuspides principales forment un triangle en vue occlusale, la cuspide centrale *a* se plaçant au sommet labial et les cuspides accessoires mésiale *b* et distale *c* se plaçant aux sommets linguaux. La cuspide *a* domine largement la couronne par sa taille. Elle représente la majorité du volume de la couronne et forme l'essentiel du flanc labial de la dent. Le sommet de la cuspide *a* est sensiblement mésiolabial au centre de la couronne en vue occlusale. La cuspide *a* est droite en vue latérale, mais ses flancs sont asymétriques, et elle présente un contour presque circulaire en vue occlusale. Elle présente deux crêtes, respectivement mésiale et distale, rectilignes en vues occlusale et latérale. Les deux crêtes descendent du sommet de la cuspide *a* jusqu'à la jonction avec les cuspides accessoires. La crête distale est plus longue et moins verticale que la crête mésiale. Les flancs de la cuspide *a* sont convexes à l'exception de deux surfaces qui font face aux cuspides accessoires. Ces surfaces descendent du sommet de la cuspide jusqu'à la base de la cuspide en étant limitées labialement par les crêtes portées par la cuspide *a*. En descendant, elles gagnent régulièrement en largeur jusqu'à égaler la largeur de la base de la cuspide accessoire qui leur fait face. La surface mésiale est plane tandis que la surface distale est concave. Les cuspides accessoires *b* et *c* sont positionnées directement sur le flanc lingual de la couronne. Les deux cuspides sont positionnées à la même hauteur et sont droites en vue latérale. La cuspide mésiale *b* est cependant plus proche

du sommet de la cuspide *a* à cause de la forme de cette dernière. La cuspide *b* est légèrement plus petite que la cuspide distale *c* sur les molariformes antérieures (MNHN.F.SNP 722 W) ; les deux cuspides sont de taille équivalente sur les molariformes postérieures (IRSNB M 1832, IRSNB M 1831). Les contours des cuspides accessoires sont presque circulaires. Toutefois, chaque cuspide accessoire porte une surface, plane, placée face à la cuspide *a*, en miroir des surfaces portées par cette cuspide. Chaque cuspide accessoire porte une crête, rectilignes en vues occlusale et latérale. Les crêtes descendent labialement du sommet de leur cuspide respective, jusqu'à leur jonction avec les crêtes de la cuspide *a*. Les crêtes forment ainsi, mésialement et distalement, des angles droits. Les pentes des crêtes des cuspides *b* et *c* sont nettement plus faibles que les pentes des crêtes de la cuspide *a*. La cuspide *c* porte aussi une crête distolabiale, faiblement marquée et rectiligne en vue occlusale et en vue latérale, qui la relie à la cuspide cingulaire distale *d*. Cette crête est bordée labialement par un creux dans la surface de la cuspide *c* qui court tout le long de la crête et qui s'élargit et s'approfondit en descendant. La cuspide *b* porte une crête mésiolabiale, très faiblement marquée (MNHN.F.SNP 722 W) et rectiligne en vues occlusale et latérale, qui la relie à la cuspide cingulaire mésiolinguale *e*. Cette crête est mieux exprimée sur les molariformes postérieures (IRSNB M 1832, IRSNB M 1831) et délimite, avec la crête reliée à *a*, une surface plane face à la cuspide cingulaire mésiolabiale *f*.

Le cingulum est essentiellement réduit à trois cuspides cingulaires. La cuspide cingulaire mésiolinguale *e* est la plus variable en taille. Très réduite sur les molariformes antérieures (MNHN.F.SNP 722 W), elle se développe postérieurement (IRSNB M 1832) jusqu'à atteindre une taille équivalente à celle de la cuspide cingulaire distale *d* (IRSNB M 1831). La cuspide *e* est directement mésiale à la cuspide *b* et est alignée mésiodistalement avec les cuspides *b* et *c*. La cuspide *e*, quand elle est suffisamment développée, est reliée par un court cingulum à la cuspide cingulaire mésiolabiale *f* (IRSNB M 1831). La cuspide *f* varie sensiblement en taille. Elle est subégale à la cuspide *d* sur les molariformes antérieures (MNHN.F.SNP 722W) et devient la plus grande cuspide cingulaire sur les molariformes postérieures (IRSNB M 1832, IRSNB M 1831). La cuspide *f* est positionnée aussi mésialement que la cuspide *e* tant que celle-ci est réduite (MNHN.F.SNP 722W) puis se place distalement à la cuspide *e* et mésialement à la cuspide *b* sur les molariformes plus postérieures (IRSNB M 1832, IRSNB M 1831). Sur les molariformes antérieures, elle est sensiblement labiale à la cuspide *a* (MNHN.F.SNP 722 W), puis s'aligne avec elle sur l'axe mésiodistale sur les molariformes plus postérieures (IRSNB M 1832, IRSNB M 1831). La cuspide *d* est la

plus constante en taille. Elle est distale à la cuspide *c* et se place entre les cuspides *b* et *c*, et la cuspide *a* sur l'axe labiolingual.

Position dans la série dentaire

Chez les mammifères non spécialisés, les prémolariformes se distinguent des molariformes par une simplification morphologique. Les prémolariformes présentent en général un moindre développement du cingulum et de la partie mésiale de la couronne. Même la partie distale de la couronne tend à être relativement réduite. Cette simplification morphologique implique souvent la disparition des caractères diagnostiques qui distinguent les taxons par leurs molariformes, ce qui explique le problème de l'identification des prémolariformes chez les mammaliaformes triasiques (Godefroit & Battail, 1997). De manière exceptionnelle, deux spécimens prémolariformes ont pu ici être attribués à *Delsatia rhupotopi* grâce à la présence d'un important trait diagnostique de cette espèce : un angle droit entre les crêtes reliant la cuspide centrale *a* et les cuspides accessoires *b* et *c* (uniquement distal sur MNHN.F.RAS 27 FW, distal et mésial sur MNHN.F.SNP 32).

On ne dispose de données sur la rangée dentaire complète que pour un seul mammaliaforme de type symmétronte : *Kuehneotherium* (Mills, 1984 ; Gill, 2004 et Chapitre 5). Ce taxon présente un grand nombre de dents post-canines avec six prémolariformes et six molariformes par demi-mâchoire. Autre groupe de mammaliaformes dont des séries dentaires sont connues, les morganucodontes présentent une certaine variabilité avec le plus souvent quatre ou cinq prémolariformes et quatre ou cinq molariformes (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004 et références citées). Deux prémolariformes et trois molariformes sont donc largement insuffisantes pour obtenir une image précise et représentative de la série dentaire de *Delsatia*. L'hypothèse présentée ci-après se limite donc à restituer une image plausible d'une portion de la série dentaire. Il faut aussi noter que rien ne permet de supposer que les spécimens proviennent d'un même individu.

La reconstitution composite de la série inférieure proposée (Fig. 6.10) est fondée sur les critères suivants : (I) développement de la cuspide accessoire mésiale *b* vers l'extrémité postérieure et (II) développement des éléments cingulaires vers l'extrémité postérieure. Ces critères nous permettent d'identifier dans le matériel disponible de Saint-Nicolas-de-Port la rangée dentaire inférieure partielle suivante (Fig. 6.10) :

pénultième prémolariforme : MNHN.F.RAS 27 FW ;

dernière prémolariforme : MNHN.F.SNP 32 ;

première molariforme : MNHN.F.SNP 722 W ;

deuxième molariforme : IRSNB M 1832 ;

troisième molariforme : IRSNB M 1831.

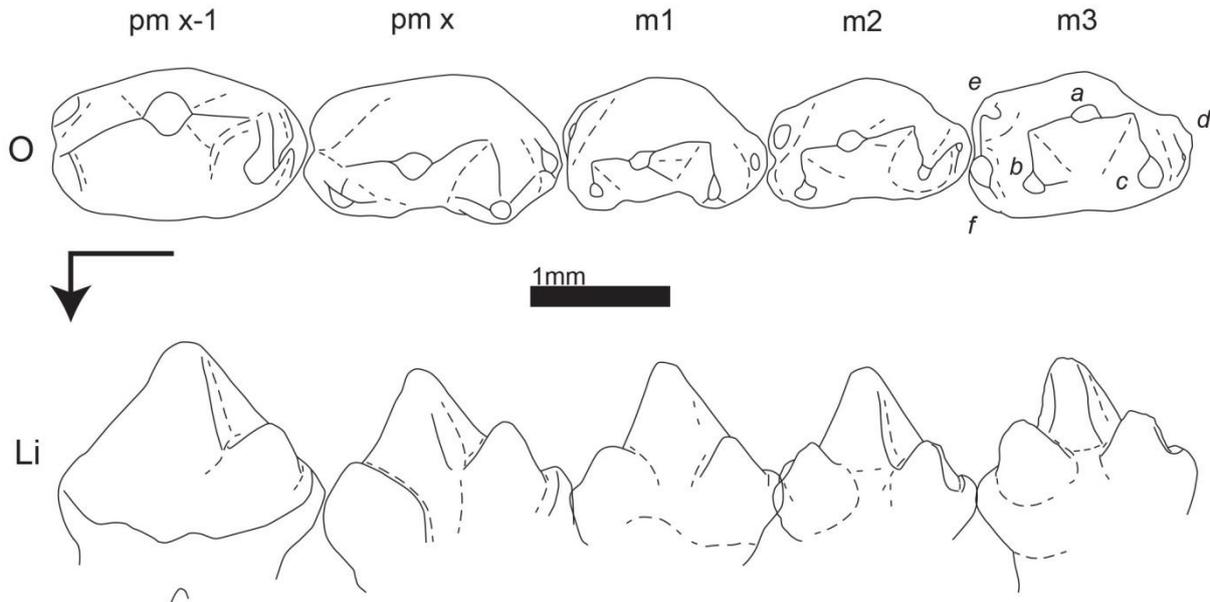


Figure 6. 10. Reconstruction composite hypothétique d'une partie de la série des postcanines inférieures droites de *Delsatia rhupotopi* en vues occlusale (O) et linguale (Li). pm x-1, RAS 27 FW ; pm x, SNP 32 ; m1, SNP 722 W ; m2, IRSNB M 1832 ; m3, IRSNB M 1831 (holotype) (SNP 722 W et IRSNB M 1832 ont été retournées pour apparaître comme des dents droites). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale pour les vues occlusale et linguale. Les lettres en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

La série dentaire inférieure partielle ainsi reconstituée correspond donc à p(2).m(3) (Fig. 6.10). Cependant la morphologie des spécimens les plus antérieurs et postérieurs donne des indications sur les dents manquantes dans cette reconstitution. Antérieurement, les premières prémolariformes ne sont souvent guère plus que des caniniformes augmentées de petits éléments distaux. Or MNHN.F.RAS 27 FW présente des éléments distaux déjà bien développés et la partie mésiale, bien qu'encore réduite, est plus qu'esquissée. On peut donc supposer que ce spécimen était précédé par au moins deux prémolariformes, voire trois. Postérieurement, IRSNB M 1831 ne présente aucune trace de la réduction qui marque souvent les molariformes ultimes. Ces dernières sont souvent plus réduites que les précédentes à cause du manque de place à l'extrémité postérieure de la mâchoire. Cette réduction ne marquant souvent que la toute dernière molariforme (exemple de *Kuehneotherium* dans Gill, 2004), il est possible qu'une seule molariforme se soit placée postérieurement à IRSNB M 1831. La plus courte série dentaire inférieure de *Delsatia rhupotopi* qui peut être identifiée d'après le matériel de Saint-Nicolas-de-Port serait donc de la forme I_?.C_?.P_{4/5}.M₄.

Commentaires sur MNHN.F.SNP 408 W

Sigogneau-Russell & Godefroit (1997) interprètent MNHN.F.SNP 408 W comme une prémolariforme supérieure de *Delsatia rhupotopi*. MNHN.F.SNP 408 W est décrit comme très proche morphologiquement de MNHN.F.RAS 426, interprétée comme une prémolariforme supérieure de *Woutersia mirabilis* par Sigogneau-Russell & Hahn (1995). Sigogneau-Russell & Godefroit (1997) listent quatre différences : « it differs by its being narrower transversally, by the stylocone not included in the cingulum, by the interruption of the labial cingulum medially and by cusp D more detached ». Parmi ces différences, seule la première est citée ailleurs dans le texte comme différenciant *Delsatia* de *Woutersia*. Le problème de l'attribution des prémolariformes chez les mammaliaformes est particulièrement délicat (Godefroit & Battail, 1997). Les prémolariformes inférieures de *Delsatia* discutées plus haut sont un cas particulier. Godefroit & Sigogneau-Russell (1999 : Fig. 2 ; Tableau 3) placent MNHN.F.SNP 408 W dans le matériel rapporté à *Kuehneotherium*, sans commenter ce changement d'interprétation.

L'identification dans le matériel inédit de possibles molariformes supérieures de *Delsatia* (voir plus bas) entre en conflit avec l'interprétation par Sigogneau-Russell & Godefroit (1997) de MNHN.F.SNP 408 W comme une prémolariforme supérieure. Les différences entre les spécimens, tant pour l'arrangement des cuspides principales que pour le développement des éléments cingulaires, sont trop importantes pour que tous appartiennent au même taxon. MNHN.F.SNP 408 W a été rapproché par l'auteur des Kuehneotheriidae par les caractères suivants : déplacement de la cuspide C moindre que celui de la cuspide B, cuspide C bien détachée de la cuspide A et un cingulum lingual relativement développé. Plus précisément, MNHN.F.SNP 408 W est rapporté à *Fluctuodon necmergo* en raison de sa taille et de la faible angulation des cuspides principales (voir Chapitre 5).

Description des molariformes supérieures

Les trois cuspides principales forment un triangle en vue occlusale, la cuspide centrale A se plaçant au sommet lingual et les cuspides accessoires mésiale B et distale C se plaçant aux sommets labiaux. La cuspide A est nettement plus grande que les cuspides accessoires et forme l'essentiel du flan lingual de la dent. Le sommet de la cuspide A est directement lingual au centre de la couronne en vue occlusale. La cuspide A est droite en vue latérale, mais ses flancs sont asymétriques, et elle présente un contour presque circulaire en vue occlusale. Elle présente deux crêtes, respectivement mésiale et distale, rectilignes en vue occlusale et en vue latérale. Les deux crêtes partent du sommet de la cuspide A et descendent jusqu'à la jonction

avec les cuspides accessoires. La crête mésiale est plus longue et moins verticale que la crête distale. Les flancs de la cuspide *A* sont convexes à l'exception de deux surfaces qui font face aux cuspides accessoires. Ces surfaces partent du sommet de la cuspide *A* et descendent jusqu'à la base de la cuspide en étant limitées lingualement par les crêtes portées par la cuspide *A*. En descendant, elles gagnent régulièrement en largeur jusqu'à rencontrer la taille de la cuspide accessoire qui leur font face. La surface distale est plane tandis que la surface mésiale est concave. Les cuspides accessoires *B* et *C* sont positionnées directement sur le flanc labial de la couronne. Les deux cuspides sont positionnées à la même hauteur et sont droites en vue latérale. Leur sommet sont à même distance du sommet de la cuspide *A*. La cuspide *B* est nettement plus petite que la cuspide *C* sur IRSNB 99 DL. La différence est plus faible sur IRSNB « non-publiée ». Les contours des cuspides accessoires sont presque circulaires. Toutefois, chaque cuspide accessoire porte une surface, plane, placée face à la cuspide *A*, en miroir des surfaces portées par cette cuspide ; sauf sur IRSNB « non-publiée » où la surface portée par la cuspide *B* est légèrement convexe. Chaque cuspide accessoire porte une crête, rectiligne en vue occlusale et en vue latérale. Les crêtes descendent lingualement (IRSNB « non-publiée ») ou médio-lingualement (IRSNB 99 DL) du sommet de leur cuspide respective jusqu'à leur jonction avec les crêtes de la cuspide *A*. Les crêtes forment ainsi, mésialement et distalement, des angles droits (IRSNB « non-publiée ») ou des angles obtus (IRSNB 99 DL). Les pentes des crêtes des cuspides *B* et *C* sont légèrement plus faibles que les pentes des crêtes de la cuspide *A* (IRSNB 99 DL) ou équivalentes (IRSNB « non-publiée »). La cuspide *C* porte aussi une crête distolinguale (IRSNB 99 DL) ou simplement distale (IRSNB « non-publiée »), faiblement marquée et rectiligne en vue occlusale et en vue latérale, qui la relie à la cuspide cingulaire distale *D*. La cuspide *B* porte une crête mésiolinguale qui la relie à la cuspide *E* sur IRSNB « non-publiée ». Les deux cuspides accessoires portent aussi sur leur flanc lingual une surface relativement plane partant de la crête les reliant à la cuspide *A* jusqu'à une limite face à la cuspide cingulaire qui leur est associée.

Le cingulum est réduit à 3 parties mésiale, distale et médio-labial. Les cuspides cingulaires mésiale *E* et distale *D* sont très variables en taille. La dernière est nettement plus développée que la première sur IRSNB 99 DL tandis que le rapport est inversé sur IRSNB « non-publiée ». Toutes deux forment l'extrémité de la dent, la cuspide *E* étant directement mésiale à la cuspide *B*, la cuspide *D* étant directement distale à la cuspide *C*. Elle forme ainsi un alignement mésiodistal de quatre cuspides. La cuspide *E* est placée au même niveau que les cuspides accessoires tandis que la cuspide *D* est placée légèrement au-dessus. Le cingulum

se développe aussi sur le flanc lingual, entre les cuspidés accessoires. Juste à côté de la base de la cuspide *B*, légèrement labialement à la cuspide, une très petite cuspide se développe en restant mésiale au sommet de la cuspide *A*. De plus, les bases des cuspidés accessoires présentent un léger renflement sur tout leur pourtour lingual.

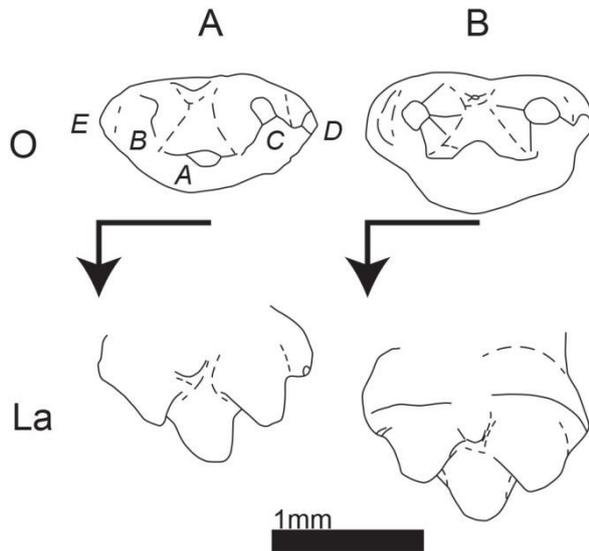


Figure 6. 11. Dessins schématiques des molariformes supérieures de *Delsatia rhupotopi* en vues occlusale (O) et labiale (La). **A**, IRSNB 99 DL, gauche ; **B**, IRSNB « non publiée », gauche. La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale pour les vues occlusale et labiale. Les lettres en italiques correspondent à la nomenclature des cuspidés.

Commentaires sur IRSNB RAS 76 G

RAS 76 G est trop abîmée pour être inclus dans la description ci-dessus. Elle est cependant associée aux deux dents décrites ici car sa morphologie générale est très proche (*contra* Godefroit & Sigogneau-Russell, 1999 : Tableau 3). La seule différence notable est la transformation des renflements labiaux des cuspidés *B* et *C* en un faible bourrelet continu. Ce bourrelet semble courir tout le long de la couronne mais le spécimen est trop abîmé pour en être sûr.

Usure

Prémolariformes inférieures. MNHN.F.RAS 27 FW porte plusieurs traces d'usure. Tous les sommets de la dent ont été arrondis par l'usure tandis que la crête distale de la cuspide *a* et la crête labiale de la cuspide *c* ont été aplanies sur toute leur longueur. Sur MNHN.F.SNP 32, La crête labiale de la cuspide *c* est sensiblement aplanie. Cette usure est associée avec une petite facette disto-distolabiale verticale sur le flanc labiale de cette crête, près de sa jonction avec la crête distale de la cuspide *a*. Le sommet de la cuspide *d* présente une facette d'usure distale « penchée ».

Molariformes inférieures. MNHN.F.SNP 722W et IRSNB M 1832 présentent le même patron d'usure. Les sommets de toutes les cuspides sont très légèrement usés, la cuspide *f* étant plus usée que les autres. La crête distale de la cuspide *a* présente une légère usure sur son flanc labial, sur toute sa longueur. Cette usure est associée à une facette disto-distolabiale, proche de la verticale, sous le flanc distal de la crête labiale de la cuspide *c*. Cette facette est sensiblement plus développée sur IRSNB M 1832.

Molariformes supérieures. IRSNB « non-publiée » est le seul spécimen présentant des traces d'usure. La crête linguale de la cuspide *B* est aplatie sur toute sa longueur selon une facette disto-distolingual « penchée » qui s'étale légèrement sur le flanc distal à la crête. La crête distale de la cuspide *A* est usée sur toute sa longueur par une facette distale « très penchée » qui s'étale lingualement en remontant la cuspide jusqu'à rejoindre la zone d'usure du sommet. Le sommet de la cuspide *A* est usé par une facette linguale « penchée ». La crête mésiale de la cuspide *A* est usée par une facette mésio-mésiolinguale « très penchée ». Cette facette reste limitée à la crête dans sa moitié inférieure puis s'élargit rapidement sur le flanc lingual de la cuspide pour rejoindre la largeur de la facette sommitale. Ces trois facettes de la cuspide *A* sont liées les unes aux autres de telle façon qu'elles forment une zone d'usure continue en forme de « U ». Le flanc distolingual de la cuspide *C* semble être en partie marqué par une facette distolinguale verticale qui s'étend aussi sur le flanc distal de la cuspide *D*.

Identification des molariformes supérieures de *Delsatia*

Jusqu'à présent, *Delsatia* n'était connu que par des éléments de la dentition inférieure, à l'exception de MNHN.F.SNP 408 W, possible prémolaire supérieure pour Sigogneau-Russell & Godefroit, 1997 (voir commentaire ci-dessus). Trois spécimens inédits sont interprétés ici comme des molariformes supérieures. Leur rapprochement avec le genre *Delsatia* se justifie par la disposition des cuspides principales qui montre des **angles droits formés par les crêtes reliant la cuspide centrale avec les cuspides accessoires.** Cependant, elles diffèrent des molariformes inférieures de *Delsatia rhupotopi* par les traits suivants : (I) une moindre différence de taille entre la cuspide centrale et les cuspides accessoires, (II) la présence d'une petite cuspide cingulaire entre les cuspides accessoires et (III) la présence d'une unique cuspide cingulaire mésiale. Parmi ces différences, la première est une différence entre molariformes inférieures et molariformes supérieures commune chez les mammaliaformes. Les deux autres différences peuvent tenir de différence entre rangées inférieure et supérieure ou entre deux espèces d'un même genre. Les patrons d'usure permettent de trancher entre ces deux possibilités. Sur IRSNB « non-publiée », la cuspide mésiale *B* montre des signes d'usure

plus importants que la cuspide distale C. Le fait que la partie mésiale de la dent porte les marques d'une usure plus intense indique que cette zone était l'objet des contacts occlusaux les plus importants. Une telle zone correspond aussi à la zone d'initiation de l'usure, autrement dit la partie de la dent entrant la première en contact avec la dent opposée. Chez les mammaliaformes, Morganucodontes comme « symmétrodontes », le premier contact entre deux dents opposées se fait par l'occlusion de la cuspide principale *a/A* sur la couronne de la dent opposée. Ce premier contact a toujours lieu sur la partie distale pour les dents inférieures et sur la partie mésiale pour les dents supérieures. Ainsi, les différences citées plus haut sont considérées ici comme relevant de différences entre dentures inférieure et supérieure.

6.3. Discussion

6.3.1. *Woutersia* et *Delsatia* parmi les mammaliaformes triasiques

La distinction générique de *Woutersia* et *Delsatia* n'a jamais été remise en question, excepté par Kielan-Jaworowska *et al.* (2004). Dans un commentaire sur la famille des Woutersiidae (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004 : p. 365), ils proposent que « it might be worth considering, at least as a null hypothesis, the possibility that they are based on teeth of the same taxon and that observed differences may be due to position in the molar series. » Gill (2004 : p. 135) reprend ce commentaire en précisant que *Delsatia* « is very similar to *Woutersia* except for a difference in the triangulation of the cusps. » Cependant, les différences entre ces deux genres sont bien plus grandes que ce que ces auteurs sous-entendent. D'une part, les cuspides accessoires de *Delsatia* sont toutes deux fortement déplacées latéralement par rapport à la cuspide centrale et sont alignées mésiodistalement ; *Woutersia* présente par contre une cuspide accessoire presque alignée avec la cuspide centrale, la deuxième cuspide accessoire étant déplacée latéralement par rapport aux deux précédentes. D'autre part, *Delsatia* ne présente pas de bourrelet cingulaire mais des cuspides individualisées, placées essentiellement aux extrémités mésiale et distale de la dent ; tandis que *Woutersia* présente un bourrelet cingulaire, relativement continu, portant un grand nombre de cuspides dont la plus développée est proche du plan médian de la dent. Ces différences dépassent largement les variations liées à la série dentaire connues chez d'autres formes « symmétrodontes », en particulier les différences de position des cuspides principales qui dépassent largement la variation de l'angulation connue le long de la série dentaire (*e.g.*, *Kuehneotherium*, voir Chapitre 5).

Dans le registre fossile du Trias supérieur, *Woutersia* et *Delsatia* sont les seules formes dites « symmétrodontes » avec *Kuehneotherium* et *Tikitherium*. Différentes

hypothèses de relations entre ces taxons ont été présentées dans l'introduction de ce chapitre. Cependant, ces hypothèses minimisent souvent les différences entre ces taxons, telles que celles de Averianov (2002) qui considère *Delsatia* comme un Kuehneotheriidae. En effet, *Delsatia* présente autant, voire plus, de différences avec *Kuehneotherium* qu'avec *Woutersia* (voir paragraphe précédent). Par ses cuspides accessoires déplacées latéralement et ses crêtes en angle droit, la couronne de *Delsatia* a une allure unique parmi les mammaliaformes triasiques connus. Pour le cingulum, la différence entre *Delsatia* et *Kuehneotherium* ne se limite pas à une discontinuité du cingulum lingual, ce cingulum est réduit aux cuspides *e/E* et *d/D* chez *Delsatia* tandis qu'il forme un bourrelet continu chez *Kuehneotherium*. À l'inverse, les relations entre les cuspides principales de *Woutersia* sont très proches des relations entre les cuspides principales de *Kuehneotherium*. Les seules différences sont que les cuspides *b* et *C* de *Woutersia* sont moins latérales que chez *Kuehneotherium*, que les cuspides principales du second sont élancées quand celles du premier sont plutôt massives, et que la cuspide *C* est bien mieux détachée de la cuspide *A* chez *Kuehneotherium*. Le cingulum permet de bien différencier *Woutersia* et *Kuehneotherium* car les cuspides cingulaires du premier sont toujours plus développées et souvent plus nombreuses que chez le second. La différence la plus marquante au niveau du cingulum est le développement de la cuspide linguale médiane chez *Woutersia*, aussi bien sur les molariformes inférieures que supérieures. Ces quelques différences justifient la distinction entre Woutersiidae et Kuehneotheriidae (voir diagnose plus haut) ; tandis que *Delsatia* ne peut être rattaché à aucune de ces familles.

Datta (2005) a comparé *Tikitherium* et *Woutersia* et montré leurs ressemblances et différences. Cependant, il n'a pas pu comparer *Delsatia* et *Tikitherium*, simplement parce que les molariformes supérieures du premier n'étaient pas connues. Il s'avère maintenant avec ce travail que les deux genres sont très différents l'un de l'autre. Parmi ces différences, on peut citer le faible développement des cuspides *B* et *C*, l'absence de la cuspide *D* et du cingulum labial et la présence du cingulum lingual chez *Tikitherium*.

6.3.2. Les prémices de la molariforme docodonte

Comme présenté dans l'introduction, *Woutersia* et *Delsatia* ont été, avec *Tikitherium*, des taxons importants dans les récentes discussions sur l'origine des docodontes.

La description de *Delsatia* comme le premier docodonte (Sigogneau-Russell & Godefroit, 1997) n'a pas reçu de réel soutien. Certains auteurs se sont opposés à cette interprétation (*e.g.* Butler, 1997 ; Averianov, 2002), tandis que d'autres ne l'acceptaient

qu'avec réserve (e.g. Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004 ; Prasad & Manhas, 2007). Sigogneau-Russell (1998, 2003) a elle-même éloigné *Delsatia* des docodontes. La description des molariformes supérieures de *Delsatia* présentée ici confirme que *Delsatia* ne possède aucun caractère distinctif commun avec les docodontes. En effet, *Delsatia* diffère de tous les docodontes connus par le fort développement de la cuspide *B*, le déplacement labial et le détachement de la cuspide *C* par rapport à la cuspide *A* et l'absence totale de cingulum lingual.

La description de spécimens inédits et la réévaluation du matériel déjà décrit de *Woutersia* permettent d'améliorer notre connaissance de ce genre. La diversité des docodontes a fortement augmenté ces dernières années (e.g. Lopatin & Averianov, 2005 ; Prasad & Manhas, 2007 ; Hu *et al.*, 2007 ; Averianov *et al.*, 2010 ; Meng *et al.*, 2015 ; Luo *et al.*, 2015), mais si *Woutersia* est presque toujours inclus dans les études phylogénétiques des docodontes, les caractères phylogénétiques eux-mêmes sont rarement rediscutés en comparant *Woutersia* avec les docodontes récemment découverts. Cela peut être l'une des explications de la grande volatilité des arbres phylogénétiques (Luo & Martin, 2007 ; Hu *et al.*, 2007 ; Averianov *et al.*, 2010). Une étude comparative exhaustive des docodontes et des formes proches permettrait de réévaluer l'apport de *Woutersia* dans ces discussions mais une étude aussi étendue dépasse le cadre de cette thèse. Certains caractères phylogénétiques reliant *Woutersia* aux docodontes seront néanmoins discutés dans le chapitre 10.

6.3.3. *L'avènement de la dent symétrique*

Le concept de Symmetrodonta fut forgé par Simpson (1925b) afin de séparer certaines formes de mammifères mésozoïques, caractérisés par trois cuspides disposées en triangle sur une couronne relativement symétrique, des Triconodonta Osborn, 1888, caractérisés par trois cuspides alignées mésiodistalement, et des Pantotheria Marsh, 1880, caractérisés par trois cuspides en triangle sur une couronne non symétrique. Dans sa composition initiale, l'ordre comprenait la famille des Spalacotheriidae Marsh, 1887, incluant elle-même *Spalacotherium* Owen, 1854 et *Tinodon* Marsh, 1879, la famille des Amphidontidae Simpson, 1925a, incluant *Amphidon* Simpson, 1925a, et le genre *incertae sedis* *Peralestes* Owen, 1871. Ultérieurement, l'ordre a été agrandi avec l'ajout de nouveaux taxons, tels que *Kuehneotherium* (Kermack *et al.*, 1956) et *Woutersia* (Sigogneau-Russell, 1983a). Cet agrandissement s'est accompagné d'un assouplissement de la diagnose de l'ordre qui fut bientôt réduite à la disposition en triangle des cuspides. Toutefois, ce caractère est aussi considéré comme la caractéristique

fondamentale du groupe des Holotheria Wible, Rougier, Novacek, McKenna & Dashzeveg, 1995 (voir aussi Hopson, 1994). La généralisation de l'utilisation de l'analyse cladistique a largement battu en brèche la reconnaissance de Symmetrodonia en tant que groupe monophylétique. Si Prothero (1981) retrouve un clade Symmetrodonia réduit à la composition de Simpson (1925b), les études les plus récentes retrouvent un groupe paraphylétique, voire polyphylétique, quelle qu'en soit la définition, avec la présence de groupes intercalaires tels que les eutriconodontes et les multituberculés (e.g. Luo *et al.*, 2002, 2011). De plus, la position de certains taxons peut fortement changer selon les études (e.g. *Tinodon* in Luo *et al.*, 2007 contre Rougier *et al.*, 2012). Pour ces raisons, le terme de « symmétrodontes » n'est plus compris que comme un grade morphologique toujours utilisé pour discuter de taxons dont les relations phylogénétiques restent mal comprises (e. g. Averianov, 2002 ; Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004).

Il est intéressant de noter que *Delsatia* correspond parfaitement à la définition initiale des « symmétrodontes ». En effet, les cuspidés principales forment un triangle presque parfaitement symétrique par rapport au plan médian de la dent. Pour la couronne dans son ensemble, cette symétrie n'est perturbée que par la présence de la cuspide *f* sur les inférieures et le déplacement de la cuspide cingulaire médiane sur les supérieures. En cela, *Delsatia* se distingue de *Kuehneotherium* et *Woutersia*, qui ont été considérés comme des « symmétrodontes » au prix d'une modification de la définition du groupe qui l'a amenée à se confondre avec celle des Holotheria (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004). *Delsatia* peut donc être considéré comme le plus ancien « symmétrodontes » connu, dans le sens historique du terme.

La question qui se pose à ce stade est : à l'image de *Woutersia* pour les docodontes, *Delsatia* peut-il être considéré comme un précurseur de tout ou partie des « symmétrodontes » plus récents ? La question est paradoxale en l'absence d'un clade Symmetrodonia consensuel ; mais dans la mesure où les relations phylogénétiques des « symmétrodontes » entre eux et avec les autres groupes ne font pas l'objet d'un consensus, et sont en réalité très peu discutées, cette question doit être posée. Une difficulté rencontrée pour tenter de répondre à cette question est l'absence de *Delsatia* dans l'essentiel des analyses phylogénétiques. Quelques études s'intéressant aux relations entre docodontes intègrent *Delsatia*, mais elles n'abordent pas ses relations avec les « symmétrodontes » (e.g. Luo & Martin, 2007). Les apports de *Delsatia* dans une étude phylogénétiques seront discutés dans le chapitre 10.

En préambule au test cladistique, il est tout de même possible de mettre en lumière les principales ressemblances et différences morphologiques entre *Delsatia* et certaines formes « symmétrodontes ». Sigogneau-Russell (1998) et Averianov (2002) ont suggéré une possible

relation de parenté entre *Delsatia* et *Shuotherium*. Ce dernier a plusieurs fois été présenté comme un « symmérodonte » (Hopson, 1997 ; McKenna & Bell, 1997) mais le consensus actuel le rapproche des Australosphenida Luo, Cifelli & Kielan-Jaworowska, 2001 (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004). Ce rapprochement entre *Delsatia* et *Shuotherium* est fondé sur le développement de la cuspidé cingulaire *f* et les angles droits formés par les crêtes reliant les cuspidés principales. La comparaison montre clairement que les cuspidés principales forment une structure très semblable chez ces deux genres, non seulement par les crêtes en angle droit mais aussi par les tailles relatives, les positions et le détachement des cuspidés les unes par rapport aux autres. Rien ne nous empêche de penser que le pseudo-talonide de *Shuotherium* puisse dériver des cuspidés *e* et *f*, comme on considère souvent que le talonide des formes tribosphéniques aurait dérivé de la cuspidé *d* (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004 et références citées). La principale différence entre les molariformes inférieures de *Delsatia* et *Shuotherium*, à l'exception du pseudo-talonide, est la présence d'un bourrelet cingulaire linguale chez *Shuotherium*. A l'inverse des molariformes inférieures, les molariformes supérieures attribuées à *Delsatia* et à *Shuotherium* sont très différentes, avec le développement du pseudo-protocône, l'alignement de la cuspidé accessoire distale avec la cuspidé centrale, la réduction de la cuspidé accessoire mésiale et la présence de bourrelets cingulaires continus chez *Shuotherium* (Sigogneau-Russell, 1998 ; Wang *et al.*, 1998). Globalement, la molariforme supérieure de *Shuotherium* ressemble plus à la molariforme supérieure d'un docodonte ou d'une forme tribosphénique. Cependant, ce grand écart morphologique n'interdit pas d'envisager une parenté relativement étroite entre *Delsatia* et *Shuotherium*. Pour faire un nouveau parallèle avec l'hypothèse « classique » de l'évolution de la molariforme tribosphénique (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004 et références citées), il est possible que le plan de la molariforme supérieure ait été bouleversé suite au développement du pseudo-protocône, lui-même consécutif à la mise en place du pseudo-talonide, tandis que la molariforme inférieure ne se modifierait que par l'ajout d'un bassin. Ainsi la molariforme inférieure aurait conservé une forme plésiomorphique tandis que la molariforme supérieure serait remaniée par ses nouvelles fonctions. Il faut aussi rappeler que *Shuotherium* est connu au Jurassique supérieur et au Crétacé inférieur alors que *Delsatia* n'est connu qu'au Trias supérieur. La quasi-totalité du Jurassique, soit une cinquantaine de millions d'années, séparant ces deux taxons, un lien d'ascendance impliquerait l'existence de formes intermédiaires qui ne sont pas connues ou qui ne sont pas encore reconnues comme telles.

La ressemblance entre les molariformes inférieures de *Delsatia* et celles des Spalacotheriidae se limite presque à la disposition des cuspidés principales en triangle (Cifelli

& Madsen, 1999 ; Osborn, 1888 ; Simpson, 1928). Les cuspides principales de *Delsatia* sont nettement moins hautes relativement à leur base et mieux individualisées les unes par rapport aux autres. Les cuspides accessoires sont plus espacées l'une de l'autre et ne dessinent pas un grand V entre elles en se projetant mésialement et distalement. *Delsatia* diffère aussi par la présence de la cuspide *f* et l'absence de bourrelets cingulaires lingual et labial. Enfin, les crêtes ne forment pas d'angles droits chez les Spalacotheriidae. L'écart morphologique entre les molariformes supérieures est encore plus marqué qu'entre les molariformes inférieures.

Delsatia présente certains points communs avec *Gobiotheriodon* (Trofimov, 1980 ; Trofimov, 1997), « un symmérodonte » *incertae sedis* du Crétacé inférieur de Mongolie (Averianov, 2002). Les molariformes inférieures de *Gobiotheriodon* présentent des cuspides principales de tailles relatives et de positions équivalentes à ce qui est observé chez *Delsatia*, ainsi que des crêtes en angle droit (sauf sur m4, Averianov, 2002 : Fig. 4). Elles diffèrent par la présence d'un court cingulum lingual et d'une cuspide *f* très réduite, si elle est présente (Averianov, 2002). En revanche, les molariformes supérieures diffèrent fortement. Celles de *Gobiotheriodon* portent de nombreuses cuspides peu détachées les unes des autres et disposées en demi-cercle sur une couronne bordée par des bourrelets cingulaires lingual et labial.

Les molariformes inférieures de *Zhangheotherium* Hu, Wang, Luo & Li, 1997, un Trechnotheria McKenna, 1975 du Crétacé inférieur de Chine, ressemblent à celles de *Delsatia* : cuspides principales formant un triangle symétrique, reliées entre elles par des crêtes en angle droit, cuspides accessoires bien séparées et absence de bourrelet cingulaire (Hu *et al.*, 1998). Cependant, elles diffèrent par l'absence de cuspide *f*. Les molariformes supérieures de *Zhangheotherium* et du deuxième zhangheotheriidé *Maotherium* Rougier, Ji & Novacek, 2003a sont en revanche très différentes. Les molariformes supérieures de ces deux taxons sont en effet dominées par un triangle formées par 5 cuspides, des crêtes les reliant directement (Rougier *et al.*, 2003a).

6.4. Conclusion

Le réexamen des spécimens déjà connus et la description de spécimens inédits a approfondi notre connaissance de *Woutersia* et *Delsatia*. *Delsatia* reçoit l'apport le plus important avec la reconnaissance de probables molariformes supérieures et la proposition d'une hypothèse de reconstruction de la rangée dentaire. Ces nouvelles descriptions ont aussi permis de mettre en avant l'importance des différences entre *Delsatia* et les docodontes, mettant en doute la

6. *Woutersia* et *Delsatia*

possibilité d'une relation de parenté étroite entre ces deux taxons. Par ailleurs, les ressemblances entre *Woutersia* et les docodontes sont confirmés. Le genre **Delsatia** est aussi brièvement comparé à plusieurs autres taxons « symmétrodontes » plus récents, dont une forme proche des Australosphenida et des Trechnotheria. Ces comparaisons ont mis en avant les principales ressemblances et différences morphologiques mais elles ne suffisent pas. Cette discussion ne pourra être poursuivie sans s'appuyer sur une analyse phylogénétique comprenant *Woutersia*, *Delsatia* et l'ensemble des groupes qui leur sont supposés apparentés, dont les représentants de l'ancien clade Symmetrodongta.

6.5. Extended abstract

Introduction

The type-species *Woutersia mirabilis* Sigogneau-Russell, 1983a and the referred species *Woutersia butleri* Sigogneau-Russell & Hahn, 1995 have been described on 13 isolated upper and lower postcanine teeth from Saint-Nicolas-de-Port. *Woutersia* was considered as a Kuehneotheriidae Kermack, Kermack & Musset, 1968 (Sigogneau-Russell, 1983a), but was later shifted to its own monotypic family Woutersiidae Sigogneau-Russell & Hahn, 1995. *Woutersia* is known from another locality, Varangéville, which is close to Saint-Nicolas-de-Port.

Delsatia rhupotopi Sigogneau-Russell & Godefroit, 1997 was described on five isolated lower postcanine teeth and considered as the oldest known docodont by Sigogneau-Russell & Godefroit (1997).

Woutersia and *Delsatia* are often compared in the discussions on the origin of later mammaliaform, such as especially docodonts. Butler (1997) considered *Woutersia* as a docodont and *Delsatia* as a “symmetrodon”. Sigogneau-Russell (1998) suggested that *Delsatia* could be a closely related form to *Shuotherium* Chow & Rich, 1982. Averianov (2002) supported views of Sigogneau-Russell (1998) and considered *Woutersia* as a “structurally antecedent” to docodonts but not as a docodont, and *Delsatia* as a Kuehneotheriidae. Sigogneau-Russell (2003) considered “unsatisfactory” the hypothesis of relationships of *Woutersia* and *Delsatia* with docodonts. At last, *Woutersia* and *Delsatia* were integrated in several phylogenetic studies of docodonts with different results (Fig. 6.1) (Averianov *et al.*, 2010; Luo & martin, 2007; Meng *et al.*, 2015).

Systematic paleontology

We provide revision of diagnoses and hypodigms of the family Woutersiidae, the genus *Woutersia* and the species *W. mirabilis* and *W. butleri* (see below). In *Woutersia mirabilis*, the tooth MNHN.F.SNP 426 W is interpreted as a possible upper premolar, and the interpretation of the tooth MNHN.F.SNP 719 is discussed

Mammaliaformes Rowe, 1988

Order *incertae sedis*

Family **Woutersiidae** Sigogneau-Russell & Hahn, 1995

Type-Genus: *Woutersia* Sigogneau-Russell, 1983, by monotypy.

Emended diagnosis: As for the type-genus.

Genus *Woutersia* Sigogneau-Russell, 1983

Type-species: *Woutersia mirabilis* Sigogneau-Russell, 1983

Referred species: *Woutersia butleri* Sigogneau-Russell & Hahn, 1995

Emended diagnosis: “symmetrodont” molariform which differs from Kuehneotheriidae by a central cusp *a/A* less high relative to the base surface, lingual cingular cusps *e* and *g* nearly as large as accessory cups *b* and *c*, an accessory cusp *C* little detached from the central cusp *A* and distally tilted, a mediolingual cingular cusp *g/G* well-developed, and a larger labiolingual width but a smaller length/width ratio. *Woutersia* differs from *Delsatia* by a mesial accessory cusp *b* almost aligned mesiodistally with the central cusp *a* but not aligned mesiodistally with the distal accessory cusp *c*, and a developed upper lingual cingulum. *Woutersia* differs from *Tikitherium* by a mesial accessory cusp *B* more developed and slightly lower on the crown than the distal accessory cusp *C*, and a mediolingual cingular cusp *G* closer to the central cusp *A*. *Woutersia* ~~and~~ differs from *Shuotherium* and docodonts by the absence of a pseudo-talonid on the mesial extremity of the lower molariforms.

Woutersia mirabilis Sigogneau-Russell, 1983

Figs. 6.2-4.

Emended diagnosis: *W. mirabilis* differs from *W. butleri* by mesiodistally longer lower and upper molariforms (Tab. 6.1; Fig. 6.5), a more developed lower mesiolabial cingulum, a simpler lower lingual cingulum, and the presence of the mesolingual cingular cusp *E*.

Holotype: MNHN.F.SNP 101 (Figs. 6.2A, 6.3A), left lower molariform, from Saint-Nicolas-de-Port (Upper Triassic, France).

Referred material:

Upper ?premolariform: MNHNF. SNP 426 W (left) (Fig. 6.4C)

Upper molariforms : MNHN.F.SNP 52 W (right) (Figs. 6.2B, 6.4A), MNHN.F.RAS 884 (right) (Fig. 6.4B), ?MNHN.F.SNP 719 (right) (Figs. 6.2C, 6.4D), MNHN.F.SNP 674 (SNP 74 in Sigogneau-Russell, 1983 and Sigogneau-Russell & Hahn, 1995) (right), MNHN.F.SNP 102 W (right), MNHN.F.SNP 721 (right)

Lower molariforms : MNHN.F.RAS 706 (right) (Fig. 6.3B), MNHN.F.RAS 9 (right) (Fig. 6.3C), IRSNB « sans numéro » (right) (Fig. 6.3D)

Woutersia butleri Sigogneau-Russell & Hahn, 1995

Figs. 6.6-8

Emended diagnosis: *W. butleri* differs from *W. mirabilis* by mesiodistally shorter lower and upper molariforms (Tab. 6.1; Fig. 6.5), a less developed lower mesiolabial cingulum, a more complex lower lingual cingulum, and the absence of the mesolingual cingular cusp *E*.

Holotype: MNHN.F.SNP 517 (Fig. 6.6A, 6.7A), right lower molariform, from Saint-Nicolas-de-Port (Upper Triassic, France).

Referred material:

Upper molariforms: MNHN.F.SNP 88 W (right) (Figs. 6C, 8A), MNHN.F.SNP 720 (right) (Figs. 6.6D, 6.8B)

Lower molariforms: MNHN.F.SNP 119 W (left) (Figs. 6.6B, 6.7B), IRSNB RAS 92 WF (right) (Fig. 6.7C), IRSNB RAS 81 FW (right) (Fig. 6.7D).

The genus *Delsatia* and the type-species *D. rhupotopi* are confirmed as Mammaliaformes **incertae sedis** with a revision of the diagnoses and hypodigm. Several specimens are identified as most likely upper molariforms (Fig. 6.11), and a partial reconstruction of the lower postcanine row is proposed and discussed (Fig. 6.10).

Family *incertae sedis*

Genus *Delsatia* Sigogneau-Russell & Godefroit, 1997

Type-species: *Delsatia rhupotopi* Sigogneau-Russell & Godefroit, 1997, by monotypy.

Diagnosis: As for the type-species.

Delsatia rhupotopi Sigogneau-Russell & Godefroit, 1997

Figs. 6.9-11

Emended diagnosis: “symmetrodont” molariforms which differ from those of Kuehneotheriidae and Woutersiidae by a mesial accessory cusp *b/B* as lingual as the distal accessory cusp *c/C*, and a reduced cingulum at isolated cusps.

Holotype: IRSNB M 1831 (IRSNB) (Fig. 6.10), third right lower molariform, from Saint-Nicolas-de-Port (Upper Triassic, France).

Referred material:

Lower teeth: MNHN.F.RAS 27 FW (penultimate right premolariform) (Fig. 6.10), MNHN.F.SNP 32 (ultimate right premolariform) (Figs. 6.9, 10), MNHN.F.SNP 722 W (first left molariforme) (Fig. 6.10), IRSNB M 1832 (second left molariform) (Fig. 6.10)

Upper teeth: IRSNB « non-publiée » (left molariform) (Fig. 6.11B), IRSNB 99 DL (left molariform) (Fig. 6.11A), IRSNB RAS 76 G (molariform).

Discussion

The generic distinction of *Delsatia* and *Woutersia* is confirmed. Comparison with other Triassic “symmetrodon” mammaliaformes shows that *Woutersia* shares some morphological characters with Kuehneotheriidae, while *Delsatia* does not come close to any of them.

Resemblances between *Woutersia* and docodonts are confirmed. The description of new material from Saint-Nicolas-de-Port highlights differences between *Delsatia* and docodonts, and casts some doubts on close relationships between these two taxa. Even if the taxon “symmetrodon” is not used as a clade anymore, it is interesting to note that *Delsatia* matches closely the initial definition of Symmetrodon Simpson, 1925b. Consequently, *Delsatia* was compared with some later “symmetrodon” mammaliaformes to understand its relationships. The lower molariforms of *Delsatia* share some characters with those of *Shuotherium*, *Gobiotheriodon* (Trofimov, 1980 ; Trofimov, 1997) and *Zhangheotherium* Hu, Wang, Luo & Li, 1997, but not with Spalacotheriidae Marsh, 1887. However, upper molariforms are not as similar.

The understanding of the taxonomic relationships of *Delsatia* and *Woutersia* lacks a devoted phylogenetical analysis including these genera and all supposed close relatives. This discussion is resumed in the chapter 10.

Chapitre 7

Thomasia

7.1. Introduction

« This one of the most troublesome and least known of mammalian families » (Simpson, 1928 : p. 53). C'est par ces mots que Simpson (1928) introduit la première synthèse sur les dents isolées du Trias supérieur d'Europe que nous regroupons aujourd'hui sous le genre *Thomasia* Poche, 1908. Si 87 ans plus tard, le groupe des haramiyides contient 13 genres, étendant son extension stratigraphique et géographique, dont plusieurs sont connus par des rangées dentaires complètes et des éléments crâniens et postcrâniens (voir 7.1.1. Contexte historique, plus bas), les mots de Simpson (1928) sont toujours d'actualité. En effet, les découvertes de ces dernières décennies, si elles ont confirmé certaines hypothèses, ont alimenté sans forcément les éclairer les débats sur la morphologie fonctionnelle et les relations phylogénétiques du groupe (voir 7.5. Discussion, plus bas). Les questions de phylogénie tournent essentiellement autour de la monophylie du groupe, ses relations avec les autres mammaliaformes triasiques et ses relations avec les multituberculés.

Pendant presque 150 ans, les dents isolées de *Thomasia* ont été le seul support des discussions sur les haramiyides. Plus particulièrement, l'abondant matériel de Saint-Nicolas-de-Port, dont plusieurs centaines de spécimens ont été décrits **pas** Sigogneau-Russell (1989a), a fourni les éléments de base à la révision de Butler & MacIntyre (1994) qui a fondé la taxonomie du genre *Thomasia* telle qu'elle est acceptée actuellement et posé le cadre de description et d'interprétation pour tous les autres fossiles d'haramiyides. Cependant, l'étude du matériel de Saint-Nicolas-de-Port est loin d'être achevée. Le statut taxonomique des spécimens reste flou et les discussions sur le fonctionnement de l'appareil masticatoire et sur les relations phylogénétiques des haramiyides du Trias ne progressent presque plus depuis des années ; bien que les travaux de Zheng *et al.* (2013) et Bi *et al.* (2014) ont en partie relancé le débat sur la phylogénie.

Le but de ce chapitre est de réévaluer le matériel de Saint-Nicolas-de-Port dans le nouveau cadre taxonomique des haramiyides afin de poser les bases permettant de replacer *Thomasia* dans les interprétations morpho-fonctionnelles et les analyses phylogénétiques. Pour les besoins de la discussion, il est fait une distinction entre « *Thomasia* » qui se réfère de manière habituelle au taxon tel qu'il est accepté plus bas et « 'Thomasia' » qui se réfère à un méta-taxon comprenant l'ensemble du matériel précédemment rapporté au genre *Thomasia*.

7.1.1. Contexte historique

En 1847, Plieninger crée *Microlestes antiquus* sur la base de quelques dents isolées du Trias supérieur d'Allemagne. Par la suite, Huene (1933) décrit de nouveaux spécimens de cette région, ainsi que plus récemment Clemens & Martin (2014) (voir Clemens, 1980 et Clemens & Martin, 2014 pour un historique des fouilles, des localités et du matériel). Owen (1871) décrit *Microlestes moorei* sur la base de dents isolées venant de la carrière de Holwell, dans le Trias supérieur d'Angleterre ; matériel redécrit et complété par Butler & MacIntyre (1994). Poche (1908) propose *Thomasia* pour remplacer *Microlestes*, non disponible ; *Plieningeria* proposé par Krausse (1917) en est un synonyme junior. Simpson (1947) propose *Haramiya* pour remplacer *Microcleptes*, non disponible, créé par Simpson (1928) dans une recombinaison de *Microlestes moorei* et crée la famille des Haramiyidae. Peyer (1956) publie les premières descriptions de dents isolées d'haramiyides venant de Hallau, dans le Trias supérieur de Suisse, lesquelles seront complétées par Clemens (1980). Pacey (1978) décrit une dent isolée d'haramiyide venant de Pant Quarry, dans le Jurassique inférieur du Pays de Galles ; le reste du matériel est décrit par Clemens (2007). Sigogneau-Russell (1978) signale la présence de dents isolées d'haramiyides dans l'ancienne carrière de Saint-Nicolas-de-Port, dont la plupart sont décrites dans sa monographie (Sigogneau-Russell, 1989a). Wouters *et al.* (1985a) décrivent une dent d'*Haramiya* découverte à Habay-la-Vieille, dans le Trias supérieur de Belgique ; puis Delsate (1995) décrit une deuxième dent du même gisement. Cuny (1993a) décrit une dent isolée de *Thomasia* venant de Boisset, dans le Trias supérieur de France. Godefroit (1997) décrit trois dents isolées d'haramiyides venant de Varangéville, dans le Trias supérieur de France. Enfin, Godefroit *et al.* (1998) décrivent plusieurs dents d'haramiyides venant de Syren, dans le Trias supérieur du Luxembourg.

Le tableau 7.1 synthétise les données principales sur les autres genres d'haramiyides. Contrairement à *Thomasia*, ils ne sont pas connus depuis plus de 30 ans. Toutefois, la plupart d'entre eux ne sont également représentés que par des dents isolées. La seule exception est *Hypsiprymnopsis* Dawkins, 1864, rapproché de *Microlestes* par Owen (1871) mais dont l'unique spécimen est depuis longtemps perdu (Simpson, 1928). *Theroteinus* Sigogneau-Russell, Frank & Hemmerlé, 1986 est décrit sur la base de dents isolées venant de Saint-Nicolas-de-Port (voir Chapitre 8). *Eleutherodon* Kermack, Kermack, Lees & Mills (1998) est décrit sur la base de dents venant de Kirtlington et de Waton Cliff, dans le Jurassique moyen d'Angleterre. *Millsodon* Butler & Hooker (2005) et *Kirtlingtonia* Butler & Hooker (2005) proviennent des mêmes gisements. *Staffia* Heinrich (1999) est décrit sur la base d'une dent

isolée venant du site Jg (Wj) de Tendaguru, dans le Jurassique supérieur de Tanzanie ; à laquelle s'est ajouté un nouveau matériel décrit par Heinrich (2001). Heinrich (2004) renomme *Staffia*, non disponible, en *Allostaffia*. *Sineleutherus* Martin, Averianov & Pfretzschner (2010) est décrit sur la base de dents venant de Liuhuanguo, dans le Jurassique supérieur de Chine. Averianov *et al.* (2011) signalent le genre dans la carrière de Berezovsk, dans le Jurassique moyen de Russie. Parmi les possibles spécimens d'haramiyides, on compte aussi une dent découverte par Jenkins *et al.* (1983) dans la Gold Spring Quarry 1, du Jurassique inférieur d'Arizona ; et *Avashishta* Anantharaman, Wilson, Das Sarma & Clemens (2006) décrit sur la base d'une dent découverte près de Bacharam, dans le Crétacé supérieur d'Inde.

Tableau 7. 1. Inventaire taxonomique des genres d'haramiyides avec leurs auteurs, le matériel publié et leurs origines géographiques et stratigraphiques.

Taxons	Auteurs	Matériel	Origine
<i>Hypsiprymnopsis</i>	Dawkins, 1864	Une dent isolée (perdue)	Angleterre Trias supérieur
<i>Theroteinus</i>	Sigogneau-Russell, Frank & Hemmerlé, 1986	Plus d'une dizaine de dents isolées	France Trias supérieur
<i>Haramiyavia</i>	Jenkins, Gatesy, Shubin & Amaral, 1997	Éléments crâniens et postcrâniens	Groenland Trias supérieur
Haramiyide indet.	Jenkins, Crompton & Downs, 1983	Une dent isolée	Arizona Jurassique inférieur
<i>Eleutherodon</i>	Kermack, Kermack, Lees & Mills, 1998	Plus d'une dizaine de dents isolées	Angleterre Jurassique moyen
<i>Millsodon</i>	Butler & Hooker, 2005	Trois dents isolées	Angleterre Jurassique moyen
<i>Kirlingtonia</i>	Butler & Hooker, 2005	Trois dents isolées	Angleterre Jurassique moyen
<i>Megaconus</i>	Zhou, Wu, Martin & Luo, 2013	Un squelette sub-complet	Chine Jurassique moyen
<i>Arboroharamiya</i>	Zheng, Bi, Wang & Meng, 2013	Un squelette sub-complet	Chine Jurassique moyen ou supérieur
<i>Sineleutherus</i>	Martin, Averianov & Pfretzschner, 2010	Plus d'une dizaine de dents isolées	Chine, Russie Jurassique moyen et supérieur
<i>Shenshou</i>	Bi, Wang, Guan, Sheng & Meng, 2014	Quatre squelettes sub-complets	Chine Jurassique supérieur
<i>Xianshou</i>	Bi, Wang, Guan, Sheng & Meng, 2014	Deux squelettes sub-complets	Chine Jurassique supérieur
<i>Allostaffia</i>	(Heinrich, 2004)	Trois dents isolées	Tanzanie Jurassique supérieur
<i>Avashishta</i>	Anantharaman, Wilson, Das Sarma & Clemens, 2006	Une dent isolée	Chine Crétacé supérieur

Seuls cinq genres d'haramiyides sont connus par des spécimens plus complets. *Haramiyavia* Jenkins, Gatesy, Shubin & Amaral, 1997 est connu par des dentaires, un prémaxillaire, un maxillaire et des éléments crâniens et postcrâniens ($I^2.C^2.P^2.M^3/I_4.C_1.P_4.M_3$) venant de Jameson Land, dans le Trias supérieur du Groenland. Les autres genres viennent du Jurassique moyen ou supérieur de Chine et sont représentés par des squelettes sub-complets : *Megaconus* ($I^2.C^0.P^2.M^3/I_1.C_0.P_2.M_3$) Zhou, Wu, Martin & Luo, 2013 du site de Daohugou ; *Arboroharamiya* ($I^1.C^0.P^2.M^2/ I_1.C_0.P_1.M_2$) Zheng, Bi, Wang & Meng, 2013 du site de Mutoudeng ; *Shenshou* ($I^1.C^0.P^2.M^2/ I_1.C_0.P_1.M_2$) Bi, Wang, Guan, Sheng & Meng, 2014 et *Xianshou* ($I^2.C^0.P^2.M^2/ I_1.C_0.P_1.M_2$) Bi, Wang, Guan, Sheng & Meng, 2014 du site de Daxishan.

Du fait de l'ancienneté de *Thomasia*, les discussions sur les haramiyides ont essentiellement tourné autour de cet unique genre, puis ont été étendues progressivement aux autres genres. Une retranscription de l'ensemble des débats ne serait pas pertinente ici car elle dépasserait très largement le cadre de la discussion à venir. Il est toutefois intéressant de mettre en avant les travaux clés que sont : la première synthèse systématique de Simpson (1928) ; la description de l'usure chez *Thomasia* et *Haramiya* par Parrington (1947) et Hahn (1973) ; la monographie sur le matériel de Saint-Nicolas-de-Port de Sigogneau-Russell (1989a) ; la redéfinition du genre *Thomasia* et de ses espèces par Butler & MacIntyre (1994) ; les dernières synthèses systématiques de Butler (2000) et Hahn & Hahn (2006) ; la description de l'usure chez *Arboroharamiya* de Meng *et al.* (2014) ; et les dernières phylogénies de Zheng *et al.* (2013), Zhou *et al.* (2013) et Bi *et al.* (2014).

7.2. Matériel et méthodes

7.2.1. Matériel

La structure de la collection étudiée a déjà été détaillée dans la partie introductive de ce manuscrit (voir Chapitre 3). Cependant, il est important de souligner certains points de la démarche suivie dans l'étude du matériel rapporté à 'Thomasia'.

Premièrement, il existe une importante différence de traitement entre le matériel conservé à Paris et le matériel conservé à Bruxelles. Le matériel conservé à Bruxelles a été observé en premier, durant une mission de plusieurs semaines, dans l'objectif de dresser un profil préliminaire de la disparité morphologique reconnaissable avant comparaison avec les descriptions et discussions précédemment présentées. Ce premier profil a ensuite été complété par l'observation du matériel conservé à Paris. La confrontation de la disparité morphologique

observée avec les descriptions antérieures a ensuite servie de base aux descriptions détaillées présentées plus bas. Le matériel conservé à Bruxelles n'a pas pu être associé à ces redescriptions car les circonstances matérielles n'ont pas autorisé une nouvelle mission d'étude détaillée et les notes de la première mission n'étaient pas suffisantes pour permettre cette redescription. De plus, l'usure a été observée sur le matériel conservé à Bruxelles mais n'a pas pu être décrite avec autant de précision que pour le matériel conservé à Paris. Ces différences dans la description morphologique et de l'usure expliquent que les descriptions détaillées présentées plus bas ne reprennent que les spécimens conservés à Paris, tandis que les spécimens conservés à Bruxelles sont présentés à part et devront faire l'objet d'observations complémentaires.

Tableau 7. 2. Comparaison de la liste des spécimens décrits par Sigogneau-Russell (1989a) avec la liste des spécimens décrits dans cette étude en fonction des grands ensembles morphologiques.

Ensembles morphologiques	Absents dans Sigogneau-Russell (1989a)	Non décrits ici	Non observés ici
'Thomasia I'	SNP 1 'MD', SNP 2 'MD', SNP 22 Br, SNP 23 Br, SNP 28 DD, SNP 140 L, SNP 891	SNP 21 L, SNP 39 L, SNP 50 L, SNP 70, SNP 147, SNP 195, SNP 232, SNP 236, SNP 303, SNP 375, SNP 431, SNP 438, SNP 469	SNP 305, SNP 341, SNP 458
'Thomasia II'	SNP 39 DD, SNP 46, SNP 84 DD, SNP 144 L, SNP 249 W, SNP 396 W, SNP 240 DD, SNP 247 DD, SNP 703	SNP 69, SNP 76, SNP 118, SNP 120, SNP 135, SNP 297	SNP 349, SNP 664, SNP 701
'Haramiya I'	SNP 14 DD, SNP 47 DD, SNP 269, SNP 550, SNP 602	SNP 8 Ph, SNP 16, SNP 77, SNP 376, SNP 640, SNP 704, SNP 705, SNP 714	
'Haramiya Ibis'	SNP 76 DD, SNP 147 W, SNP 467 W, SNP 715	SNP 448	SNP 2 Br
'Haramiya II'	SNP MD 12, SNP 20 DD, SNP 63 DD, SNP 118 L	SNP 39, SNP 44, SNP 73, SNP 161, SNP 176, SNP 201, SNP 206, SNP 279, SNP 296, SNP 377, SNP 380, SNP 526, SNP 637, SNP 668, SNP 670, SNP 709, SNP 710	SNP 6 Ma, SNP 230, SNP 636
Autres	SNP 862	SNP 112 L, SNP 176, SNP 193, SNP 279, SNP 339, SNP 666, SNP 713	

Deuxièmement, ce chapitre recoupe par son approche et son objectif la monographie de Sigogneau-Russell (1989a). En particulier, les deux études reposent sur la collection de Saint-Nicolas-de-Port. Cependant, les deux listes de spécimens présentées ne sont pas identiques. Sigogneau-Russell (1989a) décrit 181 spécimens (sans compter les incisiviformes) parmi lesquels 52 ont été observés pour cette étude mais n'ont pas pu être intégrés aux descriptions qui suivent et 10 n'ont pas été retrouvés. De plus, deux spécimens, MNHN.F.SNP 357 W et MNHN.F.SNP 362 W, sont considérés comme perdus car les tubes portant ces numéros ont été retrouvés mais ils ne contiennent pas de spécimen. Enfin, parmi les 148 spécimens décrits ici, 31 ne sont pas présents dans l'étude de Sigogneau-Russell (1989a). Le tableau 7.2 présente les spécimens concernés par ces différences. Toutefois, la comparaison de ces listes de spécimens est compliquée par l'absence de distinction entre la collection Wouters et le reste de la collection du MNHN dans l'étude de Sigogneau-Russell (1989a), ce qui mène entre autres à des doublons (Tableau 7.2).

7.2.2. Méthodes

7.2.2.1. Caractérisation des spécimens

Contrairement à ce qui a été proposé pour les morganucodontes et les « symmérodontes », la caractérisation des spécimens rapportés à 'Thomasia' fait face à un certain nombre de questions sans réponse. La distinction entre prémolariformes et molariformes, la reconstitution de la série dentaire et l'association entre dentures inférieure et supérieure sont abordés dans la discussion présentée plus bas. Du fait du problème de reconnaissance des loci, les termes 'prémolariformes' et 'molariformes' seront préférés dans la suite de ce chapitre.

Le caractère « haramiyide » des spécimens rapportés à 'Thomasia' est reconnu par la présence de deux rangées longitudinales de cuspides entourant un bassin central. Ils sont distingués des spécimens de *Theroteinus* par leurs cuspides hautes relativement à leur diamètre et un bassin s'étendant sur l'essentiel de la longueur de la dent.

La distinction entre dents inférieures et supérieures et l'orientation de la couronne a fait l'objet d'hypothèses élaborées en grande partie par Parrington (1974), Sigogneau-Russell (1989a) et Butler & MacIntyre (1994). Ces hypothèses ont été étayées par la description des rangées dentaires de *Haramiyavia* (Jenkins *et al.*, 1997), puis d'autres spécimens (sub-complets (voir 7.1.1. Contexte historique, plus haut). Les dents inférieures se différencient des dents supérieures essentiellement par la forme de la rangée *a/A* (Fig. 7.1A-B). Sur les dents inférieures, la rangée *a* compte les plus grandes cuspides de la dent. Plus particulièrement, la

cuspid *a1* domine très largement toutes les autres et se positionne au coin mésiolingual de la couronne (Fig. 7.1A). Sur les dents supérieures, la rangée *A* présente toujours trois cuspid de taille subégale (Fig. 7.1B). La plus haute cuspid de la rangée *B* se positionne au coin distolingual de la couronne (Fig. 7.1B).

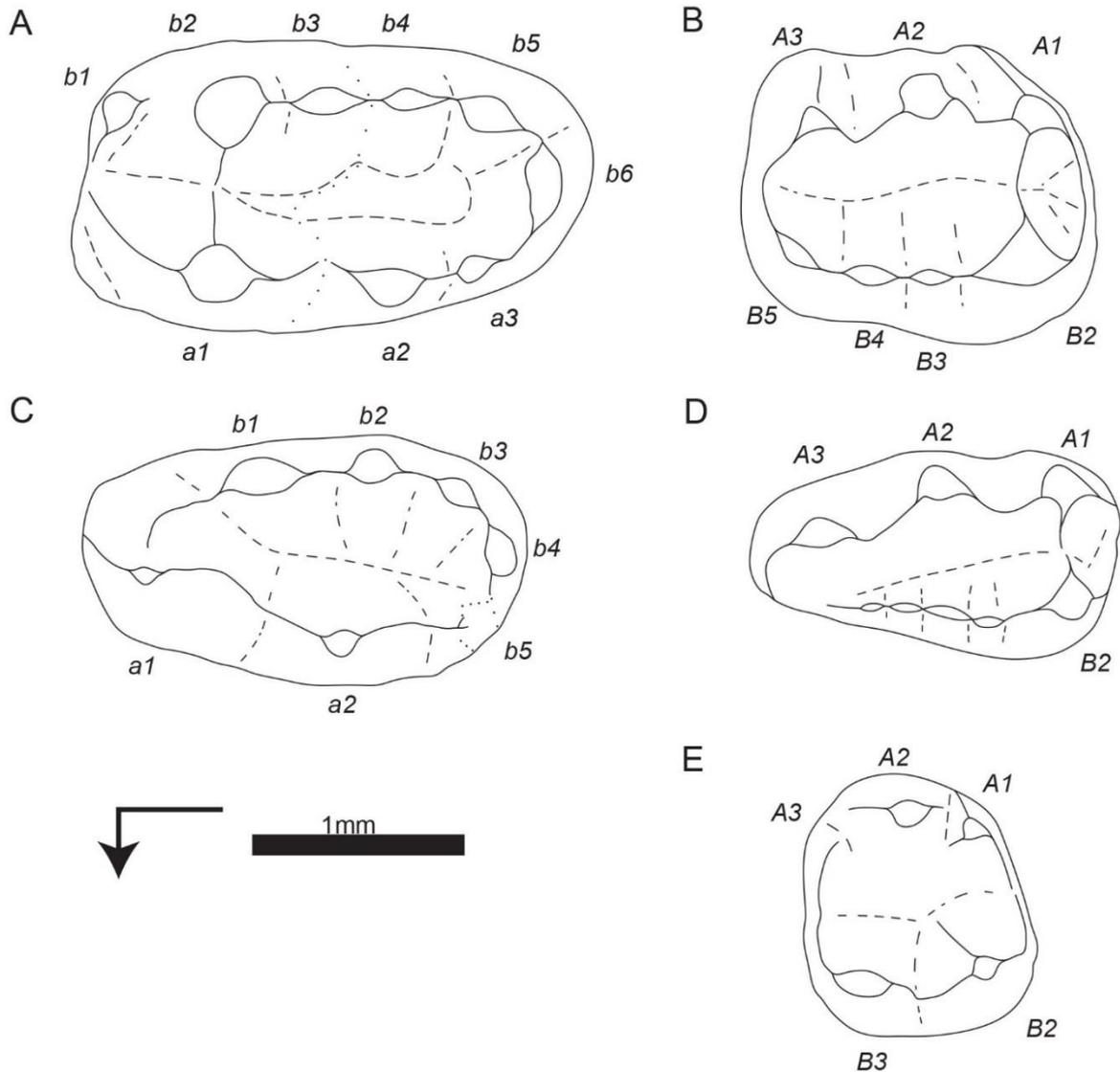


Figure 7. 1. Dessins schématiques en vue occlusale illustrant les principales différences entre les molariformes inférieures (A : MNHN.F.SNP 290 W), les molariformes supérieures (B : MNHN.F.SNP 46 W), les prémolariformes inférieures (C : MNHN.F.SNP 35 W) et les possibles prémolariformes supérieures (D : MNHN.F.SNP 711 W ; E : MNHN.F.SNP 219 W). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

Sigogneau-Russell (1989a) est la première à proposer une hypothèse de distinction entre prémolariformes et molariformes, sur la base de comparaisons peu concluantes avec les Paulchoffatiidae Hahn, 1969. Ces hypothèses seront par la suite reprises et modifiées par Butler & MacIntyre (1994) et Butler (2000), et en partie validées par la découverte de matériel plus complet (voir 7.1.1. Contexte historique, plus haut). Les caractères adoptés ici reposent sur ces hypothèses et les comparaisons proposées plus bas. Parmi les dents inférieures, la distinction repose essentiellement sur le développement de la rangée *b* (Fig. 7.1A, C). Sur les molariformes, la rangée *b* se développe de l'extrémité mésiale à l'extrémité distale de la dent (Fig. 7.1A). Sur les prémolariformes, la rangée *b* ne se développe que distalement à la cuspide *a1*, relativement plus développée que sur les molariformes (Fig. 7.1C). Parmi les dents supérieures, la distinction pose quelques questions à cause de la présence de trois morphologies (Fig. 7.1B, D-E) dont l'interprétation en tant que molariforme ou prémolariforme n'est pas tranchée (voir 7.4. Comparaison et 7.5. Discussion, plus bas). La première morphologie est considérée comme molariforme. Elle correspond bien aux caractères des dents supérieures proposés plus haut avec trois cuspides dans la rangée *A* et se distingue par une rangée *B* bien développée avec des cuspides individualisées (Fig. 7.1B). La deuxième morphologie peut être interprétée comme molariforme ou prémolariforme. Elle se différencie de la première morphologie par la réduction de la rangée *B* qui ne porte qu'une seule cuspide développée, la cuspide *B2*, et s'arrête face à la cuspide *A3* (Fig. 7.1D). La troisième morphologie ne correspond pas aux caractères des dents supérieures proposés plus haut avec une à trois cuspides dans la rangée *A* et se différencie des deux autres morphologies par la réduction des rangées *A* et *B* (Fig. 7.1E). Toutefois, cette troisième morphologie ressemble aux prémolariformes supérieures de *Megaconus* (Zhou *et al.*, 2013), *Arboroharamiya* (Zheng *et al.*, 2013) et *Xianshou* (Bi *et al.*, 2014).

7.2.2.2. Description des spécimens

La description du matériel présenté dans ce chapitre diffère légèrement du format classique de la systématique pour deux raisons. Premièrement, les variations morphologiques observées ne peuvent être interprétées avec confiance en termes de différences taxonomiques, ontogénétiques ou individuelles (voir 7.5. Discussion, plus bas). Deuxièmement, la systématique du genre *Thomasia* telle qu'elle est acceptée depuis Butler & MacIntyre (1994), et plus particulièrement les diagnoses des espèces, est remise en cause par la discussion développée plus bas (voir 7.3. Systématique et 7.5.4.1. Systématique du genre *Thomasia*, plus

bas). En conséquence, les descriptions sont présentées en fonction de morphotypes, qui sont eux-mêmes regroupés dans des groupes plus ou moins larges dont l'interprétation est discutée plus bas. Ces groupes sont eux-mêmes mis en correspondance avec les morphotypes décrits par Sigogneau-Russell (1989a). Les caractères distinctifs des morphotypes et des groupes sont résumés dans le tableau 7.3. De plus, la caractérisation des taxons retenus est proposée ici à titre temporaire afin de présenter de la manière la plus claire possible les principaux résultats de cette étude. Une révision plus aboutie passera par la réévaluation de l'ensemble du matériel rapporté à 'Thomasia'.

Pour chacun des morphotypes, un spécimen a été choisi comme référence. Ce seul spécimen est décrit en détail et figuré par un dessin schématique. Les autres spécimens rapportés au même morphotype font l'objet d'un paragraphe reprenant l'essentiel des différences morphologiques par rapport au spécimen de référence. Pour chacun des spécimens, les traces d'usure les plus évidentes à la loupe binoculaire sont décrites.

Tableau 7. 3. Synthèse des ensembles morphologiques, groupes morphologiques et morphotypes définis dans le matériel de Saint-Nicolas-de-Port (Trias supérieur, France) et de leurs principaux caractères morphologiques.

Morphotypes 1989	Morphotypes 2015	Caractères morphologiques
'Thomasia I' = Molariforme inférieure		
	Groupe 1	Rangée <i>a</i> à trois cuspides Couronne grande
	'SNP 21 W'	Rangée <i>b</i> se terminant par <i>b4</i>
	'SNP 30 W'	Rangée <i>b</i> se terminant par <i>b5</i>
	'SNP 290 W'	Rangée <i>b</i> se terminant par <i>b6</i>
	'SNP 664'	Rangée <i>b</i> se terminant par <i>b7</i>
	Groupe 2	Rangée <i>a</i> à deux cuspides Couronne grande
	'SNP 4 W'	Rangée <i>b</i> se terminant par <i>b7</i> Fin de rangée <i>b</i> croissante
	'SNP 140 L'	Rangée <i>b</i> se terminant par <i>b8</i> Fin de rangée <i>b</i> décroissante
	'SNP 182 W'	Rangée <i>b</i> se terminant par <i>b6</i> Fin de rangée <i>b</i> décroissante
	'SNP 320 W'	Rangée <i>b</i> se terminant par <i>b7</i> Fin de rangée <i>b</i> décroissante
	'SNP 434 W'	Rangée <i>b</i> se terminant par <i>b5</i> Fin de rangée <i>b</i> décroissante
	'SNP 669'	Rangée <i>b</i> se terminant par <i>b6</i> Fin de rangée <i>b</i> croissante
	Groupe 3	Rangée <i>a</i> à deux cuspides Couronne petite
	'SNP 40 W'	Rangée <i>b</i> se terminant par <i>b4</i> Fin de rangée <i>b</i> décroissante
	'SNP 174 W'	Rangée <i>b</i> se terminant par <i>b5</i> Fin de rangée <i>b</i> croissante

7. *Thomasia*

‘SNP 445 W’	Rangée <i>b</i> se terminant par <i>b4</i> Fin de rangée <i>b</i> croissante
‘Thomasia II’ = Prémolariforme inférieure	
Groupe 4	Rangée <i>a</i> à trois cuspides
‘SNP 77 L’	Rangée <i>b</i> à une cuspide
‘SNP 199 W’	Rangée <i>b</i> à deux cuspides
‘SNP 273 W’	Rangée <i>b</i> à trois cuspides
Groupe 5	Rangée <i>a</i> à deux cuspides
‘SNP 84 DD’	Rangée <i>b</i> à une cuspide
‘SNP 249 W’	Rangée <i>b</i> à deux cuspides
‘SNP 47 W’	Rangée <i>b</i> à trois cuspides
‘SNP 66 W’	Rangée <i>b</i> à quatre cuspides
‘SNP 35 W’	Rangée <i>b</i> à cinq cuspides
‘Haramiya I’ = Molariforme supérieure	
Groupe 6	Rangée <i>B</i> à plus de quatre cuspides
‘SNP 46 W’	Rangée <i>B</i> se terminant par <i>B5</i> Encoche <i>A2-A3</i> face à encoche <i>B4-B5</i>
‘SNP 62 W’	Rangée <i>B</i> se terminant par <i>B7</i> Encoche <i>A2-A3</i> face à encoche <i>B4-b5</i>
‘SNP 121 W’	Rangée <i>B</i> se terminant par <i>B6</i> Encoche <i>A2-A3</i> face à encoche <i>B4-B5</i>
‘SNP 209 W’	Rangée <i>B</i> se terminant par <i>B5</i> Encoche <i>A2-A3</i> face à cuspide <i>B4</i>
‘SNP 350 W’	Rangée <i>B</i> se terminant par <i>B5</i> Encoche <i>A2-A3</i> face à encoche <i>B3-B4</i>
‘Haramiya Ibis’ = Molariforme supérieure	
Groupe 7	Rangée <i>B</i> se terminant par <i>B4</i>
‘SNP 306 W’	
‘Haramiya II’ = Postcanine supérieure	
Groupe 8	Rangée <i>B</i> s’arrête devant cuspide <i>A3</i>
‘SNP 7 W’	Rangée <i>B</i> courbe Pas de crête reliant mésialement rangées <i>A</i> et <i>B</i>
‘SNP 460 W’	Rangée <i>B</i> rectiligne Pas de crête reliant mésialement rangées <i>A</i> et <i>B</i>
‘SNP 708’	Rangée <i>B</i> rectiligne Crête reliant mésialement rangées <i>A</i> et <i>B</i>
‘SNP 711’	Rangée <i>B</i> courbe Crête reliant mésialement rangées <i>A</i> et <i>B</i>
« Sans équivalent » = Prémolariforme supérieure	
Groupe 9	Rangées courbes se rejoignant aux deux extrémités
‘SNP 60 W’	Rangée <i>A</i> à une cuspide Rangée <i>B</i> à trois cuspides
‘SNP 219 W’	Rangée <i>A</i> à trois cuspides Rangée <i>B</i> à deux cuspides
‘SNP 53 W’	Rangée <i>A</i> à deux cuspides Rangée <i>B</i> à quatre cuspides

7. *Thomasia*

Tableau 7. 4. Mesures dentaires (en mm) des postcanines de 'Thomasia' de Saint-Nicolas-de-Port (Trias supérieur, France). Lg : longueur, lg : largeur, lg-b2 : longueur '-b2', R1 : ratio longueur /largeur, R2 : ration longueur '-b2'/longueur.

Morphotypes	Numéro	Lg	lg	Lg-b2	R1	R2
'Thomasia I'						
Groupe 1						
'SNP 21 W'	SNP 21 W	1,45	0,99	0,45	1,46	0,31
'SNP 30 W'	SNP 30 W	2,15	1,23	0,77	1,75	0,36
	SNP 9 W	1,87	1,34	0,72	1,39	0,38
	SNP 104 W	1,88	1,06	0,69	1,77	0,37
	SNP 371 W	1,78	0,98	0,55	1,81	0,31
	SNP 891	1,86	1,11	0,74	1,68	0,4
'SNP 290 W'	SNP 290 W	2,39	1,33	0,93	1,79	0,39
'SNP 664'	SNP 664	2,21	1,17	0,91	1,88	0,41
Groupe 2						
'SNP 4 W'	SNP 4 W	1,72	0,97	0,64	1,77	0,37
	SNP 150 W	2,09	1,26	0,83	1,66	0,4
	SNP 642	1,94	1,35	0,79	1,44	0,4
'SNP 140 L'	SNP 140 L			0,94		
'SNP 182 W'	SNP 182 W	2,38	1,24	1,08	1,92	0,45
	SNP 106 W	1,75	1,21	0,75	1,44	0,43
	SNP 338 W	2,34	1,36	1	1,72	0,43
	SNP 428 W	2,03	1,18	0,83	1,73	0,41
'SNP 320 W'	SNP 320 W	1,92	1,18	0,78	1,62	0,4
	SNP 2 'MD'	2,22	1,29	0,82	1,73	0,37
	SNP 34 W	2,5	1,63	0,96	1,54	0,38
	SNP 142 L	1,93	1,24	0,71	1,55	0,37
	SNP 272 W			1,05 ?		
	SNP 330 W	2,6	1,64	1,1	1,57	0,43
	SNP 392 W	2,15	1,17	0,87	1,84	0,41
	SNP 418 W	2,35	1,41	1,08	1,66	0,46
	SNP 465 W	1,75	1,15	0,75	1,52	0,43
'SNP 434 W'	SNP 434 W	2,02	1,34	0,79	1,51	0,39
	SNP 1 'MD'	2,01	1,04		1,93	
	SNP 22 Br	1,96	1,28	0,63	1,53	0,32
	SNP 90 W	1,69	1,08	0,55	1,57	0,33
	SNP 110 W	2	1,15	0,73	1,73	0,37
	SNP 168 W	1,93	1,17	0,71	1,65	0,37
	SNP 261 W	1,52	1	0,56	1,52	0,37
	SNP 459 W	1,4	0,97	0,46	1,43	0,33
	SNP 490 W	1,87	1,08	0,71	1,73	0,38
	SNP 631 W	1,73	1,02	0,52	1,7	0,3
	SNP 665	1,78	1,21	0,79	1,47	0,45
'SNP 669'	SNP 669	2,05	1,2	0,71	1,7	0,35
	SNP 11 W	2,04	1,41	0,78	1,45	0,38
	SNP 76 L	1,99	1,14	0,7	1,75	0,35
	SNP 84 L	1,55	1,06	0,55	1,47	0,36
	SNP 419 W	1,58	1,1	0,59	1,43	0,38
	SNP 534 W	1,66	0,96	0,64	1,74	0,38
	SNP 643	2,17	1,05	0,81	2,06	0,38
	SNP 663	1,92	1,26	0,73	1,52	0,38
	SNP 689	1,53	0,99	0,53	1,55	0,34
Groupe 3						
'SNP 40 W'	SNP 40 W	1,18	0,78	0,24	1,51	0,2

7. *Thomasia*

	SNP 716	1,1	0,8	0,2	1,38	0,18
'SNP 174 W'	SNP 174 W	1,27	0,96	0,32	1,32	0,25
	SNP 69 L	1,16	0,77	0,3	1,51	0,26
'SNP 445 W'	SNP 445 W	1,51	1,08	0,45	1,41	0,3
	SNP 4 Br	1,37	0,91		1,51	
	SNP 28 DD	1,63	1,1	0,62	1,48	0,38
'Thomasia II'						
Groupe 4						
'SNP 77 L'	SNP 77 L	1,52	0,72		2,12	
'SNP 199 W'	SNP 199 W	1,72	0,94		1,83	
	SNP 39 DD	1,85	0,98		1,9	
	SNP 92 W	1,66	0,88		1,89	
	SNP 144 L	1,77	1,05		1,69	
	SNP 396 W	1,66	0,84		1,97	
	SNP 635	1,41	0,8		1,97	
	SNP 676	1,72	0,9		1,91	
	SNP 702	1,82	0,95		1,92	
Groupe 5						
'SNP 84 DD'	SNP 84 DD	1,45	0,78		1,86	
'SNP 249 W'	SNP 249 W	1,83	0,95		1,92	
'SNP 47 W'	SNP 47 W	1,78	0,91		1,96	
'SNP 66 W'	SNP 66 W	1,92	1,01		1,9	
	SNP 23 L	1,89	0,94		2,01	
	SNP 205 W	1,88	0,95		1,97	
	SNP 432 W	2,06	1,08		1,9	
	SNP 703	1,89	0,95		1,99	
'SNP 35 W'	SNP 35 W	1,98	1,06		1,87	
	SNP 2 Ph	2,29	1,13		2,03	
	SNP 46	1,91	0,97		1,97	
	SNP 269 W	1,89	1		1,89	
'Haramiya I'						
Groupe 6						
'SNP 46 W'	SNP 46 W	1,51	1,31	0,69	1,16	0,45
	SNP 269	1,5	1,34	0,71	1,12	0,47
	SNP 602	1,94	1,5	1,29		
	SNP 661	1,83	1,32	0,7	1,39	0,38
'SNP 62 W'	SNP 62 W	2,03	1,87	0,96	1,09	0,47
	SNP 47 DD			1,02		
'SNP 121 W'	SNP 121 W	1,67	1,15	0,77	1,45	0,46
	SNP 7 Ma	2,23	1,85	0,93	1,2	0,42
	SNP 44 W			0,97 ?		
	SNP 59 W	1,95	1,88	0,8	1,04	0,41
	SNP 105 W	1,94	1,49		1,3	
	SNP 641	1,75	1,48	0,78	1,19	0,45
	SNP 660	1,76	1,43	0,67	1,23	0,38
	SNP 662	1,56	1,28	0,72	1,21	0,46
	SNP 671	1,82	1,43	0,78	1,28	0,43
	SNP 706	1,98	1,57	0,82	1,26	0,41
	SNP 707			0,9		
'SNP 209 W'	SNP 209 W	1,97	1,65	0,89	1,2	0,45
	SNP 14 DD	2,1	1,76	0,93	1,19	0,44
'SNP 350 W'	SNP 350 W	1,94	1,79	0,79	1,08	0,41
	SNP 65 W	1,68	1,24	1,36		
	SNP 550	1,94	1,8	0,8	1,08	0,41
'Haramiya Ibis'						

7. *Thomasia*

Groupe 7						
'SNP 306 W'	SNP 306 W	1,25	1,25	0,46	1	0,37
	SNP 31 W	1,31	1,31	0,37	1	0,28
	SNP 51 W	1,31	1,17		1,12	
	SNP 76 DD	1,22	1,26	0,97		
	SNP 82 L	1,6	1,4	0,51	1,14	0,32
	SNP 145 W	1,17	1,21		0,97	
	SNP 147 W	1,43	1,37	0,52	1,07	0,36
	SNP 323	1,08	1,03	0,35	1,06	0,32
	SNP 369 W	1,56	1,5	0,59	1,04	0,38
	SNP 391 W	1,63	1,35	0,56	1,21	0,34
	SNP 437 W	1,49	1,37	0,51	1,09	0,34
	SNP 447 W	1,3	1,24	0,45	1,05	0,34
	SNP 461	1,35	1,28	0,4	1,05	0,3
	SNP 467 W	0,99	1,02	0,98		
	SNP 488 W	1,86	1,68	0,72	1,11	0,39
	SNP 603	1,29	1,32	0,42	0,98	0,33
	SNP 638	1,48	1,39	0,56	1,07	0,38
	SNP 639	1,25	1,3	0,96		
	SNP 672	1,52	1,42	0,56	1,07	0,37
	'Haramiya II'					
Groupe 8						
'SNP 7 W'	SNP 7 W	1,73	1,07		1,62	
	SNP 3 Ph	1,86	1,28		1,46	
	SNP MD 12	1,32	0,8		1,66	
	SNP 118 L	1,61	1,1		1,46	
	SNP 36	1,97	1,13		1,76	
'SNP 460 W'	SNP 460 W	2,3	1,44		1,6	
	SNP 20 Br	1,83	1,17		1,56	
	SNP 63 DD	2,08	1,31		1,6	
	SNP 388 W	1,75	1,26		1,39	
	SNP 449 W	1,8	1,16		1,55	
'SNP 708'	SNP 708	1,86	1,19		1,44	
	SNP 8 W	2,14	1,43		1,49	
	SNP 141 W	2,06	1,29		1,6	
'SNP 711'	SNP 711	1,63	1		1,63	
	SNP 81 L	2,01	1,38		1,46	
	SNP 86 W	1,91	1,24		1,55	
	SNP 224 W	1,88	1,30		1,44	
	SNP 379 W	2,08	1,37		1,52	
	SNP 390 W	2,03	1,32		1,54	
	SNP 440 W	2,25	1,51		1,5	
« Sans équivalent »						
Groupe 9						
'SNP 60 W'	SNP 60 W	1,2	1,15		1,04	
'SNP 219 W'	SNP 219 W	0,99	1,18		0,84	
	SNP 712	0,89	1,19		0,75	0,33
'SNP 53 W'	SNP 53 W	1,23	1,32	0,41	0,93	
	SNP 2 W	1,14	1,33		0,85	
	SNP 190 W	1,5	1,58		0,95	

7.3. Systématique

Mammaliaformes Rowe, 1988

Ordre **Haramiyida** Hahn, Sigogneau-Russell & Wouters, 1989

Famille **Haramiyidae** Simpson, 1947

Genre *Thomasia* Poche, 1908

Synonymie : *Microlestes* Plieninger 1847

Microcleptes Simpson, 1928

Plieningeria Krausse, 1919

Haramiya Simpson, 1947

Espèce-type : *Thomasia antiqua* (Plieninger, 1847 ; Simpson, 1928)

Espèce attribuée : Butler & MacIntyre (1994) redéfinissent *Thomasia moorei* (Owen, 1871) et créent deux nouvelles espèces, *Thomasia woutersi* et *Thomasia hahni*. Ils proposent aussi une nouvelle diagnose pour *Thomasia antiqua*. Cependant, les diagnoses de ces espèces n'étant pas valides pour le matériel de Saint-Nicolas-de-Port (voir 7.5.4.1. Systématique du genre *Thomasia*, plus bas), la validité de ces taxons est remise en cause. *T. moorei*, *T. woutersi* et *T. hahni* sont considérés à titre temporaire comme des *nomen dubium* ; tandis que *T. antiqua* est la seule espèce dont on ne peut douter de l'existence car elle est l'espèce-type du genre.

Diagnose originale (Simpson, 1928 : p. 63) : « Microcleptidae with one rim of basined molar teeth with three tubercles of which the anterior is markedly the largest and the posterior one may be much reduced. The anterior cusp of the other side is not as high as that just mentioned, and is followed by four or more smaller cusps, the most posterior of which forms part of the posterior closure of the basin. » Traduction par M. Debuysschere: « Microcleptidae avec un bord de la molaire en bassin avec trois tubercules dont la plus antérieure est nettement la plus grande et la plus postérieure peut être très réduite. La cuspide antérieure de l'autre côté n'est pas aussi grande que ce qui vient d'être dit et est suivie par au moins 4 cuspides plus petites, la plus postérieure formant une partie de la fermeture postérieure du bassin. »

Diagnose éméndée (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004 : p. 257) : « As for the family. »

Traduction par M. Debuyschere: « Comme pour la famille. »

Diagnose temporaire : Un haramiyide connu par des postcanines inférieures qui diffère de *Haramiyavia* par l'absence d'une quatrième cuspidé dans la rangée *a* ; de *Theroteinus* par des cuspidés relativement plus hautes et plus nombreuses dans les rangées *a* et *b* et un bassin plus large et plus développé sur l'essentiel de la longueur de la dent ; de *Arboroharamiya*, *Shenshou* et *Xianshou* par un patron occlusal où la rangée *b/B* entre dans le bassin de la dent opposée ; de *Allostaffia* et *Millsodon* par la position plus latérale de la cuspidé *a1* ; de *Megaconus* par des cuspidés moins nombreuses dans les rangées *a* et *b* ; de *Eleutherodon* par l'absence de crêtes transverses dans le bassin ; et de *Sineleutherus* par le développement mésial de la rangée *b* (dans l'application de la nomenclature par Meng *et al.* (2014)).

Distribution : Trias supérieur (Norien, Rhétien) : Allemagne, Baden-Württemberg, Degerloch (« Rhaetic Sandstone ») ; France, Lorraine, Saint-Nicolas-de-Port (Grès « infraliasiques »).

Thomasia antiqua (Plieninger, 1847 ; Simpson, 1928)

Figs. 7.2-10.

Synonymie : *Microlestes antiquus* Plieninger, 1847

Diagnose originale (Simpson, 1928 : p. 63-64) : « Posterior cusp of the row of three small but distinct. Anterior cusp of the other row preceded by a well-marked minute basal cusp and followed by three well-differentiated small cusps and then by a fourth which is obscurely bifid, and curves round the posterior end of the basin. Length about 2 mm. » Traduction par M. Debuyschere : « Cuspidé postérieure de la rangée de trois petite mais distincte. Cuspidé antérieure de l'autre rangée précédée par une petite cuspidé basale bien marquée et suivie par trois petites cuspidés bien différenciées et par une quatrième qui est vaguement bifide et s'enroule autour de l'extrémité postérieure du bassin. Longueur aux alentours de 2 mm. »

Diagnose éméndée (Butler & MacIntyre, 1994 : p. 449) : « Anterior lower molars: length 1.7-2.2mm; four B cusps in line; B5 absent or in a median position on the U-ridge; distance - to B2 35-41% of tooth length. Variable in width/length ratio, and in development of cusp b and



Figure 7. 2. Photos de l'holotype de *Thomasia antiqua* en vues occlusale (A), labiale (B) et linguale (C) (photos réalisées par Karin Wolf-Schwenninger, Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart (SMNS), obtenues par l'intermédiaire de Thomas Martin et Reinhard Ziegler). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour les vues labiale et linguale.

A3. Anterior upper molars adequately known only at Saint-Nicolas-de-Port. Length 1.7-2.05 mm; four B cusps in line; B5 if present displaced medially; distance - to B2 is 35-45% of tooth length. Variable in width/length ratio and cusp b; cusp A3 reduced in the only specimen from Baden-Wurtemberg. Advanced (?) specimens from Holwell (*M. fissurae* Simpson) have greatly reduced A1 and greater curvature of the B row. » Traduction par M. Debuyschere : « Molaires inférieures antérieures: longueur 1,7-2,2 mm; quatre cuspides B en ligne; B5 absente ou en position médiane; distance – à B2 35-41% de la longueur de la dent. Variable pour le ratio largeur/longueur, et le développement des cuspides b et A3. Molaires supérieures

antérieures connues adéquatement seulement à Saint-Nicolas-de-Port. Longueur 1,7-2,05 mm ; quatre cuspides B en ligne ; B5 si présente déplacée médialement ; distance – à B2 vaut 35-45% de la longueur de la dent. Variable pour le ratio largeur/longueur et la cuspide b ; cuspide A3 réduite sur le seul spécimen du Baden-Württemberg. Spécimens avancés (?) de Holwell (*M. fissurae* Simpson) ont une A1 très réduite et une plus grande courbure de la rangée B. »

Diagnose temporaire : comme pour le genre.

Holotype : Une molariforme inférieure droite (Fig. 7.2), généralement appelée « le type » (e.g., Butler & MacIntyre, 1994 ; Clemens, 1980), de Degerloch (Trias supérieur, Allemagne).

Matériel de Saint-Nicolas-de-Port rapporté dans cette étude :

Molariformes inférieures : MNHN.F.SNP 9 W, MNHN.F.SNP 21 W (Fig. 7.4), MNHN.F.SNP 30 W (Fig. 7.5), MNHN.F.SNP 104 W (Fig. 7.3A), MNHN.F.SNP 290 W (Fig. 7.6), MNHN.F.SNP 371 W, MNHN.F.SNP 664 (Figs. 7.3B, 7.7), MNHN.F.SNP 891

Prémolariformes inférieures : MNHN.F.SNP 39 DD, MNHN.F.SNP 77 L (Fig. 7.8), MNHN.F.SNP 92 W, MNHN.F.SNP 144 L, MNHN.F.SNP 199 W (Figs. 7.3C, 7.9), MNHN.F.SNP 240 DD, MNHN.F.SNP 247 DD, MNHN.F.SNP 273 W (Fig. 7.10), MNHN.F.SNP 396, MNHN.F.SNP 429 W, MNHN.F.SNP 635, MNHN.F.SNP 676, MNHN.F.SNP 702

Mesures : voir tableau 7.4.

Description des molariformes inférieures

Groupe 1 (Figs. 7.3A-B, 7.4-7)

Ce groupe morphologique rassemble les molariformes inférieures partageant la présence de la cuspide *a3* et une couronne de taille relativement grande (Tableau 7.3). Les morphotypes se différencient par le nombre de cuspides dans la rangée *b* qui va de quatre à sept.

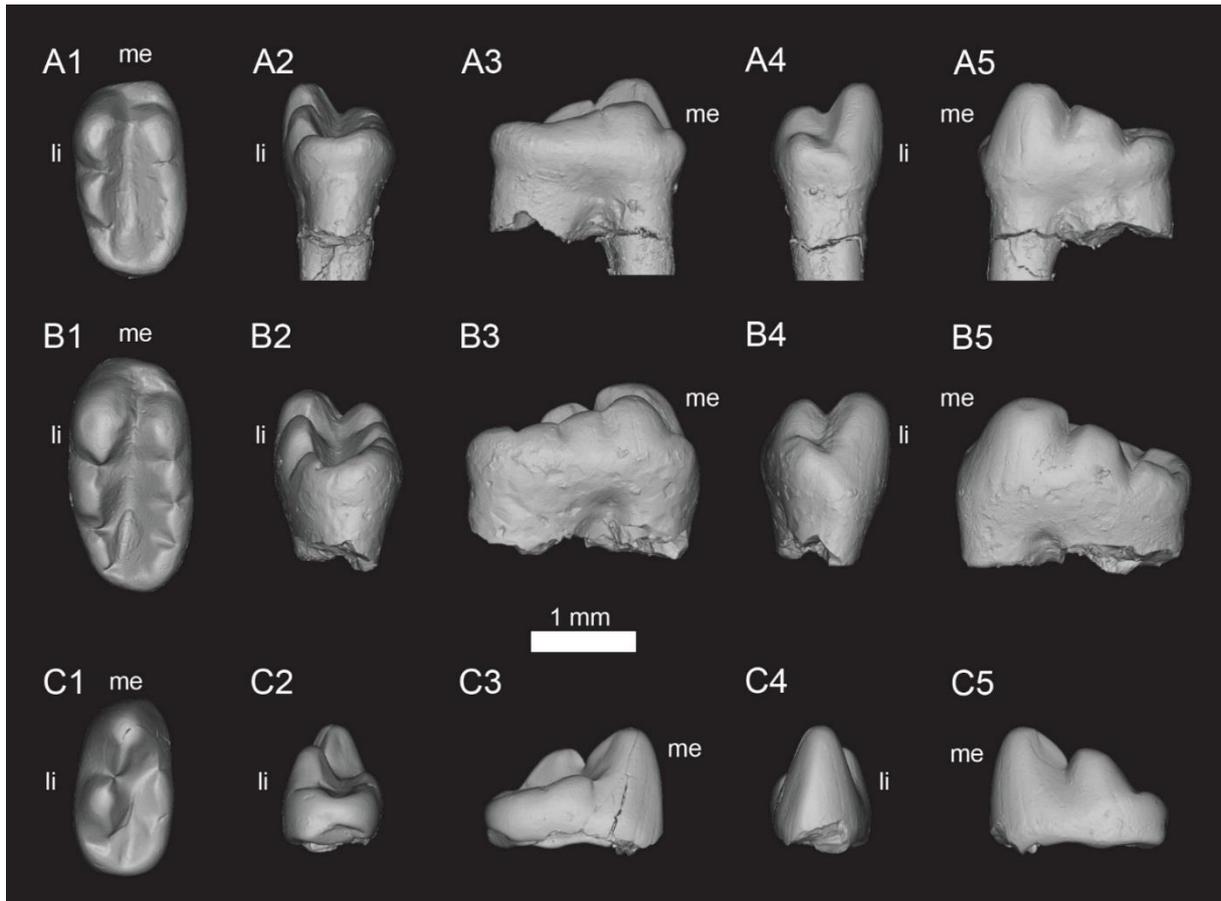


Figure 7. 3. Vues des modèles 3D des postcanines inférieures de *Thomasia antiqua*. **A-B**, groupe 1 (A, MNHN.F.SNP 104 W ; B, MNHN.F.SNP 664) ; **C**, groupe 4, MNHN.F.SNP 199 W. 1, vue occlusale ; 2, vue distale ; 3, vue labiale ; 4, vue mésiale ; 5, vue linguale. « me » indique l'extrémité mésiale ; « li » indique la face linguale.

Morphotype MNHN.F.SNP 21 W (Fig. 7.4)

Ce morphotype de molariforme inférieure se distingue par une rangée *a* à trois cuspides et une rangée *b* se terminant par *b4*, en série décroissante distalement et ne fermant pas complètement le bassin.

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 21 W (Fig. 7.4) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un bassin principal. La rangée linguale *a* est plus courte et compte moins de cuspides que la rangée labiale *b*. Le bassin est ouvert mésialement et partiellement fermé distalement par le mur formé par la rangée *b*. Le bassin s'approfondit et s'élargit de l'extrémité mésiale vers l'extrémité distale.

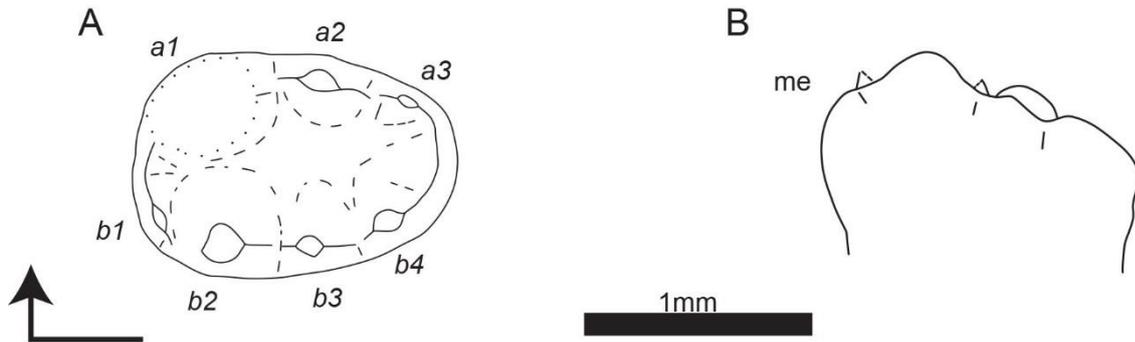


Figure 7. 4. Dessins schématiques de la molariforme inférieure MNHN.F.SNP 21 W ('Thomasia I', groupe 1) en vues occlusale (A) et labiale (B). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour la vue labiale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspidés.

La rangée *a* compte trois cuspidés. La cuspide *a1* est cassée sur ce spécimen. D'après ce qu'il reste de la cuspide *a1*, la cuspide *a2* est moins large labiolinguale, moins longue mésiodistalement et probablement moins haute que la cuspide *a1*. La cuspide *a2* est déplacée linguale par rapport à la cuspide *a1*, l'extrémité linguale de leurs bases s'alignant pour former le flanc lingual de la couronne. En vue occlusale, le contour de la cuspide *a2* correspond à un demi-cercle avec un flanc lingual convexe et un flanc labial presque plan. En vue distale, les flancs labial et lingual présentent une pente similaire, le dernier étant sensiblement convexe. En vue labiale, la cuspide *a2* s'élève en se projetant légèrement distalement et sa base mésiale est plus haute que sa base distale. En vue linguale, les bases des cuspidés *a1* et *a2* sont au même niveau. La cuspide *a2* porte deux crêtes, respectivement mésiale et distale, toutes deux rectilignes en vues occlusale et latérale. La première crête part mésiolabiale du sommet pour rejoindre la crête distolinguale de la cuspide *a1*. La deuxième crête part distolabiale du sommet jusqu'à la cuspide *a3*. Elle est nettement plus longue que la crête mésiale. Ces deux crêtes présentent des pentes similaires et sont soulignées par de faibles sillons verticaux sous leurs flancs labial et lingual. La cuspide *a3* est la plus petite cuspide de la rangée *a*. Elle est légèrement plus labiale que la cuspide *a2*.

La rangée *b* compte quatre cuspidés, moins bien séparées les unes des autres que les cuspidés de la rangée *a*. La cuspide *b1* est réduite à un bulbe à la base de la cuspide *b2* et est alignée mésiodistalement avec cette dernière. La cuspide *b2* est la plus grande cuspide de la rangée *b*. Elle est labiale à la cuspide *a1* mais s'avance moins mésialement. Elle est plus large labiolinguale et plus longue mésiodistalement que la cuspide *a2*. Le sommet de la cuspide *b2* est aussi haut que le sommet de la cuspide *a2*. En vue mésiale, il y a une asymétrie entre son flanc labial proche de la verticale et son flanc lingual de pente plus faible. La cuspide *b2* porte une crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, qui descend

7. *Thomasia*

distolabialement du sommet et rejoint la cuspide *b3*. L'encoche *b2-b3* est directement labiale à l'encoche *a1-a2*. La cuspide *b3* est plus petite et positionnée plus bas que la cuspide *b2*. Elle est directement distale à cette dernière mais est décalée distolabialement de l'axe mésiodistal de la dent. La cuspide *b4* est plus petite et positionnée plus bas que la cuspide *b3*. Elle forme un angle d'environ 45° avec l'axe mésiodistal de la dent et est la cuspide la plus linguale de la rangée *b*. Une crête prolonge la rangée *b* et forme un mur bas qui rejoint la cuspide *a3*.

Usure :

MNHN.F.SNP 21 W :

Le sommet de la cuspide *a2* porte une facette d'usure distale « peu penchée ». La face labiale de la cuspide *a2* porte une facette d'usure labiale « penchée ». Les flancs linguaux des cuspides *b2*, *b3* et *b4* portent des traces d'usure mais il n'y a pas de facette définie.

Morphotype MNHN.F.SNP 30 W (Figs. 7.3A, 7.5)

Ce morphotype de molariforme inférieure se distingue par une rangée *a* à trois cuspides et une rangée *b* se terminant par *b5*, en série décroissante distalement qui ne ferment pas complètement le bassin.

Matériel rapporté :

MNHN.F.SNP 9 W, MNHN.F.SNP 104 W (Fig. 7.3A), MNHN.F.SNP 371 W, MNHN.F.SNP 891

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 30 W (Fig. 7.5) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un bassin principal. La rangée linguale *a* est plus courte et compte moins de cuspides que la rangée labiale *b*. Le bassin est ouvert mésialement et partiellement fermé distalement par le mur formé par la rangée *b*. Le bassin s'approfondit et s'élargit de l'extrémité mésiale vers l'extrémité distale.

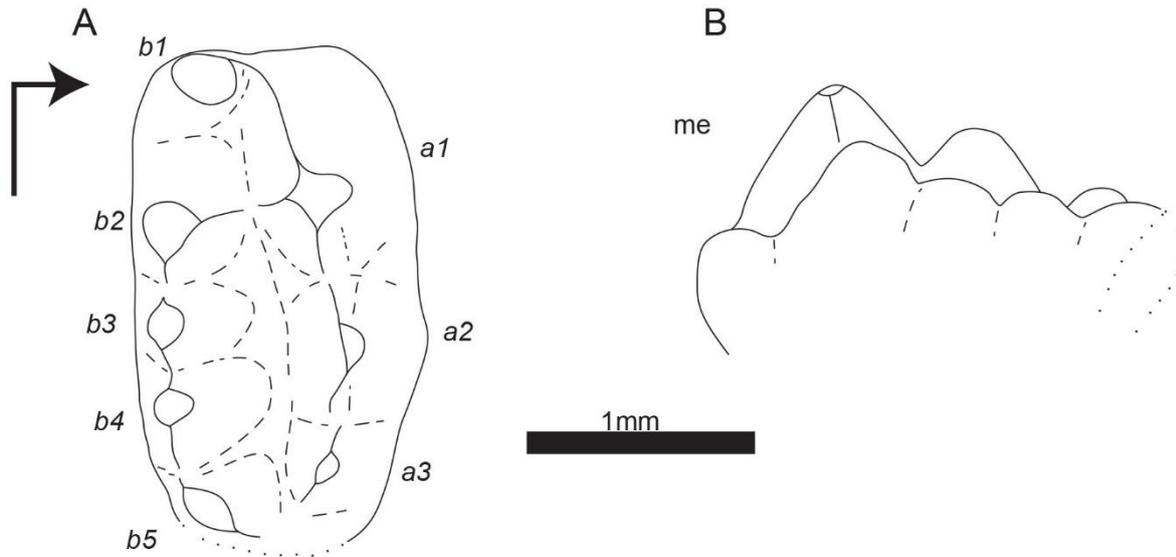


Figure 7. 5. Dessins schématiques de la molariforme inférieure MNHN.F.SNP 30 W ('Thomasia I', groupe 1) en vues occlusale (A) et labiale (B). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour la vue labiale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

La rangée *a* compte trois cuspides. La cuspide *a1* domine largement la couronne en hauteur. Elle occupe un peu moins de la moitié mésiale de la dent et s'élève verticalement en vue latérale. La cuspide *a1* porte une crête mésiolabiale. Elle descend jusqu'à rejoindre le coin mésiolabial de la base de la cuspide. Une crête distale part du sommet de la cuspide *a1* pour rejoindre la cuspide *a2*. En vue distale, la crête descend verticalement du sommet jusqu'au niveau du sommet de la cuspide *a2* puis se courbe lingualemment. En vue latérale, cette crête, légèrement convexe, descend selon une pente semblable à la carène mésiale. Deux sillons verticaux faiblement marqués soulignent les flancs lingual et labial de cette crête. Une troisième crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, part labialement du sommet de la cuspide *a1* jusqu'à sa base pour participer à la selle. Les crêtes distale et labiale délimitent une surface plane sur le flanc de la cuspide *a1* qui descend du sommet jusqu'au bassin principal. La carène mésiale et la crête labiale délimitent une surface plane qui descend du sommet jusqu'à la base de la cuspide. La cuspide *a2* est près de deux fois moins haute, moins large labiolingualemment et moins longue mésiodistalemment que la cuspide *a1*. La cuspide *a2* est déplacée lingualemment par rapport à la cuspide *a1*, l'extrémité linguale de leurs bases s'alignant pour former le flanc lingual de la couronne. En vue occlusale, le contour de la cuspide *a2* correspond à un demi-cercle avec un flanc lingual convexe et un flanc labial presque plan. En vue distale, le flanc labial présente une pente plus forte que le flanc lingual, ce dernier étant sensiblement convexe. En vue labiale, la cuspide *a2* s'élève en se projetant légèrement distalemment et sa base mésiale est plus haute que sa base distale. En vue linguale,

les bases des cuspides *a1* et *a2* sont au même niveau. La cuspide *a2* porte deux crêtes, respectivement mésiale et distale, toutes deux rectilignes en vues occlusale et latérale. La première crête part mésiolabiale du sommet pour rejoindre la crête distolinguale de la cuspide *a1*. La deuxième crête part distolabiale du sommet jusqu'à la cuspide *a3*. Elle est nettement plus longue que la crête mésiale. Ces deux crêtes présentent une pente similaire à celle de la crête distale de la cuspide *a1* et sont soulignées par de faibles sillons verticaux sous leurs flancs labial et lingual. La cuspide *a3* est la plus petite cuspide de la dent. Elle est légèrement plus labiale que la cuspide *a2*. Elle porte deux crêtes, rectilignes en vues occlusale et latérale, qui forment un axe décalé distolabiale de l'axe mésiodistal.

La rangée *b* compte cinq cuspides, moins bien séparées les unes des autres que les cuspides de la rangée *a*. La cuspide *b1* est sensiblement plus développée que la cuspide *a3* mais est plus petite que les autres cuspides de la rangée *b*, sauf la cuspide *b5*. Elle est l'élément le plus lingual de la rangée *b*. La cuspide *b1* est mieux détachée de la cuspide *b2* que les autres cuspides de la rangée *b* ne le sont les unes des autres. La cuspide *b2* est la plus grande cuspide de la rangée *b*. Elle est labiale à la cuspide *a1* mais s'avance moins mésialement. Elle est plus large labiolingualement et moins longue mésiodistalement que la cuspide *a2*. Le sommet de la cuspide *b2* est moins haut que le sommet de la cuspide *a2*. En vue mésiale, il y a une asymétrie entre son flanc labial proche de la verticale et son flanc lingual de pente plus faible. La cuspide *b2* porte deux crêtes, rectilignes en vues occlusale et latérale. Une crête descend lingualement du sommet pour participer à la selle. L'autre crête descend distolabiale du sommet et rejoint la cuspide *b3*. L'encoche *b2-b3* est directement labiale à l'encoche *a1-a2*. Les cuspides *b3*, *b4* et *b5* forment une chaîne de cuspides où chacune est plus petite et positionnée plus bas que la précédente. L'écart de taille entre les cuspides *b2* et *b3* est plus important qu'entre les cuspides *b3* et *b4*. La cuspide *b5* est plus grande que la cuspide *b1*. Les cuspides *b3* et *b4* sont alignées mésiodistalement et sont plus labiales que la cuspide *b2*. La cuspide *b5* est alignée mésiodistalement avec la cuspide *b2* mais elle dévie de l'axe de la rangée *b*, formant un angle d'environ 45° pour fermer en partie le bassin. Une crête part lingualement de la cuspide *b5*, avec une légère courbure distale, pour rejoindre la cuspide *a3*.

Variations :

Sur MNHN.F.SNP 9 W, la cuspide *b1* est absente et le bassin est plus large.

Sur MNHN.F.SNP 891, la cuspide *b1* est réduite et la cuspide *a3* est à peine distinguable.

7. *Thomasia*

Sur MNHN.F.SNP 104 W (Fig. 7.3A), les cuspides *b1* et *a3* sont légèrement moins développées. Le mur fermant le bassin correspond à la fusion des crêtes distales des cuspides *a3* et *b5*. L'aspect général de la dent diffère à cause d'un état d'usure plus avancé.

Sur MNHN.F.SNP 371 W, la cuspide *a3* est moins développée. La distance entre les cuspides *a3* et *b5* est plus faible. Le mur fermant le bassin correspond à la fusion des crêtes distales des cuspides *a3* et *b5*.

Usure :

MNHN.F.SNP 30 W :

Les flancs labiaux des cuspides *a1* et *a2*, ainsi que le flanc mésiolabial de la cuspide *a1*, semblent porter des traces d'usure mais pas de facette définie.

MNHN.F.SNP 9 W :

Le flanc labial de la cuspide *a1* porte une facette d'usure distolabiale « très penchée ». La cuspide *a2* est cassée à sa base mais celle-ci porte des traces d'usure dans la continuité de la facette de la cuspide *a1*. La cuspide *b2* est partiellement cassée mais la base de son flanc lingual porte des traces d'usure. Le flanc lingual de la cuspide *b3* porte une facette d'usure linguale « penchée » et son flanc labial porte une faible facette d'usure labiale « peu penchée ». Le flanc lingual de la cuspide *b4* et l'extrémité distolinguale de la cuspide *b5* semblent porter des traces d'usure.

MNHN.F.SNP 104 W :

Le flanc mésiolabial de la cuspide *a1* et les flancs mésiolinguaux des cuspides *b1* et *b2* portent des traces d'usure, avec de possibles stries d'usure. Le sommet de la cuspide *a1* porte une facette d'usure distale « horizontale » dont les limites sont arrondies. Le flanc labial de la cuspide *a1* porte une facette d'usure labio-distolabiale « très penchée ». Cette facette se prolonge sur les cuspides *a2* et *a3* (elle devient strictement labiale sur cette dernière), formant un plan d'usure sur toute la longueur du bassin et présente des stries d'usure sur toute sa longueur. Le sommet de la cuspide *a2* porte une facette d'usure distale « penchée » dont les limites sont arrondies. Les cuspides de la rangée *b* sont toutes usées et globalement lissées par l'usure. De fait, si certaines facettes d'usure demeurent identifiables, leurs limites ne le sont pas. Le flanc labial de la rangée *b* semble présenter des traces d'usure selon un plan labial « très penché » ou « vertical » mais il n'y a pas de facette définie. Le sommet de la cuspide *b2* porte une facette d'usure distale « peu penchée » qui se poursuit sur la cuspide *b3*. La partie

mésiale du sommet de la cuspide *b4* porte aussi une facette d'usure distale « peu penchée » mais la partie distale du sommet porte une facette d'usure distale « horizontale » qui semble aussi présente sur la cuspide *b5*. Le flanc lingual de la cuspide *b2* porte une facette d'usure linguo-distolinguale « penchée » qui se prolonge dans le même plan sur la cuspide *b3* puis devient strictement linguale sur la cuspide *b4* et mésiolinguale sur la cuspide *b5*. Cette facette présente des stries d'usure sur toute sa longueur.

MNHN.F.SNP 371 W :

Le sommet de la cuspide *a1* est arrondi par l'usure. Le flanc labial de la cuspide *a1* porte une facette d'usure distolabiale « très penchée ». La cuspide *a2* est cassée mais la base de son flanc labial présente des traces d'usure. Les flancs labiaux et les sommets des cuspides de la rangée *b* sont marqués par l'usure mais ne présentent pas de facette identifiée, sauf le sommet de la cuspide *b5* qui porte une facette d'usure. Le flanc lingual de la cuspide *b2* porte une facette d'usure distolinguale « penchée ». Les flancs linguaux des cuspides *b3* et *b4* portent une facette d'usure linguale « penchée » avec des stries d'usure.

Morphotype MNHN.F.SNP 290 W (Fig. 7.6)

Ce morphotype de molariforme inférieure se distingue par une rangée *a* à trois cuspides et une rangée *b* se terminant par *b6*, en série décroissante distalement.

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 290 W (Fig. 7.6) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un bassin principal. La rangée linguale *a* est plus courte et compte moins de cuspides que la rangée labiale *b*. Le bassin est délimité mésialement par la selle reliant les cuspides *a1* et *b2* et distalement par le mur formé par la rangée *b*. Le bassin s'approfondit et s'élargit de l'extrémité mésiale vers l'extrémité distale.

La rangée *a* compte trois cuspides. La cuspide *a1* domine largement la couronne en hauteur. Elle occupe un peu moins de la moitié mésiale de la dent et s'élève verticalement en vue latérale. La cuspide *a1* porte une crête mésiolabiale. Elle descend jusqu'à rejoindre le coin mésiolabial de la base de la cuspide. Une crête distale part du sommet de la cuspide *a1* pour rejoindre la cuspide *a2*. En vue distale, la crête descend verticalement du sommet

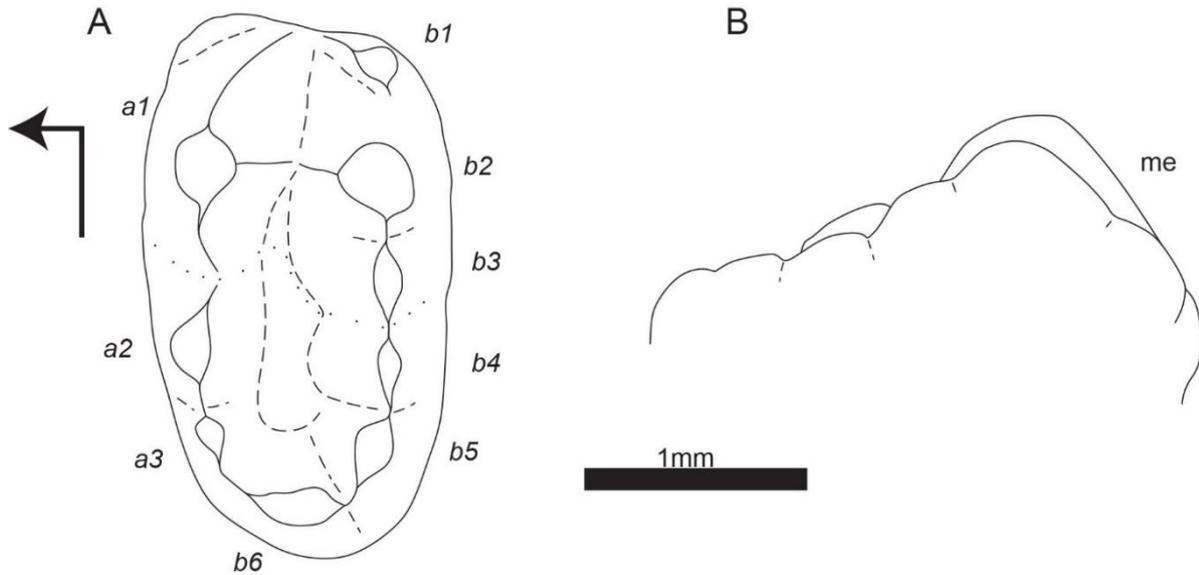


Figure 7. 6. Dessins schématiques de la molariforme inférieure MNHN.F.SNP 290 W ('Thomasia I', groupe 1) en vues occlusale (A) et labiale (B). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour la vue labiale. Les labels en italique correspondent à la nomenclature des cuspides.

jusqu'au niveau du sommet de la cuspide *a2* puis se courbe lingualemment. En vue latérale, cette crête, légèrement convexe, descend selon une pente semblable à la carène mésiale. Deux sillons verticaux faiblement marqués soulignent les flancs lingual et labial de cette crête. Une troisième crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, part labialement du sommet de la cuspide *a1* jusqu'à sa base pour participer à la selle. Les crêtes distale et labiale délimitent une surface plane sur le flanc de la cuspide *a1* qui descend du sommet jusqu'au bassin principal. La carène mésiale et la crête labiale délimitent une surface plane qui descend du sommet jusqu'à la base de la cuspide. La cuspide *a2* est près de deux fois moins haute, moins large labiolingualemment et moins longue mésiodistalemment que la cuspide *a1*. La cuspide *a2* est déplacée lingualemment par rapport à la cuspide *a1*, l'extrémité linguale de leurs bases s'alignant pour former le flanc lingual de la couronne. En vue occlusale, le contour de la cuspide *a2* correspond à un demi-cercle avec un flanc lingual convexe et un flanc labial presque plan. En vue distale, le flanc labial présente une pente plus forte que le flanc lingual, ce dernier étant sensiblement convexe. En vue labiale, la cuspide *a2* s'élève en se projetant légèrement distalemment et sa base mésiale est plus haute que sa base distale. En vue linguale, les bases des cuspides *a1* et *a2* sont au même niveau. La cuspide *a2* porte deux crêtes, respectivement mésiale et distale, toutes deux rectilignes en vues occlusale et latérale. La première crête part mésialement du coin mésiolabial du sommet pour rejoindre la crête distolinguale de la cuspide *a1*. La deuxième crête part distalemment du coin distolabial du

sommet jusqu'à la cuspide *a3*. Elle est nettement plus longue que la crête mésiale. Ces deux crêtes présentent une pente similaire à celle de la crête distale de la cuspide *a1* et sont soulignées par de faibles sillons verticaux sous leurs flancs labial et lingual. La cuspide *a3* est la plus petite cuspide de la rangée *a* et est alignée mésiodistalement avec les deux cuspides précédentes. Son sommet est plus bas que celui de toutes les autres cuspides de la dent, sauf la cuspide *b1*.

La rangée *b* compte six cuspides, moins bien séparées les unes des autres que les cuspides de la rangée *a*. La cuspide *b1* est plus volumineuse que la cuspide *a3* mais, en termes de forme, elle n'est qu'un renflement à la base de la cuspide *b2*. La cuspide *b2* est la plus grande cuspide de la rangée *b*. Elle est labiale à la cuspide *a1* mais s'avance moins mésialement. Elle est plus large labiolingualement et moins longue mésiodistalement que la cuspide *a2*. Le sommet de la cuspide *b2* est plus haut que le sommet de la cuspide *a2*. En vue mésiale, il y a une asymétrie entre son flanc labial proche de la verticale et son flanc lingual de pente plus faible. La cuspide *b2* porte deux crêtes, rectilignes en vues occlusale et latérale. Une crête descend lingualement du sommet pour participer à la selle. L'autre crête descend distolabialement du sommet et rejoint la cuspide *b3*. Les cuspides *b3*, *b4*, *b5* et *b6* forment une chaîne de cuspides où chacune est plus petite et positionnée plus bas que la précédente. L'écart de taille entre les cuspides *b2* et *b3* est plus important qu'entre les autres cuspides. La cuspide *b3* est directement labiale à l'encoche *a1-a2*. Son sommet est sensiblement plus haut que le sommet de la cuspide *a2*. Les cuspides *b3* et *b4* sont plus labiales que la cuspide *b2*, tandis que la cuspide *b5* est alignée mésiodistalement avec cette dernière. Ces quatre cuspides forment un arc de cercle très plat. La cuspide *b6* est tournée à 90° par rapport à l'axe mésiodistal de la dent. Elle est plus linguale que les autres cuspides de la rangée *b* mais est plus labiale que la selle. Elle présente une crête distale rejoignant la cuspide *a3* pour fermer le bassin.

Usure :

MNHN.F.SNP 290 W :

Le sommet de la cuspide *a1* porte une facette d'usure linguo-distolinguale « peu penchée ». Le flanc labial de la cuspide *a1* porte une facette d'usure distolabiale « très penchée ». Le flanc mésial de la cuspide *a1* porte une facette d'usure mésiolabiale « penchée ». Le sommet de la cuspide *a2* porte une facette d'usure distale « peu penchée » associée à une facette d'usure linguale « peu penchée ». Le flanc labial de la cuspide *a2* porte une facette d'usure labiale « penchée ». La cuspide *b2* porte une facette d'usure mésiolabiale « penchée ». Les

autres cuspides de la rangée *b* présentent aussi des traces d'usure sur le haut de leurs flancs labial mais il n'y a pas de facette définie. Les cuspides de la rangée *b* présentent aussi des traces d'usure, avec de possibles stries d'usure, sur leur flanc lingual, en particulier les cuspides *b2* et *b3*, mais il n'y a pas de facette définie.

Morphotype MNHN.F.SNP 664 (Figs. 7.3B, 7.7)

Ce morphotype de molariforme inférieure se distingue par une rangée *a* à trois cuspides et une rangée *b* se terminant par *b7*, en série décroissante distalement.

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 664 (Figs 7.3B, 7.7) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un bassin principal. La rangée linguale *a* est plus courte et compte moins de cuspides que la rangée labiale *b*. Le bassin est délimité mésialement par la selle reliant les cuspides *a1* et *b2* et distalement par le mur formé par la rangée *b*. Le bassin s'approfondit et s'élargit de l'extrémité mésiale vers l'extrémité distale.

La rangée *a* compte trois cuspides. La cuspide *a1* domine largement la couronne en hauteur. Elle occupe un peu moins de la moitié mésiale de la dent et s'élève verticalement en vue latérale. La cuspide *a1* porte une crête mésiolabiale. Elle descend jusqu'à rejoindre le coin mésiolabial de la base de la cuspide. Une crête distale part du sommet de la cuspide *a1* pour rejoindre la cuspide *a2*. En vue distale, la crête descend verticalement du sommet jusqu'au niveau du sommet de la cuspide *a2* puis se courbe lingualement. En vue latérale, cette crête, légèrement convexe, descend selon une pente semblable à la carène mésiale. Deux sillons verticaux faiblement marqués soulignent les flancs lingual et labial de cette crête. Une troisième crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, part labialement du sommet de la cuspide *a1* jusqu'à sa base pour participer à la selle mais elle est mal préservée. Les crêtes distale et labiale délimitent une surface plane sur le flanc de la cuspide *a1* qui descend du sommet jusqu'au bassin principal. La carène mésiale et la crête labiale délimitent une surface plane qui descend du sommet jusqu'à la base de la cuspide. La cuspide *a2* est près de deux fois moins haute, moins large labiolingualement et moins longue mésiodistalement que la cuspide *a1*. La cuspide *a2* est déplacée lingualement par rapport à la cuspide *a1*, l'extrémité linguale de leurs bases s'alignant pour former le flanc lingual de la couronne. En vue

occlusale, le contour de la cuspide *a2* correspond à un demi-cercle avec un flanc lingual convexe et un flanc labial presque plan. En vue distale, les flancs labial et lingual présentent une pente similaire, le dernier étant sensiblement convexe. En vue labiale, la cuspide *a2* s'élève en se projetant légèrement distalement et sa base mésiale est plus haute que sa base distale. En vue linguale, les bases des cuspides *a1* et *a2* sont au même niveau. La cuspide *a2* porte deux crêtes, respectivement mésiale et distale, toutes deux rectilignes en vues occlusale et latérale et alignées mésiodistalement. La première crête part mésialement du coin mésiolabial du sommet pour rejoindre la crête distolinguale de la cuspide *a1*. La deuxième crête part distalement du coin distolabial du sommet jusqu'à la cuspide *a3*. Elle est nettement plus longue que la crête mésiale. Ces deux crêtes présentent une pente similaire à celle de la crête distale de la cuspide *a1* et sont soulignées par de faibles sillons verticaux sous leurs flancs labial et lingual. La cuspide *a3* est nettement plus petite que la cuspide *a2*. Elle est de forme très allongée et ses crêtes ne sont pas aussi marquées que les cuspides *a1* et *a2*. Elle se positionne dans l'alignement des deux cuspides précédentes mais son axe long dévie distolabialement de l'axe mésiodistal de la dent. Elle présente une crête mésiale, qui se termine lingualemment à la crête distale de la cuspide *a2*, et une crête distale.

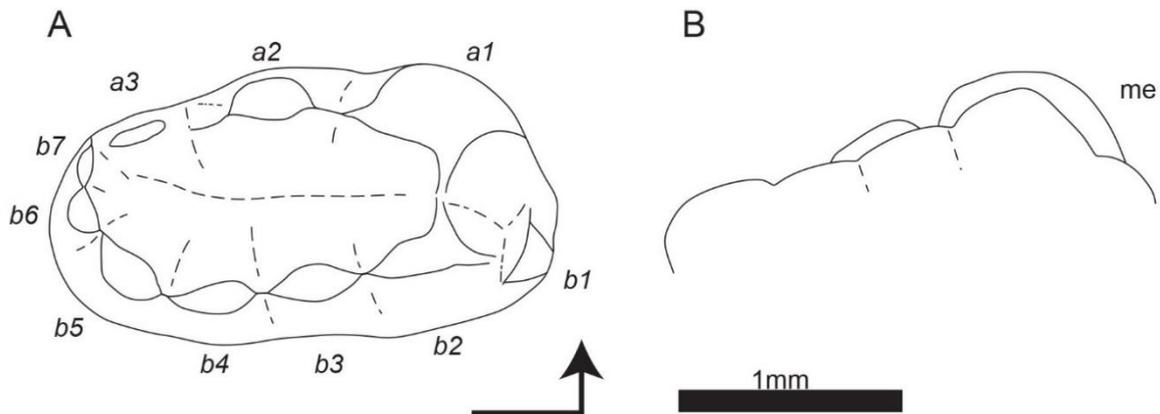


Figure 7.7. Dessins schématiques de la molariforme inférieure MNHN.F.SNP 664 ('*Thomasia* I', groupe 1) en vues occlusale (A) et labiale (B). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour la vue labiale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

La rangée *b* compte sept cuspides, moins bien séparées les unes des autres que les cuspides de la rangée *a*. La cuspide *b1* est plus petite que la cuspide *a3*. La cuspide *b2* est la plus grande cuspide de la rangée *b*. Elle est labiale à la cuspide *a1* mais s'avance moins mésialement. Elle est plus large labiolingualemment et moins longue mésiodistalement que la cuspide *a2*. Le sommet de la cuspide *b2* est plus haut que le sommet de la cuspide *a2*. En vue

mésiale, il y a une asymétrie entre son flanc labial proche de la verticale et son flanc lingual de pente plus faible. La cuspide *b2* porte trois crêtes, rectilignes en vues occlusale et latérale. Une crête descend mésialement jusqu'à la cuspide *b1*. La deuxième crête descend lingualemment du sommet pour participer à la selle. La troisième crête descend distolabialement du sommet et rejoint la cuspide *b3*. Les cuspides *b3*, *b4*, *b5*, *b6* et *b7* forment une chaîne de cuspides où chacune est plus petite et positionnée plus bas que la précédente. L'écart de taille entre les cuspides *b2* et *b3* ainsi qu'entre *b5* et *b6* est plus important qu'entre les autres cuspides. L'encoche *b2-b3* est légèrement plus mésiale que l'encoche *a1-a2*. Les sommets des cuspides *b3* à *b5* sont plus bas que le sommet de la cuspide *a2* mais plus haut que le sommet de la cuspide *a3*. Le sommet de la cuspide *b6* est au même niveau que le sommet de la cuspide *a3* tandis que la cuspide *b7* est plus basse. Les cuspides *b3* et *b4* sont plus labiales que la cuspide *b2* et sont alignées selon un axe presque parallèle avec l'axe mésiodistal de la dent. La cuspide *b5* est tournée à environ 45° par rapport à cet axe et est alignée mésiodistalement avec les cuspides *b1* et *b2*. Les cuspides *b6* et *b7* complète le mur avec la cuspide *b7* touchant la cuspide *a3*.

Usure :

MNHN.F.SNP 664 :

Le sommet de la cuspide *a1* est arrondi par l'usure. Le flanc labial de la cuspide *a1* porte une facette d'usure labio-distolabiale « très penchée ». Le flanc labial de la cuspide *a2* porte une facette d'usure labiale « très penchée ». Le sommet de la cuspide *a2* porte une facette d'usure distale « peu penchée ». Le haut du flanc lingual de la cuspide *a2* est aussi arrondi par l'usure mais ne **développé** de facette définie. Le sommet de la cuspide *a3* porte une facette d'usure distale « peu penchée ». Le flanc labial de la cuspide *a3* porte une facette d'usure labio-mésiolabiale « très penchée ». La rangée *b* porte une facette d'usure sur son flanc lingual de la cuspide *b2* à la cuspide *b5*, facette qui descend jusque dans le fond du bassin et présente des stries d'usure. Cette facette linguo-distolinguale sur la cuspide *b2*, linguale sur les cuspides *b3* et *b4* et mésiolinguale sur la cuspide *b5*. Les sommets de ces cuspides présentent aussi des marques d'usure qui se prolongent sur le flanc labial mais ne développent pas de facette définie.

Description des prémolariformes inférieures

Groupe 4 (Figs. 7.3C, 7.8-10)

Ce groupe morphologique rassemble les prémolariformes inférieures partageant la présence de la cuspide *a3* (Tableau 7.3). Les morphotypes se différencient par le nombre de cuspides dans la rangée *b* qui va de un à trois.

Morphotype MNHN.F.SNP 77 L (Fig. 7.8)

Ce morphotype de prémolariforme inférieure se distingue par une rangée *a* à trois cuspides et une rangée *b* à une cuspide.

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 77 L (Fig. 7.8) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un bassin. La rangée linguale *a* est décalée mésialement par rapport à la rangée labiale *b*. Toutes les cuspides de la rangée *a* sont plus hautes que toutes les cuspides de la rangée *b*. Les deux rangées sont en contact mésialement et distalement ; le bassin est donc fermé. Le bassin est un sillon descendant, entre les rangées *a* et *b*, depuis la base distale de la cuspide *a1* jusqu'à l'extrémité distale de la couronne.

La rangée *a* compte trois cuspides. La cuspide *a1* domine largement la couronne en hauteur. Elle occupe la moitié mésiale de la dent et s'élève verticalement en vue latérale. La cuspide *a1* ne porte pas de crête mésiale, mais son flanc mésial est caréné, séparant les faces linguale et labiale. Cette carène est légèrement labiale à l'axe mésiodistal de la dent. La cuspide *a1* porte deux crêtes distales. La plus importante part du sommet de la cuspide *a1* pour rejoindre la cuspide *a2*. En vue distale, son extrémité distale est sensiblement plus linguale que son extrémité mésiale. En vue latérale, cette crête descend selon la même pente que le flanc mésial de la cuspide *a1*, excepté un court segment distal qui est plus proche de la verticale. Des sillons verticaux faiblement marqués soulignent les flancs labial et lingual de cette crête. La deuxième crête distale part de la base distolabiale de la cuspide *a1* pour rejoindre la cuspide *b1*. La cuspide *a2* est près de deux fois moins haute, deux fois moins large labiolinguale et nettement moins longue mésiodistalement que la cuspide *a1*. La cuspide *a2* est déplacée lingualement par rapport à la cuspide *a1*, l'extrémité linguale de leurs bases s'alignant pour former le flanc lingual de la couronne. En vue occlusale, le contour de la cuspide *a2* correspond à un demi-cercle avec un flanc lingual convexe et un flanc labial

presque plan. En vue distale, le flanc labial est plus proche de la verticale que le flanc lingual. En vue labiale, la cuspide *a2* penche légèrement distalement et sa base mésiale est plus haute que sa base distale. En vue linguale, les bases des cuspides *a1* et *a2* sont au même niveau. La cuspide *a2* porte deux crêtes, respectivement mésiale et distale, toutes deux rectilignes en vue occlusale. La première crête part mésialement du sommet de la cuspide *a2* pour rejoindre la crête distolinguale de la cuspide *a1*. La deuxième crête part distolabialement du sommet jusqu' à la cuspide *a3*. En vue distale, la crête distale descend d'abord distolabialement, puis, un peu au-dessus du niveau du sommet de la cuspide *a3*, se courbe pour finir verticalement. En vue latérale, la crête mésiale, légèrement convexe, descend selon une pente presque verticale. La crête distale est à peu près deux fois plus longue que la crête mésiale. La crête distale suit une pente moins forte que celle de la crête mésiale et présente une légère concavité. Les deux crêtes sont soulignées par de faibles sillons verticaux sous leur flanc labial. La cuspide *a3* est beaucoup plus petite en longueur, en largeur et en hauteur que la cuspide *a2*. Elle est positionnée sensiblement plus bas que la cuspide *a2*. Elle est plus labiale que le sommet de la cuspide *a1*. Contrairement aux cuspides *a1* et *a2*, elle dévie distolabialement de l'axe mésiodistal de la dent. Elle porte une crête distolabiale participant à la fermeture du bassin.

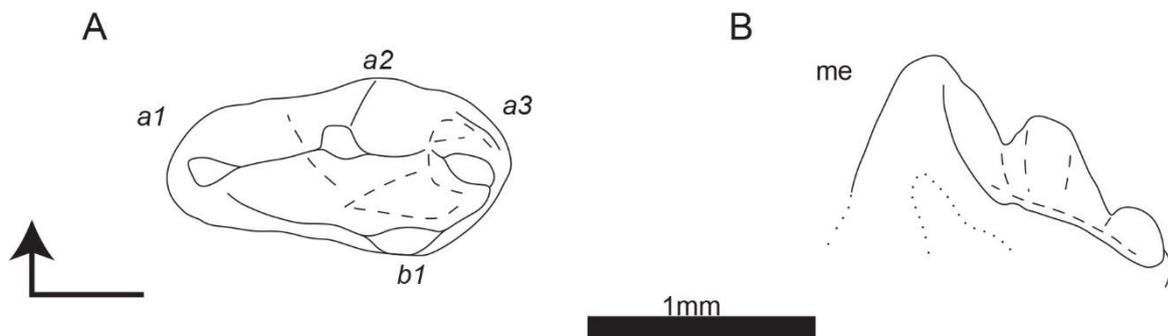


Figure 7. 8. Dessins schématiques de la prémolariforme inférieure MNHN.F.SNP 77 L ('Thomasia II', groupe 4) en vues occlusale (A) et labiale (B). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour la vue labiale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

La rangée *b* compte une seule cuspide, la cuspide *b1*. Cette dernière est légèrement moins longue et moins large que la cuspide *a2* et moins haute que la cuspide *a3*. Elle est positionnée dans le prolongement de la crête distolabiale de la cuspide *a1*, face à la partie mésiale de l'encoche *a2*-*a3*. Elle porte une crête distolinguale basse, légèrement courbe en vue occlusale, qui rejoint l'extrémité de la cuspide *a3*.

Usure :

MNHN.F.SNP 77 L :

Les sommets des cuspides *a1* et *a3* sont arrondis par l'usure. Les sommets des cuspides *a2* et *b1* portent chacun une facette d'usure distale « peu penchée ».

Morphotype MNHN.F.SNP 199 W (Figs. 7.3C, 7.9)

Ce morphotype de prémolariforme inférieure se distingue par une rangée *a* à trois cuspides et une rangée *b* à deux cuspides.

Matériel rapporté :

MNHN.F.SNP 39 DD, MNHN.F.SNP 92 W, MNHN.F.SNP 144 L, MNHN.F.SNP 396 W, MNHN.F.SNP 635, MNHN.F.SNP 676, MNHN.F.SNP 702

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 199 W (Figs. 7.3C, 7.9) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un bassin. La rangée linguale *a* est décalée mésialement par rapport à la rangée labiale *b*. Toutes les cuspides de la rangée *a*, sauf la cuspide *a3*, sont plus hautes que toutes les cuspides de la rangée *b*. Les deux rangées sont en contact mésialement et distalement ; le bassin est donc fermé. Le bassin est un sillon descendant, entre les rangées *a* et *b*, depuis la base distale de la cuspide *a1* jusqu'à l'extrémité distale de la couronne.

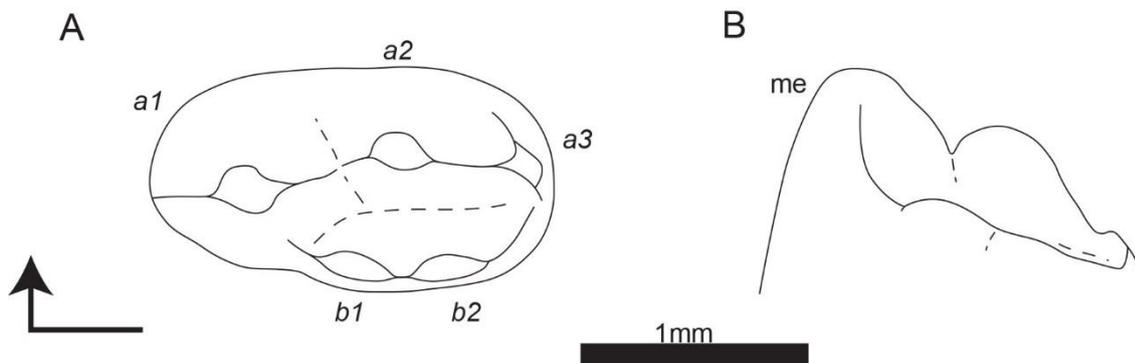


Figure 7. 9. Dessins schématiques de la prémolariforme inférieure MNHN.F.SNP 199 W ('*Thomasia* II', groupe 4) en vues occlusale (A) et labiale (B). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour la vue labiale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

La rangée *a* compte trois cuspides. La cuspide *a1* domine largement la couronne en hauteur. Elle occupe un peu moins de la moitié mésiale de la dent et s'élève verticalement en vue latérale. La cuspide *a1* ne porte pas de crête mésiale, mais son flanc mésial est caréné, séparant les faces linguale et labiale. Cette carène est légèrement labiale à l'axe mésiodistal de la dent. La cuspide *a1* porte deux crêtes distales. La plus importante part du sommet de la cuspide *a1* pour rejoindre la cuspide *a2*. En vue distale, son extrémité distale est sensiblement plus linguale que son extrémité mésiale. En vue latérale, cette crête descend selon une pente plus faible que le flanc mésial de la cuspide *a1*, excepté un court segment distal qui est plus proche de la verticale. Des sillons verticaux faiblement marqués soulignent les flancs labial et lingual de cette crête. La deuxième crête distale part de la base distolabiale de la cuspide *a1* pour rejoindre la cuspide *b1*. La cuspide *a2* est près de deux fois moins haute, deux fois moins large labiolingualemment et nettement moins longue mésiodistalemment que la cuspide *a1*. La cuspide *a2* est déplacée lingualemment par rapport à la cuspide *a1*, l'extrémité linguale de leurs bases s'alignant pour former le flanc lingual de la couronne. En vue occlusale, le contour de la cuspide *a2* correspond à un demi-cercle avec un flanc lingual convexe et un flanc labial presque plan. En vue distale, le flanc labial est plus proche de la verticale que le flanc lingual. En vue labiale, la cuspide *a2* penche légèrement distalement et sa base mésiale est plus haute que sa base distale. En vue linguale, les bases des cuspides *a1* et *a2* sont au même niveau. La cuspide *a2* porte deux crêtes, respectivement mésiale et distale, toutes deux rectilignes en vue occlusale. La première crête part mésialement du sommet de la cuspide *a2* pour rejoindre la crête distolinguale de la cuspide *a1*. La deuxième crête part distolabialement du sommet jusqu'à la cuspide *a3*. En vue distale, la crête distale descend d'abord distolabialement, puis, un peu au-dessus du niveau du sommet de la cuspide *a3*, se courbe pour finir verticalement. En vue latérale, la crête mésiale, légèrement convexe, descend selon une pente presque verticale. La crête distale est à peu près deux fois plus longue que la crête mésiale. La crête distale suit une pente moins forte que celle de la crête mésiale et présente une légère concavité. Les deux crêtes sont soulignées par de faibles sillons verticaux sous leur flanc labial. La cuspide *a3* est beaucoup plus petite en longueur, en largeur et en hauteur que la cuspide *a2*. Elle est positionnée sensiblement plus bas que la cuspide *a2*. Elle est directement distale au sommet de la cuspide *a1*. Contrairement aux cuspides *a1* et *a2*, elle dévie distolabialement de l'axe mésiodistal de la dent. Elle porte une crête distolabiale participant à la fermeture du bassin.

La rangée *b* compte deux cuspides. Les cuspides *b1* et *b2* sont plus petites en longueur, en largeur et en hauteur que la cuspide *a2* mais plus grandes que la cuspide *a3*. La

7. *Thomasia*

cuspid *b1* est plus grande que la cuspid *b2*. La cuspid *b1* est positionnée dans le prolongement de la crête distolabiale de la cuspid *a1*, face à l'encoche *a1-a2* et au sommet de la cuspid *a2*. La cuspid *b2* est positionnée plus bas et directement distalement à la cuspid *b1*. Elle est positionnée face à la partie distale de la cuspid *a2* et à l'encoche *a2-a3*. Elle porte une crête distolinguale basse, légèrement courbe en vue occlusale, qui rejoint l'extrémité de la cuspid *a3*.

Variations :

MNHN.F.SNP 635 :

Le flanc distal de la cuspid *a1* est partiellement cassé. La cuspid *a2* est cassée jusqu'à sa base. Les cuspides *a2*, *b1* et *b2* sont plus développées. La cuspid *b2* est positionnée plus distalement sur la couronne et dévie distolingualemment de l'axe mésiodistal de la dent.

MNHN.F.SNP 39 DD :

Les cuspides *a3* et *b2* sont partiellement cassées. La cuspid *b2* est positionnée plus distalement sur la couronne. La cuspid *a3* semble être alignée mésiodistalemment avec la cuspid *a2*. Les sommets, les crêtes, le fond du bassin sont plus aigus (peut-être lié à l'usure).

MNHN.F.SNP 396 W :

La cuspid *a3* est sensiblement moins développée. La cuspid *b1* dévie distolabialement de l'axe mésiodistal de la dent, tandis que la cuspid *b2* dévie distolingualemment de l'axe mésiodistal de la dent. L'extrémité distale de la cuspid *b2* est alignée mésiodistalemment avec l'extrémité mésiale de la cuspid *b1*. La crête distale fermant le bassin est basse.

MNHN.F.SNP 676 :

La cuspid *a2* semble cassée au-dessus de sa base. Les cuspides *b1* et *b2* semblent relativement plus hautes. La crête distale fermant le bassin est basse.

MNHN.F.SNP 92 W :

La cuspid *a3* est sensiblement plus linguale. Les cuspides *b1* et *b2* sont plus mésiales. Un petit renflement cingulaire s'est formé à la base de la carène mésiale de la cuspid *a1*.

MNHN.F.SNP 144 L :

7. *Thomasia*

Toutes les cuspides sont marquées par l'usure, rendant leur morphologie difficile à décrire avec précision.

MNHN.F.SNP 702 :

Le bassin est plus large. La cuspide *a3* est moins développée.

Usure :

MNHN.F.SNP 199 W :

Les sommets des cuspides *a1*, *a2* et *a3* sont arrondis par l'usure. Le sommet de la cuspide *a2* montre cependant une usure préférentielle distale et des traces d'usure sur son flanc distolabial. Les cuspides *b1* et *b2* portent de faibles facettes d'usure labiale « penchée ». Le fond du bassin porte des traces d'usure dont des stries d'usure.

MNHN.F.SNP 635 :

La cuspide *b1* porte une facette d'usure labiale « peu penchée ». La cuspide *b2* porte une facette d'usure distolabiale « peu penchée ».

MNHN.F.SNP 396 W :

Le sommet de la cuspide *a1* est arrondi par l'usure. Le sommet de la cuspide *a2* porte une faible facette d'usure distale « peu penchée ». La cuspide *b1* semble porter une facette d'usure distolabiale « peu penchée ». La cuspide *b2* porte une facette d'usure distolabiale « peu penchée ». Le flanc distolabial de la cuspide *a1*, le flanc labial de la cuspide *a2* et le fond du bassin portent des traces d'usure.

MNHN.F.SNP 676 :

Le sommet de la cuspide *a1* porte une facette d'usure distale « peu penchée ». La cuspide *b1* semble porter une facette d'usure mésiolabiale « penchée ». Le sommet de la cuspide *b2* porte une facette d'usure distolabiale « peu penchée ».

MNHN.F.SNP 92 W :

Le sommet de la cuspide *a1* porte une facette d'usure distolabiale « peu penchée ». Le sommet de la cuspide *a2* est arrondi par l'usure. La cuspide *b1* porte une grande facette d'usure en creux labiale à mésiolabiale « très penchée » à « verticale ». La cuspide *b2* porte une facette d'usure de même orientation mais de taille plus petite.

MNHN.F.SNP 144 L :

Le sommet de la cuspide *a1* porte une facette d'usure distolabiale « peu penchée » connectée à une facette d'usure distolabiale « penchée » sur le flanc distolabial de la cuspide. Le sommet de la cuspide *a2* porte une facette d'usure distolabiale « peu penchée » connectée à une facette d'usure distolabiale « penchée » sur le flanc labial de la cuspide. La cuspide *a3* porte une petite facette d'usure distolinguale « penchée ». Les cuspides *b1* et *b2* sont fortement usées sur leurs sommets, leurs flancs linguaux et labiaux mais aucune facette d'usure définie n'est développée. Le fond du bassin porte des traces d'usure.

MNHN.F.SNP 702 :

Le sommet de la cuspide *a1* porte une facette d'usure distale « peu penchée » et une facette labiale « penchée ». La cuspide *a2* est tronquée par une facette d'usure distale « penchée » et une facette d'usure linguo-distolinguale « très penchée ». Le sommet et le haut du flanc labial de la cuspide *b1* porte une facette d'usure labiolinguale « penchée » qui est connectée avec la facette portée la cuspide *b2*. La cuspide *b2* porte une facette d'usure distolinguale « penchée ». Le fond du bassin semble être usé entre les cuspides *a2* et *b2*. De possibles stries d'usure, alignées mésiodistalement, sont visibles.

Morphotype MNHN.F.SNP 273 W (Fig. 7.10)

Ce morphotype de prémolariforme inférieure se distingue par une rangée *a* à trois cuspides et une rangée *b* à trois cuspides.

Matériel rapporté :

MNHN.F.SNP 240 DD, MNHN.F.SNP 247 DD, MNHN.F.SNP 429 W

Mesures : aucun spécimen n'a pu être mesuré.

Description de MNHN.F.SNP 273 W (Fig. 7.10) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un bassin. La rangée linguale *a* est décalée mésialement par rapport à la rangée labiale *b*. Toutes les cuspides de la rangée *a*, sauf la cuspide *a3*, sont plus hautes que toutes les cuspides de la rangée *b*. Les deux rangées sont en contact mésialement et distalement ; le bassin est donc

fermé. Le bassin est un sillon descendant, entre les rangées *a* et *b*, depuis la base distale de la cuspide *a1* jusqu'à l'extrémité distale de la couronne.

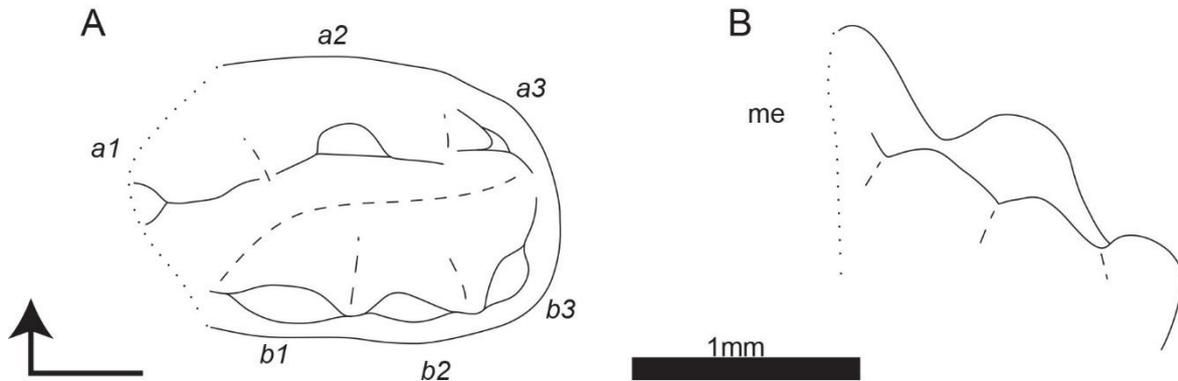


Figure 7. 10. Dessins schématiques de la prémolariforme inférieure MNHN.F.SNP 273 W ('*Thomasia* II', groupe 4) en vues occlusale (A) et labiale (B). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour la vue labiale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

La rangée *a* compte trois cuspides. Malheureusement, la cuspide *a1* est en grande partie cassée, seule est conservée une partie de l'extrémité distale dont la crête distolinguale. De ce fragment restant, il ne semble pas y avoir de grande différence par rapport aux descriptions faites précédemment. La crête distale rejoint la cuspide *a2*. En vue distale, son extrémité distale est sensiblement plus linguale que son extrémité mésiale. En vue latérale, cette crête est rectiligne. Des sillons verticaux faiblement marqués soulignent les flancs labial et lingual de cette crête. Un court segment de la crête distolabiale qui rejoint la cuspide *b1*. En vue occlusale, le contour de la cuspide *a2* correspond à un demi-cercle avec un flanc lingual convexe et un flanc labial presque plan. En vue distale, le flanc labial est plus proche de la verticale que le flanc lingual. En vue labiale, la cuspide *a2* penche légèrement distalement et sa base mésiale est plus haute que sa base distale. La cuspide *a2* porte deux crêtes, respectivement mésiale et distale, toutes deux rectilignes en vues occlusale et latérale. La première crête part mésiolabiale du sommet de la cuspide *a2* pour rejoindre la crête distolinguale de la cuspide *a1*. La deuxième crête part distolabiale du sommet jusqu'à la cuspide *a3*. En vue latérale, la crête mésiale présente une pente similaire à la crête distale de la cuspide *a1*. La crête distale est à peu près deux fois plus longue que la crête mésiale. La crête distale suit une pente similaire à celle de la crête mésiale et présente une légère concavité. Les deux crêtes sont soulignées par de faibles sillons verticaux sous leur flanc labial. La cuspide *a3* est la plus petite cuspide de la dent. Elle est positionnée sensiblement plus bas que la cuspide *a2*. Elle est directement distale au sommet de la cuspide *a2*.

Contrairement aux cuspides *a1* et *a2*, elle dévie distolabialement de l'axe mésiodistal de la dent. Elle porte une crête distolabiale participant à la fermeture du bassin.

La rangée *b* compte trois cuspides, moins bien séparées les unes des autres que les cuspides de la rangée *a*. Le sommet de la cuspide *b1* est au niveau du fond de l'encoche *a1-a2*. L'extrémité mésiale de la base de la cuspide *b1* est légèrement plus mésiale que l'encoche *a1-a2* et son sommet est sensiblement plus mésial que le sommet de la cuspide *a2*. En vue occlusale, le sommet de la cuspide *b1* est déplacé labialement et son flanc distal est plus long que son flanc mésial. La cuspide *b1* porte deux crêtes faiblement marquées, alignées selon un axe mésio-mésiolingual à disto-distolabial. La crête mésiale rejoint la crête distolabiale de la cuspide *a1*. La crête distale rejoint la base de la cuspide *b2*. En vue latérale, l'extrémité mésiale de la base de la cuspide *b1* est sensiblement plus haute que l'extrémité distale de sa base. La cuspide *b2* est positionnée sensiblement plus bas que la cuspide *b1*, est moins haute verticalement, moins large labiolingualement et moins longue mésiodistalement. La cuspide *b2* est déplacée légèrement labialement par rapport à la cuspide *b1*. Le flanc labial de la cuspide *b2* est plus vertical que son flanc lingual. Elle porte deux faibles crêtes mésiale et distale, rectilignes en vues occlusale et latérale. La cuspide *b3* est plus petite et positionnée plus bas et plus lingualement que la cuspide *b2*. La cuspide *b3* dévie distolingualement de l'axe mésiodistal de la dent, formant un angle d'environ 65-70° avec celui-ci. Elle porte une crête linguo-distolinguale complétant le mur du bassin.

Variations :

MNHN.F.SNP 429 W :

La cuspide *a3* est plus développée, dépassant en taille les cuspides de la rangée *b*. La cuspide *b3* réduite. La cuspide *b1* est relativement plus haute. Le mur du bassin est bas.

MNHN.F.SNP 247 DD :

La cuspide *a1* est aussi cassée. La cuspide *a3* est réduite. Les cuspides de la rangée *b* sont plus distales. La cuspide *b3* est plus linguale et tournée à la perpendiculaire de l'axe mésiodistal de la dent.

MNHN.F.SNP 240 DD :

La cuspide *a1* est aussi cassée. La cuspide *a3* est plus développée avec une taille proche de la cuspide *b3*. Les cuspides de la rangée *b* sont plus distales.

Usure :

MNHN.F.SNP 273 W :

Le sommet de la cuspide *a2* porte une faible facette d'usure distale « penchée ». Les cuspides *b1* et *b2* portent chacune une facette d'usure labiale « penchée ». La cuspide *b3* est arrondie par l'usure.

MNHN.F.SNP 429 W :

Les sommets des cuspides sont arrondis par l'usure.

MNHN.F.SNP 247 DD :

Le sommet de la cuspide *a2* est arrondi par une usure préférentielle distale. Les sommets des autres cuspides sont arrondis par l'usure. La cuspide *b1* porte une facette d'usure linguale « peu penchée ».

MNHN.F.SNP 240 DD :

La surface de la dent montre de faibles traces d'usure.

Commentaire sur le matériel de Saint-Nicolas-de-Port rapporté à *Thomasia antiqua*

Les photos de l'holotype de *Thomasia antiqua* (Fig. 7.2) ont permis de comparer avec précision ce spécimen aux spécimens de Saint-Nicolas-de-Port considérés comme des molariformes inférieures. Parmi les trois groupes rassemblant le matériel de Saint-Nicolas-de-Port (voir plus bas), le groupe 1 s'est rapproché de l'holotype par la présence de la cuspide *a3*. Plus précisément, le morphotype 'MNHN.F.SNP 290 W' s'est avéré le plus proche de l'holotype avec six cuspides dans la rangée *b*. Les morphotypes du groupe 1 se différencient essentiellement par le nombre de cuspides dans la rangée *b*. Ce caractère étant considéré comme essentiellement lié aux différences entre loci (voir 7.5. Discussion, plus bas), l'ensemble du groupe 1 a été rapporté à *Thomasia antiqua*. De plus, le caractère présence/absence de la cuspide *a3* différencie aussi les deux groupes de prémolariformes inférieures dans le matériel de Saint-Nicolas-de-Port. Par conséquent, les morphotypes du groupe 4, qui portent une cuspide *a3*, ont aussi été rapportés à *Thomasia antiqua*.

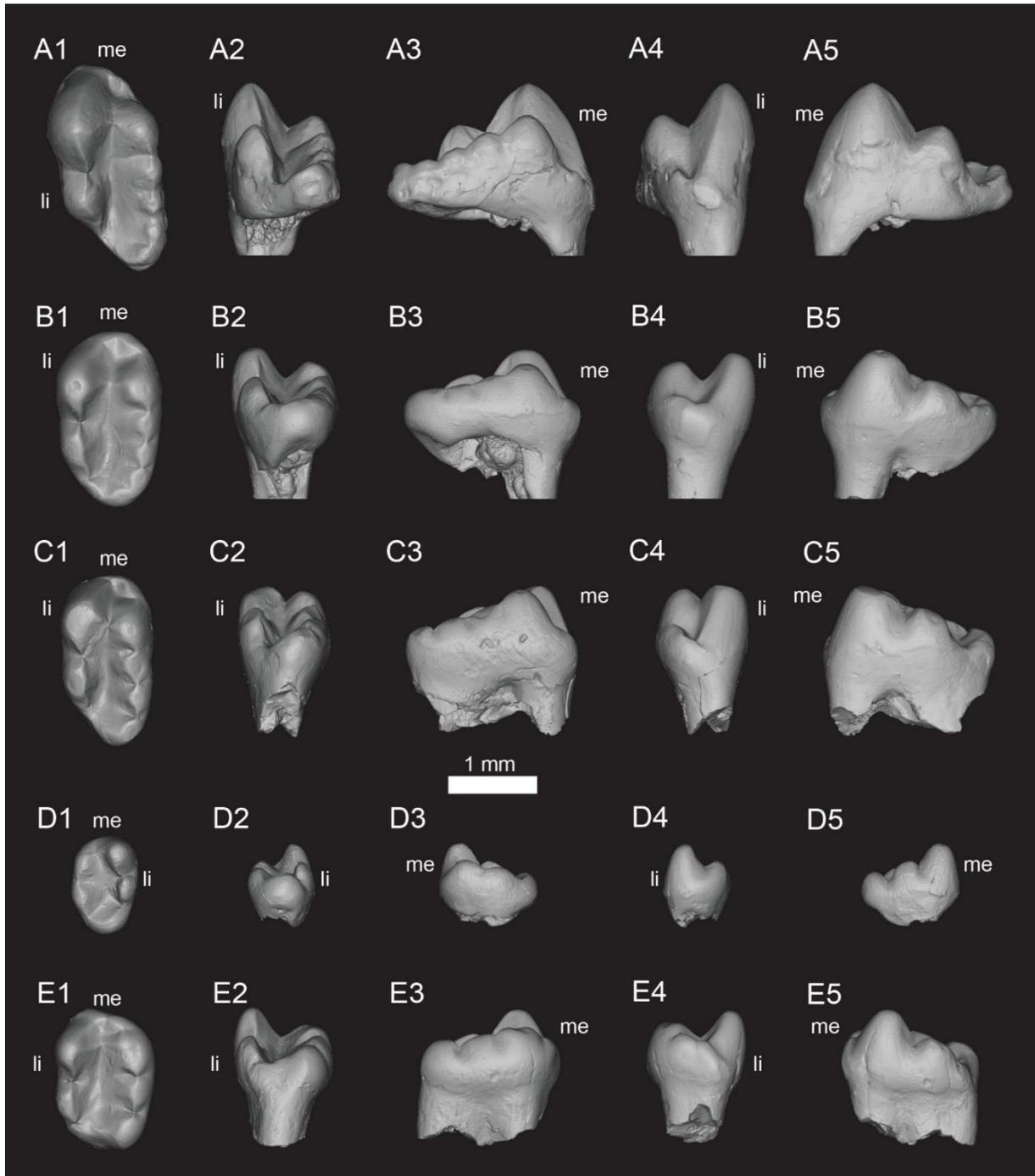


Figure 7. 11. Vues des modèles 3D des molariformes inférieures de l'ensemble 'Thomasia I'. **A-C**, groupe 2 (A, MNHN.F.SNP 182 W ; B, MNHN.F.SNP 320 W ; C, MNHN.F.SNP 490 W) ; **D-E**, groupe 3 (D, MNHN.F.SNP 716 ; E, MNHN.F.SNP 445 W). 1, vue occlusale ; 2, vue distale ; 3, vue labiale ; 4, vue mésiale ; 5, vue linguale. « me » indique l'extrémité mésiale ; « li » indique la face linguale.

?*Thomasia* Poche, 1908

'Thomasia I' (Figs. 7.3-20)

Cet ensemble correspond au « *Thomasia*, groupe I » défini par Sigogneau-Russell (1989a) et regroupe la totalité des molariformes inférieures rapportées à 'Thomasia'. Dans cet ensemble, trois groupes ont été différenciés (Tableau 7.3). Le groupe 1 (rapporté à *Thomasia antiqua*, voir plus haut) se distingue des deux autres par la présence de la cuspide *a3* (e.g., Fig. 7.6). Le groupe 2 et le groupe 3, qui partagent une rangée *a* avec deux cuspides, se différencient par une différence de taille qui a un impact sur la forme de la rangée *b* (e.g., Fig. 7.11). Dans le groupe 2, la couronne est relativement grande, ce qui permet aux cuspides *b2*, *b3* et *b4* d'être plus ou moins alignées (point en commun avec le groupe 1) ; tandis que dans le groupe 3, la couronne est relativement petite, empêchant la cuspide *b4* de s'aligner avec les cuspides *b2* et *b3*. A l'intérieur de ces trois groupes, les morphotypes se distinguent sur la base de deux critères : le nombre de cuspides dans la rangée *b* et la forme de la partie distale de la rangée *b*. Ainsi, le décompte des cuspides de la rangée *b* s'arrête à la cuspide *b4*, *b5*, *b6*, *b7* ou *b8* selon les morphotypes. Selon les morphotypes, l'extrémité distale de la rangée *b* prend la forme soit d'une série décroissante dans le prolongement de la partie mésiale de la rangée *b* ; soit d'une augmentation en taille de certaines cuspides, faisant culminer le sommet du mur du bassin plus haut que certaines cuspides plus mésiales de la rangée *b*. Ce second critère ne s'applique pas dans le groupe 1 où les spécimens présentent systématiquement une série décroissante.

Groupe 2 (Figs. 7.11A-C, 7.12-17)

Ce groupe morphologique rassemble les molariformes inférieures partageant l'absence de la cuspide *a3* et une couronne de taille relativement grande (Tableau 7.3). Les morphotypes se différencient par le nombre de cuspides dans la rangée *b* qui va de cinq à huit et la disposition des cuspides distales de la rangée *b*.

Morphotype MNHN.F.SNP 4 W (Fig. 7.12)

Ce morphotype de molariforme inférieure se distingue par une rangée *a* à deux cuspides et une rangée *b* se terminant par *b7*, dont les plus distales sont surélevées.

Matériel rapporté :

MNHN.F.SNP 150 W, MNHN.F.SNP 642

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 4 W (Fig. 7.12) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un bassin principal. La rangée linguale *a* est plus courte et compte moins de cuspides que la rangée labiale *b*. Le bassin est délimité mésialement par la selle reliant les cuspides *a1* et *b2* et distalement par le mur formé par la rangée *b*. Le bassin s'approfondit et s'élargit de l'extrémité mésiale vers l'extrémité distale. Un bassin secondaire est formé à l'extrémité mésiale de la dent par la selle et les cuspides *a1*, *b1* et *b2*.

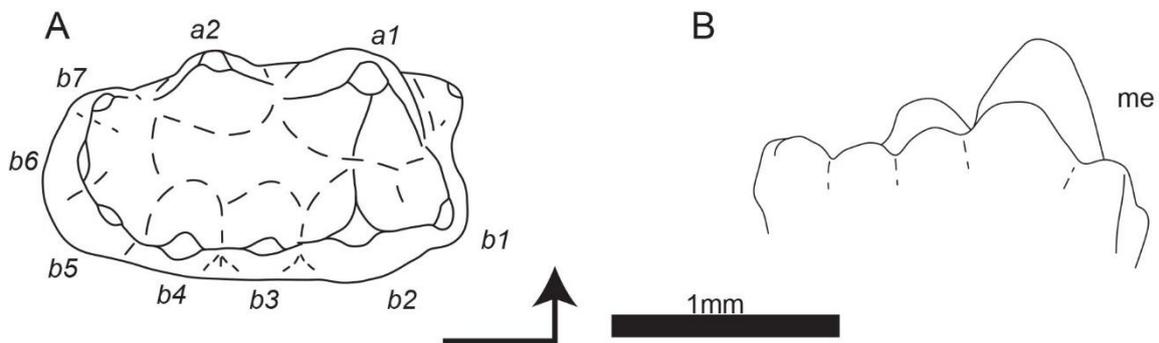


Figure 7. 12. Dessins schématiques de la molariforme inférieure MNHN.F.SNP 4 W ('*Thomasia* I', groupe 2) en vues occlusale (A) et labiale (B). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour la vue labiale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

La rangée *a* compte deux cuspides. La cuspide *a1* domine largement la couronne en hauteur. Elle occupe un peu moins de la moitié mésiale de la dent et s'élève verticalement en vue latérale. La cuspide *a1* ne porte pas de crête mésiale, mais son flanc mésiolabial est sensiblement caréné. Cette carène descend jusqu'à rejoindre le coin mésiolabial de la base de la cuspide. Une crête distale part du sommet de la cuspide *a1* pour rejoindre la cuspide *a2*. En vue distale, la crête descend verticalement du sommet jusqu'au niveau du sommet de la cuspide *a2* puis se courbe lingualement. En vue latérale, cette crête, légèrement convexe en vue latérale, descend selon une pente semblable à la carène mésiale. Deux sillons verticaux faiblement marqués soulignent les flancs lingual et labial de cette crête. Une troisième crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, part labialement du sommet de la cuspide *a1* jusqu'à sa base pour participer à la selle. Les crêtes distale et labiale délimitent une surface légèrement concave sur le flanc de la cuspide *a1* qui descend du sommet jusqu'au bassin principal. La carène mésiale et la crête labiale délimitent une surface plane qui descend du sommet jusqu'au bassin secondaire. MNHN.F.SNP 4 W présente une particularité avec une

cuspile cingulaire au coin mésiolingual de la dent, positionnée beaucoup plus bas que la cuspile *b1*. La cuspile *a2* est près de deux fois moins haute, deux fois moins large labiolingualement et sensiblement moins longue mésiodistalement que la cuspile *a1*. La cuspile *a2* est déplacée lingualement par rapport à la cuspile *a1*, l'extrémité linguale de leurs bases s'alignant pour former le flanc lingual de la couronne. En vue occlusale, le contour de la cuspile *a2* correspond à un demi-cercle avec un flanc lingual convexe et un flanc labial presque plan. En vue distale, les flancs labial et lingual ont des pentes équivalentes, le dernier étant sensiblement convexe. En vue labiale, la cuspile *a2* s'élève en se projetant légèrement distalement et sa base mésiale est plus haute que sa base distale. En vue linguale, les bases des cuspides *a1* et *a2* sont au même niveau. La cuspile *a2* porte deux crêtes, respectivement mésiale et distale, toutes deux rectilignes en vue occlusale. La première crête part mésiolabiallement du sommet pour rejoindre la crête distolinguale de la cuspile *a1*. La deuxième crête part distolabiallement du sommet jusqu'à l'extrémité de la rangée *a*. En vue latérale, la crête distale présente une légère concavité, la crête mésiale est légèrement convexe. La crête mésiale de la cuspile *a2* descend selon une pente similaire à celle de la crête distale de la cuspile *a1*. La crête distale de la cuspile *a2* est nettement plus longue que la crête mésiale et présente une pente sensiblement plus forte que la crête mésiale. Ces deux crêtes sont soulignées par de faibles sillons verticaux sous leurs flancs labial et lingual.

La rangée *b* compte sept cuspides, moins bien séparées les unes des autres que les cuspides de la rangée *a*. La cuspile *b1* est la plus mésiale et est positionnée le plus bas sur la couronne. Elle est sensiblement plus linguale que *b2*. Elle participe au bassin secondaire. La cuspile *b2* est la plus grande cuspile de la rangée *b*. Elle est directement labiale à la cuspile *a1*. Elle est plus large labiolingualement et mésiodistalement de même longueur que la cuspile *a2*. La cuspile *b2* est relativement basse, son sommet est au niveau de l'encoche *a1-a2*, créant une asymétrie entre son flanc labial proche de la verticale et son flanc lingual de pente plus faible. La cuspile *b2* porte une carène et deux crêtes, rectilignes en vues occlusale et latérale. La carène part mésialement du sommet et rejoint la cuspile *b1*. Une crête descend lingualement du sommet pour participer à la selle. Une crête descend distolabiallement du sommet et rejoint la cuspile *b3*. Les cuspides *b3* à *b7* sont toutes nettement plus petites que la cuspile *b2*. Elles sont toutes plus basses que l'encoche *a1-a2*. Les cuspides *b3* et *b4* sont les plus labiales des cuspides de la dent. La cuspile *b3* est directement labiale à l'encoche *a1-a2*. La cuspile *b4* est sensiblement plus petite que la cuspile *b3* et positionnée plus bas. Elle est légèrement plus distale que le sommet de la cuspile *a2*. La cuspile *b5* est de taille subégale à la cuspile *b4* bien que positionnée au même niveau que la cuspile *b3*. La cuspile *b5* est

7. *Thomasia*

linguale à la cuspide *b2*. Son axe long forme un angle d'environ 45° avec l'axe mésiodistal de la dent. La cuspide *b6* est plus petite que les précédentes mais positionnée plus haut. Elle est à la perpendiculaire du bassin. Elle est la cuspide la plus distale de la dent. La cuspide *b7* est plus petite que la cuspide *b6* et positionnée plus bas que la cuspide *b5*. La cuspide *b7* rejoint la crête distale de la cuspide *a2* et s'aligne mésiodistalement avec la cuspide *a1*.

Variations :

Sur MNHN.F.SNP 150 W, le mur du bassin est structuré comme sur MNHN.F.SNP 4 W, cependant les éléments sont moins hauts et la cuspide *b7* est réduite.

Sur MNHN.F.SNP 642, le bassin est beaucoup plus large, de ce fait la cuspide *b7* est alignée mésiodistalement avec la selle. La cuspide *b1* est réduite à un faible bourrelet cingulaire, le bassin secondaire est très réduit.

Usure :

MNHN.F.SNP 4 W :

Ce spécimen porte une facette d'usure sur le flanc du bassin sous la rangée *a*. Cette facette s'étend de la selle jusqu'au mur. Elle s'élève sur le flanc de la cuspide *a2* et de la cuspide *a1* et présente des stries d'usure.

MNHN.F.SNP 150 W :

Les sommets des cuspides de la rangée *b* sont usés mais seule la cuspide *b4* porte une facette d'usure labiale « peu penchée ». Facettes d'usure sur le flanc labial de la cuspide *a2* et les flancs linguaux des cuspides *b3* et *b4*, possibles stries d'usure à la base de ce 2° ensemble.

Morphotype MNHN.F.SNP 140 L (Fig. 7.13)

Ce morphotype de molariforme inférieure se distingue par une rangée *a* à deux cuspides et une rangée *b* se terminant par *b8*, en série décroissante distalement.

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 140 L (Fig. 7.13) :

Le spécimen est cassé légèrement distalement à la selle. Il manque la partie mésiale de la cuspide *a1*, les cuspides *b1* et *b2*, la selle et le bassin secondaire.

La rangée *a* comptait probablement deux cuspides. Il semble que la cuspide *a1* dominait largement la couronne mais il n'en reste qu'une partie de la crête distale. La cuspide *a2* est moins large labiolingualement que la cuspide *a1*. En vue occlusale, le contour de la cuspide *a2* correspond à un demi-cercle avec un flanc lingual convexe et un flanc labial presque plan. En vue distale, les flancs labial et lingual ont des pentes équivalentes, le dernier étant sensiblement convexe. En vue labiale, la cuspide *a2* s'élève en se projetant légèrement distalement et sa base mésiale est plus haute que sa base distale. En vue linguale, les bases des cuspides *a1* et *a2* sont au même niveau. La cuspide *a2* porte deux crêtes, respectivement mésiale et distale, toutes deux rectilignes en vues occlusale et latérale et alignées mésiodistalement. La première crête part mésialement du sommet pour rejoindre la crête distolinguale de la cuspide *a1*. La deuxième crête part distalement du sommet jusqu'à l'extrémité de la rangée *a*. Elle est nettement plus longue que la crête mésiale. Ces deux crêtes présentent des pentes similaires et sont soulignées par de faibles sillons verticaux sous leurs flancs labiaux et linguaux.

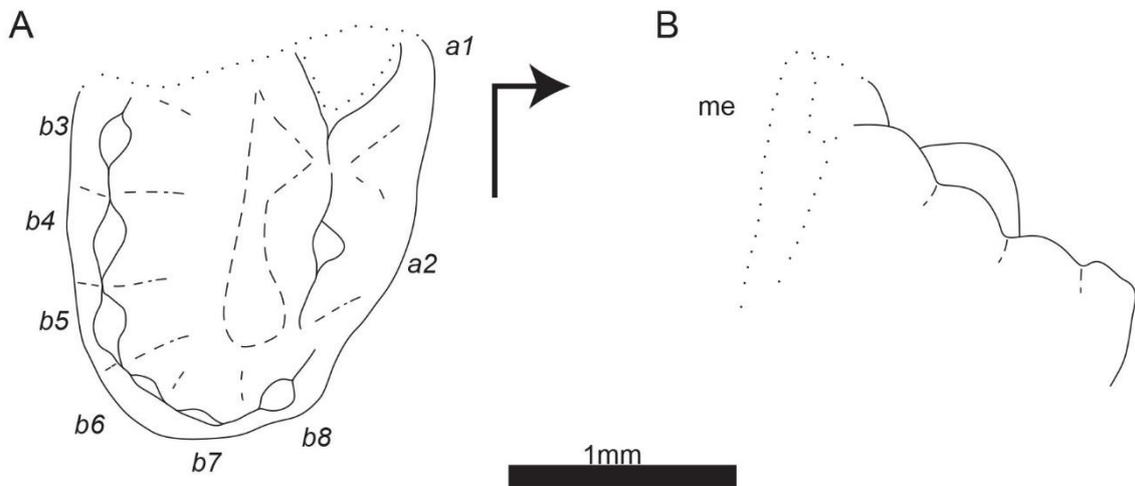


Figure 7. 13. Dessins schématiques de la molariforme inférieure MNHN.F.SNP 140 L ('*Thomasia I*', groupe 2) en vues occlusale (A) et labiale (B). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour la vue labiale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

La rangée *b* comptait probablement huit cuspides, moins bien séparées les unes des autres que les cuspides de la rangée *a*. Les cuspides *b1* et *b2* ne sont plus observables mais la proximité morphologique avec les spécimens laissent penser qu'elles étaient initialement présentes. Les cuspides *b3* à *b8* forment une chaîne de cuspides de hauteur décroissante.

7. *Thomasia*

Chaque cuspide est graduellement plus petite dans toutes ses dimensions que la précédente, excepté *b6* qui est beaucoup plus petite par rapport à *b5* que *b5* ne l'est par rapport à *b4* et *b8* qui est d'une taille proche de *b5*. Le sommet de la cuspide *b3* est à peu près au même niveau que le sommet de la cuspide *a2*, les autres cuspides de la rangée *b* sont plus basses que l'encoche *a1-a2*. La cuspide *b3* est légèrement mésiale à l'encoche *a1-a2* et la cuspide *b4* est légèrement mésiale au sommet de la cuspide *a2*. Les cuspides *b4* et *b5* sont les plus labiales de la dent. La cuspide *b6* est plus linguale que la cuspide *b3*. La cuspide *b7* est dans le prolongement de la cuspide *b6*. Ces deux cuspides sont plus proches l'une de l'autre que les autres cuspides de la rangée *b* entre elles. La cuspide *b8* achève le demi-cercle formé par la rangée *b* pour rejoindre la rangée *a*. La cuspide *b8* est plus labiale que la cuspide *a2*.

Usure :

MNHN.F.SNP 140 L :

La cuspide *a1* portait peut-être une facette d'usure penchant distalement mais cela peut aussi être dû à la fracturation de la dent. Cette deuxième interprétation est probable vu l'état des autres cuspides. Le flanc distolabial de la cuspide *a1* porte des traces d'usure mais la portion restante ne permet pas de préciser l'orientation de la facette. Le sommet de la cuspide *a2* est simplement arrondi par l'usure tandis que son flanc labial porte une facette d'usure labio-distolabiale « très penchée ». Le flanc lingual de la cuspide *b4* porte une petite facette d'usure linguale « penchée ». Le fond du bassin montre des traces d'usure mais pas de stries. Le flanc labial des cuspides *b3*, *b4* et *b5* montre des signes d'usure labiales « penchées » dans un même plan mais il n'y a pas de facettes définies.

Morphotype MNHN.F.SNP 182 W (Figs. 7.11A, 7.14)

Ce morphotype de molariforme inférieure se distingue par une rangée *a* à deux cuspides et une rangée *b* se terminant par *b6*, en série décroissante distalement.

Matériel rapporté :

MNHN.F.SNP 106 W, MNHN.F.SNP 338 W, MNHN.F.SNP 428 W

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 182 W (Figs. 7.11.A, 7.14) :

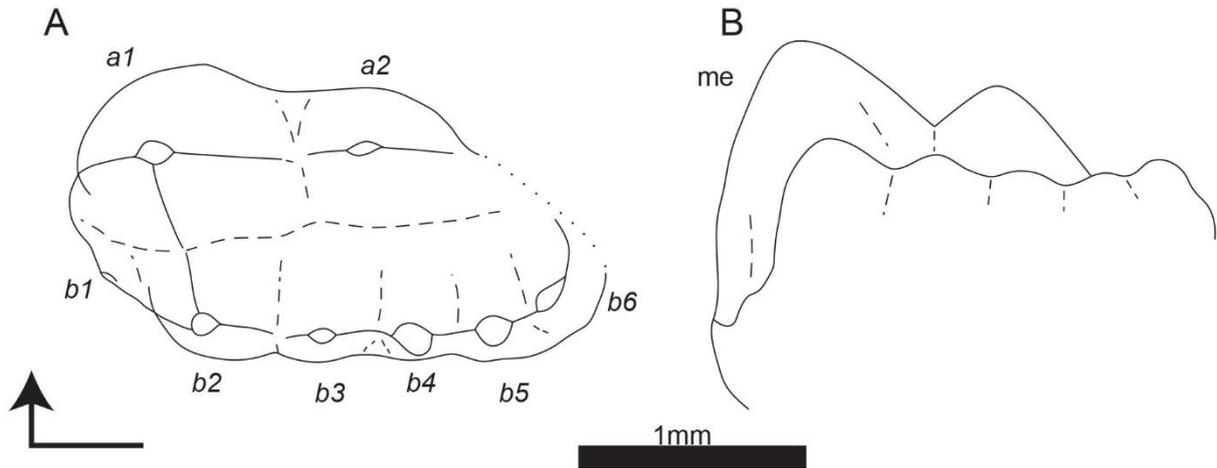


Figure 7. 14. Dessins schématiques de la molariforme inférieure MNHN.F.SNP 182 W ('*Thomasia I*', groupe 2) en vues occlusale (A) et labiale (B). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour la vue labiale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspidés.

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspidés entourant un bassin principal. La rangée linguale *a* est plus courte et compte moins de cuspidés que la rangée labiale *b*. Le bassin est délimité mésialement par la selle reliant les cuspidés *a1* et *b2* et distalement par le mur formé par la rangée *b*. Le bassin s'approfondit et s'élargit de l'extrémité mésiale vers l'extrémité distale. Un bassin secondaire est formé à l'extrémité mésiale de la dent par la selle et les cuspidés *a1*, *b1* et *b2*.

La rangée *a* compte deux cuspidés. La cuspide *a1* domine largement la couronne en hauteur. Elle occupe un peu moins de la moitié mésiale de la dent et s'élève verticalement en vue latérale. La cuspide *a1* ne porte pas de crête mésiale, mais son flanc mésiolabial est sensiblement caréné. Cette carène descend jusqu'à rejoindre le coin mésiolabial de la base de la cuspide, au même niveau que la cuspide *b1*. Une crête distale part du sommet de la cuspide *a1* pour rejoindre la cuspide *a2*. En vue distale, la crête descend verticalement du sommet jusqu'au niveau du sommet de la cuspide *a2* puis se courbe lingualemment. En vue latérale, cette crête, légèrement convexe, descend selon une pente semblable à la carène mésiale. Deux sillons verticaux faiblement marqués soulignent les flancs lingual et labial de cette crête. Une troisième crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, part labialement du sommet de la cuspide *a1* jusqu'à sa base pour participer à la selle. Les crêtes distale et labiale délimitent une surface légèrement concave sur le flanc de la cuspide *a1* qui descend du sommet jusqu'au bassin principal. La carène mésiale et la crête labiale délimitent une surface légèrement concave qui descend du sommet jusqu'au bassin secondaire. La cuspide *a2* est près de deux fois moins haute, moins large labiolingualemment et sensiblement moins longue

mésiodistalement que la cuspide *a1*. La cuspide *a2* est déplacée lingualemment par rapport à la cuspide *a1*, l'extrémité linguale de leurs bases s'alignant pour former le flanc lingual de la couronne. En vue occlusale, le contour de la cuspide *a2* correspond à un demi-cercle avec un flanc lingual convexe et un flanc labial presque plan. En vue distale, les flancs labial et lingual ont des pentes équivalentes, le dernier étant sensiblement convexe. En vue labiale, la cuspide *a2* s'élève en se projetant légèrement distalement et sa base mésiale est plus haute que sa base distale. En vue linguale, les bases des cuspides *a1* et *a2* sont au même niveau. La cuspide *a2* porte deux crêtes, respectivement mésiale et distale, toutes deux rectilignes en vues occlusale et latérale. La première crête part mésialement du sommet pour rejoindre la crête distolinguale de la cuspide *a1*. La deuxième crête part distolabiale du sommet jusqu'à l'extrémité de la rangée *a*. Elle est nettement plus longue que la crête mésiale. Ces deux crêtes présentent une pente similaire à celle de la crête distale de la cuspide *a1* et sont soulignées par de faibles sillons verticaux sous leurs flancs labial et lingual.

La rangée *b* compte six cuspides, moins bien séparées les unes des autres que les cuspides de la rangée *a*. La cuspide *b1* est la plus mésiale et est positionnée le plus bas sur la couronne. Elle est plus linguale que la cuspide *b2*. Elle participe au bassin secondaire. La cuspide *b2* est la plus grande cuspide de la rangée *b*. Elle est labiale à la cuspide *a1* mais s'avance moins mésialement. Elle est plus large labiolingualemment et légèrement moins longue mésiodistalement que la cuspide *a2*. Le sommet de la cuspide *b2* est à peu près au même niveau que l'encoche *a1-a2*. En vue mésiale, il y a une asymétrie entre son flanc labial proche de la verticale et son flanc lingual de pente plus faible. La cuspide *b2* porte une carène et une crête, rectilignes en vues occlusale et latérale. La carène descend lingualemment du sommet pour participer à la selle. Une crête descend distolabiale du sommet et rejoint la cuspide *b3*. Les cuspides *b3* à *b6* sont toutes nettement plus petites que la cuspide *b2*. Elles sont toutes plus basses que l'encoche *a1-a2*. Chaque cuspide est plus petite dans toutes ses dimensions et positionnée plus bas que la précédente, excepté la cuspide *b6* qui est positionnée au même niveau que la cuspide *b5*. La cuspide *b3* est la plus labiale des cuspides de la dent. La cuspide *b3* est directement labiale à l'encoche *a1-a2*. Les cuspides *b3*, *b4* et *b5* forment un axe avec lequel la cuspide *b6* fait un angle d'environ 45°. La cuspide *b6* est la plus distale de la dent et alignée mésiodistalement avec la cuspide *b1*. Une crête basse relie la cuspide *b6* à la cuspide *a2*. Ces deux cuspides sont largement espacées, laissant le bassin ouvert distalement.

Variations :

7. *Thomasia*

Sur MNHN.F.SNP 106 W, la cuspide *b1* est absente. La selle est presque inexistante, il n'y a donc pas de séparation entre bassin principal et bassin secondaire. La cuspide *b5* forme un angle d'environ 45° avec les cuspidés *b3* et *b4*. La cuspide *b6* est très réduite. La crête reliant *b6* à *a2* est plus haute.

Sur MNHN.F.SNP 338 W, la cuspide *b5* est sensiblement tournée par rapport aux cuspidés *b3* et *b4*, la cuspide *b6* est proche de la perpendiculaire par rapport à l'axe mésiodistal de la dent. La crête reliant *b6* à *a2* est plus haute.

Sur MNHN.F.SNP 428 W, La cuspide *b5* forme un angle d'environ 45° avec les cuspidés *b3* et *b4*. La cuspide *b6* est très réduite. La crête reliant *b6* à *a2* est plus haute (forme proche de MNHN.F.SNP 106 W).

Usure :

MNHN.F.SNP 182 W :

Le spécimen présente de faibles traces d'usure.

MNHN.F.SNP 106 W :

Traces d'usure sur les cuspidés et dans le bassin mais aucune facette définie.

MNHN.F.SNP 338 W :

Le sommet de la cuspide *a1* porte une facette d'usure distale « peu penchée » connectée à une facette d'usure linguale « penchée » (le flanc labial est cassé). Le sommet de la cuspide *a2* porte une facette d'usure distale « peu penchée » connectée à une facette d'usure linguale « penchée ». Le flanc labial de la cuspide *a2* porte une facette d'usure labio-distolabiale « très penchée ».

MNHN.F.SNP 428 W :

Le sommet de la cuspide *a1* porte une facette d'usure distale « horizontale ». Le flanc mésiolabial de la cuspide *a1* semble porter des traces d'usure. Le sommet de la cuspide *a2* porte une facette d'usure distale « peu penchée ». Le flanc labial de la cuspide *a2* porte une facette d'usure labiale « très penchée ». La cuspide *b2* est usée mais ne développe pas de facette définie. Les cuspidés *b3* et *b4* portent une faible facette d'usure labiale « penchée ».

Morphotype MNHN.F.SNP 320 W (Figs. 7.11.B, 7.15)

Ce morphotype de molariforme inférieure se distingue par une rangée *a* à deux cuspides et une rangée *b* se terminant par *b7*, en série décroissante distalement.

Matériel rapporté :

MNHN.F.SNP 2 'MD', MNHN.F.SNP 34 W, MNHN.F.SNP 142 L, MNHN.F.SNP 272 W, MNHN.F.SNP 330 W, MNHN.F.SNP 392 W, MNHN.F.SNP 418 W, MNHN.F.SNP 465 W

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 320 W (Figs. 7.11.B, 7.15) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un bassin principal. La rangée linguale *a* est plus courte et compte moins de cuspides que la rangée labiale *b*. Le bassin est délimité mésialement par la selle reliant les cuspides *a1* et *b2* et distalement par le mur formé par la rangée *b*. Le bassin s'approfondit et s'élargit de l'extrémité mésiale vers l'extrémité distale. Un bassin secondaire est formé à l'extrémité mésiale de la dent par la selle et les cuspides *a1*, *b1* et *b2*.

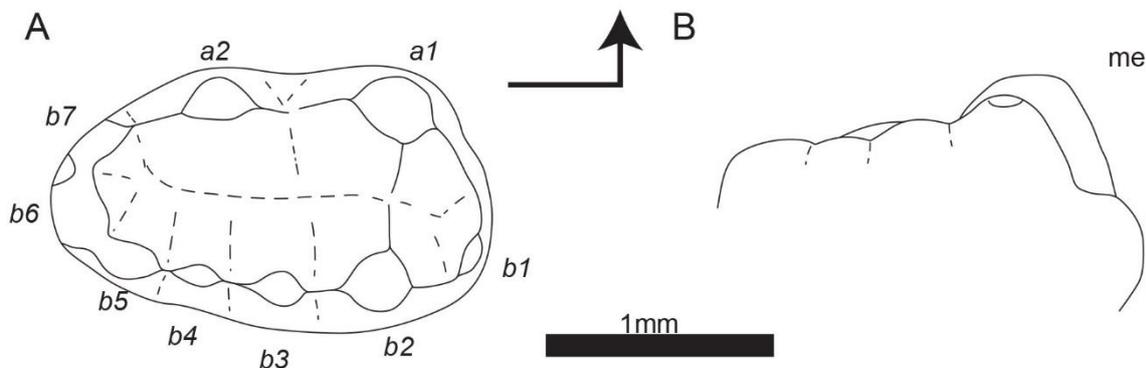


Figure 7. 15. Dessins schématiques de la molariforme inférieure MNHN.F.SNP 320 W ('*Thomasia* l', groupe 2) en vues occlusale (A) et labiale (B). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour la vue labiale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

La rangée *a* compte deux cuspides. La cuspide *a1* domine largement la couronne en hauteur. Elle occupe un peu moins de la moitié mésiale de la dent et s'élève verticalement en vue latérale. En vue mésiale, le sommet de la cuspide *a1* est déplacé lingualement par rapport à sa base. Le flanc lingual de la cuspide est donc presque vertical. La cuspide *a1* ne porte pas de crête mésiale, mais son flanc mésiolabial est sensiblement caréné. Cette carène descend

jusqu'à rejoindre un faible bulbe cingulaire au coin mésiolabial de la cuspide. Une crête distale part du sommet de la cuspide *a1* pour rejoindre la cuspide *a2*. En vue distale, la crête descend verticalement du sommet jusqu'au niveau du sommet de la cuspide *a2* puis se courbe lingualemment. En vue latérale, cette crête descend selon une pente plus forte que la carène mésiale. Un sillon vertical faiblement marqué souligne le flanc lingual de cette crête. Une troisième crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, part labialement du sommet de la cuspide *a1* jusqu'à sa base pour participer à la selle. Les crêtes distale et labiale délimitent une surface plane sur le flanc de la cuspide *a1* qui descend du sommet jusqu'au bassin principal. La carène mésiale et la crête labiale délimitent une surface plane qui descend du sommet jusqu'au bassin secondaire. La cuspide *a2* est près de deux fois moins haute, deux fois moins large labiolingualemment et à peu près aussi longue mésiodistalemment que la cuspide *a1*. La cuspide *a2* est déplacée lingualemment par rapport à la cuspide *a1*, l'extrémité linguale de leurs bases s'alignant pour former le flanc lingual de la couronne. En vue occlusale, le contour de la cuspide *a2* correspond à un demi-cercle avec un flanc lingual convexe et un flanc labial presque plan. En vue distale, le flanc labial est plus proche de la verticale que le flanc lingual, ce dernier étant sensiblement convexe. En vue labiale, la cuspide *a2* s'élève en se projetant verticalement, mais sa base mésiale est plus haute que sa base distale. En vue linguale, les bases des cuspides *a1* et *a2* sont au même niveau. La cuspide *a2* porte deux crêtes, respectivement mésiale et distale, toutes deux rectilignes en vue occlusale. La crête distale est sensiblement plus labiale que la crête mésiale. La première crête part mésialement du coin mésiolabial du sommet de la cuspide *a2* pour rejoindre la crête distolinguale de la cuspide *a1*. La deuxième crête part distolabialement du sommet jusqu'à l'extrémité de la rangée *a*. Les crêtes mésiale et distale de la cuspide *a2* descendent selon une pente similaire à celle de la crête distale de la cuspide *a1*. La crête distale de la cuspide *a2* est nettement plus longue que la crête mésiale. Ces deux crêtes sont soulignées par de faibles sillons verticaux sous leurs flancs labial et lingual.

La rangée *b* compte sept cuspides, moins bien séparées les unes des autres que les cuspides de la rangée *a*. La cuspide *b1* est la plus mésiale et est positionnée le plus bas sur la couronne. Elle est sensiblement plus linguale que *b2*. Elle participe au bassin secondaire. La cuspide *b2* est la plus grande cuspide de la rangée *b*. Elle est directement labiale à la cuspide *a1*. Elle est plus large labiolingualemment, sensiblement plus courte mésiodistalemment que la cuspide *a2* et son sommet est à la même hauteur que celui de la cuspide *a2*. La cuspide *b2* porte une carène et deux crêtes, rectilignes en vues occlusale et latérale. La carène part mésialement du sommet et rejoint la cuspide *b1*. La crête descend lingualemment du sommet

pour participer à la selle. Une crête descend distalement du sommet et rejoint la cuspide *b3*. Les cuspides *b3* à *b7* sont toutes nettement plus petites que la cuspide *b2*. Elles forment un chapelet de cuspides où chacune est plus petite dans toutes ses dimensions et positionnée sensiblement plus bas que la précédente. Elles sont toutes plus basses que l'encoche *a1-a2*. La cuspide *b3* est la plus labiale de la dent. Elle est directement labiale à l'encoche *a1-a2*. La cuspide *b4* est sensiblement plus linguale mais reste labiale à la cuspide *b2*. Elle est directement labiale au sommet de la cuspide *a2*. La cuspide *b5* est alignée mésiodistalement avec la cuspide *b2*. Cependant, la cuspide *b5* entame une courbure par rapport à l'alignement formé par les cuspides *b3* et *b4*. La cuspide *b6* est la cuspide la plus distale de la dent. Son axe long forme un angle d'environ 45° par rapport à l'alignement *b3-b4*. La cuspide *b7* est moins mésiale que *b6*, achevant presque le demi-cercle tracé par les cuspides *b5* à *b7*. La cuspide *b7* est la plus linguale des cuspides de la rangée *b* mais elle est plus labiale que la rangée *a*. Enfin, la cuspide *b7* rejoint la crête distale de la cuspide *a2*.

Variations :

Sur MNHN.F.SNP 330 W, il n'y a pas de bulbe cingulaire à la base de la cuspide *a1*. La cuspide *b1* est moins développée. La cuspide *b4* est aussi labiale que la cuspide *b3*.

Sur MNHN.F.SNP 142 L, il n'y a pas de bulbe cingulaire à la base de la cuspide *a1*. La cuspide *b1* est moins développée. La cuspide *a2* fait face à l'encoche *b3-b4*. La cuspide *b6* est relativement réduite.

Sur MNHN.F.SNP 418 W, la cuspide *b7* est alignée mésiodistalement avec la rangée *a*. Le bulbe cingulaire à la base de *a1* est moins développé. La cuspide *b1* est moins développée.

Sur MNHN.F.SNP 2 'MD', le bulbe cingulaire à la base de *b1* est moins développé.

Sur MNHN.F.SNP 392 W, une cuspide *b8* semble s'ajouter. Cas potentiellement pathologique avec le développement d'une sorte de bulbe d'émail sur le mur interne du mur entre *b6*, *b7* et *b8*. Il n'y a pas de bulbe cingulaire à la base de la cuspide *a1*. La cuspide *b1* est moins développée.

Sur MNHN.F.SNP 34 W, La cuspide *b1* est très réduite. Le bassin paraît plus large que sur les autres spécimens.

Sur MNHN.F.SNP 272 W, la cuspide *b7* est relativement plus développée. La cuspide *b6* est plus labiale, laissant un écart plus important avec la cuspide *b7*.

Sur MNHN.F.SNP 465 W, la cuspide *b2* est légèrement plus mésiale.

Usure :

MNHN.F.SNP 320 W :

Le sommet de la cuspide *a1* porte une facette d'usure « horizontale ». Le flanc mésiolabial de la cuspide *a1* porte des traces d'usure. Le sommet de la cuspide *a2* porte une facette d'usure distolinguale « peu penchée ». La cuspide *b2* porte une facette d'usure labiale « peu penchée ». Les cuspides *b3* à *b6* présentent des traces d'usure sur le flanc externe de leurs sommets. Le flanc labial de la rangée *a* et le flanc lingual de la rangée *b* porte des traces d'usure mais pas de facettes définies.

MNHN.F.SNP 330 W :

Le sommet de la cuspide *a2* porte une facette d'usure distale « horizontale ». Les sommets de toutes les autres cuspides sont usés mais ne développent pas de facettes définies. Les flancs du bassin montrent des traces d'usure, dont de possibles stries d'usure sous la cuspide *b4* mais ne développent pas de facettes.

MNHN.F.SNP 142 L :

Les cuspides, ainsi que les bassins principal et secondaire, sont faiblement usés mais ne présentent pas de facettes définies.

MNHN.F.SNP 418 W :

Le sommet de la cuspide *a1* est partiellement cassé, rendant le relevé des facettes difficile. Le sommet de la cuspide *a1* semble être tronqué par une facette d'usure distolinguale « peu penchée ». Le flanc lingual de la cuspide *a1* porte une facette d'usure linguale « verticale ». Le flanc labial de la cuspide *a1* porte une facette d'usure labiale « penchée ». La cuspide *a2* porte une facette d'usure linguale « penchée » qui ne s'attaque pas à la partie distale de la cuspide. Le bourrelet cingulaire à la base de la cuspide *a1* porte une facette d'usure mésiale « verticale » (facette inter-dentaire ?). Le flanc mésiolabial de la cuspide *a1* et le flanc mésiolingual de la cuspide *b2* porte des traces d'usure. La cuspide *b1* porte une facette d'usure mésio-mésiolabiale « très penchée ». Le sommet de la cuspide *b2* est tronqué par une

7. *Thomasia*

facette d'usure mésiolabiale « penchée » qui se prolonge sur le flanc labial de la cuspide en une facette mésiolabiale « verticale ». Cette dernière facette semble connectée avec la facette portée par la cuspide *b1*. Les sommets des cuspides *b3* et *b4* portent une petite facette d'usure distolinguale « horizontale » et une facette d'usure plus développée labio-distolabiale « penchée ». Le sommet de la cuspide *b5* porte une petite facette d'usure mésiolinguale « horizontale » et une facette d'usure plus développée distolabiale « penchée ». La cuspide *b6* porte une facette d'usure disto-distolinguale « penchée ». La cuspide *b7* porte une facette d'usure distolinguale « penchée ».

MNHN.F.SNP 2 'MD' :

Les sommets des cuspides sont arrondis mais il n'y a pas de facettes d'usure.

MNHN.F.SNP 392 W :

Le sommet de la cuspide *a1* est arrondi par l'usure mais ne porte pas de facette. Le sommet de la cuspide *a2* porte une facette d'usure disto-distolinguale « peu penchée ». La cuspide *b1* porte une facette mésiolabiale « très penchée ». Le sommet de la cuspide *b2* porte une facette d'usure labiale « penchée » mal définie. Les sommets des cuspides *b3* et *b4* portent chacun une facette d'usure labiale « peu penchée » qui se prolonge sur leurs flancs labiaux en une facette labiale « très penchée » mal définie. La cuspide *b5* porte une facette d'usure labio-distolabiale « penchée ».

MNHN.F.SNP 34 W :

Les cuspides sont usées mais ne présentent pas de facettes d'usure.

MNHN.F.SNP 272 W :

Les flancs du bassin présentent des traces d'usure (flanc labial de la cuspide *a2* et flanc lingual de la cuspide *b2* à *b5*) mais l'état de préservation ne permet pas de les décrire dans le détail.

MNHN.F.SNP 465 W :

Le sommet de la cuspide *a1* porte une faible facette d'usure distale « peu penchée ». La crête labiale de la cuspide *a1* est aplatie par une facette d'usure labiale « très penchée ». Le sommet de la cuspide *a2* porte une faible facette d'usure distale « penchée ». La crête linguale de la cuspide *b2* est aplatie par une facette d'usure linguale « très penchée ». Le sommet de la

cuspid *b2* porte une facette d'usure distolinguale « horizontale », connectée à la facette sur la crête linguale de la cuspide. Le flanc labial de la cuspide *b3* porte une petite facette d'usure labio-distolabiale « très penchée ». Le flanc labial de la cuspide *b4* porte une petite facette d'usure labiale « très penchée ». Les cuspides *b5* et *b6* sont usées mais ne développent pas de facettes définies. La cuspide *b7* porte une facette d'usure distolinguale « penchée ».

Morphotype MNHN.F.SNP 434 W (Figs. 7.11C, 7.16)

Ce morphotype de molariforme inférieure se distingue par une rangée *a* à deux cuspides et une rangée *b* se terminant par *b5*, en série décroissante distalement.

Matériel rapporté :

MNHN.F.SNP 1 'MD', MNHN.F.SNP 22 Br, MNHN.F.SNP 90 W, MNHN.F.SNP 110 W, MNHN.F.SNP 168 W, MNHN.F.SNP 261 W, MNHN.F.SNP 459 W, MNHN.F.SNP 490 W (Fig. 7.11.C), MNHN.F.SNP 631, MNHN.F.SNP 665

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 434 W (Fig. 17.6) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un bassin principal. La rangée linguale *a* est plus courte et compte moins de cuspides que la rangée labiale *b*. Le bassin est délimité mésialement par la selle reliant les cuspides *a1* et *b2* et distalement par le mur formé par la rangée *b*. Le bassin s'approfondit et s'élargit de l'extrémité mésiale vers l'extrémité distale. Un bassin secondaire est formé à l'extrémité mésiale de la dent par la selle et les cuspides *a1*, *b1* et *b2*.

La rangée *a* compte deux cuspides. La cuspide *a1* domine largement la couronne en hauteur. Elle occupe un peu moins de la moitié mésiale de la dent et s'élève verticalement en vue latérale. La cuspide *a1* ne porte pas de crête mésiale, mais son flanc mésiolabial est sensiblement caréné. Cette carène descend jusqu'à rejoindre un petit bulbe cingulaire placé au coin mésiolabial de la base de la cuspide, au même niveau que la cuspide *b1*. Une crête distale part du sommet de la cuspide *a1* pour rejoindre la cuspide *a2*. En vue distale, la crête descend verticalement du sommet jusqu'au niveau du sommet de la cuspide *a2* puis se courbe lingualement. En vue latérale, cette crête, légèrement convexe, descend selon une pente semblable à la carène mésiale. Deux sillons verticaux faiblement marqués soulignent les

flancs lingual et labial de cette crête. Une troisième crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, part labialement du sommet de la cuspide *a1* jusqu'à sa base pour participer à la selle. Les crêtes distale et labiale délimitent une surface légèrement concave sur le flanc de la cuspide *a1* qui descend du sommet jusqu'au bassin principal. La carène mésiale et la crête labiale délimitent une surface légèrement concave qui descend du sommet jusqu'au bassin secondaire. La cuspide *a2* est près de deux fois moins haute, moins large labiolingualement et sensiblement moins longue mésiodistalement que la cuspide *a1*. La cuspide *a2* est déplacée lingualement par rapport à la cuspide *a1*, l'extrémité linguale de leurs bases s'alignant pour former le flanc lingual de la couronne. En vue occlusale, le contour de la cuspide *a2* correspond à un demi-cercle avec un flanc lingual convexe et un flanc labial presque plan. En vue distale, les flancs labial et lingual ont des pentes équivalentes, le dernier étant sensiblement convexe. En vue labiale, la cuspide *a2* s'élève en se projetant légèrement distalement et sa base mésiale est plus haute que sa base distale. En vue linguale, les bases des cuspidés *a1* et *a2* sont au même niveau. La cuspide *a2* porte deux crêtes, respectivement mésiale et distale, toutes deux rectilignes en vue occlusale. La première crête part mésialement du sommet pour rejoindre la crête distolinguale de la cuspide *a1*. La deuxième crête part distolabialement du sommet jusqu'à l'extrémité de la rangée *a*. En vue latérale, la crête distale présente une légère concavité, la crête mésiale est légèrement convexe. La crête distale de la cuspide *a2* est nettement plus longue que la crête mésiale et présente une pente similaire à celle de la crête distale de la cuspide *a1*. Ces deux crêtes sont soulignées par de faibles sillons verticaux sous leurs flancs labial et lingual.

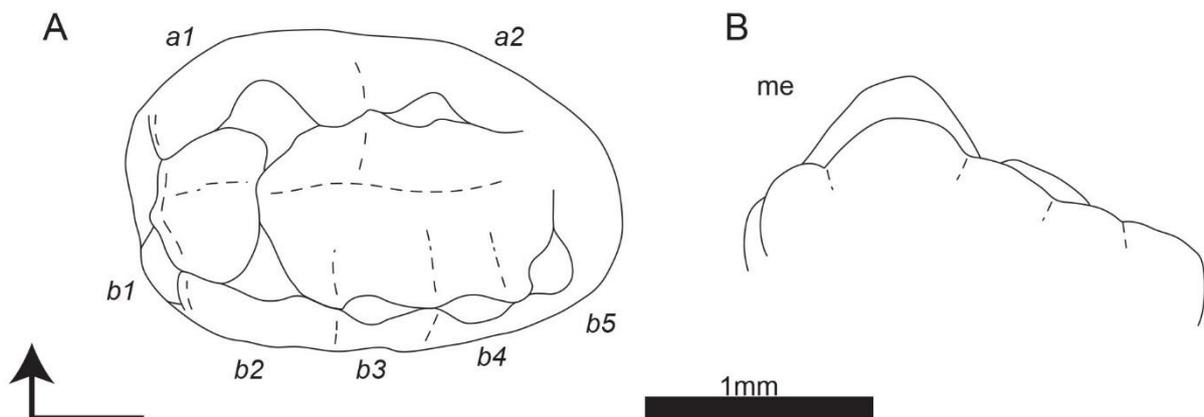


Figure 7. 16. Dessins schématiques de la molariforme inférieure MNHN.F.SNP 434 W ('*Thomasia* I', groupe 2) en vues occlusale (A) et labiale (B). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour la vue labiale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspidés.

7. *Thomasia*

La rangée *b* compte cinq cuspides, moins bien séparées les unes des autres que les cuspides de la rangée *a*. La cuspide *b1* est la plus mésiale de la couronne. Elle est alignée mésiodistalement avec la cuspide *b2*. Elle participe au bassin secondaire. La cuspide *b2* est la plus grande cuspide de la rangée *b*. Elle est directement labiale à la cuspide *a1*. Elle est plus large labiolingualement et légèrement moins longue mésiodistalement que la cuspide *a2*. Le sommet de la cuspide *b2* est à peu près au même niveau que le sommet de la cuspide *a2*. En vue mésiale, il y a une asymétrie entre son flanc labial proche de la verticale et son flanc lingual de pente plus faible. La cuspide *b2* porte une carène et deux crêtes, rectilignes en vues occlusale et latérale. La carène part mésialement du sommet et rejoint la cuspide *b1*. Une crête descend lingualement du sommet pour participer à la selle. Une crête descend distolabialement du sommet et rejoint la cuspide *b3*. Les cuspides *b3* à *b5* sont toutes nettement plus petites que la cuspide *b2*. Elles sont toutes plus basses que l'encoche *a1-a2*. Les cuspides *b3* et *b4* sont les plus labiales des cuspides de la dent. La cuspide *b3* est directement labiale à l'encoche *a1-a2*. La cuspide *b4* est sensiblement plus petite que la cuspide *b3* et positionnée plus bas. Elle est légèrement plus distale que le sommet de la cuspide *a2*. La cuspide *b5* est plus longue et plus large mais moins haute que les cuspides *b3* et *b4* et est placé au même niveau que la cuspide *b4*. Son axe long forme un angle d'environ 45° avec l'axe mésiodistal de la dent. La cuspide *b5* est légèrement plus linguale que la cuspide *b2* mais est labiale à la selle. Une crête complète le mur du bassin en descendant labiolingualement et connecte la cuspide *b5* à l'extrémité distale de la rangée *a*.

Variations :

Sur MNHN.F.SNP 110 W, l'orientation de la cuspide *b5* est la même mais la distance avec la cuspide *a2* est plus grande et la crête reliant ces deux cuspides est plus basse. Il n'y a pas de bourrelet cingulaire à la base de la cuspide *a1*.

Sur MNHN.F.SNP 90 W, il n'y a pas de bourrelet cingulaire à la base de la cuspide *a1*. La cuspide *b5* est proche de la perpendiculaire par rapport au reste de la rangée *b*. La crête reliant *b5* et *a2* est plus basse. La cuspide *b1* est plus haute, réduisant le bassin secondaire. La crête labiale de la cuspide *a1* semble s'être déplacée mésialement pour rejoindre la cuspide *b1*.

Sur MNHN.F.SNP 261 W, il n'y a pas de bourrelet cingulaire à la base de la cuspide *a1*. La cuspide *b5* est proche de la perpendiculaire par rapport au reste de la rangée *b*. La cuspide *b1* est réduite.

Sur MNHN.F.SNP 459 W, il n'y a pas de bourrelet cingulaire à la base de la cuspide *a1*. La cuspide *b1* est réduite à un faible bourrelet à la base de la cuspide *b2*. La cuspide *b5* est orienté presque perpendiculairement par rapport au reste de la rangée *b*, mais sensiblement moins que sur MNHN.F.SNP 261 W ou MNHN.F.SNP 90 W.

Sur MNHN.F.SNP 22 Br, il n'y a pas de bourrelet cingulaire à la base de la cuspide *a1*. La cuspide *b1* est bien développée. La cuspide *b5* est relativement réduite et sensiblement plus proche de l'alignement avec la rangée *b*.

Sur MNHN.F.SNP 490 W (Fig. 7.11.C), il n'y a pas de bourrelet cingulaire à la base de la cuspide *a1*. La cuspide *b5* est plus proche de l'axe d'alignement avec la rangée *b*. La crête reliant *b5* et *a2* est plus basse. La cuspide *b2* est légèrement distale par rapport à la cuspide *a1*.

Sur MNHN.F.SNP 665, la cuspide *b5* est plus proche de l'alignement avec la rangée *b*. La crête reliant *b5* et *a2* est plus basse. La cuspide *b1* est moins développée, ainsi que le bassin secondaire.

Sur MNHN.F.SNP 631, la cuspide *b1* est plus développée. La cuspide *b5* est sensiblement réduite et plus proche de l'axe d'alignement avec la rangée *b*. La crête reliant *b5* et *a2* est plus basse.

Sur MNHN.F.SNP 168 W, la crête reliant *b5* et *a2* est plus basse. La distance entre *b5* et *a2* est plus grande.

Sur MNHN.F.SNP 1 'MD', la crête reliant *b5* et *a2* est plus basse. La distance entre *b5* et *a2* est plus grande. La cuspide *b5* est sensiblement réduite et plus proche de l'alignement avec la rangée *b*. Il n'y a pas de bourrelet cingulaire à la base de la cuspide *a1*. La cuspide *b1* est réduite à un faible bourrelet à la base de la cuspide *b2*.

Usure :

MNHN.F.SNP 434 W :

Le flanc mésiolabial de la cuspide *a1* porte de possibles facette et stries d'usure. Le sommet de la cuspide *a1* porte une petite facette d'usure linguale « penchée ». Le sommet de la cuspide *a2* porte une facette d'usure disto-distolinguale « peu penchée ». Les cuspides *b2*, *b3* et *b4* sont usées mais ne développent pas de facette. Le sommet de la cuspide *b5* porte une faible facette « horizontale ».

MNHN.F.SNP 110 W :

Cette dent est fortement usée. La cuspide *a1* est tronquée par une facette d'usure labio-distolabiale « peu penchée » sur son sommet connectée à une facette d'usure labio-distolabiale « penchée » sur son flanc distolabial. La cuspide *a2* porte une facette disto-distolabiale « penchée » sur son sommet et une facette distolabiale « très penchée » sur son flanc labial. La selle porte une facette d'usure distale « peu penchée », connectée à la facette sur le flanc de la cuspide *a1*. La cuspide *b1* porte une facette d'usure mésiolabiale « penchée ». La cuspide *b2* porte une facette d'usure labiale « penchée ». La cuspide *b3* porte une facette d'usure distolabiale « peu penchée ». La cuspide *b4* porte une facette d'usure labiale « peu penchée ». Les flancs linguaux des cuspides *b3* et *b4* portent des traces d'usure. La cuspide *b5* porte une facette d'usure distale « horizontale ». Possibles marques d'usure sur la crête reliant *b5* à *a2*. Le flanc mésiolabial de la cuspide *a1* et le flanc mésiolingual de la cuspide *b2* porte des traces d'usure.

MNHN.F.SNP 90 W :

Les sommets des cuspides sont usés mais soit ils ne développent pas de facette (*b3* et *b4*) soit ils sont cassés rendant la description des facettes impossibles (les autres). Le flanc labial de la cuspide *a1* porte une facette d'usure labio-distolabiale « très penchée ». Le flanc labial de la cuspide *a2* porte une facette d'usure labiale « très penchée ». Le flanc lingual de la cuspide *b2* porte une facette d'usure linguo-distolinguale « penchée ». Le flanc lingual de la cuspide *b3* porte une facette d'usure linguale « penchée ». Le flanc lingual de la cuspide *b4* porte une facette d'usure linguo-mésiolinguale « penchée ». Le flanc mésial de la cuspide *b5* porte une facette d'usure mésiolinguale « penchée ». La plupart de ces facettes présentent des stries d'usure.

MNHN.F.SNP 261 W :

La cuspide *b1* porte une facette d'usure mésiale « verticale » (facette inter-dentaire ?). Le sommet de la cuspide *a1* porte une facette d'usure mésiolinguale « peu penchée », cependant

la cuspide étant en partiellement cassée, la direction observée peut être un artefact. Le flanc de la cuspide *a1* semble porter une facette d'usure distolabiale « verticale ». Le sommet de la cuspide *a2* porte une facette d'usure distale « peu penchée » (incertitude liée à l'état de préservation du sommet). Le flanc labial de la cuspide *a2* porte une facette d'usure labio-mésiolabiale « penchée ». Le sommet de la cuspide *b2* porte une facette d'usure labio-mésiolabiale « penchée ». Le flanc de la cuspide *b2* porte une facette d'usure linguo-distolinguale « penchée ». Le sommet de la cuspide *b3* porte une petite facette d'usure distolabiale « penchée », peut-être prolongée par une facette distolabiale « très penchée » sur le flanc labiale de la cuspide. Le flanc lingual de la cuspide *b3* semble porter une facette d'usure linguale « penchée ». Le sommet de la cuspide *b4* porte une facette d'usure distolabiale « penchée ». La cuspide *b5* est usée mais semble ne pas développer de facette.

MNHN.F.SNP 459 W :

Les sommets des cuspides sont usés, des directions et des pendages privilégiés d'usure sont présents mais il n'y a pas de facettes.

MNHN.F.SNP 22 Br :

Pas de trace d'usure, excepté sur le flanc mésiolabial de la cuspide *a1*.

MNHN.F.SNP 490 W :

Le sommet de la cuspide *a1* porte une petite facette d'usure linguale « peu penchée » connectée à une facette d'usure distale « penchée », elle-même connectée à une facette d'usure distolabiale « penchée » sur le flanc distolabial de la cuspide. Le sommet de la cuspide *a2* porte une facette d'usure linguo-distolinguale « penchée ». Le flanc labial de la cuspide *a2* semble porter une facette d'usure labiale « penchée ». La cuspide *b2* est usée mais ne développe pas de facette. La cuspide *b3* porte une facette d'usure labiale « penchée ». La cuspide *b4* porte une petite facette d'usure « horizontale ». La cuspide *b5* porte une facette d'usure distolabiale « penchée ».

MNHN.F.SNP 665 :

La crête labiale de la cuspide *a1* est aplatie par une facette d'usure labiale « penchée ». Le sommet de la cuspide *a2* porte une facette d'usure distale « penchée ». La face labiale de la cuspide *a2* porte une facette d'usure labiale « très penchée » avec de possibles stries d'usure. Les sommets des cuspides de la rangée b sont usés mais ne développent pas de facettes bien

définies. Les flancs linguaux sont aussi usés, avec développement de stries d'usure à la base de la rangée mais il n'y a pas de facettes clairement identifiables (usure plus développée sur les flancs des cuspides *b2* et *b3*).

MNHN.F.SNP 631 :

Les cuspides semblent légèrement usées mais ne portent pas de facettes.

MNHN.F.SNP 168 W :

Le spécimen présente une usure assez avancée mais aucune facette n'est lisible.

MNHN.F.SNP 1 'MD' :

Le spécimen présente une usure assez avancée mais aucune facette n'est lisible.

Morphotype MNHN.F.SNP 669 (Fig. 7.17)

Ce morphotype de molariforme inférieure se distingue par une rangée *a* à deux cuspides et une rangée *b* se terminant par *b6*, dont les plus distales sont surélevées.

Matériel rapporté :

MNHN.F.SNP 11 W, MNHN.F.SNP 23 Br, MNHN.F.SNP 76 L, MNHN.F.SNP 84 L, MNHN.F.SNP 419 W, MNHN.F.SNP 534 W, MNHN.F.SNP 643, MNHN.F.SNP 663, MNHN.F.SNP 689

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 669 (Fig. 7.17) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un bassin principal. La rangée linguale *a* est plus courte et compte moins de cuspides que la rangée labiale *b*. Le bassin est délimité mésialement par la selle reliant les cuspides *a1* et *b2* et distalement par le mur formé par la rangée *b*. Le bassin s'approfondit et s'élargit de l'extrémité mésiale vers l'extrémité distale. Un bassin secondaire est formé à l'extrémité mésiale de la dent par la selle et les cuspides *a1*, *b1* et *b2*.

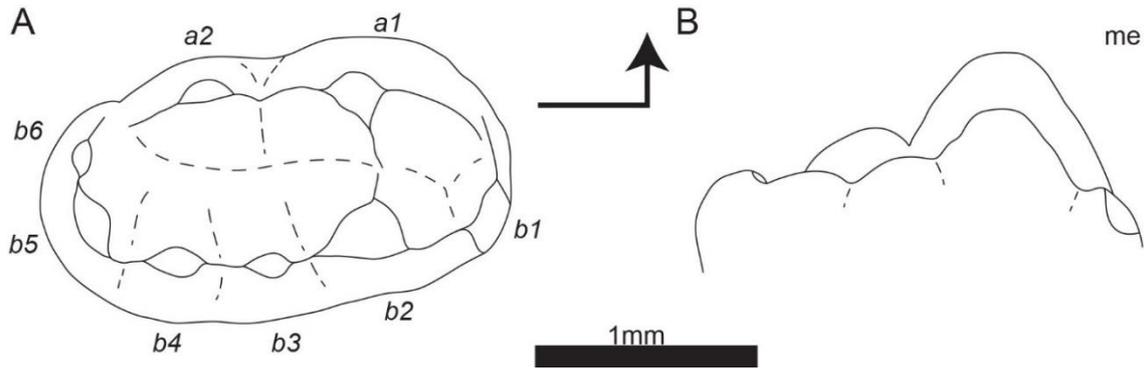


Figure 7. 17. Dessins schématiques de la molariforme inférieure MNHN.F.SNP 669 ('Thomasia I', groupe 2) en vues occlusale (A) et labiale (B). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour la vue labiale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

La rangée *a* compte deux cuspides. La cuspide *a1* domine largement la couronne en hauteur. Elle occupe un peu moins de la moitié mésiale de la dent et s'élève verticalement en vue latérale. La cuspide *a1* ne porte pas de crête mésiale, mais son flanc mésiolabial est sensiblement caréné. Cette carène descend jusqu'à rejoindre le coin mésiolabial de la base de la cuspide. Une crête distale part du sommet de la cuspide *a1* pour rejoindre la cuspide *a2*. En vue distale, la crête descend verticalement du sommet jusqu'au niveau du sommet de la cuspide *a2* puis se courbe lingualemment. En vue latérale, cette crête descend selon une pente semblable à la carène mésiale. Deux sillons verticaux faiblement marqués soulignent les flancs lingual et labial de cette crête. Une troisième crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, part mésiolabialement du sommet de la cuspide *a1* jusqu'à sa base pour participer à la selle. Les crêtes distale et labiale délimitent une surface légèrement concave sur le flanc de la cuspide *a1* qui descend du sommet jusqu'au bassin principal. La carène mésiale et la crête labiale délimitent une surface plane qui descend du sommet jusqu'au bassin secondaire. La cuspide *a2* est près de deux fois moins haute, deux fois moins large labiolingualemment et sensiblement moins longue mésiodistalemment que la cuspide *a1*. La cuspide *a2* est déplacée lingualemment par rapport à la cuspide *a1*, l'extrémité linguale de leurs bases s'alignant pour former le flanc lingual de la couronne. En vue occlusale, le contour de la cuspide *a2* correspond à un demi-cercle avec un flanc lingual convexe et un flanc labial presque plan. En vue distale, les flancs labial et lingual ont des pentes équivalentes, le dernier étant sensiblement convexe. En vue labiale, la cuspide *a2* s'élève en se projetant légèrement distalemment et sa base mésiale est plus haute que sa base distale. En vue linguale, les bases des cuspides *a1* et *a2* sont au même niveau. La cuspide *a2* porte deux crêtes, respectivement mésiale et distale, toutes deux rectilignes en vue occlusale et alignées mésiodistalemment. La

première crête part mésialement du coin mésiolabial du sommet pour rejoindre la crête distolinguale de la cuspide *a1*. La deuxième crête part distalement du coin distolabial du sommet jusqu'à l'extrémité de la rangée *a*. En vue latérale, la crête distale présente une légère concavité. Les crêtes mésiale et distale de la cuspide *a2* descendent selon une pente similaire à celle de la crête distale de la cuspide *a1*. La crête distale de la cuspide *a2* est nettement plus longue que la crête mésiale. Ces deux crêtes sont soulignées par de faibles sillons verticaux sous leurs flancs labial et lingual.

La rangée *b* compte six cuspides, moins bien séparées les unes des autres que les cuspides de la rangée *a*. La cuspide *b1* est la plus mésiale et est positionnée le plus bas sur la couronne. Elle est sensiblement plus linguale que *b2*. Elle participe au bassin secondaire. La cuspide *b2* est la plus grande cuspide de la rangée *b*. Elle est directement labiale à la cuspide *a1*. Elle est plus large labiolingualemment, mésiodistalement de même longueur que la cuspide *a2* et son sommet est à la même hauteur que celui de la cuspide *a2*. La cuspide *b2* porte une carène et deux crêtes, rectilignes en vues occlusale et latérale. La carène part mésialement du sommet et rejoint la cuspide *b1*. Une crête descend lingualemment du sommet pour participer à la selle. Une crête descend distolabialement du sommet et rejoint la cuspide *b3*. Les cuspides *b3* à *b6* sont toutes nettement plus petites que la cuspide *b2*. Elles sont toutes plus basses que l'encoche *a1-a2*. La cuspide *b3* est la plus labiale des cuspides de la dent. Elle est directement labiale à l'encoche *a1-a2*. La cuspide *b4* est sensiblement plus petite que la cuspide *b3* et positionnée plus bas. Elle est sensiblement plus linguale mais reste labiale à la cuspide *b2*. Elle est directement labiale au sommet de la cuspide *a2*. La cuspide *b5* est de taille subégale à la cuspide *b3* bien que positionnée plus bas que la cuspide *b4*. La cuspide *b5* est linguale à la cuspide *b2*. Son axe long est presque à la perpendiculaire de l'axe mésiodistal de la dent. Les cuspides *b5* et *b6* sont toutes deux les cuspides les plus distales de la dent. La cuspide *b6* est la plus petite cuspide de la rangée *b*, à l'exception de la cuspide *b1*, et est positionnée plus bas que la cuspide *b5*. La cuspide *b6* est la plus linguale des cuspides de la rangée *b* mais elle est plus labiale que la rangée *a*. Enfin, la cuspide *b6* rejoint la crête distale de la cuspide *a2*.

Variations :

Sur MNHN.F.SNP 419 W, la cuspide *b1* est très réduite, laissant le bassin secondaire ouvert mésialement. La cuspide *b6* est positionnée au même niveau que la cuspide *b5* et plus proche de la cuspide *a2*. La cuspide *b5* est plus haute que la cuspide *b3*.

7. *Thomasia*

Sur MNHN.F.SNP 534 W, la cuspide *b1* est moins développée. La cuspide *b5* est plus haute que la cuspide *b3* et est alignée mésiodistalement avec la cuspide *b2*. La cuspide *b4* est plus labiale que la cuspide *b3*. La cuspide *b2* est relativement basse, créant une asymétrie entre son flanc labial proche de la verticale et son flanc lingual de pente plus faible.

Sur MNHN.F.SNP 643, la cuspide *b1* est moins développée. La crête distale de la cuspide *a2* est un peu plus labiale. La cuspide *b5* est sensiblement plus développée et mieux alignée avec les cuspides *b2* à *b4*. La cuspide *b6* est plus développée.

Sur MNHN.F.SNP 84 L, la cuspide *b1* est positionnée plus haut sur la couronne. La cuspide *b5* est plus développée que la cuspide *b3* tandis que la cuspide *b6* est de taille équivalente à cette dernière. La crête distale de la cuspide *a2* est un peu plus labiale.

Sur MNHN.F.SNP 663, la cuspide *b1* est réduite à un faible bourrelet à la base de la cuspide *b2*. La cuspide *b6* est réduite à une crête entre les cuspides *b5* et *a2*.

Sur MNHN.F.SNP 689, la cuspide *b6* est plus labiale, laissant un espace plus important entre l'extrémité des rangées *a* et *b*.

Sur MNHN.F.SNP 11 W, la cuspide *b2* est plus large. Parallèlement, le bassin est plus large, la distance entre les cuspides *b6* et *a2* est plus grande et la cuspide *b1*, qui n'a pas bougé par rapport à la rangée *a* ne se trouve plus sur le coin mésiolabial de la dent.

Sur MNHN.F.SNP 76 L, la cuspide *b6* est jumelée avec la cuspide *b5*, elle est donc plus labiale que sur les autres spécimens (intermédiaire avec une forme à 5 cuspides ?)

Sur MNHN.F.SNP 23 Br, la dent est cassée distalement à la selle. La cuspide *a2* est cassée à sa base.

Usure :

MNHN.F.SNP 669 :

Les sommets des cuspides sont usés mais ne développent pas de facettes définies.

MNHN.F.SNP 419 W :

Les sommets des cuspides sont usés mais ne développent pas de facettes définies.

MNHN.F.SNP 534 W :

La crête labiale de la cuspide *a1* est aplatie par une facette d'usure labiale « penchée ». Le flanc labial de la cuspide *a2* porte une facette d'usure labiale « très penchée ». Le sommet de la cuspide *a1* porte une facette d'usure distale « peu penchée ». La cuspide *b1* porte peut-être les traces d'une facette inter-dentaire. Le flanc lingual de la cuspide *b2* porte une facette d'usure linguale « peu penchée ». Les sommets des cuspides *b2* et *b3* sont usés mais ne développent pas de facettes. La cuspide *b4* porte une petite facette d'usure labio-distolabiale « penchée ». La cuspide *b5* porte une facette d'usure distolabiale « penchée ». Le flanc mésiolabial de la cuspide *a1* et le flanc mésiolingual de la cuspide *b2* portent des traces d'usure.

MNHN.F.SNP 643 :

Le sommet de la cuspide *a1* porte une facette d'usure « horizontale ». Le sommet de la cuspide *a2* porte une facette d'usure distolinguale « peu penchée ». Le sommet de la cuspide *b2* porte une faible facette d'usure labiale « penchée ». La cuspide *b4* semble porter une faible facette d'usure distale « peu penchée ». La cuspide *b5* porte une petite facette d'usure disto-distolabiale « penchée ».

MNHN.F.SNP 84 L :

La crête labiale de la cuspide *a1* est partiellement aplatie par une facette d'usure labiale « très penchée ». Le sommet de la cuspide *a1* porte une petite facette d'usure « horizontale ». Le sommet de la cuspide *a2* porte une petite facette d'usure linguo-distolinguale « penchée ». Les flancs linguaux des cuspides *b3* et *b4* portent des facettes d'usure linguo-mésiolinguale « penchée ».

MNHN.F.SNP 663 :

Le sommet de la cuspide *a1* porte une facette d'usure linguo-distolingual « peu penchée » connectée à une facette d'usure linguale « penchée » sur le flanc lingual de la cuspide. La cuspide *a2* est tronquée par une facette d'usure distolinguale « penchée ». Le sommet de la cuspide *b2* est tronqué par une facette d'usure labiale « peu penchée ». La cuspide *b3* porte une facette d'usure labio-distolabiale « peu penchée » connectée à une facette d'usure labio-distolabiale « penchée » sur le flanc labial de la cuspide. La cuspide *b4* porte une facette d'usure distolabiale « penchée ». La cuspide *b5* porte une facette d'usure disto-distolabiale

« penchée » connectée à une facette d'usure disto-distolabiale « très penchée ». Il y a des traces et stries d'usure dans le bassin.

MNHN.F.SNP 689 :

Le sommet de la cuspide *a1* porte une facette d'usure « horizontale ». Possibles stries d'usure dans le bassin et possible facette d'usure sur le flanc labial de la cuspide *a2*.

MNHN.F.SNP 11 W :

Les cuspides sont légèrement usées mais seule la cuspide *b3* porte une petite facette d'usure labiale « penchée ». Le flanc lingual de la cuspide *a2* porte des traces d'usure.

MNHN.F.SNP 23 Br :

La cuspide *b2* semble avoir porté une facette d'usure labiale « penchée » (cuspide cassée). Le sommet de la cuspide *b3* porte une facette d'usure distale « peu penchée » connectée à une facette d'usure labiale « très penchée » sur le flanc labial de la cuspide. Le sommet de la cuspide *b4* porte une facette d'usure distale « peu penchée ». Le sommet de la cuspide *b5* porte une facette d'usure distale « horizontale ». Les flancs du bassin portent des traces d'usure, dont des stries d'usure.

MNHN.F.SNP 76 L :

La cuspide *a1* porte une facette d'usure distale « horizontale » sur son sommet et des traces d'usure sur son flanc mésiolabial. La cuspide *a2* porte une facette d'usure distale « peu penchée ». La cuspide *b2* est usée mais ne porte pas de facette définie. Les cuspides *b3*, *b4* et *b5* semblent porter de petites facettes d'usure distales « horizontales ». Le flanc distolabial de la cuspide *a1* et le flanc labial de la cuspide *a2* semble porter des facettes d'usure « (très) penchées » (surface incertaine car moulage).

Groupe 3 (Figs. 7.11D-E, 7.18-20)

Ce groupe morphologique rassemble les molariformes inférieures partageant l'absence de la cuspide *a3* et une couronne de taille relativement petite (Tableau 7.3). Les morphotypes se différencient par le nombre de cuspides dans la rangée *b* qui va de quatre à cinq et la disposition des cuspides distales de la rangée *b*.

Morphotype MNHN.F.SNP 40 W (Fig. 7.11.D, 7.18)

Ce morphotype de molariforme inférieure se distingue par une couronne de petite taille, une rangée *a* à deux cuspides et une rangée *b* se terminant par *b4*, en série décroissante distalement.

Matériel rapporté :

MNHN.F.SNP 716 (Fig. 7.11.D)

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 40 W (Fig. 7.18) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un bassin principal. La rangée linguale *a* est plus courte et compte moins de cuspides que la rangée labiale *b*. Le bassin est délimité mésialement par la selle reliant les cuspides *a1* et *b2* et distalement par le mur formé par la rangée *b*. Le bassin s'approfondit et s'élargit de l'extrémité mésiale vers l'extrémité distale.

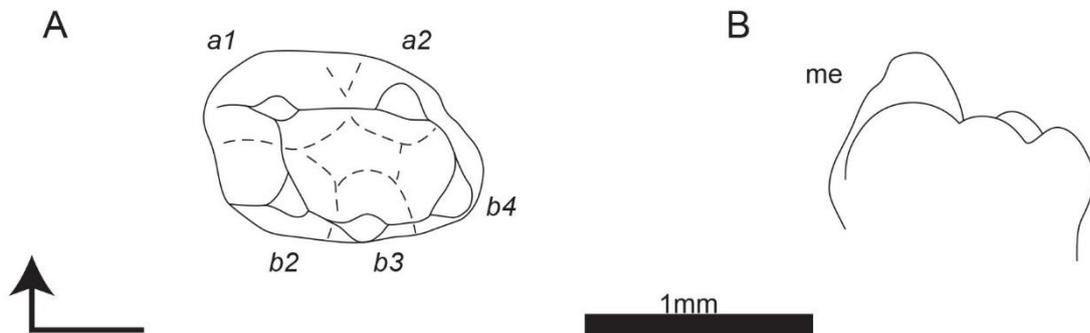


Figure 7. 18. Dessins schématiques de la molariforme inférieure MNHN.F.SNP 40 W (*Thomasia* l', groupe 3) en vues occlusale (A) et labiale (B). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour la vue labiale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

La rangée *a* compte deux cuspides. La cuspide *a1* domine largement la couronne en hauteur. Elle occupe un peu moins de la moitié mésiale de la dent et s'élève verticalement en vue latérale. La cuspide *a1* ne porte pas de crête mésiale, mais son flanc mésiolabial est sensiblement caréné. Cette carène descend jusqu'à rejoindre le coin mésiolabial de la base de la cuspide. Une crête distale part du sommet de la cuspide *a1* pour rejoindre la cuspide *a2*. En vue distale, la crête descend verticalement du sommet jusqu'au niveau du sommet de la cuspide *a2* puis se courbe lingualement. En vue latérale, cette crête, légèrement convexe,

descend selon une pente semblable à la carène mésiale. Deux sillons verticaux faiblement marqués soulignent les flancs lingual et labial de cette crête. Une troisième crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, part labialement du sommet de la cuspide *a1* jusqu'à sa base pour participer à la selle. Les crêtes distale et labiale délimitent une surface légèrement concave sur le flanc de la cuspide *a1* qui descend du sommet jusqu'au bassin principal. La carène mésiale et la crête labiale délimitent une surface légèrement concave qui descend du sommet jusqu'à la base de la cuspide. La cuspide *a2* est près de deux fois moins haute, moins large labiolingualemment et sensiblement moins longue mésiodistalemment que la cuspide *a1*. La cuspide *a2* est déplacée lingualemment par rapport à la cuspide *a1*, l'extrémité linguale de leurs bases s'alignant pour former le flanc lingual de la couronne. En vue occlusale, le contour de la cuspide *a2* correspond à un demi-cercle avec un flanc lingual convexe et un flanc labial presque plan. En vue distale, les flancs labial et lingual ont des pentes équivalentes, le dernier étant sensiblement convexe. En vue labiale, la cuspide *a2* s'élève en se projetant légèrement distalemment et sa base mésiale est plus haute que sa base distale. En vue linguale, les bases des cuspides *a1* et *a2* sont au même niveau. La cuspide *a2* porte deux crêtes, respectivement mésiale et distale, toutes deux rectilignes en vues occlusale et latérale. La première crête part mésialement du sommet pour rejoindre la crête distolinguale de la cuspide *a1*. La deuxième crête part distolabialement du sommet jusqu'à l'extrémité de la rangée *a*. Elle est nettement plus longue que la crête mésiale. Ces deux crêtes présentent une pente similaire à celle de la crête distale de la cuspide *a1* et sont soulignées par de faibles sillons verticaux sous leurs flancs labial et lingual.

La rangée *b* compte trois cuspides, moins bien séparées les unes des autres que les cuspides de la rangée *a*. La cuspide *b2* est la plus grande cuspide de la rangée *b*. Elle est labiale à la cuspide *a1* mais s'avance moins mésialement. Elle est plus large labiolingualemment et légèrement moins longue mésiodistalemment que la cuspide *a2*. Le sommet de la cuspide *b2* est à peu près au même niveau que l'encoche *a1-a2*. En vue mésiale, il y a une asymétrie entre son flanc labial proche de la verticale et son flanc lingual de pente plus faible. La cuspide *b2* porte une carène et une crête, rectilignes en vues occlusale et latérale. La carène descend lingualemment du sommet pour participer à la selle. Une crête descend distolabialement du sommet et rejoint la cuspide *b3*. L'encoche *b2-b3* est directement labiale à l'encoche *a1-a2*. La cuspide *b3* est légèrement plus petite dans toutes ses dimensions et positionnée plus bas sur la couronne que la cuspide *b2*. La cuspide *b4* est positionnée au même niveau que la cuspide *b3*, et subégale en taille mais est sensiblement plus grande. La cuspide *b4* sort de l'alignement des cuspides *b2* et *b3* pour fermer le bassin. Le sommet de la

7. *Thomasia*

cuspidé *b4* reste labial à la selle et son extrémité labiale est plus mésiale que son extrémité linguale. La rangée *b* se termine par une crête rejoignant la rangée *a*.

Variations :

Sur MNHN.F.SNP 716 (Fig. 7.11D), la cuspide *b3* est nettement plus labiale que les cuspides *b2* et *b4*. Le sommet de la cuspide *b4* est plus lingual.

Usure :

MNHN.F.SNP 40 W :

La crête labiale de la cuspide *a1* est aplatie par une facette d'usure labiale « très penchée ». Le sommet de la cuspide *a2* est usé mais ne porte pas de facette définie. Le flanc lingual de la cuspide *b2* porte une facette d'usure linguale « penchée ».

MNHN.F.SNP 716 :

Le sommet de la cuspide *a1* est usé mais ne porte pas de facette définie. Le flanc labial de la cuspide *a1* porte une facette d'usure labio-distolabiale « verticale ». Le sommet et le flanc labial de la cuspide *a2* sont usés mais ne portent pas de facette définie. Les sommets des cuspides *b2* et *b3* portent de petites facettes d'usure labiales « peu penchées ».

Morphotype MNHN.F.SNP 174 W (Fig. 7.19)

Ce morphotype de molariforme inférieure se distingue par une couronne de petite taille, une rangée *a* à deux cuspides et une rangée *b* se terminant par *b5*, dont les plus distales sont surélevées.

Matériel rapporté :

MNHN.F.SNP 69 L

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 174 W (Fig. 7.19) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un bassin principal. La rangée linguale *a* est plus courte et compte moins de cuspides que la rangée labiale *b*. La selle reliant les cuspides *a1* et *b2* est basse laissant le bassin ouvert mésialement,

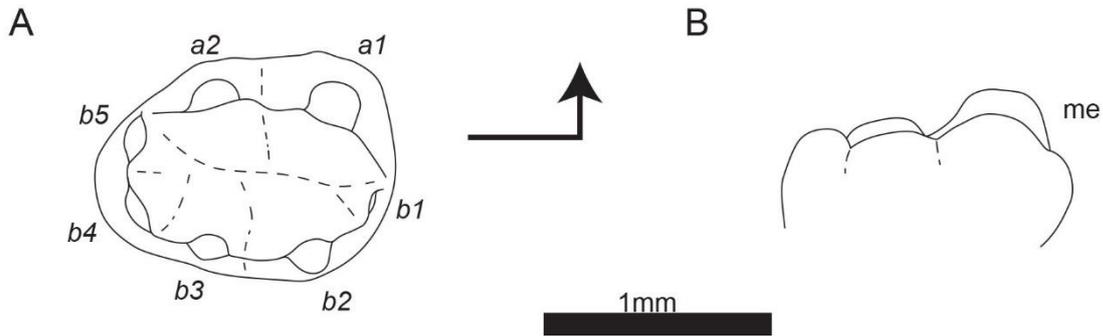


Figure 7. 19. Dessins schématiques de la molariforme inférieure MNHN.F.SNP 174 W ('*Thomasia l'*, groupe 3) en vues occlusale (A) et labiale (B). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour la vue labiale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

celui-ci est fermé distalement par le mur formé par la rangée *b*. Le bassin s'approfondit et s'élargit de l'extrémité mésiale vers l'extrémité distale.

La rangée *a* compte deux cuspides. La cuspide *a1* domine largement la couronne en hauteur. Elle occupe un peu moins de la moitié mésiale de la dent et s'élève verticalement en vue latérale. La cuspide *a1* ne porte pas de crête mésiale, mais son flanc mésiolabial est sensiblement caréné. Cette carène descend jusqu'à rejoindre le coin mésiolabial de la base de la cuspide. Une crête distale part du sommet de la cuspide *a1* pour rejoindre la cuspide *a2*. En vue distale, la crête descend verticalement du sommet jusqu'au niveau du sommet de la cuspide *a2* puis se courbe lingualemment. En vue latérale, cette crête, légèrement convexe, descend selon une pente semblable à la carène mésiale. Deux sillons verticaux faiblement marqués soulignent les flancs lingual et labial de cette crête. Il n'y a pas de crête labiale. La crête mésiale et la crête distale délimitent une surface labiale plane. La cuspide *a2* est près de deux fois moins haute, moins large labiolingualemment et sensiblement moins longue mésiodistalemment que la cuspide *a1*. La cuspide *a2* est déplacée lingualemment par rapport à la cuspide *a1*, l'extrémité linguale de leurs bases s'alignant pour former le flanc lingual de la couronne. En vue occlusale, le contour de la cuspide *a2* correspond à un demi-cercle avec un flanc lingual convexe et un flanc labial presque plan. En vue distale, les flancs labial et lingual ont des pentes équivalentes, le dernier étant convexe. En vue labiale, la cuspide *a2* s'élève en se projetant légèrement distalement et sa base mésiale est plus haute que sa base distale. En vue linguale, les bases des cuspides *a1* et *a2* sont au même niveau. La cuspide *a2* porte deux crêtes, respectivement mésiale et distale, toutes deux rectilignes en vues occlusale et latérale et alignées mésiodistalemment. La première crête part mésialement du coin mésiolabial du sommet pour rejoindre la crête distolinguale de la cuspide *a1*. La deuxième crête part distalement du coin distolabial du sommet jusqu'à l'extrémité de la rangée *a*. Elle est

nettement plus longue que la crête mésiale et présente une pente plus forte. La crête mésiale présente une pente similaire à celle de la crête distale de la cuspide *a1*. Ces deux crêtes sont soulignées par de faibles sillons verticaux sous leurs flancs labial et lingual.

La rangée *b* compte cinq cuspides, moins bien séparées les unes des autres que les cuspides de la rangée *a*. La cuspide *b1* est la plus petite cuspide de la dent. Elle rejoint l'extrémité de la carène mésiolabiale de la cuspide *a1*. La cuspide *b2* est la plus grande cuspide de la rangée *b*. Elle est labiale à la cuspide *a1* mais s'avance moins mésialement. Elle est plus large labiolingualement que la cuspide *a2* et de longueur subégale mésiodistalement. Le sommet de la cuspide *b2* est à peu près au même niveau que l'encoche *a1-a2*. En vue mésiale, il y a une asymétrie entre son flanc labial proche de la verticale et son flanc lingual de pente plus faible. La cuspide *b2* porte deux crêtes, rectilignes en vues occlusale et latérale et alignées l'une par rapport à l'autre. La crête mésiale descend mésiolingualement pour rejoindre la cuspide *b1*. La crête distale descend distolabialement du sommet et rejoint la cuspide *b3*. Il n'y a pas de carène linguale. L'encoche *b2-b3* est plus distale que l'encoche *a1-a2*. La cuspide *b3* est plus petite dans toutes ses dimensions et positionnée plus bas sur la couronne que la cuspide *b2*. La cuspide *b4* est positionnée au même niveau que la cuspide *b3*, et subégale en taille mais est sensiblement plus grande. La cuspide *b4* sort de l'alignement des cuspides *b2* et *b3* et forme la plus grande partie du mur fermant le bassin. La cuspide *b4* est plus linguale que les cuspides *b2* et *b3* mais est plus labiale que la cuspide *b1*. Son extrémité labiale est plus mésiale que son extrémité linguale. La cuspide *b5* est sensiblement plus grande que la cuspide *b1* et est positionnée plus haut que la cuspide *b4*. Elle est la plus linguale des cuspides de la rangée *b* mais est plus labial que la rangée *a*. Elle complète le mur fermant le bassin en rejoignant l'extrémité de la rangée *a*.

Variations :

Sur MNHN.F.SNP 69 L, la distance entre les cuspides *b3* et *b4* et les cuspides *b5* et *a2* est plus grande. Le flanc labial de la cuspide *a1* est partagé en une partie mésiale et une partie distale par une faible crête labiale.

Usure :

MNHN.F.SNP 174 W :

Les sommets des cuspides sont usés mais ne portent pas de facette définie. Le flanc labial de la cuspide *a1* semble porter une facette d'usure labiale « très penchée ».

MNHN.F.SNP 69 L :

Le flanc mésiolabial de la cuspide *a1* semble porter une facette d'usure labio-mésiolabiale « penchée ». Le flanc labial de la cuspide *a2* semble porter une facette d'usure labiale « très penchée ». Le flanc lingual de la cuspide *b3* porte des marques d'usure mais pas de facette définie.

Morphotype MNHN.F.SNP 445 W (Figs. 7.11.E, 7.20)

Ce morphotype de molariforme inférieure se distingue par une couronne de petite taille, une rangée *a* à 2 cuspides et une rangée *b* se terminant par *b4*, en série décroissante distalement.

Matériel rapporté :

MNHN.F.SNP 4 Br, MNHN.F.SNP 28 DD

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 445 W (Figs. 7.11.E, 7.20) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un bassin principal. La rangée linguale *a* est plus courte et compte moins de cuspides que la rangée labiale *b*. Le bassin est délimité mésialement par la selle reliant les cuspides *a1* et *b2* et distalement par le mur formé par la rangée *b*. Le bassin s'approfondit et s'élargit de l'extrémité mésiale vers l'extrémité distale. Les cuspides *a1*, *b1* et *b2* délimitent un bassin secondaire.

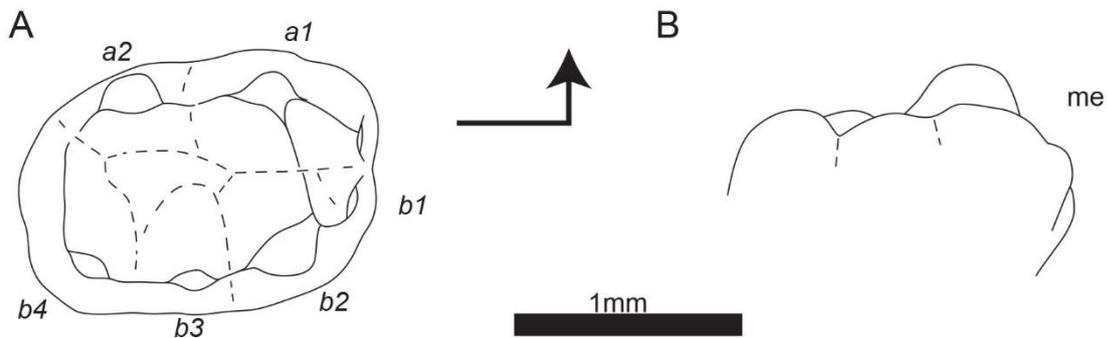


Figure 7. 20. Dessins schématiques de la molariforme inférieure MNHN.F.SNP 445 W (*Thomasia* l', groupe 3) en vues occlusale (A) et labiale (B). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour la vue labiale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

La rangée *a* compte deux cuspides. La cuspide *a1* domine largement la couronne en hauteur. Elle occupe un peu moins de la moitié mésiale de la dent et s'élève verticalement en vue latérale. La cuspide *a1* ne porte pas de crête mésiale, mais son flanc mésiolabial est sensiblement caréné. Cette carène descend jusqu'à rejoindre une cuspule cingulaire au coin mésiolabial de la base de la cuspide. Cette cuspule est plus petite que la cuspide *b1* et située légèrement plus bas. Une crête distale part du sommet de la cuspide *a1* pour rejoindre la cuspide *a2*. En vue distale, la crête descend verticalement du sommet jusqu'au niveau du sommet de la cuspide *a2* puis se courbe lingualemment. En vue latérale, cette crête, rectiligne, descend selon une pente semblable à la carène mésiale. Deux sillons verticaux faiblement marqués soulignent les flancs lingual et labial de cette crête. Une troisième crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, part labialement du sommet de la cuspide *a1* jusqu'à sa base pour participer à la selle. Les crêtes distale et labiale délimitent une surface plane sur le flanc de la cuspide *a1* qui descend du sommet jusqu'au bassin principal. La carène mésiale et la crête labiale délimitent une surface légèrement concave qui descend du sommet jusqu'à la base de la cuspide. La cuspide *a2* est près de deux fois moins haute, moins large labio-lingualement et sensiblement moins longue mésiodistalemment que la cuspide *a1*. La cuspide *a2* est déplacée lingualemment par rapport à la cuspide *a1*, l'extrémité linguale de leurs bases s'alignant pour former le flanc lingual de la couronne. En vue occlusale, le contour de la cuspide *a2* correspond à un demi-cercle avec un flanc lingual convexe et un flanc labial presque plan. En vue distale, les flancs labial et lingual ont des pentes équivalentes, le dernier étant sensiblement convexe. En vue labiale, la cuspide *a2* s'élève en se projetant légèrement distalemment et sa base mésiale est plus haute que sa base distale. En vue linguale, les bases des cuspides *a1* et *a2* sont au même niveau. La cuspide *a2* porte deux crêtes, respectivement mésiale et distale, toutes deux rectilignes en vues occlusale et latérale et alignées mésiodistalemment. La première crête part mésialement du coin mésiolabial du sommet pour rejoindre la crête disto-linguale de la cuspide *a1*. La deuxième crête part distalemment du coin distolingual du sommet jusqu'à l'extrémité de la rangée *a*. Elle est nettement plus longue que la crête mésiale. Ces deux crêtes présentent une pente similaire à celle de la crête distale de la cuspide *a1* et sont soulignées par de faibles sillons verticaux sous leurs flancs labial et lingual.

La rangée *b* compte quatre cuspides, moins bien séparées les unes des autres que les cuspides de la rangée *a*. La cuspide *b1* est la plus petite cuspide de la dent. Elle est l'élément le plus lingual de la rangée *b*. La cuspide *b2* est la plus grande cuspide de la rangée *b*. Elle est labiale à la cuspide *a1* mais s'avance moins mésialement. Elle est plus large labio-lingualement et aussi longue mésiodistalemment que la cuspide *a2*. Le sommet de la cuspide *b2*

est plus haut que le sommet de la cuspide *a2* (lié à l'usure ?). En vue mésiale, il y a une asymétrie entre son flanc labial proche de la verticale et son flanc lingual de pente plus faible. La cuspide *b2* porte deux crêtes, rectilignes en vues occlusale et latérale. Une crête descend lingualement du sommet pour participer à la selle. L'autre crête descend distolabiallement du sommet et rejoint la cuspide *b3*. L'encoche *b2-b3* est légèrement plus mésiale que l'encoche *a1-a2*. La cuspide *b3* est légèrement plus petite dans toutes ses dimensions et positionnée plus bas sur la couronne que la cuspide *b2*. La cuspide *b3* est l'élément le plus labial de la dent. La cuspide *b4* est positionnée plus bas que la cuspide *b3*, et subégale en taille. La cuspide *b4* reste dans la continuité de la rangée *b*, bien que les différentes cuspides ne soient pas alignées. Une crête part lingualement du sommet de la cuspide *b4* et s'arrête avant de rejoindre la rangée *a*, formant un mur bas.

Variations :

Sur MNHN.F.SNP 28 DD, les éléments de la rangée *b* sont mieux alignés, en particulier les cuspides *b3* et *b4* qui sont alignées mésiodistalement. La crête fermant le bassin part de la face distale de la cuspide *b4* et décrit une courbe pour rejoindre la rangée *a* mais forme toujours un mur bas. Il n'y a pas de cuspule à la base de la cuspide *a1* et la cuspide *b1* est réduite à un renflement du flanc de la cuspide *b2*.

Sur MNHN.F.SNP 4 Br, la cuspide *b2* est plus distale et la cuspide *b1* plus allongée. La cuspide *b3* est alignée mésiodistalement avec la cuspide *b1* et est plus réduite.

Usure :

MNHN.F.SNP 445 W :

Le sommet de la cuspide *a1* porte une faible facette d'usure « horizontale ». Le flanc labial de la cuspide *a1* porte une facette d'usure distolabiale « très penchée », connectée à une facette d'usure labiale « très penchée » sur le flanc labial de la cuspide *a2*. Ces facettes présentent des stries d'usure. Le sommet de la cuspide *a2* porte une facette d'usure distale « penchée ». Le sommet de la cuspide *b2* semble porter une facette d'usure mésiolabiale « penchée ». Le flanc lingual de la cuspide *b2* porte une facette d'usure linguo-distolinguale « penchée », connectée à une facette d'usure linguale « penchée » sur le flanc lingual de la cuspide *b3*. Ces facettes présentent des stries d'usure. La surface d'usure semble se prolonger sur le flanc distolingual de la cuspide *b3* mais n'y développe pas de facette d'usure. Le sommet de la cuspide *b3* porte

7. *Thomasia*

une faible facette d'usure distale « peu penchée » et une faible facette d'usure labiale « peu penchée ». La cuspide *b4* semble porter une faible facette d'usure linguale « peu penchée », positionnée sur le flanc mésial de la crête linguale, et une petite facette d'usure distale « horizontale » sur son sommet.

MNHN.F.SNP 28 DD :

Le sommet de la cuspide *a1* porte une facette d'usure linguale « peu penchée ». Le sommet de la cuspide *a2* porte une faible facette d'usure distolinguale « peu penchée ». Le flanc labial de la cuspide *a2* porte une facette d'usure labiale « très penchée » qui ne descend pas dans le bassin. Le sommet de la cuspide *b2* porte une facette d'usure mésiolabiale « peu penchée ». La partie distale de la cuspide *b2* et les cuspides *b3* et *b4* présentent des traces d'usure qui, si elles ne dessinent pas de facette bien définies, décrivent des plans d'usure clairement identifiables. Les sommets portent de faibles facettes d'usure disto-distolabiales « peu penchées » qui se prolongent sur les flancs labiaux par des traces d'usure dans un plan labial « très penché ». Les flancs linguaux de la rangée *b* semblent porter des traces d'usure mais il n'y a pas de facette définie.

MNHN.F.SNP 4 Br :

Le sommet de la cuspide *a1* porte une facette d'usure linguale « horizontale » qui se prolonge sur le flanc lingual de la cuspide en une facette d'usure linguo-mésiolinguale « penchée ». Le flanc labial de la cuspide *a1* présente des traces d'usure mais pas de facette définie. Le sommet de la cuspide *a2* porte une facette d'usure distale « penchée ». Le flanc labial de la cuspide *a2* présente des traces d'usure mais pas de facette définie. La cuspide *b2* porte une facette d'usure labio-mésiolabiale « penchée ». Le sommet et les flancs labiaux et linguaux de la cuspide *b3* portent des traces d'usure mais pas de facette définie.

'Thomasia II' (Figs. 7.3C, 7.8-10, 7.21-26)

Cet ensemble correspond au « *Thomasia*, groupe II » défini par Sigogneau-Russell (1989a) et regroupe la totalité des prémolariformes inférieures rapportées à 'Thomasia'. Dans cet ensemble, deux groupes ont été différenciés (Tableau 7.3). Le groupe 4 (rapporté à *Thomasia antiqua*, voir plus haut) présente trois cuspides dans la rangée *a* (*e.g.*, Fig. 7.9), tandis que le groupe 5 en présente deux (*e.g.*, Fig. 7.23). Dans chaque groupe, les morphotypes sont définis par le nombre de cuspides dans la rangée *b*, qui va de un à cinq.

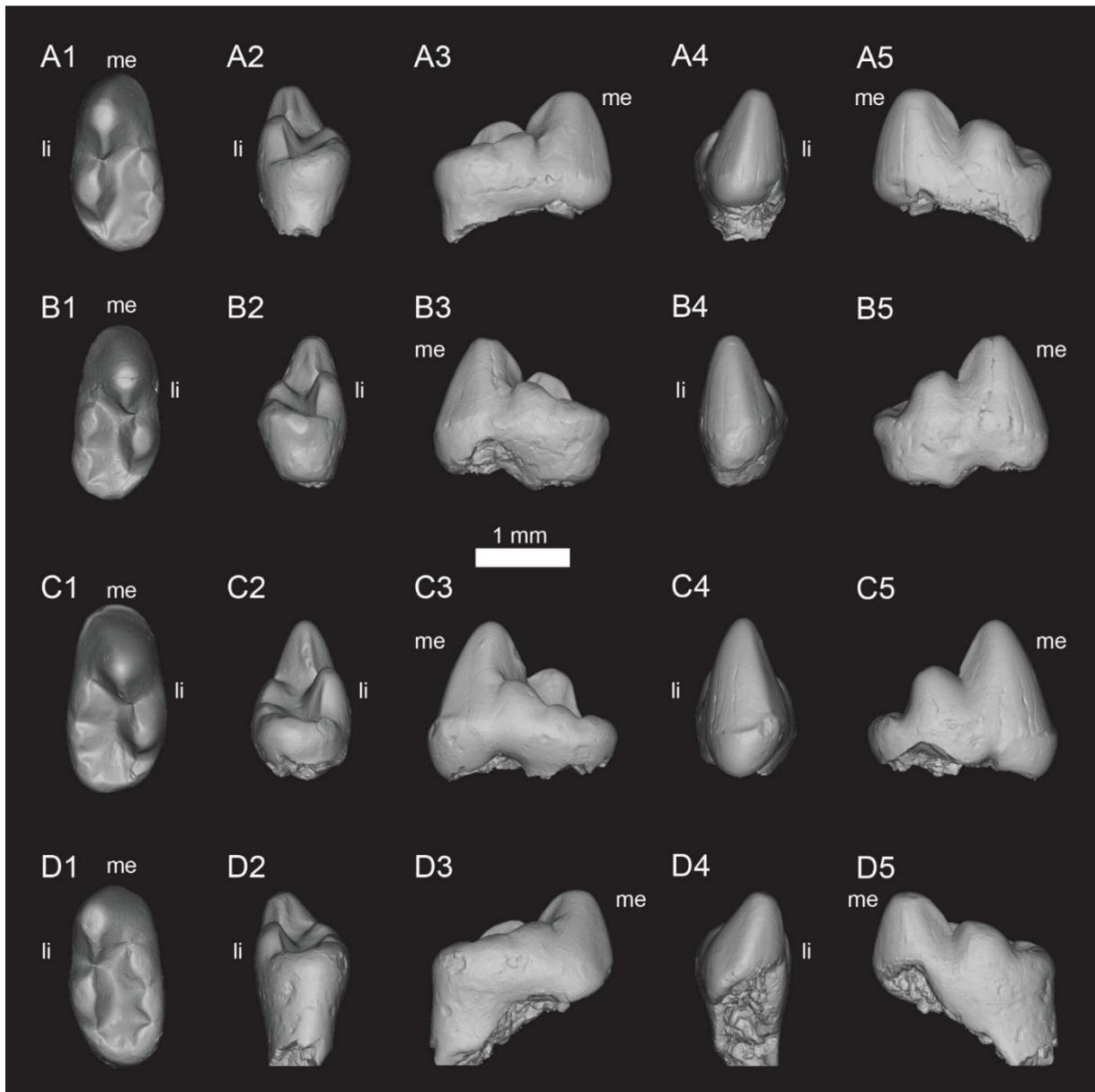


Figure 7. 21. Vues des modèles 3D des prémolariformes inférieures de l'ensemble 'Thomasia II'. **A-D**, groupe 5 (A, MNHN.F.SNP 66 W ; B, MNHN.F.SNP 205 W ; C, MNHN.F.SNP 35 W ; D, MNHN.F.SNP 296 W). 1, vue occlusale ; 2, vue distale ; 3, vue labiale ; 4, vue mésiale ; 5, vue linguale. « me » indique l'extrémité mésiale ; « li » indique la face linguale.

Groupe 5 (Figs. 7.21-26)

Ce groupe morphologique rassemble les prémolariformes inférieures partageant l'absence de la cuspide *a3* (Tableau 7.3). Les morphotypes se différencient par le nombre de cuspides dans la rangée *b* qui va de un à cinq.

Morphotype MNHN.F.SNP 84 DD (Fig. 7.22)

Ce morphotype de prémolariforme inférieure se distingue par une rangée *a* à deux cuspides et une rangée *b* à une cuspide.

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 84 DD (Fig. 7.22) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un bassin. La rangée linguale *a* est décalée mésialement par rapport à la rangée labiale *b*. Toutes les cuspides de la rangée *a* sont plus hautes que toutes les cuspides de la rangée *b*. Les deux rangées sont en contact mésialement et distalement ; le bassin est donc fermé. Le bassin est un sillon descendant, entre les rangées *a* et *b*, depuis la base distale de la cuspide *a1* jusqu'à l'extrémité distale de la couronne.

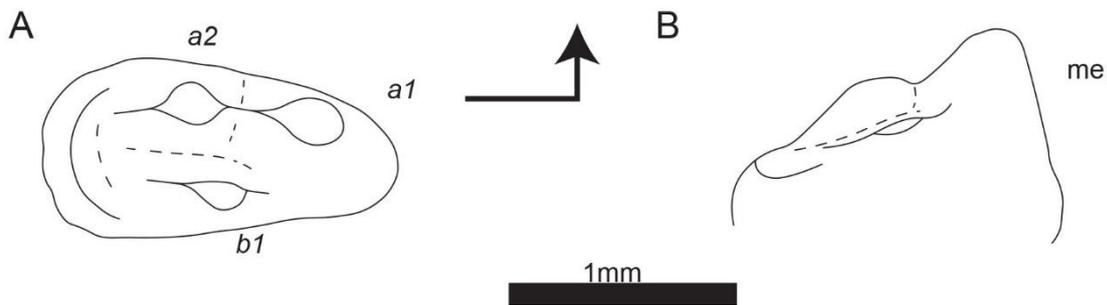


Figure 7. 22. Dessins schématiques de la prémolariforme inférieure MNHN.F.SNP 84 DD ('*Thomasia* l', groupe 5) en vues occlusale (A) et labiale (B). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour la vue labiale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

La rangée *a* compte deux cuspides. La cuspide *a1* domine largement la couronne en hauteur. Elle occupe la moitié mésiale de la dent et s'élève verticalement en vue latérale. La cuspide *a1* ne porte pas de crête mésiale, mais son flanc mésial est caréné, séparant les faces linguale et labiale. Cette carène est légèrement labiale à l'axe mésiodistal de la dent. La cuspide *a1* porte deux crêtes distales. La plus importante part du sommet de la cuspide *a1* pour rejoindre la cuspide *a2*. En vue distale, son extrémité distale est sensiblement plus linguale que son extrémité mésiale. En vue latérale, cette crête descend selon la même pente que le flanc mésial de la cuspide *a1*, excepté un court segment distal qui est plus proche de la verticale. Des sillons verticaux faiblement marqués soulignent les flancs labial et lingual de cette crête. La deuxième crête distale part de la base distolabiale de la cuspide *a1* pour

rejoindre la cuspide *b1*. La cuspide *a2* est près de deux fois moins haute, deux fois moins large labiolingualement et nettement moins longue mésiodistalement que la cuspide *a1*. La cuspide *a2* est déplacée lingualement par rapport à la cuspide *a1*, l'extrémité linguale de leurs bases s'alignant pour former le flanc lingual de la couronne. En vue occlusale, le contour de la cuspide *a2* correspond à un demi-cercle avec un flanc lingual convexe et un flanc labial presque plan. En vue distale, le flanc labial est plus proche de la verticale que le flanc lingual. En vue labiale, la cuspide *a2* penche légèrement distalement et sa base mésiale est plus haute que sa base distale. En vue linguale, les bases des cuspides *a1* et *a2* sont au même niveau. La cuspide *a2* porte deux crêtes, respectivement mésiale et distale, toutes deux rectilignes en vue occlusale. La première crête part mésialement du sommet de la cuspide *a2* pour rejoindre la crête distolinguale de la cuspide *a1*. La deuxième crête part distolabialement du sommet jusqu'à l'extrémité de la rangée *a*. En vue latérale, la crête mésiale, descend selon une pente presque verticale. La crête distale est à peu près deux fois plus longue que la crête mésiale. La crête distale suit une pente moins forte que celle de la crête mésiale et présente une légère concavité.

La rangée *b* compte une cuspide, la cuspide *b1*. La cuspide *b1* est légèrement moins longue et moins large que la cuspide *a2*. Elle est positionnée dans le prolongement de la crête distolabiale de la cuspide *a1*, face à la partie mésiale de l'encoche *a2-a3*.

Usure :

MNHN.F.SNP 84 DD :

La dent est usée dans son ensemble, sans qu'aucun patron ne soit discernable.

Morphotype MNHN.F.SNP 249 W (Fig. 7.23)

Ce morphotype de prémolariforme inférieure se distingue par une rangée *a* à deux cuspides et une rangée *b* à deux cuspides.

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 249 W (Fig. 7.23) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un bassin. La rangée linguale *a* est décalée mésialement par rapport à la rangée labiale *b*. Toutes les cuspides de la rangée *a* sont plus hautes que toutes les cuspides de la rangée *b*. Les deux rangées sont en contact mésialement, mais ne se rejoignent pas distalement ; le bassin est donc fermé mésialement et ouvert distalement. Le bassin est un sillon descendant, entre les

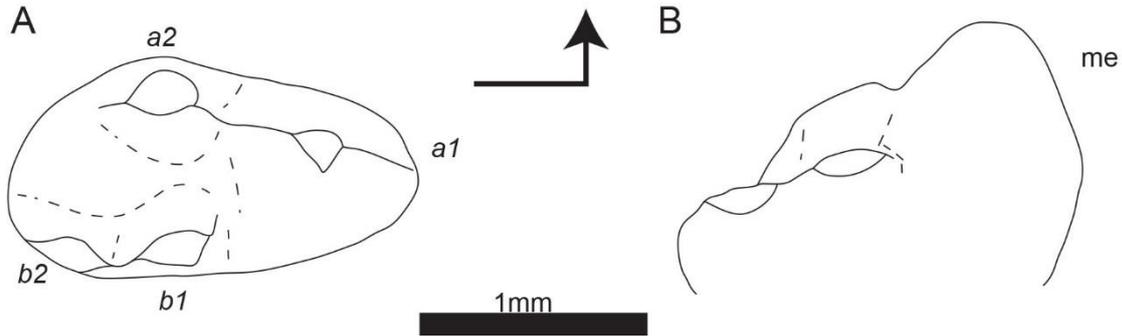


Figure 7. 23. Dessins schématiques de la prémolariforme MNHN.F.SNP 249 W ('*Thomasia l*', groupe 5) en vues occlusale (A) et labiale (B). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour la vue labiale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspidés.

rangées *a* et *b*, depuis la base distale de la cuspide *a1* jusqu'à l'extrémité distale de la couronne. L'extrémité mésiale du bassin est plus linguale que son extrémité distale.

La rangée *a* compte deux cuspidés. La cuspide *a1* domine largement la couronne en hauteur. Elle occupe la moitié mésiale de la dent et s'élève verticalement en vue latérale. En vue mésiale, le sommet de la cuspide *a1* est déplacé lingualement par rapport à sa base. Le flanc lingual de la cuspide est donc presque vertical. La cuspide *a1* ne porte pas de crête mésiale, mais son flanc mésial est caréné, séparant les faces linguale et labiale. Cette carène est légèrement labiale à l'axe mésiodistal de la dent. La cuspide *a1* porte deux crêtes distales. La plus importante part du sommet de la cuspide *a1* pour rejoindre la cuspide *a2*. En vue distale, la crête descend verticalement du sommet jusqu'au niveau du sommet de la cuspide *a2* puis se courbe lingualement. En vue latérale, cette crête descend selon la même pente que le flanc mésial de la cuspide *a1*, excepté un court segment distal qui est plus proche de la verticale. Des sillons verticaux faiblement marqués soulignent les flancs labial et lingual de cette crête. La deuxième crête distale est beaucoup plus courte. Elle part de la base distolabiale de la cuspide *a1* pour rejoindre la cuspide *b1*. La cuspide *a2* est près de deux fois moins haute, deux fois moins large labiolingualement et nettement moins longue mésiodistalement que la cuspide *a1*. La cuspide *a2* est déplacée lingualement par rapport à la cuspide *a1*, l'extrémité linguale de leurs bases s'alignant pour former le flanc lingual de la couronne. En vue occlusale, le contour de la cuspide *a2* correspond à un demi-cercle avec un flanc lingual convexe et un flanc labial presque plan. En vue distale, le flanc labial est plus proche de la verticale que le flanc lingual. En vue labiale, la cuspide *a2* s'élève verticalement mais sa base mésiale est plus haute que sa base distale. En vue linguale, les bases des cuspidés *a1* et *a2* sont au même niveau. La cuspide *a2* porte deux crêtes, respectivement mésiale et distale, toutes deux rectilignes en vue occlusale et à peu près alignées mésiodistalement. La

crête mésiale part mésio-mésiolabiale du sommet de la cuspide *a2* pour rejoindre la crête distolinguale de la cuspide *a1*. La deuxième crête part distalement du sommet jusqu'à l'extrémité de la rangée *a*. En vue latérale, la crête mésiale descend selon la même pente que la crête distolinguale de la cuspide *a1*, excepté un court segment vertical à l'extrémité mésiale de la crête. La crête distale est à peu près deux fois plus longue que la crête mésiale. La crête distale suit une pente légèrement plus forte que celle de la crête mésiale et présente une légère concavité. Les deux crêtes sont soulignées par de faibles sillons verticaux sous leur flanc labial.

La rangée *b* compte deux cuspides, moins bien séparées les unes des autres que les cuspides de la rangée *a*. La cuspide *b1* est plus basse que l'encoche *a1-a2*. L'extrémité mésiale de la base de la cuspide *b1* est légèrement plus mésiale que l'encoche *a1-a2* et son sommet est sensiblement plus mésial que le sommet de la cuspide *a2*. Le flanc labial de la cuspide *b1* est sensiblement plus labial que le flanc labial de la cuspide *a1*. En vue occlusale, le sommet de la cuspide *b1* est déplacé labialement et son flanc distal est plus long que son flanc mésial. La cuspide *b1* porte deux crêtes faiblement marquées, alignées selon un axe mésio-mésiolingual à disto-distolabial. La crête mésiale rejoint la crête distolabiale de la cuspide *a1*. La crête distale rejoint la base de la cuspide *b2*. En vue latérale, l'extrémité mésiale de la base de la cuspide *b1* est sensiblement plus haute que l'extrémité distale de sa base. La cuspide *b2* est positionnée sensiblement plus bas que la cuspide *b1*, est moins haute verticalement, moins large labiolingualemment et moins longue mésiodistalemment. La cuspide *b2* est déplacée légèrement labialement par rapport à la cuspide *b1*. Le flanc labial de la cuspide *b2* est plus vertical que son flanc lingual. Elle ne porte pas de crête.

Usure :

MNHN.F.SNP 249 W :

Le sommet de la cuspide *a1* est légèrement usé. La cuspide *a2* est légèrement tronquée par une facette d'usure distolinguale « penchée ». La cuspide *b1* porte une facette d'usure labiolinguale « très penchée » qui s'étale sur la crête distale de la cuspide. La cuspide *b2* porte une facette d'usure distolabiale « très penchée ».

Morphotype MNHN.F.SNP 47 W (Fig. 7.24)

Ce morphotype de prémolariforme inférieure se distingue par une rangée *a* à deux cuspides et une rangée *b* à trois cuspides.

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 47 W (Fig. 7.24) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un bassin. La rangée linguale *a* est décalée mésialement par rapport à la rangée labiale *b*. Toutes les cuspides de la rangée *a* sont plus hautes que les cuspides de la rangée *b*. Les deux rangées sont en contact mésialement, mais ne se rejoignent pas distalement ; le bassin est donc fermé mésialement et ouvert distalement. Le bassin est un sillon descendant, entre les rangées *a* et *b*, depuis la base distale de la cuspide *a1* jusqu'à l'extrémité distale de la couronne. L'extrémité mésiale du bassin est plus linguale que son extrémité distale.

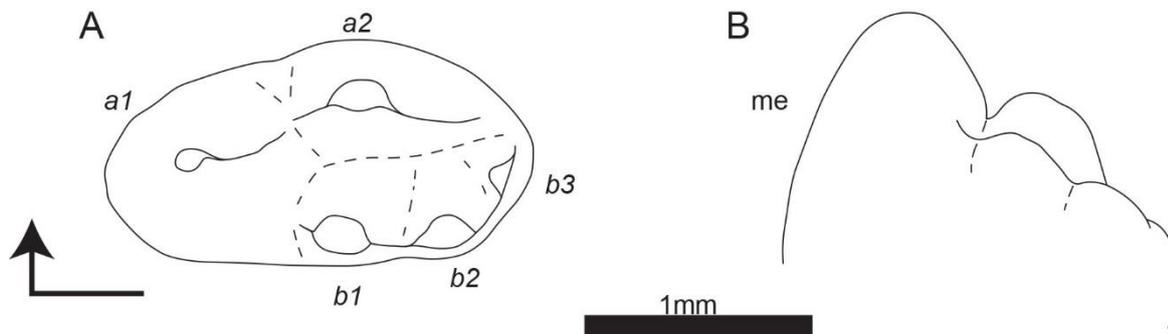


Figure 7. 24. Dessins schématiques de la prémolariforme inférieure MNHN.F.SNP 47 W ('*Thomasia* l', groupe 5) en vues occlusale (A) et labiale (B). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour la vue labiale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

La rangée *a* compte deux cuspides. La cuspide *a1* domine largement la couronne en hauteur. Elle occupe la moitié mésiale de la dent et s'élève verticalement en vue latérale. En vue mésiale, le sommet de la cuspide *a1* est déplacé lingualement par rapport à sa base. Le flanc lingual de la cuspide est donc presque vertical. La cuspide *a1* ne porte pas de crête mésiale, mais son flanc mésial est caréné, séparant les faces linguale et labiale. Cette carène est légèrement labiale à l'axe mésiodistal de la dent. La cuspide *a1* porte deux crêtes distales. La plus importante part du sommet de la cuspide *a1* pour rejoindre la cuspide *a2*. En vue distale, la crête descend verticalement du sommet jusqu'au niveau du sommet de la cuspide *a2* puis se courbe lingualement. En vue latérale, cette crête descend selon la même pente que le flanc mésial de la cuspide *a1*, excepté un court segment distal qui est plus proche de la verticale. Des sillons verticaux faiblement marqués soulignent les flancs labial et lingual de cette crête. La deuxième crête distale est beaucoup plus courte. Elle part de la base

distolabiale de la cuspide *a1* pour rejoindre la cuspide *b1*. La cuspide *a2* est près de deux fois moins haute, deux fois moins large labiolingualement et nettement moins longue mésiodistalement que la cuspide *a1*. La cuspide *a2* est déplacée lingualement par rapport à la cuspide *a1*, l'extrémité linguale de leurs bases s'alignant pour former le flanc lingual de la couronne. En vue occlusale, le contour de la cuspide *a2* correspond à un demi-cercle avec un flanc lingual convexe et un flanc labial presque plan. En vue distale, le flanc labial est plus proche de la verticale que le flanc lingual. En vue labiale, la cuspide *a2* s'élève verticalement mais sa base mésiale est plus haute que sa base distale. En vue linguale, les bases des cuspides *a1* et *a2* sont au même niveau. La cuspide *a2* porte deux crêtes, respectivement mésiale et distale, toutes deux rectilignes en vue occlusale et à peu près alignées mésiodistalement. La crête mésiale part mésio-mésiolabiale du sommet de la cuspide *a2* pour rejoindre la crête distolinguale de la cuspide *a1*. La deuxième crête part distalement du sommet jusqu'à l'extrémité de la rangée *a*. En vue latérale, la crête mésiale descend selon la même pente que la crête distolinguale de la cuspide *a1*, excepté un court segment vertical à l'extrémité mésiale de la crête. La crête distale est à peu près deux fois plus longue que la crête mésiale. La crête distale suit une pente légèrement plus forte que celle de la crête mésiale et présente une légère concavité. Les deux crêtes sont soulignées par de faibles sillons verticaux sous leur flanc labial.

La rangée *b* compte trois cuspides, moins bien séparées les unes des autres que les cuspides de la rangée *a*. La cuspide *b1* est plus basse que l'encoche *a1-a2*. L'extrémité mésiale de la base de la cuspide *b1* est légèrement plus mésiale que l'encoche *a1-a2* et son sommet est sensiblement plus mésial que le sommet de la cuspide *a2*. Le flanc labial de la cuspide *b1* est sensiblement plus labial que le flanc labial de la cuspide *a1*. En vue occlusale, le sommet de la cuspide *b1* est déplacé labialement et son flanc distal est plus long que son flanc mésial. La cuspide *b1* porte deux crêtes faiblement marquées, alignées selon un axe mésio-mésiolingual à disto-distolabial. La crête mésiale rejoint la crête distolabiale de la cuspide *a1*. La crête distale rejoint la base de la cuspide *b2*. En vue latérale, l'extrémité mésiale de la base de la cuspide *b1* est sensiblement plus haute que l'extrémité distale de sa base. La cuspide *b2* est positionnée sensiblement plus bas que la cuspide *b1*, est moins haute verticalement, moins large labiolingualement et moins longue mésiodistalement. La cuspide *b2* est déplacée légèrement labialement par rapport à la cuspide *b1*. Le flanc labial de la cuspide *b2* est plus vertical que son flanc lingual. Elle ne porte pas de crête. Une faible cuspide *b3* est esquissée. Elle est plus linguale que les cuspides *b1* et *b2* mais plus labiale que

le sommet de la cuspide *a1*. Le sommet de la cuspide *b3* est aligné avec l'extrémité distale de la cuspide *b2*.

Usure :

MNHN.F.SNP 47 W :

Le sommet de la cuspide *a1* est légèrement usé. Le sommet de la cuspide *a2* porte une légère facette d'usure distolinguale « peu penchée ». Le sommet de la cuspide *b1* porte une petite facette d'usure disto-distolabiale « peu penchée ». La cuspide *b2* porte une facette d'usure labio-distolabiale « penchée ».

Morphotype MNHN.F.SNP 66 W (Figs. 7.21.A-B, 7.25)

Ce morphotype de prémolariforme inférieure se distingue par une rangée *a* à deux cuspides et une rangée *b* à quatre cuspides.

Matériel rapporté à :

MNHN.F.SNP 23 L, MNHN.F.SNP 205 (Fig. 7.21.B), MNHN.F.SNP 432 W, MNHN.F.SNP 441 W, MNHN.F.SNP 703

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 66 W (Figs. 7.21.A, 7.25) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un bassin. La rangée linguale *a* est décalée mésialement par rapport à la rangée labiale *b*. Toutes les cuspides de la rangée *a* sont plus hautes que les cuspides de la rangée *b*. Les deux rangées sont en contact mésialement et sont liées par une faible crête distalement ; le bassin est donc fermé mésialement et ouvert distalement. Le bassin est un sillon descendant, entre les rangées *a* et *b*, depuis la base distale de la cuspide *a1* jusqu'à l'extrémité distale de la couronne. L'extrémité mésiale du bassin est plus linguale que son extrémité distale.

La rangée *a* compte deux cuspides. La cuspide *a1* domine largement la couronne en hauteur. Elle occupe un peu moins de la moitié mésiale de la dent et s'élève verticalement en vue latérale. En vue mésiale, le sommet de la cuspide *a1* est déplacé lingualement par rapport à sa base. Le flanc lingual de la cuspide est donc presque vertical. La cuspide *a1* porte une faible crête mésiale, légèrement labiale à l'axe mésiodistale de la dent. Elle porte deux crêtes

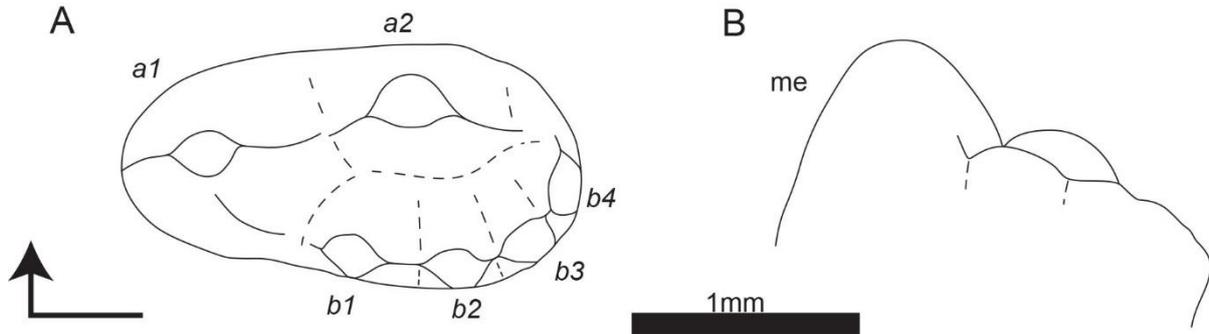


Figure 7. 25. Dessins schématiques de la prémolariforme MNHN.F.SNP 66 W ('*Thomasia l*', groupe 5) en vues occlusale (A) et labiale (B). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour la vue labiale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspidés.

distales. La plus importante part du sommet de la cuspide *a1* pour rejoindre la cuspide *a2*. En vue distale, la crête descend verticalement jusqu'au niveau du sommet de la cuspide *a2* puis se courbe lingualement. En vue latérale, cette crête descend selon une pente plus faible que la crête mésiale de la cuspide *a1*, excepté un court segment distal qui est plus proche de la verticale. Des sillons verticaux faiblement marqués soulignent les flancs labial et lingual de cette crête. Le sillon labial s'étend jusqu'à la deuxième crête. La deuxième crête distale est moins marquée. Elle apparaît dans le flanc distolabial de la cuspide *a1* pour rejoindre la cuspide *b1*. La cuspide *a2* est près de deux fois moins haute, deux fois moins large labiolingualement et nettement moins longue mésiodistalement que la cuspide *a1*. La cuspide *a2* est déplacée lingualement par rapport à la cuspide *a1*, l'extrémité linguale de leurs bases s'alignant pour former le flanc lingual de la couronne. En vue occlusale, le contour de la cuspide *a2* correspond à un demi-cercle avec un flanc lingual convexe et un flanc labial presque plan. En vue distale, les flancs labial et lingual sont de pentes subégales. En vue labiale, la cuspide *a2* s'élève verticalement mais sa base mésiale est plus haute que sa base distale. En vue linguale, les bases des cuspidés *a1* et *a2* sont au même niveau. La cuspide *a2* porte deux crêtes, respectivement mésiale et distale, toutes deux rectilignes en vue occlusale et à peu près alignées mésiodistalement. La crête mésiale part mésio-mésiolabialement du sommet de la cuspide *a2* pour rejoindre la crête distolinguale de la cuspide *a1*. La deuxième crête part distalement du sommet jusqu'à l'extrémité de la rangée *a*. En vue latérale, la crête mésiale descend selon une pente plus forte que la crête distolinguale de la cuspide *a1*, excepté un court segment vertical à l'extrémité mésiale de la crête. La crête distale est à peu près deux fois plus longue que la crête mésiale et suit une pente légèrement plus forte que celle de cette dernière. Les deux crêtes sont soulignées par de faibles sillons verticaux sous leur flanc labial et par des surfaces planes sous leur flanc lingual.

La rangée *b* compte quatre cuspides, moins bien séparées les unes des autres que les cuspides de la rangée *a*. La cuspide *b1* est plus basse que l'encoche *a1-a2*. L'extrémité mésiale de la base de la cuspide *b1* est plus mésiale que l'encoche *a1-a2* et son sommet est plus mésial que le sommet de la cuspide *a2*. Le flanc labial de la cuspide *b1* est plus labial que le flanc labial de la cuspide *a1*. En vue occlusale, le sommet de la cuspide *b1* est déplacé labialement, son flanc labial est proche de la verticale et son flanc distal est plus long que son flanc mésial. La cuspide *b1* porte deux crêtes faiblement marquées. La crête mésiale part mésiolingualement et rejoint la crête distolabiale de la cuspide *a1*. La deuxième crête part distalement et rejoint la base de la cuspide *b2*. En vue latéral, l'extrémité mésiale de la base de la cuspide *b1* est sensiblement plus haute que l'extrémité distale de sa base. La cuspide *b2* est positionnée sensiblement plus bas que la cuspide *b1*, est moins haute verticalement, moins large labiolingualement et moins longue mésiodistalement. La cuspide *b2* est déplacée légèrement labialement par rapport à la cuspide *b1*. Le flanc labial de la cuspide *b2* est plus vertical que son flanc lingual. Elle porte une courte crête mésiale rejoignant *b1*. La cuspide *b3* est positionnée au même niveau que la cuspide *b2*. La cuspide *b3* est sensiblement moins haute verticalement, moins large et de longueur subégale à la cuspide *b2*. L'axe long de la cuspide *b3* forme un angle d'environ 45° avec l'axe formé par les cuspides *b1* et *b2*. Une cuspide *b4* est faiblement dessinée. Elle est positionnée plus bas et est plus petite dans toutes ses dimensions que la cuspide *b3*. Prolongeant la courbe entamée par la cuspide *b3*, la cuspide *b4* est presque à la perpendiculaire de l'axe du bassin. Elle rejoint finalement la crête distale de la cuspide *a2*, définissant les limites distales du bassin.

Variations :

Sur MNHN.F.SNP 432 W, la cuspide *b3* est suivie par une cuspule qui peut être considérée comme la cuspide *b4*. Cette dernière est elle-même suivie par une cuspide, nommée *b5* si la cuspule est nommée *b4*, de taille équivalente à la cuspide *b3* et directement linguale à la cuspide *b4*. La cuspide *b5* se place presque dans l'alignement de la cuspide *a2*. Le bassin est mieux fermé que sur MNHN.F.SNP 66 W.

Sur MNHN.F.SNP 441 w, la cuspide *b4* est comparable à celle de MNHN.F.SNP 66 W mais elle est plus allongée que la cuspide *b3*. La cuspide *b5* est comparable à celle de MNHN.F.SNP 432 W mais elle s'étend jusqu'au bord lingual de la dent. La cuspide *b1* est directement labiale à l'encoche *a1-a2*.

7. *Thomasia*

Sur MNHN.F.SNP 703, la cuspide *b3* est sensiblement plus grande que sur MNHN.F.SNP 66 W. Au lieu d'une cuspide *b4*, il y a une crête distale qui rejoint l'extrémité distale de la cuspide *a2* en formant un arc de cercle.

MNHN.F.SNP 23 L est semblable à MNHN.F.SNP 703 mais la crête distale est moins marquée.

Sur MNHN.F.SNP 205 W (Fig. 7.21.B), la cuspide *b4* est remplacée par une crête prolongeant la rangée *b*.

Usure :

MNHN.F.SNP 66 W :

Le sommet de la cuspide *a1* porte une facette d'usure horizontale. Le sommet de la cuspide *a2* porte une facette d'usure linguo-distolinguale « peu penchée ». La cuspide *b1* porte une facette d'usure labiale « penchée ». La cuspide *b2* porte une facette d'usure labio-distolabiale « penchée ». La cuspide *b3* porte une facette d'usure distolabiale « peu penchée ». La cuspide *b4* porte une facette d'usure distale « penchée ».

MNHN.F.SNP 432 W :

Le sommet de la cuspide *a1* semble porter une facette d'usure distale « penchée » (cuspide partiellement cassée). La cuspide *a2* est cassée. Le sommet de la cuspide *b1* porte une facette d'usure labio-mésiolabiale « peu penchée ». Le sommet de la cuspide *b2* porte une facette d'usure labio-distolabiale « penchée ». Le flanc distolingual de la cuspide *b1* semble avoir été usé jusqu'à former un prolongement du bassin. Des stries d'usure sont visibles sur le flanc lingual de la rangée *b*.

MNHN.F.SNP 441 W :

Les sommets de la rangée *b* sont usés sans développement de facettes, excepté la cuspide *b2* qui porte une petite facette labiale « penchée ». Les sommets des cuspides *a1* et *a2* sont aussi usés sans développement de facettes mais le taux d'usure est nettement plus important. Le bassin ne porte pas de traces évidentes d'usure (possibles stries d'usure visible ?)

MNHN.F.SNP 703 :

Le sommet de la cuspide *a1* porte une facette d'usure distale « horizontale ». La cuspide *a2* porte une facette d'usure linguo-distolinguale « penchée » et une facette d'usure labiale « verticale » avec des stries d'usure. La cuspide *b1* porte une facette d'usure labio-mésiolabiale « penchée ». La cuspide *b2* porte une facette d'usure labio-distolabiale « peu penchée ». La cuspide *b3* porte une facette d'usure distolabiale « peu penchée ». La crête distale porte une facette d'usure disto-distolinguale « verticale », située peu avant la connexion avec la rangée *a*.

MNHN.F.SNP 23 L :

Le sommet de la cuspide *a1* porte une facette d'usure « horizontale ». Le sommet de la cuspide *a2* porte une facette d'usure distale « peu penchée ». Les sommets des cuspides de la rangée *b* sont usés mais ne portent pas de facettes.

MNHN.F.SNP 205 W :

Le sommet de la cuspide *a1* porte une facette d'usure distale « horizontale ». Le sommet de la cuspide *a2* porte une facette d'usure disto-distolinguale « peu penchée ». La cuspide *b1* porte une facette d'usure labiale « penchée ». La cuspide *b2* porte une facette d'usure labio-distolabiale « penchée ». La cuspide *b3* porte une facette d'usure disto-distolabiale « peu penchée ».

Morphotype MNHN.F.SNP 35 W (Figs. 7.21.C-D, 7.26)

Ce morphotype de prémolariforme inférieure se distingue par une rangée *a* à deux cuspides et une rangée *b* à cinq cuspides.

Matériel rapporté :

MNHN.F.SNP 2 Ph, MNHN.F.SNP 46, MNHN.F.SNP 269 W (Fig. 7.21.D)

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 35 W (Figs. 7.21.C, 7.26) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un bassin. La rangée linguale *a* est décalée mésialement par rapport à la rangée labiale *b*. Toutes les cuspides de la rangée *a* sont plus hautes que toutes les cuspides de la rangée *b*. Les deux

rangées sont en contact mésialement et distalement ; le bassin est donc complètement fermé
Le bassin est un sillon descendant, entre les rangées *a* et *b*, depuis la base distale de la cuspide *a1* jusqu'au mur formé par la partie distale de la rangée *b*. L'extrémité mésiale du bassin est plus labiale que son extrémité distale.

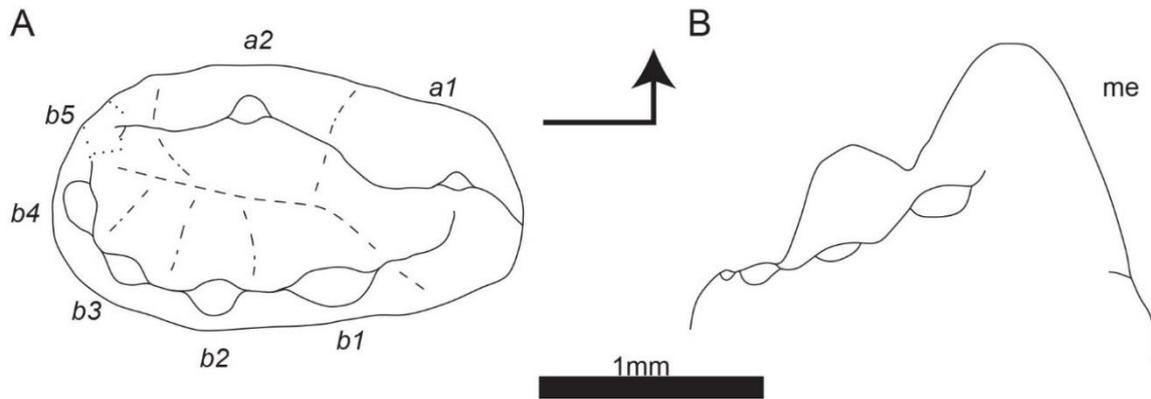


Figure 7. 26. Dessins schématiques de la prémolariforme inférieure MNHN.F.SNP 35 W ('*Thomasia* l', groupe 5) en vues occlusale (A) et labiale (B). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour la vue labiale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspidés.

La rangée *a* compte deux cuspidés. La cuspide *a1* domine largement la couronne en hauteur. Elle occupe un peu moins de la moitié mésiale de la dent et s'élève verticalement en vue latérale. En vue mésiale, le sommet de la cuspide *a1* est déplacé lingualement par rapport à sa base. Le flanc lingual de la cuspide est donc presque vertical. La cuspide *a1* ne porte pas de crête mésiale, mais son flanc mésiolabial est sensiblement caréné. Cette carène descend jusqu'à rejoindre un faible bulbe cingulaire au coin mésiolabial de la dent. Elle porte deux crêtes distales. La plus importante part du sommet de la cuspide *a1* pour rejoindre la cuspide *a2*. En vue distale, la crête descend verticalement du sommet jusqu'au niveau du sommet de la cuspide *a2* puis se courbe lingualement. En vue latérale, cette crête descend selon une pente plus forte que la crête mésiale de la cuspide *a1*, excepté un court segment distal qui est plus proche de la verticale. Des sillons verticaux faiblement marqués soulignent les flancs labial et lingual de cette crête. Le sillon labial s'étend jusqu'à la deuxième crête distale, qui est moins marquée. Elle apparaît dans le flanc labial de la cuspide *a1* et part distolabial pour rejoindre la cuspide *b1*. La cuspide *a2* est près de deux fois moins haute, deux fois moins large labiolinguale et nettement moins longue mésiodistalement que la cuspide *a1*. La cuspide *a2* est déplacée lingualement par rapport à la cuspide *a1*, l'extrémité linguale de leurs bases s'alignant pour former le flanc lingual de la couronne. En vue occlusale, le contour de la cuspide *a2* correspond à un demi-cercle avec un flanc lingual convexe et un flanc labial

presque plan. En vue distale, les flancs labial et lingual sont de pentes subégales, mais le flanc lingual est sensiblement convexe. En vue labiale, la cuspide *a2* s'élève en se projetant distalement (particularité de MNHN.F.SNP 35 W) et sa base mésiale est plus haute que sa base distale. En vue linguale, les bases des cuspides *a1* et *a2* sont au même niveau. La cuspide *a2* porte deux crêtes, respectivement mésiale et distale, toutes deux rectilignes en vue occlusale et à peu près alignées mésiodistalement. La crête mésiale part mésio-mésiolabialement du sommet de la cuspide *a2* pour rejoindre la crête distolinguale de la cuspide *a1*. La deuxième crête part distolabialement du sommet jusqu'à l'extrémité de la rangée *a*. En vue latérale, la crête mésiale descend selon une pente plus faible que la crête distolinguale de la cuspide *a1*, excepté un court segment vertical à l'extrémité mésiale de la crête. La crête distale est à peu près deux fois plus longue que la crête mésiale et suit une pente plus forte que celle de cette dernière (particularité de MNHN.F.SNP 35 W). Les deux crêtes sont soulignées par de faibles sillons verticaux sous leur flanc labial et par des surfaces planes sous leur flanc lingual.

La rangée *b* compte cinq cuspides, moins bien séparées les unes des autres que les cuspides de la rangée *a*. La cuspide *b1* est plus basse que l'encoche *a1-a2*. Le sommet de la cuspide *b1* est directement labial à l'encoche *a1-a2*. Le sommet de la cuspide *b1* est plus labial que le flanc labial de la cuspide *a1*. En vue occlusale, le sommet de la cuspide *b1* est déplacé labialement, son flanc labial est proche de la verticale et son flanc distal est plus long que son flanc mésial. La cuspide *b1* porte deux crêtes faiblement marquées. La crête mésiale part mésiolingualemment et rejoint la crête distolabial de la cuspide *a1*. La deuxième crête part distalement et rejoint la base de la cuspide *b2*. En vue latéral, l'extrémité mésiale de la base de la cuspide *b1* est sensiblement plus haute que l'extrémité distale de sa base. La cuspide *b2* est positionnée plus bas que la cuspide *b1*, est moins haute verticalement, moins large labiolingualemment et moins longue mésiodistalement. La cuspide *b2* est déplacée légèrement labialement par rapport à la cuspide *b1*. Le flanc labial de la cuspide *b2* est plus vertical que son flanc lingual. Elle porte une courte crête mésiale rejoignant *b1* et une courte crête distale rejoignant *b3*. La cuspide *b3* est positionnée sensiblement plus bas que la cuspide *b2*. La cuspide *b3* est sensiblement moins haute verticalement, de longueur et de largeur subégale à la cuspide *b2*. L'axe long de la cuspide *b3* forme un angle d'environ 45° avec l'axe formé par les cuspides *b1* et *b2*. La cuspide *b3* est positionnée directement distalement par rapport à la cuspide *b1*. La cuspide *b4* est positionnée sensiblement plus bas que la cuspide *b3* et est légèrement plus petite dans toutes ses dimensions. Prolongeant la courbe entamée par la cuspide *b3*, la cuspide *b4* est presque à la perpendiculaire de l'axe du bassin. Elle est plus

linguale que les cuspides *b1*, *b2* et *b3* mais est labiale par rapport à la cuspide *a1*. La cuspide *b5* est positionnée plus bas que la cuspide *b4* et est de taille similaire à la cuspide *b3*. La cuspide *b5* est légèrement labiale à la cuspide *a2* mais plus linguale que la cuspide *a1* et se place entre les cuspides *b3* et *b4* sur l'axe mésiodistal. Les cuspides *b3*, *b4* et *b5* forment donc le mur distal du bassin. Ce dernier conserve une ouverture entre les cuspides *a2* et *b5*.

Variations :

Sur MNHN.F.SNP 2 ph, MNHN.F.SNP 269 W (Fig. 7.21.D) et MNHN.F.SNP 46, la cuspide *b5* est alignée labiolinguale avec la cuspide *b3*. La cuspide *a2* s'élève verticalement. La cuspide *a1* est plus basse et la cuspide *b2* plus distale que sur MNHN.F.SNP 35 W.

Usure :

MNHN.F.SNP 35 W :

La cuspide *a1* ne porte pas de trace d'usure. La cuspide *a2* porte une facette distolinguale « peu penchée ». La cuspide *b1* porte une facette d'usure labio-distolabiale « penchée ». La cuspide *b2* porte une facette d'usure labio-distolabiale « penchée ». La cuspide *b3* porte une facette d'usure distolabiale « penchée ». La cuspide *b4* porte une facette d'usure distale « penchée ». La cuspide *b5* porte une facette d'usure disto-distolinguale « très penchée ». Les cuspides *a2*, *b1* et *b2* semblent porter des traces d'usure sur leurs flancs internes.

MNHN.F.SNP 2 Ph :

La cuspide *a1* ne porte pas de trace d'usure. La cuspide *a2* porte une facette distale « penchée » et une facette d'usure labiale « très penchée ». Les cuspides *b* sont systématiquement usées sur leur flanc externe. Les cuspides *b1* et *b2* portent chacune une facette d'usure linguale « penchée » avec des stries d'usure.

MNHN.F.SNP 269 W :

Le sommet de la cuspide *a1* est usé mais ne développe de facettes bien définies, cette usure est cependant plus importante sur la partie distolinguale du sommet. Le sommet de la cuspide *a2* porte une facette d'usure distale « penchée » et une facette d'usure linguale « penchée », moins marquée que la précédente. La cuspide *b1* porte une facette d'usure labio-mésiolabiale « penchée ». La cuspide *b2* porte une facette d'usure labiale « penchée ». La cuspide *b3* porte une facette d'usure distolabiale « penchée ». Les cuspides *b4* et *b5* ne portent pas de facette d'usure clairement définie mais sont usées sur leur flanc externe.

MNHN.F.SNP 46 :

Le sommet de la cuspide *a1* porte une facette d'usure distale « horizontale » ; La cuspide *a2* porte une facette d'usure distolinguale « penchée ». La cuspide *b1* porte une facette d'usure labio-mésiolabiale « penchée ». La cuspide *b2* porte une facette d'usure labiale « penchée ». Les cuspides *b3*, *b4* et *b5* ne portent pas de facette d'usure clairement définie mais sont usées sur leur flanc externe.

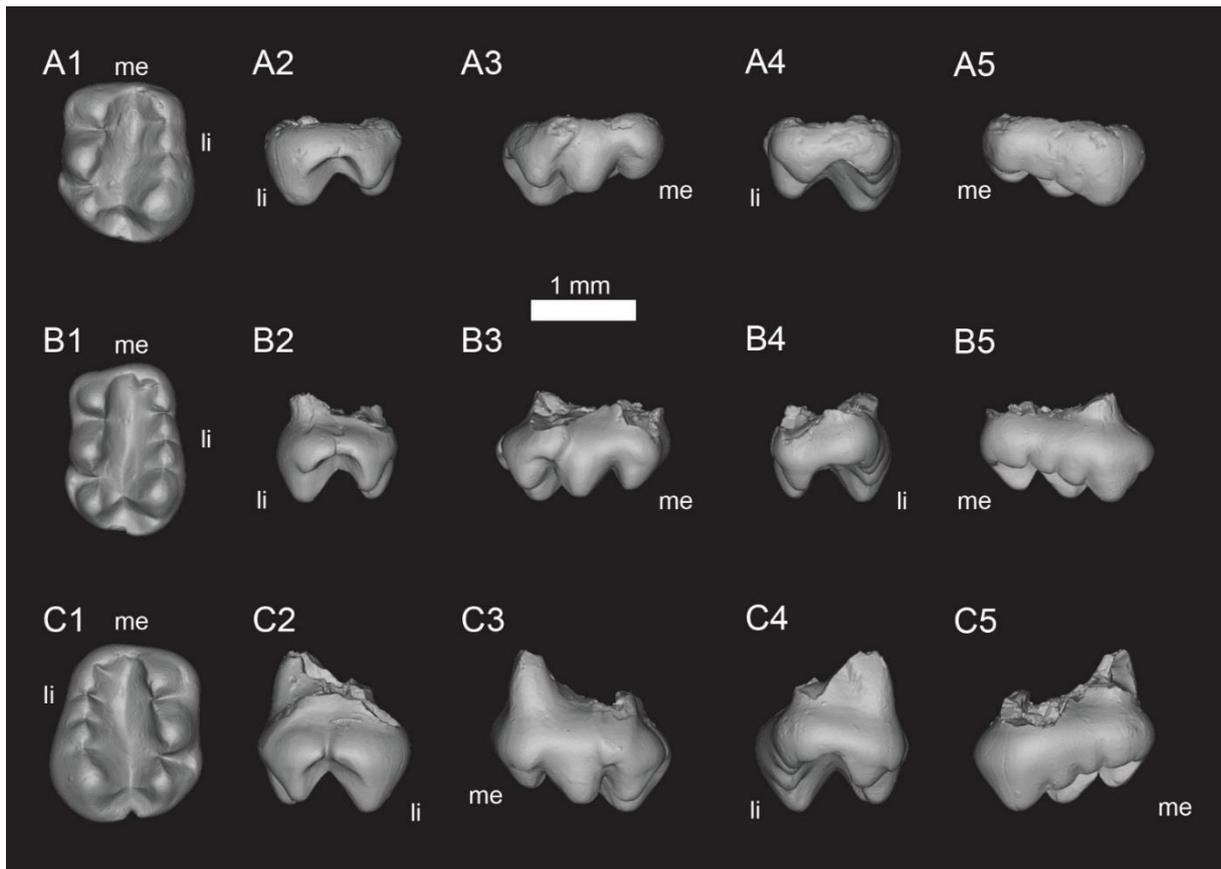


Figure 7. 27. Vues des modèles 3D des molariformes supérieures de l'ensemble 'Haramiya I'. **A-C**, groupe 6 (A, MNHN.F.SNP 46 W ; B, MNHN.F.SNP 121 W ; C, MNHN.F.SNP 641). 1, vue occlusale ; 2, vue distale ; 3, vue labiale ; 4, vue mésiale ; 5, vue linguale. « me » indique l'extrémité mésiale ; « li » indique la face linguale.

'Haramiya I' (Figs. 7.27-33)

Cet ensemble correspond au « *Haramiya*, groupe I » défini par Sigogneau-Russell (1989a) et regroupe une partie des molariformes supérieures rapportées à 'Thomasia'. Cet ensemble ne contient qu'un seul groupe morphologique, le groupe 6, qui se caractérise par la présence de la cuspide *B5* (Tableau 7.3) (*e.g.*, Fig. 7.28). Les morphotypes sont définis par le nombre de

cuspidé dans la rangée *B* (qui va de cinq à sept) et par la position relative des rangées *A* et *B* (position de l'encoche *A2-A3* par rapport à la cuspide *B4*).

Groupe 6 (Figs. 7.27-33)

Voir paragraphe précédent.

Morphotype MNHN.F.SNP 46 W (Figs. 7.27.A, 7.28)

Ce morphotype de molariforme supérieure se distingue par une rangée *B* se terminant par *B5* et l'encoche *A2-A3* face à l'encoche *B4-B5*.

Matériel rapporté :

MNHN.F.SNP 269, MNHN.F.SNP 602, MNHN.F.SNP 661

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 46 W (Figs. 7.27.A, 7.28) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un bassin principal. La rangée labiale *A* est plus courte et compte moins de cuspides que la rangée linguale *B*. Le bassin est délimité distalement par la selle reliant les cuspides *A1* et *B2* et mésialement par le mur formé par la rangée *B*. Le bassin s'approfondit et s'élargit de l'extrémité distale vers l'extrémité mésiale. Les cuspides *A1*, *B1* et *B2* délimitent un bassin secondaire.

La rangée *A* compte trois cuspides. Les trois cuspides sont de taille similaire bien que la cuspide *A2* soit sensiblement plus grande. Elles sont alignées mésiodistalement, bien que la cuspide *A3* soit sensiblement plus linguale. Toutes trois présentent en vue occlusale le même profil en demi-cercle avec un flan labial convexe et un flan lingual plan, sauf pour la cuspide *A1* dont le flanc lingual est caréné par une crête. En vue latérale, les trois cuspides s'élèvent verticalement mais la pente de leur flanc distal est plus forte que la pente de leur flanc mésial. Les cuspides *A2* et *A3* présentent le même ensemble de crêtes. Une première crête, rectiligne en vue occlusale et convexe en vue latérale, part distalement du sommet. Une deuxième crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, part mésiolingualement du sommet. La cuspide *A1* présente trois crêtes. La crête distale est rectiligne en vue latérale, mais en vues occlusale et mésiale elle descend verticalement du sommet puis se courbe lingualement et participe au mur

distal du bassin secondaire. La deuxième crête, rectiligne en vues occlusale et mésiale, descend mésiolingualement pour participer à la selle. La crête mésiale est rectiligne en vues occlusale et latérale.

Des éléments cingulaires se développent sous le flanc labial de la rangée A. Un court bourrelet cingulaire démarre sous la cuspide A1 et descend mésialement pour s'arrêter sous la cuspide A2. La cuspide AA2 est réduite un renflement du cingulum sous la cuspide A3.

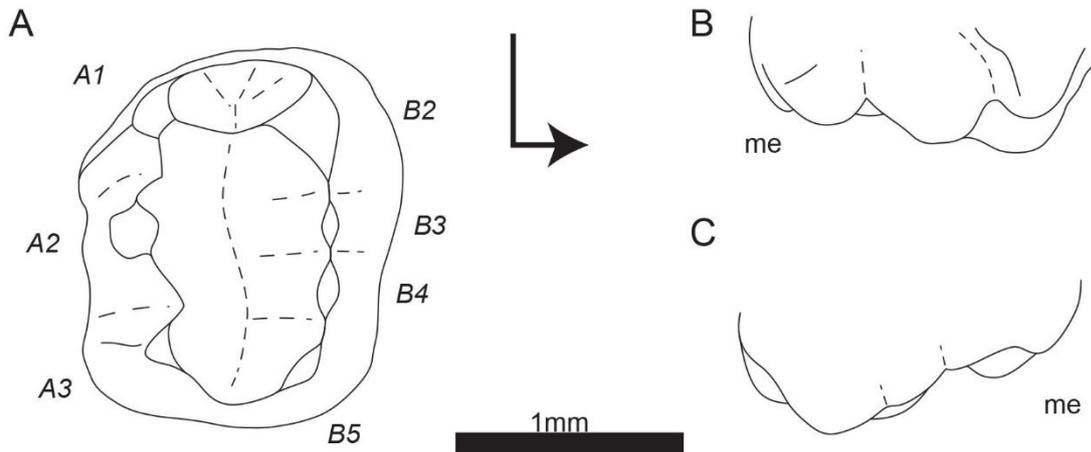


Figure 7. 28. Dessins schématiques de la molariforme supérieure MNHN.F.SNP 46 W ('Haramiya I', groupe 6) en vues occlusale (A), labiale (B) et linguale (C). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour les vues labiale et linguale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

La rangée B compte cinq cuspides, moins bien séparées les unes des autres que les cuspides de la rangée A. Toutes les cuspides de la rangée B sont plus petites que les cuspides de la rangée A, sauf la cuspide B2 de taille similaire à la cuspide A2. La cuspide B1 est réduite à un renflement sur le mur du bassin secondaire, à la base de la cuspide B2. Elle est la cuspide la plus distale de la dent. La cuspide B2 est plus linguale que la cuspide B1 et légèrement plus mésiale que la cuspide A1. La cuspide B2 présente trois crêtes. La première, rectiligne en vues occlusale et latérale, descend distalement jusqu'à la cuspide B1. La deuxième, rectiligne en vues occlusale et latérale, descend mésialement jusqu'à la cuspide B3. La troisième descend labialement pour participer à la selle. Elle est rectiligne en vue mésiale, mais en vues occlusale et latérale, elle décrit un arc de cercle projeté distalement. Les cuspides B3 à B5 forme une chaîne de cuspides où chacune est plus petite et positionnée plus bas que la précédente. La différence de taille entre les cuspides B2 et B3 est plus importante qu'entre les autres cuspides. La différence de hauteur entre les cuspides B4 et B5 est plus faible qu'entre les autres. La cuspide B3 est alignée mésiodistalement avec la cuspide B2 et alignée labiolingualement avec la cuspide A2. La cuspide B4 est plus labiale que la cuspide B3.

7. *Thomasia*

L'encoche *B4-B5* est sensiblement mésiale à l'encoche *A2-A3*. La cuspide *B5* est directement linguale au sommet de la cuspide *A3* et plus labiale que la cuspide *B4*. Elle commence le mur du bassin en déviant mésiolabiale de l'axe mésiodistal de la dent avec un angle d'environ 45°. Une crête labiale la relie à l'extrémité de la rangée *A*, complétant le mur du bassin.

Variations :

Sur MNHN.F.SNP 602, la dent est cassée au niveau de la cuspide *A3*. La cuspide **AA1** est une petite cuspide face à l'encoche *A1-A2*.

Sur MNHN.F.SNP 269, le cingulum à la place de la cuspide *AA1* est moins prononcé et la cuspide *AA2* est dessinée par un faible sillon.

Sur MNHN.F.SNP 661, la cuspide *AA1* est présente comme une cuspide allongée mésiodistalement face à l'encoche *A1-A2* et la cuspide *AA2* est petite mais reconnaissable.

Usure :

MNHN.F.SNP 46 W :

Les sommets des cuspides *A1*, *A2* et *A3* sont arrondis par l'usure, bien que celle-ci semble préférentiellement distolabiale sur la cuspide *A1* et mésiale sur la cuspide *A3*. Les flancs linguaux portent des traces d'usure avec de possibles stries d'usure sous la cuspide *A3*. Le sommet de la cuspide *B2* est arrondi par l'usure. Les sommets des cuspides *B3*, *B4* et *B5* ainsi que leurs flancs labiaux et linguaux semblent être uniformément marqués par l'usure.

MNHN.F.SNP 662 :

Le sommet de la cuspide *A2* porte une faible facette d'usure « horizontale ». Les flancs linguaux des cuspides *A1* et *A2* portent des traces d'usure. Le sommet de la cuspide *B2* est arrondi par l'usure. Le sommet de la cuspide *B3* porte une faible facette d'usure distale « penchée » associée à une possible facette d'usure linguale « penchée ». Le sommet de la cuspide *B4* porte une faible facette d'usure distale « peu penchée » associée à une possible facette d'usure linguale « penchée ». Le sommet de la cuspide *B5* porte une faible facette d'usure distale « horizontale ».

MNHN.F.SNP 269 :

Les sommets des cuspides sont arrondis par l'usure.

MNHN.F.SNP 661 :

Le sommet de la cuspide *A1* porte une petite facette d'usure distale « penchée ». Le sommet de la cuspide *A2* porte une facette d'usure distale « horizontale ». Le sommet de la cuspide *A3* est arrondi par l'usure. Sur leurs flancs linguaux, la cuspide *A1* porte une facette d'usure linguo-mésiolinguale et les cuspides *A2* et *A3* une facette d'usure linguale « penchées ». Ces trois facettes sont connectées les unes aux autres et présentent des stries d'usure. Le sommet de la cuspide *B2* porte une facette d'usure mésiale « peu penchée ». Le flanc labial de la cuspide *B2* porte une facette d'usure labiale « penchée » suivie mésialement par une facette d'usure mésiolinguale « penchée ». Les flancs labiaux des cuspides *B3* et *B4* portent une seule facette d'usure linguo-mésiolinguale « penchée ». Les facettes sur le flanc labial de la rangée *B* présentent des stries d'usure. Le flanc lingual de la rangée *B* porte aussi des traces d'usure mais il est trop abîmé pour une description détaillée.

Morphotype MNHN.F.SNP 62 W (Fig. 7.29)

Ce morphotype de molariforme supérieure se distingue par une rangée *B* se terminant par *B7* et l'encoche *A2-A3* face à l'encoche *B4-B5*.

Matériel rapporté :

MNHN.F.SNP 47 DD

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 62 W (Fig. 7.29) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un bassin principal. La rangée labiale *A* est plus courte et compte moins de cuspides que la rangée linguale *B*. Le bassin est délimité distalement par la selle reliant les cuspides *A1* et *B2* et mésialement par le mur formé par la rangée *B*. Le bassin s'approfondit et s'élargit de l'extrémité distale vers l'extrémité mésiale. Les cuspides *A1*, *B1* et *B2* délimitent un bassin secondaire.

La rangée *A* compte trois cuspides. Les trois cuspides sont de taille similaire bien que la cuspide *A2* soit sensiblement plus grande. Elles sont alignées mésiodistalement, bien que la cuspide *A3* soit sensiblement plus linguale. Toutes trois présentent en vue occlusale le même

profil en demi-cercle avec un flan labial convexe et un flan lingual plan, sauf pour la cuspide *A1* dont le flanc lingual est caréné par une crête. En vue latérale, les trois cuspides s'élèvent verticalement mais la pente de leur flanc distal est plus forte que la pente de leur flanc mésial. Les cuspides *A2* et *A3* présentent le même ensemble de crêtes. Une première crête, rectiligne en vue occlusale et convexe en vue latérale, part distalement de sommet. Une deuxième crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, part mésiolingualement du sommet. La cuspide *A1* présente trois crêtes. La crête distale est rectiligne en vue latérale, mais en vues occlusale et mésiale elle descend verticalement du sommet puis se courbe lingualement et participe au mur distal du bassin secondaire. La deuxième crête, rectiligne en vues occlusale et mésiale, descend lingualement pour participer à la selle. La crête mésiale est rectiligne en vues occlusale et latérale.

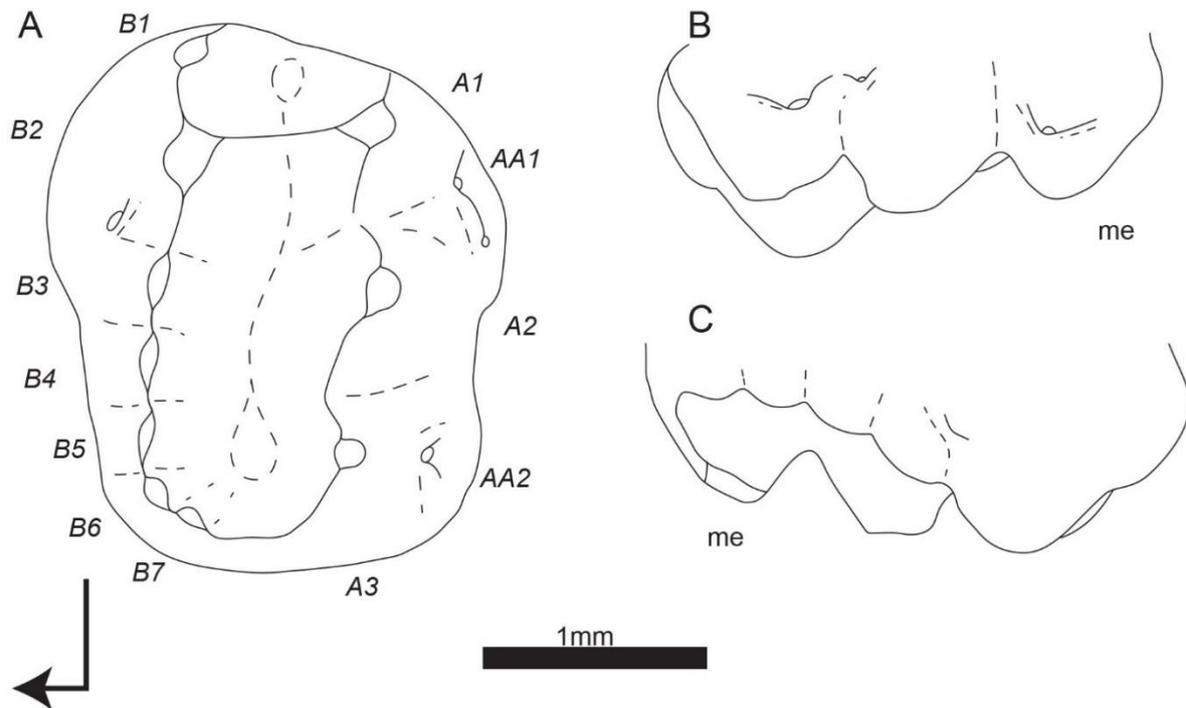


Figure 7. 29. Dessins schématiques de la molariforme supérieure MNHN.F.SNP 62 W ('Haramiya I', groupe 6) en vues occlusale (A), labiale (B) et linguale (C). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour les vues labiale et linguale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

Des éléments cingulaires se développent sous le flan labial de la rangée A. La cuspide AA1 est une petite cuspide sous l'extrémité distale de la cuspide *A1*, doublée d'une plus petite cuspide sous l'extrémité mésiale de la cuspide *A2*. La cuspide AA2 est positionnée sous la cuspide *A3*, subégale en taille à la cuspide *B1*.

La rangée *B* compte sept cuspides, moins bien séparées les unes des autres que les cuspides de la rangée *A*. Toutes les cuspides de la rangée *B* sont plus petites que les cuspides de la rangée *A*, sauf la cuspide *B2* de taille similaire à la cuspide *A2*. La cuspide *B1* est de taille similaire à la cuspide *B6*. Elle est la cuspide la plus distale de la dent. Elle est prolongée par une crête distolabiale en miroir de la crête mésiale de la cuspide *A1* qui complète le mur du bassin secondaire. La cuspide *B2* est directement mésiale à la cuspide *B1* et directement linguale à la cuspide *A1*, bien que son sommet soit légèrement plus mésial que le sommet de la cuspide *A1*. La cuspide *B2* présente trois crêtes. La première, rectiligne en vues occlusale et latérale, descend distalement jusqu'à la cuspide *B1*. La deuxième, rectiligne en vues occlusale et latérale, descend mésiolingualement jusqu'à la cuspide *B3*. La troisième descend labialement pour participer à la selle. Elle est rectiligne en vue mésiale, mais en vues occlusale et latérale, elle décrit un arc de cercle projeté distalement. Les cuspides *B3* à *B7* forme une chaîne de cuspides où chacune est plus petite et positionnée plus bas que la précédente. La différence de taille entre les cuspides *B2* et *B3* est plus importante qu'entre les autres cuspides. La cuspide *B3* est plus linguale que la cuspide *B2* et alignée labiolingualement avec la cuspide *A2*. Les cuspides *B3* à *B5* forment un alignement décalé mésiolingualement de l'alignement distal de la dent. L'encoche *B4-B5* est directement linguale à l'encoche *A2-A3*. La cuspide *B6* commence le mur en entamant la courbe de la rangée *B*. Elle est alignée mésiodistalement avec la cuspide *B4*. La cuspide *B7* poursuit la courbe en s'orientant presque à la perpendiculaire de l'axe mésiodistal de la dent. Elle est plus labiale que les autres cuspides de la rangée *B* mais est plus linguale que la selle. Une crête labiale la relie à l'extrémité de la rangée *A*, complétant le mur du bassin.

Variations :

Sur MNHN.F.SNP 47 DD, la comparaison est difficile car il manque la cuspide *A1* et l'essentiel de la cuspide *A2*. La cuspide *B1* est réduite et ne porte pas de crête pour fermer le bassin secondaire.

Usure :

MNHN.F.SNP 62 W :

Le sommet de la cuspide *A1* porte une petite facette d'usure mésiodistale « penchée ». Le sommet de la cuspide *A2* porte une facette d'usure « horizontale ». Le sommet de la cuspide *A3* porte une petite facette d'usure mésiale « peu penchée ». Le flanc mésiolingual de la cuspide *A1*, la partie mésiale du flanc lingual de la cuspide *A2* et le flanc lingual de la cuspide

A3 semblent porter des traces d'usure. Le flanc labial de la cuspide *B4* porte une possible facette d'usure labiale « penchée ». Le sommet de la cuspide *B2* est arrondi par l'usure.

MNHN.F.SNP 47 DD :

Le sommet de la cuspide *A2* semble avoir porté une facette d'usure « horizontale ». Le sommet de la cuspide *A3* porte une facette d'usure mésiale « peu penchée ». Le sommet de la cuspide *B2* est arrondi par l'usure. Les sommets des cuspides *B3* à *B6* portent des facettes d'usure dans un même plan mésial « penchée ». Sur les cuspides *B3* à *B5*, ces facettes sont associées à une usure privilégiée selon un plan lingual « penchée » qui ne développe pas de facette définie. Le flanc labial de la cuspide *B5* semble porter une facette d'usure labiale « penchée ».

Morphotype MNHN.F.SNP 121 W (Figs. 7.27.B-C, 7.30, 7.31.A-B)

Ce morphotype de molariforme supérieure se distingue par une rangée *B* se terminant par *B6* et l'encoche *A2-A3* face à l'encoche *B4-B5*.

Matériel rapporté :

MNHN.F.SNP 7 Ma, MNHN.F.SNP 44 W, MNHN.F.SNP 59 W, MNHN.F.SNP 105 W, MNHN.F.SNP 641 (Fig. 7. 27.C), MNHN.F.SNP 660, MNHN.F.SNP 662 (Fig. 7.31.A), MNHN.F.SNP 671, MNHN.F.SNP 706 (Fig. 7.31.B), MNHN.F.SNP 707

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 121 W (Figs. 7.27.B, 7.30) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un bassin principal. La rangée labiale *A* est plus courte et compte moins de cuspides que la rangée linguale *B*. Le bassin est délimité distalement par la selle reliant les cuspides *A1* et *B2* et mésialement par le mur formé par la rangée *B*. Le bassin s'approfondit et s'élargit de l'extrémité distale vers l'extrémité mésiale. Les cuspides *A1*, *B1* et *B2* délimitent un bassin secondaire.

La rangée *A* compte trois cuspides. Les trois cuspides sont de taille similaire bien que la cuspide *A2* soit sensiblement plus grande. Elles sont alignées mésiodistalement, bien que la cuspide *A3* soit sensiblement plus linguale. Toutes trois présentent en vue occlusale le même

profil en demi-cercle avec un flan labial convexe et un flan lingual plan, sauf pour la cuspide *A1* dont le flanc lingual est caréné par une crête. En vue latérale, les trois cuspides s'élèvent verticalement mais la pente de leur flanc distal est plus forte que la pente de leur flanc mésial. Les cuspides *A2* et *A3* présentent le même ensemble de crêtes. Une première crête, rectiligne en vue occlusale et convexe en vue latérale, part distalement de sommet. Une deuxième crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, part mésiolingualement du sommet. La cuspide *A1* présente trois crêtes. La crête distale est rectiligne en vue latérale, mais en vues occlusale et mésiale elle descend verticalement du sommet puis se courbe lingualemment et participe au mur distal du bassin secondaire. La deuxième crête, rectiligne en vues occlusale et mésiale, descend mésiolingualement pour participer à la selle. La crête mésiale est rectiligne en vues occlusale et latérale.

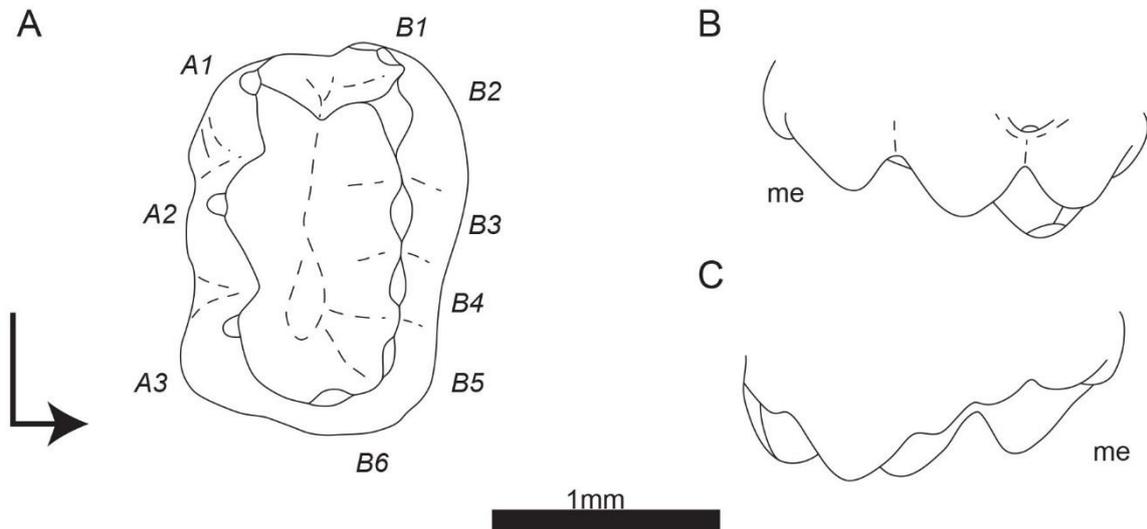


Figure 7. 30. Dessins schématiques de la molariforme supérieure MNHN.F.SNP 121 W ('Haramiya I', groupe 6) en vues occlusale (A), labiale (B) et linguale (C). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour les vues labiale et linguale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

Des éléments cingulaires se développent sous le flanc labial de la rangée *A*. La cuspide *AA1* est une petite cuspide face à l'encoche *A1-A2* avec un faible prolongement sous la cuspide *A1*. La cuspide *AA2* est réduite un renflement du cingulum sous la cuspide *A3*.

La rangée *B* compte six cuspides, moins bien séparées les unes des autres que les cuspides de la rangée *A*. Toutes les cuspides de la rangée *B* sont plus petites que les cuspides de la rangée *A*, sauf la cuspide *B2* de hauteur similaire à la cuspide *A2* et de longueur mésiodistale et de largeur labiolinguale similaires aux cuspides *A1* et *A3*. La cuspide *B1* est de taille similaire aux cuspides *B5* et *B6*. Elle est la cuspide la plus distale de la dent. Elle est

prolongée par une crête distolabiale en miroir de la crête mésiale de la cuspide *A1* qui complète le mur du bassin secondaire. La cuspide *B2* est directement mésiale à la cuspide *B1* et directement linguale à la cuspide *A1*, bien que son sommet soit légèrement plus mésial que le sommet de la cuspide *A1*. La cuspide *B2* présente trois crêtes. La première, rectiligne en vues occlusale et latérale, descend distalement jusqu'à la cuspide *B1*. La deuxième, rectiligne en vues occlusale et latérale, descend mésialement jusqu'à la cuspide *B3*. La troisième descend labialement pour participer à la selle. Elle est rectiligne en vue mésiale, mais en vues occlusale et latérale, elle décrit un arc de cercle projeté distalement. Les cuspides *B3* à *B6* forme une chaîne de cuspides où chacune est plus petite et positionnée plus bas que la précédente. La différence de taille entre les cuspides *B2* et *B3* est plus importante qu'entre les autres cuspides. La cuspide *B3* est plus linguale que la cuspide *B2* et alignée labiolingualemment avec la cuspide *A2*. La cuspide *B4* est alignée mésiodistalement avec les cuspides *B1* et *B2*. L'encoche *B4-B5* est sensiblement mésiale à l'encoche *A2-A3*. La cuspide *B5* est directement linguale au sommet de la cuspide *A3*. Elle commence le mur du bassin en déviant mésiolabialement de l'axe mésiodistal de la dent. La cuspide *B6* est tournée à 90° de l'axe mésiodistal de la dent. Elle est plus labiale que les autres cuspides de la rangée *B* mais est plus linguale que la selle. Une crête labiale la relie à l'extrémité de la rangée *A*, complétant le mur du bassin.

Variations :

Sur MNHN.F.SNP 641 (Fig. 7.27C), la cuspide *B1* est très réduite. La cuspide *AA2* est mieux développée, tandis que la cuspide *AA1* est remplacée par un court cingulum.

Sur MNHN.F.SNP 44 W, la couronne est cassée au coin distolingual emportant les cuspides *B1* et *B2* et aussi au niveau de la cuspide *B5*. Les cuspides *AA1* et *AA2* sont bien développées, approchant la taille de la cuspide *B6* sur les autres dents. La cuspide *AA2* se prolonge devant l'encoche *A2-A3*.

Sur MNHN.F.SNP 105 W, les cuspides *B1*, *AA1* et *AA2* sont réduits à des renflements. La cuspide *A3* est plus décalée mésiolingualemment.

Sur MNHN.F.SNP 707, la cuspide *B1* est réduite et partiellement cassée. La cuspide *AA1* est cassée.

7. *Thomasia*

Sur MNHN.F.SNP 671, la cuspide *B1* est moins développée. La rotation de la cuspide *B6* est moins importante. La cuspide *AA1* est absente. La cuspide *AA2* est sensiblement plus développée. La cuspide *B2* est plus haute que la cuspide *A2*.

Sur MNHN.F.SNP 706, la cuspide *AA2* est nettement plus développée et même doublée d'une petite cuspide distale. Si la cuspide *B1* est équivalente, le bassin secondaire est plus restreint. La cuspide *B2* est plus haute que la cuspide *A2*.

Sur MNHN.F.SNP 7 Ma, les cuspides *AA1* et *AA2* ne sont pas visibles.

Sur MNHN.F.SNP 660, la cuspide *B6* est cassée ainsi que le mur et une partie de la cuspide *A3*. Les éléments labiaux à la rangée *A* ont été détruits par la fracturation. La cuspide *B1* et le bassin secondaire sont réduits.

Sur MNHN.F.SNP 59 W, les cuspides *B1* à *B5* forment un arc de cercle. Le mur est bas. Le décalage entre l'encoche *B4-B5* et *A2-A3* est plus grand. La cuspide *A3* est plus proche de la cuspide *A2*.

Sur MNHN.F.SNP 662 (Fig. 7.31.A), les cuspides *B2* à *B5* forment un arc de cercle. Le mur est bas. Le décalage entre l'encoche *B4-B5* et *A2-A3* est plus grand, la cuspide *B4* fait face à l'encoche *A2-A3*. La cuspide *B1* est réduite. Les cuspides *AA1* et *AA2* sont absentes.

Usure :

De manière générale, sur les spécimens décrits ci-dessous, il semble que l'abrasion par les aliments ait occulté en partie l'attrition par le contact entre les dents. Les facettes sont présentes mais leur étendue et leurs limites sont difficiles à définir avec précision.

MNHN.F.SNP 121 W :

La crête linguale de la cuspide *A1* semble être aplatie par une facette d'usure.

MNHN.F.SNP 641 :

Le flanc lingual de la cuspide *A1* porte une facette d'usure linguo-mésiolinguale « penchée ». Le flanc labial de la cuspide *B2* semble porter à sa base une petite facette d'usure labiale « penchée ». Le flanc labial de la cuspide *B4* porte une facette d'usure labiale « très penchée ».

avec des stries d'usure. Le flanc labial de la cuspide *B5* porte une facette d'usure labio-distolabiale « très penchée » avec de possibles stries d'usure. Le flanc labial de la cuspide *B6* présente de possibles traces d'usure.

MNHN.F.SNP 44 W :

Les sommets des cuspides *A2* et *A3* présentent des facettes d'usure mésiale « horizontales ». Bien que le reste de la dent semble usé, la surface est trop abîmée pour permettre une description précise.

MNHN.F.SNP 105 W :

Le sommet de la cuspide *A1* présente une facette d'usure distolabiale « penchée ». Le flanc lingual de la cuspide *A1* présente une étroite facette d'usure linguo-mésiologique « penchée ». Le sommet de la cuspide *A2* présente une facette d'usure mésiale « peu penchée » associée à une facette d'usure labiale « peu penchée ». Le sommet de la cuspide *A3* présente une facette d'usure « horizontale ». Les flancs labiaux des cuspides de la rangée *B* présentent des traces d'usure mais pas de facette définie. Les sommets et les flancs linguaux des cuspides de la rangée *B* semblent avoir été l'objet d'une usure privilégiée mais ne portent pas de facettes définies.

MNHN.F.SNP 707 :

Le sommet de la cuspide *A1* présente une facette d'usure disto-distolabiale « peu penchée ». Le sommet de la cuspide *A2* présente une facette d'usure labiale « peu penchée ». Le sommet de la cuspide *A3* présente une facette d'usure mésiale « peu penchée » qui se prolonge sur la crête mésiale de la cuspide. Le sommet de la cuspide *B2* porte une facette d'usure labiale « horizontale ». Les cuspides *B3* et *B4* portent des facettes d'usure mésio-mésiologique « penchée ». Les cuspides *B5* et *B6* ont été effacées par une large zone d'usure qui s'étale sur l'ensemble du mur du bassin.

MNHN.F.SNP 671 :

Le sommet de la cuspide *A1* présente une facette d'usure distolabiale « peu penchée ». Le sommet de la cuspide *A2* présente une facette d'usure « horizontale ». Le sommet de la cuspide *A3* présente une facette d'usure mésiale « peu penchée ». Le sommet de la cuspide *B2* est arrondi par l'usure. L'extrémité mésiale du sommet de la cuspide *B2* et les moitiés labiales des sommets des cuspides *B3*, *B4* et *B5* présentent des facettes d'usure dans un même plan

mésial « penché ». Les sommets des cuspides *B3*, *B4* et *B5* présentent aussi des facettes d'usure mésiolinguales « penchées ». La cuspide *B6* porte une facette d'usure mésiolinguale « penchée ». Les flancs labiaux des cuspides de la rangée *B* présentent des traces d'usure mais pas de facette définie.

MNHN.F.SNP 706 :

Les sommets des cuspides de la rangée *A* sont arrondis par l'usure. Le flanc du bassin sous la rangée *A* porte des stries d'usure. Ces marques d'usure semblent reliées à des parties des flancs des cuspides sans que ceux-ci ne portent de facettes définies. Les flancs labiaux des cuspides *B3* et *B4* portent de faibles facettes d'usure labiales « penchées » associées à des stries d'usure sur le flanc du bassin. Les sommets des cuspides *B3* à *B6* sont usés, selon un plan descendant distalement, mais ne portent pas de véritables facettes. Leurs flancs linguaux semblent aussi usés selon un plan mais il n'y a pas de traces d'usure claires.

MNHN.F.SNP 7 Ma :

Le sommet de la cuspide *A1* est arrondi par l'usure, avec une usure préférentielle de la partie distale. Le flanc lingual de la cuspide *A1* porte une facette d'usure linguo-distolinguale « penchée ». Le sommet de la cuspide *A2* porte une facette d'usure « horizontale ». Le flanc lingual de la cuspide *A2* semble porter une facette d'usure linguale « penchée ». Le sommet de la cuspide *A3* porte une facette d'usure mésiale « peu penchée ». Les cuspides *B2* à *B6* sont usées sur leurs sommets et leurs flancs labiaux et linguaux sans portées de facette définie.

MNHN.F.SNP 660 :

Le spécimen porte quelques traces d'usure mais pas de facette définie.

MNHN.F.SNP 59 W :

Le flanc lingual de la cuspide *A2* semble porter une facette d'usure linguale « penchée ». La moitié distale du flanc lingual de la cuspide *A3* semble porter une facette d'usure linguale « penchée ». Le flanc labial de la cuspide *B2* semble porter une facette d'usure mésiolabiale « penchée ». Le flanc labial de la cuspide *B3* semble porter une facette d'usure labiale « penchée » avec de possibles stries d'usure. Les sommets et les flancs linguaux des cuspides *B2* à *B6* semblent usés.

MNHN.F.SNP 662 :

Les flancs linguaux des cuspides de la rangée *A* sont marqués par l'usure. Le sommet de la cuspide *A2* porte une facette d'usure « horizontale », celle-ci apparaît légèrement courbée en vue mésiale. Le sommet de la cuspide *A3* porte une facette d'usure mésiale « peu penchée ». Les flancs labiaux des cuspides de la rangée *B* portent des traces d'usure. Le sommet de la cuspide *B2* est arrondi par l'usure. Les sommets des cuspides *B3* à *B6* portent des facettes d'usure dans un même plan mésial « peu penchée », proche de celui affectant le sommet de la cuspide *A3*. Le flanc lingual de la cuspide *B3* porte une facette d'usure linguale « penchée », la cuspide *B4* semble être affectée par le même plan d'usure mais ne développe pas de facette.

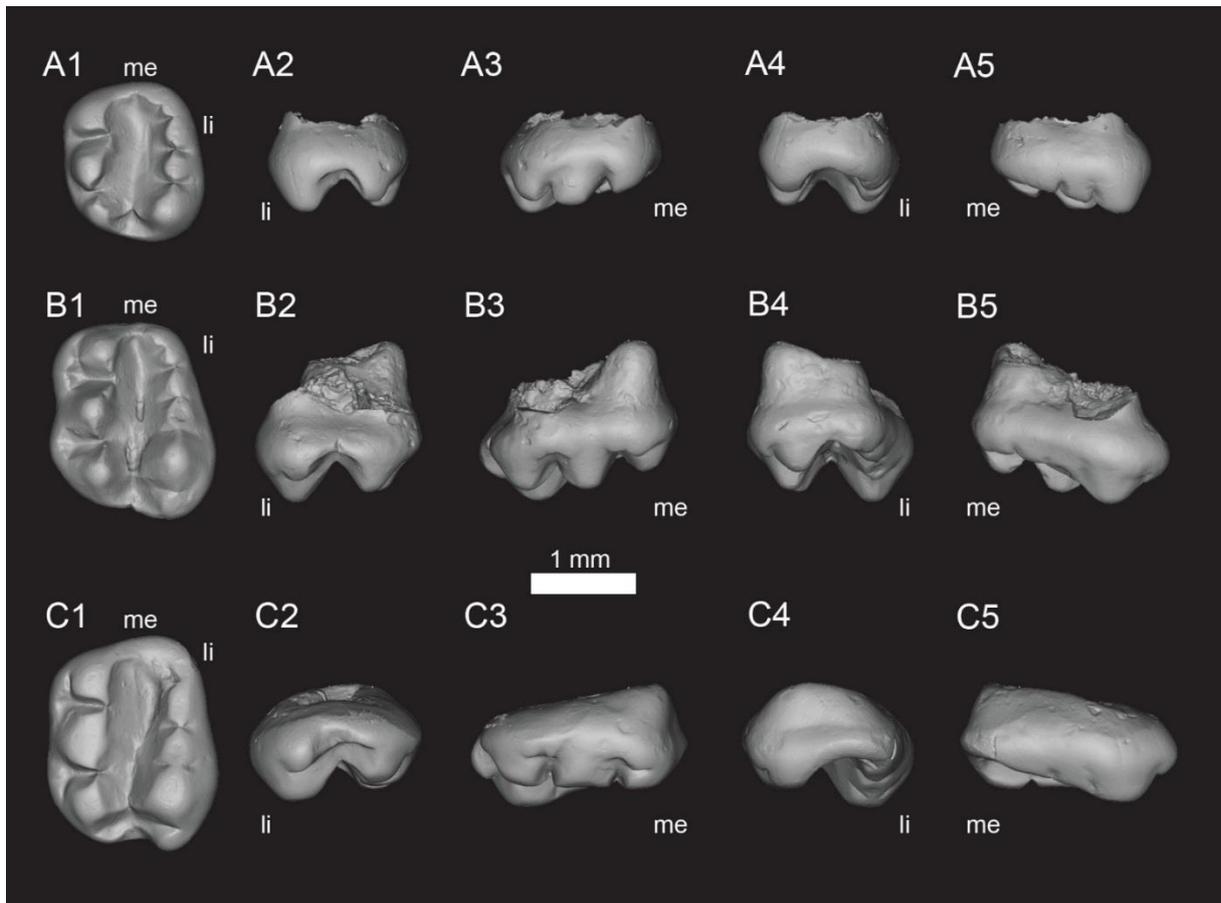


Figure 7. 31. Vues des modèles 3D des molariformes supérieures de l'ensemble 'Haramiya I'. **A-C**, groupe 6 (A, MNHN.F.SNP 662 ; B, MNHN.F.SNP 706 ; C, MNHN.F.SNP 209 W). 1, vue occlusale ; 2, vue distale ; 3, vue labiale ; 4, vue mésiale ; 5, vue linguale. « me » indique l'extrémité mésiale ; « li » indique la face linguale.

Morphotype MNHN.F.SNP 209 W (Figs. 7.31.C, 7.32)

Ce morphotype de molariforme supérieure se distingue par une rangée *B* se terminant par *B5* et l'encoche *A2-A3* face à la cuspide *B4*.

Matériel rapporté :

MNHN.F.SNP 14 DD

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 209 W (Figs. 7.31.C, 7.32) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un bassin principal. La rangée labiale *A* est plus courte et compte moins de cuspides que la rangée linguale *B*. Le bassin est délimité distalement par la selle reliant les cuspides *A1* et *B2* et mésialement par le mur formé par la rangée *B*. Le bassin s'approfondit et s'élargit de l'extrémité distale vers l'extrémité mésiale. Les cuspides *A1*, *B1* et *B2* délimitent un bassin secondaire.

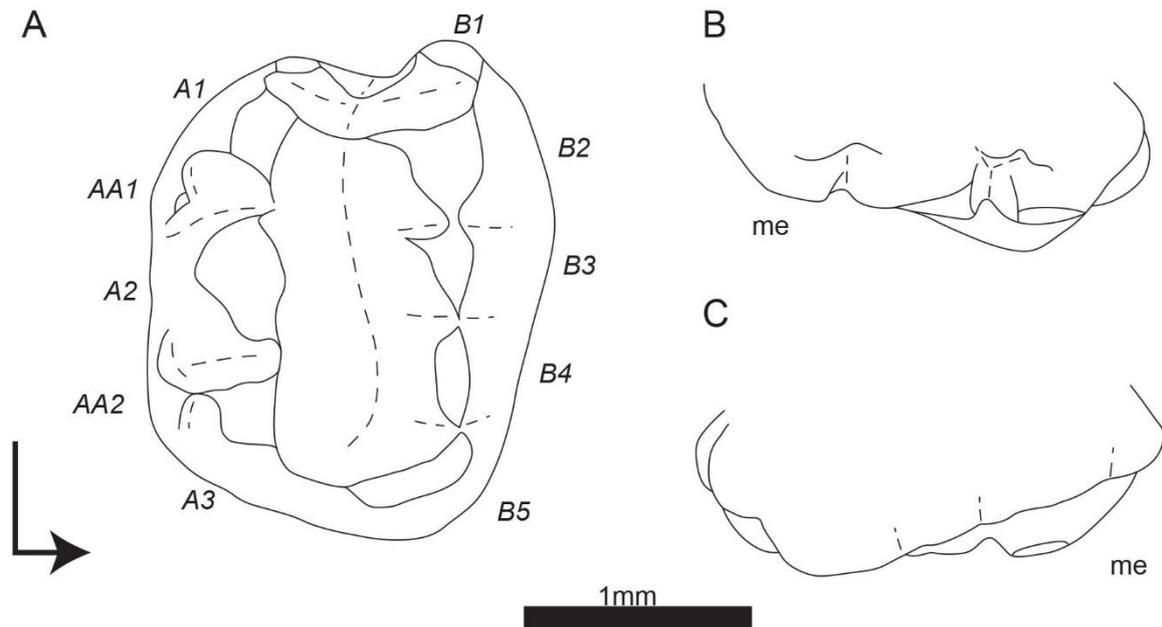


Figure 7. 32. Dessins schématiques de la molariforme supérieure MNHN.F.SNP 209 W ('Haramiya I', groupe 6) en vues occlusale (A), labiale (B) et linguale (C). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour les vues labiale et linguale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

La rangée *A* compte trois cuspides. Les trois cuspides sont de taille similaire bien que la cuspide *A2* soit sensiblement plus grande. Elles sont alignées mésiodistalement, bien que la cuspide *A3* soit sensiblement plus linguale. Toutes trois présentent en vue occlusale le même profil en demi-cercle avec un flan labial convexe et un flan lingual plan, sauf pour la cuspide *A1* dont le flan lingual est caréné par une crête. En vue latérale, les trois cuspides s'élèvent verticalement mais la pente de leur flan distal est plus forte que la pente de leur flan mésial.

Les cuspides *A2* et *A3* présentent le même ensemble de crêtes. Une première crête, rectiligne en vue occlusale et convexe en vue latérale, part distalement de sommet. Une deuxième crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, part mésiolingualement du sommet. La cuspide *A1* présente trois crêtes. La crête distale est rectiligne en vue latérale, mais en vues occlusale et mésiale elle descend verticalement du sommet puis se courbe lingualemment et participe au mur distal du bassin secondaire. La deuxième crête, rectiligne en vues occlusale et mésiale, descend mésiolingualement pour participer à la selle. La crête mésiale est rectiligne en vues occlusale et latérale.

Des éléments cingulaires se développent sous le flanc labial de la rangée *A*. La cuspide *AA1* est une petite cuspide sous l'extrémité mésiale de la cuspide *A1*, jumelée à une cuspide de même taille face à l'encoche *A1-A2*. La cuspide *AA2* est une petite cuspide à la base de la cuspide *A3*, prolongée distalement par un court cingulum.

La rangée *B* compte cinq cuspides, moins bien séparées les unes des autres que les cuspides de la rangée *A*. Toutes les cuspides de la rangée *B* sont plus petites que les cuspides de la rangée *A*, sauf la cuspide *B2* de taille similaire à la cuspide *A2*. La cuspide *B1* est d'une taille similaire à la cuspide *B5*, à la base de la cuspide *B2*, mais elle ne développe pas une crête labiale pour fermer le bassin secondaire. Elle est la cuspide la plus distale de la dent. La cuspide *B2* est plus linguale que la cuspide *B1* et légèrement plus mésiale que la cuspide *A1*. La cuspide *B2* présente trois crêtes. La première, rectiligne en vues occlusale et latérale, descend distalement jusqu'à la cuspide *B1*. La deuxième, rectiligne en vues occlusale et latérale, descend mésialement jusqu'à la cuspide *B3*. La troisième descend labialement pour participer à la selle. Elle est rectiligne en vue mésiale, mais en vues occlusale et latérale, elle décrit un arc de cercle projeté distalement. Les cuspides *B3* à *B5* forme une chaîne de cuspides où chacune est plus petite et positionnée plus bas que la précédente. La différence de taille entre les cuspides *B2* et *B3* est plus importante qu'entre les autres cuspides. Les cuspides *B3*, *B4* et *B5* forment un alignement déviant mésiolingualement de l'axe mésiodistal de la dent. La cuspide *B4* est alignée labiolingualement avec l'encoche *A2-A3*. Tout en étant dans l'alignement, la cuspide *B5* est tournée à 45° mésiolingualement par rapport aux autres cuspides. Le mur du bassin est formé par une crête labiolinguale reliant les cuspides *A3* et *B5*.

Variations :

MNHN.F.SNP 14 DD :

Cette dent est particulière car l'usure a effacé la quasi-totalité de la rangée *A*. Nombre de caractères ne pouvant être observés, cette dent peut aussi être associée avec le groupe 46W et

350W. Elle se caractérise aussi par l'absence de cuspide *B1*, un bassin secondaire ouvert et un mur bas.

Usure :

MNHN.F.SNP 209 W :

Le sommet de la cuspide *A1* porte une facette d'usure distale « peu penchée ». Le flanc lingual de la cuspide *A1* porte une facette d'usure linguo-mésiolinguale « penchée ». Le sommet de la cuspide *A2* porte une facette d'usure « horizontale ». Le sommet de la cuspide *A3* porte une facette d'usure mésiale « horizontale ». Les flancs linguaux des cuspides *A2* et *A3* portent une seule facette d'usure linguale « penchée ». Le sommet de la cuspide *B2* est arrondi par l'usure. Les sommets des cuspides *B3* et *B4* portent chacun une facette d'usure mésiale « penchée ». Les flancs labiaux des cuspides *B2* et *B3* portent chacun une facette d'usure labio-mésiolabiale « penchée ». Le flanc labial de la cuspide *B4* porte une facette d'usure labiale « penchée ». La cuspide *B5* semble avoir été en partie effacée par l'usure.

MNHN.F.SNP 14 DD :

La cuspide *A1* est usée par une facette d'usure distolabiale « peu penchée ». La cuspide *A2* est usée par une facette d'usure mésiale « peu penchée » connectée à une facette d'usure mésiolinguale « peu penchée » sur la cuspide *A3*. Le sommet de la cuspide *B2* porte une facette d'usure distolinguale « peu penchée ». Le flanc labial et lingual de la rangée *B* et ce qu'il reste des flancs linguaux des cuspides *A2* et *A3* portent des traces d'usure.

Morphotype MNHN.F.SNP 350 W (Fig. 7.33)

Ce morphotype de molariforme supérieure se distingue par une rangée *B* se terminant par *B5* et l'encoche *A2-A3* face à l'encoche *B3-B4*.

Matériel rapporté :

MNHN.F.SNP 65 W, MNHN.F.SNP 550

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 350 W (Fig. 7.33) :

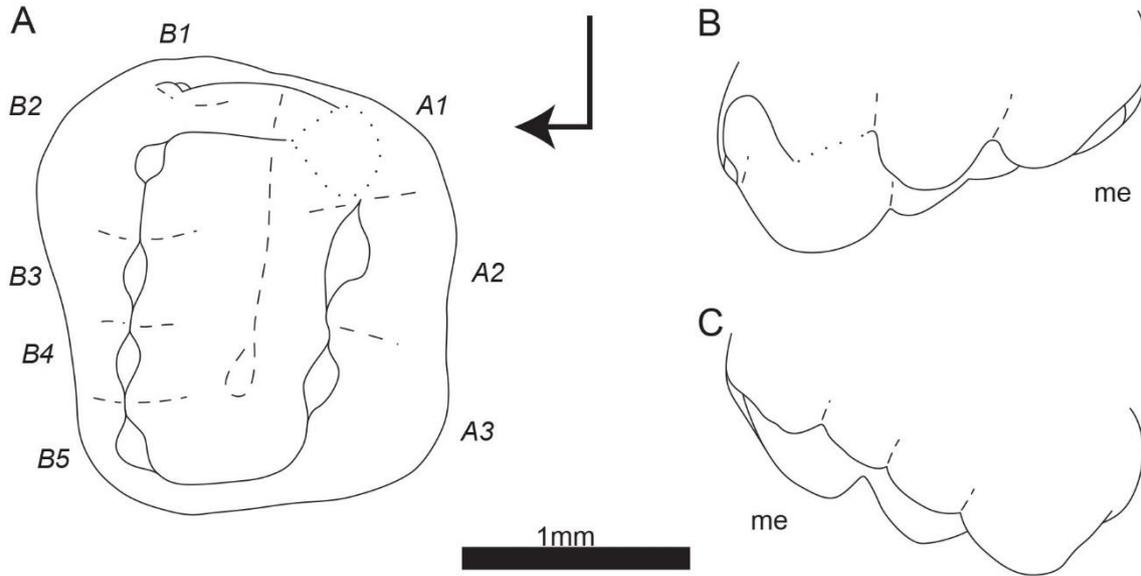


Figure 7. 33. Dessins schématiques de la molariforme supérieure MNHN.F.SNP 350 W ('Haramiya I', groupe 6) en vues occlusale (A), labiale (B) et linguale (C). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour les vues labiale et linguale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un bassin principal. La rangée labiale *A* est plus courte et compte moins de cuspides que la rangée linguale *B*. Le bassin est délimité distalement par la selle reliant les cuspides *A1* et *B2* et mésialement par le mur formé par la rangée *B*. Le bassin s'approfondit et s'élargit de l'extrémité distale vers l'extrémité mésiale. Les cuspides *A1*, *B1* et *B2* délimitent un bassin secondaire.

La rangée *A* compte trois cuspides. Les trois cuspides sont de taille similaire bien que la cuspide *A2* soit sensiblement plus grande. Elles sont alignées mésiodistalement, bien que la cuspide *A3* soit sensiblement plus linguale. Toutes trois présentent en vue occlusale le même profil en demi-cercle avec un flan labial convexe et un flan lingual plan, sauf pour la cuspide *A1* dont le flanc lingual est caréné par une crête. En vue latérale, les trois cuspides s'élèvent verticalement mais la pente de leur flanc distal est plus forte que la pente de leur flanc mésial. Les cuspides *A2* et *A3* présentent le même ensemble de crêtes. Une première crête, rectiligne en vue occlusale et convexe en vue latérale, part distalement de sommet. Une deuxième crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, part mésiolingualement du sommet. La cuspide *A1* présente trois crêtes. La crête distale est rectiligne en vue latérale, mais en vues occlusale et mésiale elle descend verticalement du sommet puis se courbe lingualement et participe au mur distal du bassin secondaire. La deuxième crête, rectiligne en vues occlusale et mésiale,

descend mésiolingualement pour participer à la selle. La crête mésiale est rectiligne en vues occlusale et latérale.

Il n'y a pas d'élément supplémentaire sous le flanc labial de la rangée A.

La rangée B compte cinq cuspides, moins bien séparées les unes des autres que les cuspides de la rangée A. Toutes les cuspides de la rangée B sont plus petites que les cuspides de la rangée A, sauf la cuspide B2 de taille similaire à la cuspide A2. La cuspide B1 est réduite à un renflement sur le mur du bassin secondaire, à la base de la cuspide B2. Elle est la cuspide la plus distale de la dent. La cuspide B2 est plus linguale que la cuspide B1 et légèrement plus mésiale que la cuspide A1. La cuspide B2 présente trois crêtes. La première, rectiligne en vues occlusale et latérale, descend distalement jusqu'à la cuspide B1. La deuxième, rectiligne en vues occlusale et latérale, descend mésialement jusqu'à la cuspide B3. La troisième descend labialement pour participer à la selle. Elle est rectiligne en vue mésiale, mais en vues occlusale et latérale, elle décrit un arc de cercle projeté distalement. Les cuspides B3 à B5 forme une chaîne de cuspides où chacune est plus petite et positionnée plus bas que la précédente. La différence de taille entre les cuspides B2 et B3 est plus importante qu'entre les autres cuspides. Les cuspides B3, B4 et B5 forment un alignement déviant mésiolingualement de l'axe mésiodistal de la dent. L'encoche B3-B4 est alignée labiolingualement avec l'encoche A2-A3. Tout en étant dans l'alignement, la cuspide B5 est tournée à 45° mésiolingualement par rapport aux autres cuspides. Le mur du bassin est formé par une crête labiolinguale reliant les cuspides A3 et B5.

Variations :

Sur MNHN.F.SNP 550, la cuspide A1 est cassée. La rotation de la cuspide B5 est moins importante. Le bassin secondaire est moins bien délimité. La cuspide B2 est plus haute que la cuspide A2.

Sur MNHN.F.SNP 65 W, le bassin secondaire est plus étroit. Il y a un cingulum à la place de la cuspide AA2 face à l'encoche A2-A3. La cuspide B5 est presque à la perpendiculaire de l'axe mésiodistale de la dent.

Usure :

MNHN.F.SNP 350 W :

La dent porte de rares traces d'usure.

7. *Thomasia*

MNHN.F.SNP 550 :

Les sommets des cuspides A2 et A3 sont usés. Le sommet de la cuspide B2 porte une facette d'usure linguale « penchée ».

MNHN.F.SNP 65 W :

Sur ce spécimen, l'usure est concentrée au sommet des cuspides.

Le sommet de la cuspide A1 porte une facette d'usure distolabiale « peu penchée ». Le sommet de la cuspide A2 porte une facette d'usure distale « horizontale », associée à une facette d'usure labiale « penchée ». Le sommet de la cuspide A3 porte une facette d'usure mésiale « horizontale ». Le sommet de la cuspide B2 porte une facette d'usure « horizontale ». Le sommet de la cuspide B3 porte une facette d'usure mésiale « peu penchée ». Le sommet de la cuspide B4 porte une facette d'usure mésiale « peu penchée ».

'Haramiya Ibis' (Figs. 7.34-36)

Cet ensemble correspond au « *Haramiya*, groupe Ibis » défini par Sigogneau-Russell (1989a) et regroupe une partie des molariformes supérieures rapportées à 'Thomasia'. Cet ensemble ne contient qu'un seul groupe morphologique, le groupe 7, qui se caractérise par une rangée B se terminant par la cuspide B4 (e.g., Fig. 7.34). Le groupe 6 ne contient lui-même qu'un seul morphotype. Plusieurs variations ont été observées telles que la rotation de la cuspide B4, le développement relatif des cuspides A1 et A3, la forme de la cuspide A3 ou la largeur du bassin. Cependant, ces variations sont continues, présentent une ampleur assez faible et semblent relativement indépendantes les unes des autres. Une description unique a donc été préférée.

Groupe 7(Figs. 7.34-36)

Voir paragraphe précédent.

Morphotype MNHN.F.SNP 306 W (Figs. 7.34-36)

Ce morphotype de molariforme supérieure se distingue par une rangée B se terminant par B4.

Matériel rapporté :

MNHN.F.SNP 31 W, MNHN.F.SNP 51 W (Fig. 7.35.B), MNHN.F.SNP 76 DD, MNHN.F.SNP 82 L, MNHN.F.SNP 145 W (Fig. 7.35.C), MNHN.F.SNP 147 W,

MNHN.F.SNP 323, MNHN.F.SNP 369 W (Fig. 7.36.A), MNHN.F.SNP 391 W (Fig. 7.36.B), MNHN.F.SNP 437 W, MNHN.F.SNP 447 W, MNHN.F.SNP 461, MNHN.F.SNP 467 W, MNHN.F.SNP 488 W (Fig. 7.36.C), MNHN.F.SNP 603, MNHN.F.SNP 638, MNHN.F.SNP 639, MNHN.F.SNP 672, MNHN.F.SNP 715

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 306 W (Figs. 7.34, 7.35.A) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un bassin principal. La rangée labiale *A* et la rangée linguale *B* sont de longueur similaire. Le bassin est délimité distalement par la selle reliant les cuspides *A1* et *B2* et mésialement par le mur reliant les cuspides *A3* et *B4*. Le bassin descend et s'élargit de l'extrémité distale vers l'extrémité mésiale. Un bassin secondaire très réduit est placé distalement aux cuspides *A1* et *B2*.

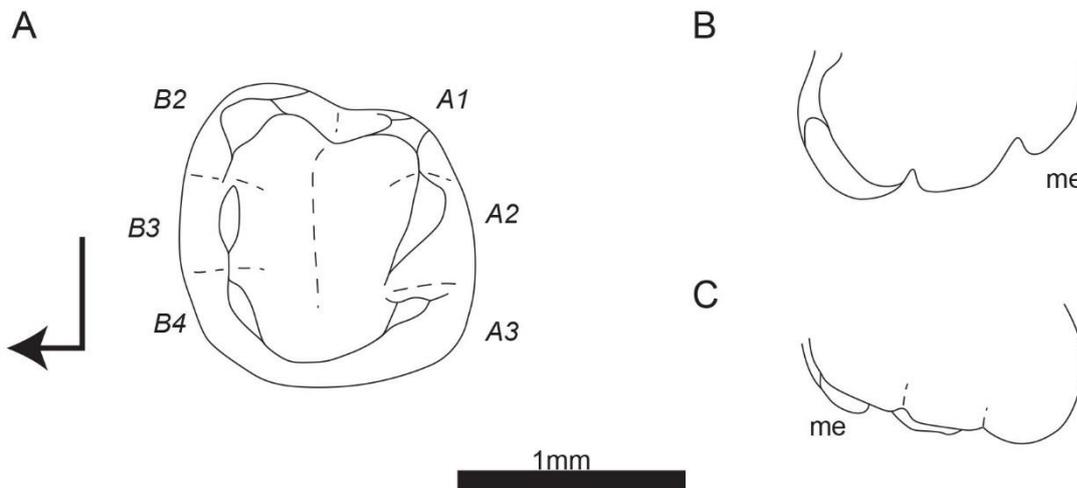


Figure 7. 34. Dessins schématiques de la molariforme supérieure MNHN.F.SNP 306 W ('Haramiya Ibis', groupe 7) en vues occlusale (A), labiale (B) et linguale (C). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour les vues labiale et linguale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

La rangée *A* compte trois cuspides alignées mésiodistalement. Les cuspides *A1* et *A2* sont positionnées au même niveau sur la couronne, la cuspide *A3* est plus basse. Les cuspides *A1* et *A3* sont de longueur et de largeur similaires, bien que la cuspide *A3* soit sensiblement moins longue, la cuspide *A2* est plus grande. Les cuspides *A1* et *A2* sont de hauteur similaire, bien que la cuspide *A2* soit sensiblement plus haute, la cuspide *A3* est nettement plus basse. En vue occlusale, la cuspide *A1* présente un flanc lingual et un flanc mésial plans, formant un angle droit, tandis que le flanc labial et le flanc distal forment une même courbe. En vue

latérale, le flanc mésial est à la verticale tandis que le flanc distal présente une pente nettement plus faible. La cuspide *A1* porte trois crêtes. Une première crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, descend mésialement du sommet. Elle est la crête la plus courte et présente la pente la plus forte. Une deuxième crête descend lingualemment pour participer à la selle. Elle est rectiligne en vue occlusale mais est courbée en vue mésiale, sa pente s'adoucissant en approchant le fond du bassin. La troisième crête est rectiligne en vue latérale, elle descend mésialement du sommet puis se courbe lingualemment pour rejoindre la base de la cuspide *B2*. Les crêtes linguale et distale délimitent une surface concave qui constitue l'essentiel du bassin secondaire sur ce spécimen. En vue occlusale, la cuspide *A2* présente un flanc mésial et un flanc distal plans, tandis que le flanc lingual est légèrement convexe et que le flanc labial est franchement convexe. En vue latérale, le flanc distal est à la verticale tandis que le flanc mésial présente une pente nettement plus faible. La cuspide *A2* présente deux crêtes. Une crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, descend distalement du sommet. L'autre crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, descend mésiolingualemment du sommet. En vue occlusale, la cuspide *A3* présente un flanc distal et un flanc lingual plans, tandis que le flanc distal et le flanc labial forme une même courbe. En vue latérale, le flanc distal est à la verticale tandis que le flanc mésial présente une pente nettement plus faible. La cuspide *A3* présente deux crêtes. Une crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, descend distolingualement du sommet. L'autre crête descend mésiolingualemment du sommet pour rejoindre le mur fermant le bassin. Les encoches *A1-A2* et *A2-A3* sont toutes deux très étroites et de même profondeur. L'encoche *A1-A2* est plus basse que l'encoche *A2-A3*.

Il n'y a pas d'éléments supplémentaires labialement à la rangée *A*.

La rangée *B* compte trois cuspides. La cuspide *B2* est légèrement plus longue, nettement plus large mais sensiblement moins haute que la cuspide *A2*. En vue occlusale, la cuspide *B2* a une forme relativement ovale avec un axe long décalé distolabiallement de l'axe mésiodistal de la dent. Elle est alignée labiolingualemment avec la cuspide *A1*, bien qu'elle s'avance plus distalement. Elle porte deux crêtes. Une crête descend labialement du sommet pour participer à la selle. Elle est rectiligne en vue mésiale mais est courbée distalement en vue latérale. L'autre crête, rectiligne en vue occlusale, convexe en vue latérale, descend mésialement du sommet. La cuspide *B3* est moins longue et moins large que la cuspide *A2* mais est plus grande que les cuspides *A1* et *A3*. Elle est positionnée plus bas et légèrement plus lingualemment que la cuspide *B2*. Elle est alignée labiolingualemment avec la cuspide *A2*. Son sommet est légèrement plus haut que celui de la cuspide *A3*. La cuspide *B3* porte deux crêtes, rectilignes en vues occlusale et latérale, alignées mésiodistalement. Une crête descend

distalement du sommet, l'autre mésialement. La cuspide *B4* est légèrement plus petite que la cuspide *B3* et positionnée plus bas sur la couronne. Toutefois, son axe long dévie légèrement mésiolabialement de l'axe mésiodistal de la dent. Elle est alignée labiolingualement avec l'encoche *A2-A3*. La cuspide *B4* présente deux crêtes. Une crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, descend distalement du sommet. L'autre crête, courbée en vues occlusale et mésiale descend mésiolabialement du sommet pour rejoindre le mur du bassin. Le mur est une crête, rectiligne en vue occlusale, orientée labiolingualement dont l'extrémité linguale est plus basse que l'extrémité labiale.

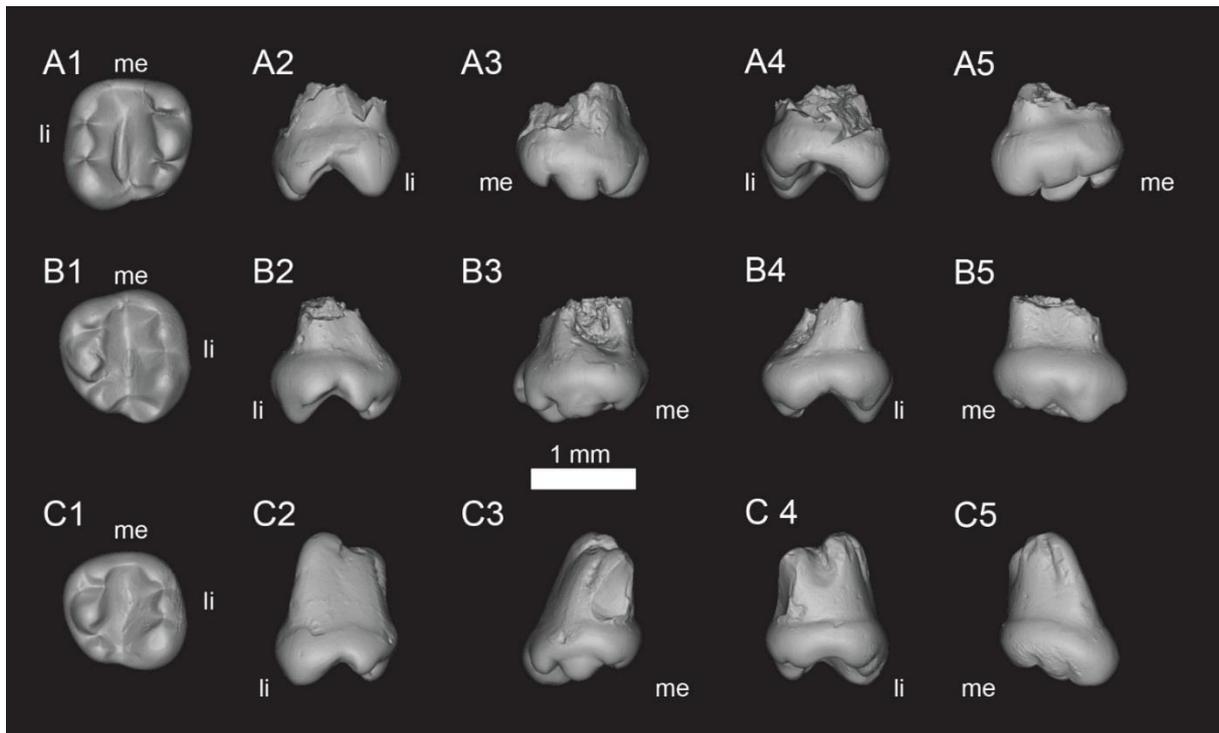


Figure 7. 35. Vues des modèles 3D des molariformes supérieures de l'ensemble 'Haramiya Ibis'. **A-C**, groupe 7 (A, MNHN.F.SNP 306 W ; B, MNHN.F.SNP 51 W ; C, MNHN.F.SNP 145 W). 1, vue occlusale ; 2, vue distale ; 3, vue labiale ; 4, vue mésiale ; 5, vue linguale. « me » indique l'extrémité mésiale ; « li » indique la face linguale.

Variations :

Sur MNHN.F.SNP 391 W (Fig. 7.36.B), les cuspides de la rangée *A* sont plus espacées les unes des autres. La selle n'est pas marquée. Le mur du bassin est formé par la rencontre des crêtes mésiales des cuspides *A3* et *B4* et non par une crête les reliant. Une petite cuspide *AA1* est positionnée à la base distolabiale de la cuspide *A2*. Une petite cuspide *AA2* est positionnée à la base distolabiale de la cuspide *A3*. La crête mésiale de la cuspide *A1* est décalée mésiolingualement et la crête distale de la cuspide *A3* distolingualement.

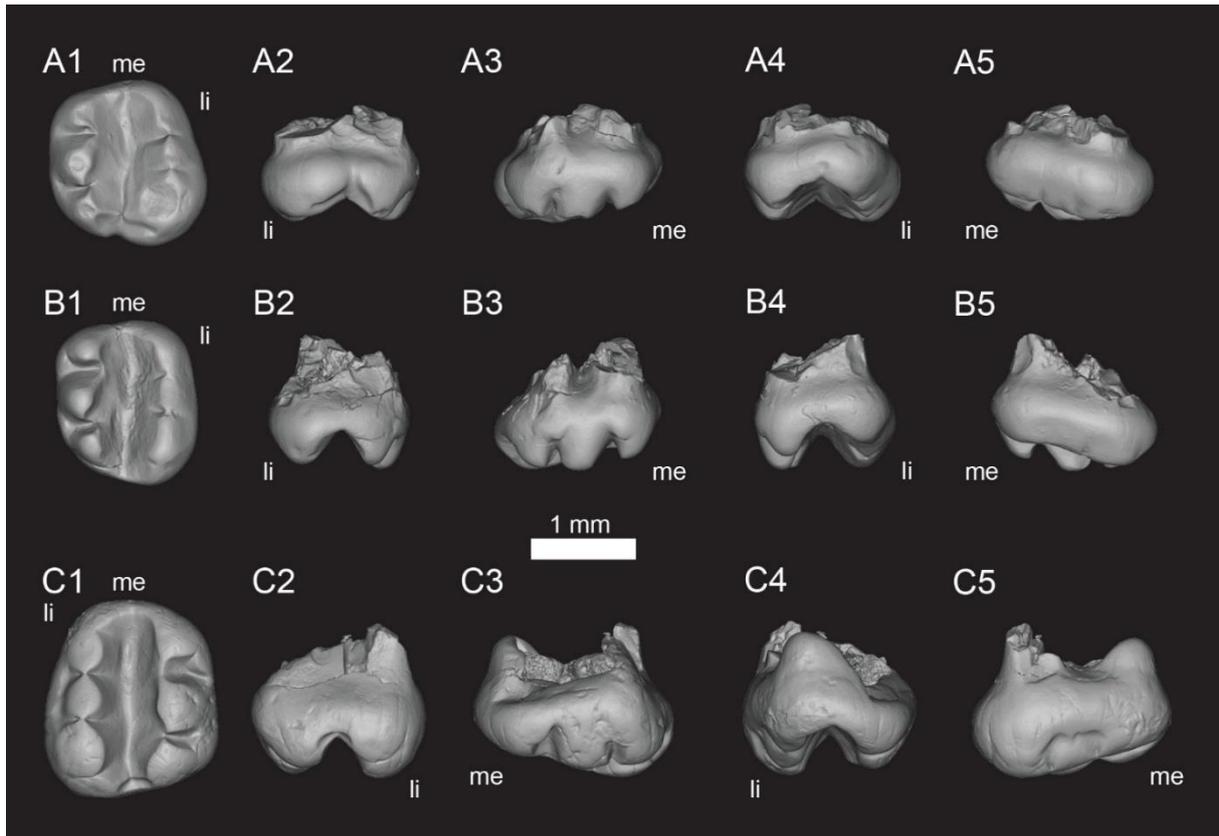


Figure 7. 36. Vues des modèles 3D des molariformes supérieures de l'ensemble 'Haramiya Ibis'. **A-C**, groupe 7 (A, MNHN.F.SNP 369 W ; B, MNHN.F.SNP 391 W ; C, MNHN.F.SNP 488 W). 1, vue occlusale ; 2, vue distale ; 3, vue labiale ; 4, vue mésiale ; 5, vue linguale. « me » indique l'extrémité mésiale ; « li » indique la face linguale.

Sur MNHN.F.SNP 488 W (Fig. 7.36.C), une cuspide *B1* est présente distalement à la cuspide *B2*. C'est la cuspide *B1* qui porte une crête labiale pour participer à la selle et une crête distale se courbant lingualemment pour délimiter avec la crête distale de la cuspide *A1* un bassin secondaire très étroit mésiodistalement. De ce fait, la crête linguale de la cuspide *A1* est déplacée distalement. La cuspide *B4* est parfaitement alignée avec les cuspides *B2* et *B3*. La selle n'est pas marquée. Le mur du bassin est formé par la rencontre des crêtes mésiales des cuspides *A3* et *B4* et non par une crête les reliant. Toutes les crêtes des cuspides de la rangée *A* ont une orientation mésiolabiale ou distolabiale. Les encoches entre les cuspides de la rangée *A* sont plus larges, en particulier l'encoche *A2-A3*. A cause de la cuspide *B1*, les autres sont décalées mésialement par rapport à la rangée *A*. Une petite cuspide *AA1* est positionnée à la base mésiolabiale de la cuspide *A1*. Une petite cuspide *AA2* est positionnée à la base distolabiale de la cuspide *A3*.

Sur MNHN.F.SNP 369 W (Fig. 7.36.A), la cuspide *B2* présente une crête distale se courbant labialement, délimitant le bassin secondaire. La cuspide *B2* est nettement plus grande que les

autres cuspides et semble particulièrement dilatée distolingualement. Le mur du bassin est formé par la rencontre des crêtes mésiales des cuspides *A3* et *B4* et non par une crête les reliant. Ces crêtes sont nettement plus basses. La rotation de la cuspide *B4* est sensiblement plus forte.

Sur MNHN.F.SNP 145 W (Fig. 7.35.C), la cuspide *B4* est tournée à environ 45° de l'axe mésiodistal de la dent. La cuspide *A3* est réduite. Les cuspides de la rangée A sont plus espacées les unes des autres. Il y a une cuspide *AA2* face à l'encoche *A2-A3*. La cuspide *A2* est alignée labiolingualement avec l'encoche *B2-B3*. La cuspide *A3* est alignée labiolingualement avec la cuspide *B4*.

Sur MNHN.F.SNP 437 W, la selle est absente, les cuspides *A1* et *B2* ne portant pas les crêtes correspondantes. La cuspide *A1* est plus petite que la cuspide *A3*. La cuspide *B2* porte une crête distale se courbant labialement. La cuspide *A2* est alignée labiolingualement avec l'encoche *B2-B3*. La cuspide *A3* est labiolingualement avec la cuspide *B4*. Le mur du bassin est plus éloigné des sommets des cuspides *A3* et *B4*.

Sur MNHN.F.SNP 715, la couronne est cassée au niveau des cuspides *B2* et *B3*. La cuspide *A3* est réduite. Le mur est bas. La cuspide *A2* est plus labiale que les cuspides *A1* et *A3*.

Sur MNHN.F.SNP 603, les cuspides *A2* et *A3*, ainsi que les cuspides *A1* et *B2* sont en partie cassées.

Sur MNHN.F.SNP 82 L, une partie de la cuspide *B2* et l'essentiel de la cuspide *A3* ont été cassés post-mortem. La cuspide *B1* forme un renflement sur le flanc distal de la cuspide *B2*. Le bassin secondaire est plus développé. La rotation de la cuspide *B4* est plus importante. Les cuspides *A3* et *B4* sont moins éloignées l'une de l'autre. Une petite cuspide *AA2* est positionnée à la base distolabiale de la cuspide *A3*. La cuspide *B2* est plus haute que la cuspide *A2*. La cuspide *B3* est de hauteur similaire à la cuspide *B4*.

Sur MNHN.F.SNP 461, une cuspide *B1*, de taille similaire à la cuspide *B4*, se développe distolabialement à la cuspide *B2*. Les cuspides *A1*, *A2* et *A3* sont respectivement alignées labiolingualement avec les cuspides *B2*, *B3* et *B4*. Les cuspides de la rangée A sont plus espacées. Le mur du bassin est décalé mésiolingualement, plutôt que strictement labiolingual.

La cuspide *A3* est plus linguale que les cuspides *A1* et *A2*. La cuspide *A3* est nettement plus petite que la cuspide *A1*, elle-même plus petite que la cuspide *A2*.

Sur MNHN.F.SNP 467 W, l'usure a effacé une part importante de la morphologie de la couronne. Le mur est orienté mésiolingualement.

Sur MNHN.F.SNP 639, la cuspide *A3* est plus linguale que la cuspide *A1*, elle-même plus linguale que la cuspide *A2*. La cuspide *B1* est un renflement à la bas mésiale de la cuspide *B2*. Les cuspides *A3* et *B4* sont alignées labiolingualement. Le mur du bassin est décalé mésiolingualement. La cuspide *B3* semble être partiellement cassée.

Sur MNHN.F.SNP 31 W, la cuspide *B2* est plus haute que la cuspide *A2*. La cuspide *A3* est plus linguale que les cuspides *A1* et *A2*. Le bassin secondaire est complètement absent. La rotation de la cuspide *B4* est plus importante. La cuspide *B3* est plus linguale que la cuspide *B2*. La cuspide *B4* est plus labiale que la cuspide *B2*. La cuspide *AA2* est positionnée à la base distolabiale de la cuspide *A3*.

Sur MNHN.F.SNP 447 W, le bassin secondaire est absent. La cuspide *A1* ne porte pas une crête distale et une crête linguale mais une crête distolinguale. La cuspide *B2* ne porte pas une crête distale et une crête labiale mais une crête distolabiale. La selle n'est pas marquée. Les cuspides *A3* et *B4* sont très proches l'une de l'autre. La cuspide *A3* est plus linguale que la cuspide *A1*, elle-même plus linguale que la cuspide *A2*. La cuspide *B4* est tournée mésiolabialement à 45° de l'axe mésiodistal de la dent. La cuspide *B4* est plus grande que la cuspide *B3*.

Sur MNHN.F.SNP 147 W, une petite cuspide *B1* se développe distolabialement à la cuspide *B2*. La cuspide *B4* est plus grande que la cuspide *B3*. Les cuspides de la rangée A sont plus espacées. La cuspide *B4* est tournée mésiolabialement à 45° de l'axe mésiodistal de la dent. La cuspide *A3* est plus linguale que les cuspides *A1* et *A2*.

Sur MNHN.F.SNP 638, la cuspide *A3* est légèrement plus linguale que la cuspide *A1*, elle-même légèrement plus linguale que la cuspide *A2*. La cuspide *B4* est plus grande que la cuspide *B3*. Le bassin secondaire est un peu plus développé. Le mur du bassin est formé par la rencontre des crêtes mésiales des cuspides *A3* et *B4* et non par une crête les reliant. Un court cingulum labial se développe dans le prolongement de la cuspide *A3*, face à l'encoche *A2-A3*.

Sur MNHN.F.SNP 672, le bassin secondaire est absent. La selle n'est pas marquée. La cuspide *A3* est légèrement plus linguale que la cuspide *A1*, elle-même légèrement plus linguale que la cuspide *A2*. Un court cingulum lingual part de la base de la cuspide *A2* face à l'encoche *A2-A3*.

Sur MNHN.F.SNP 323, la selle n'est pas marquée. Une petite cuspide *B1* se développe distolabialement à la cuspide *B2*. La cuspide *A1* est cassée. Les cuspides *A3* et *B4* sont alignées labiolingualemment.

Sur MNHN.F.SNP 76 DD, la couronne est cassée au niveau de la cuspide *A1*. La cuspide *B3* et une partie de la cuspide *B4* sont également cassés. Le mur du bassin est bas.

Sur MNHN.F.SNP 51 W (Fig. 7.35.B), la rotation de la cuspide *B4* est très importante (environ 65-70°). Une cuspide *B1* est positionnée distolabialement à la cuspide *B2*. La cuspide *A2* est alignée labiolingualemment avec l'encoche *B2-B3* (trait rappelant certaines prémolariformes). La cuspide *B4* est sensiblement plus mésiale que la cuspide *A3*. La cuspide *A3* porte une crête linguale, plutôt que mésiolinguale. La cuspide *B4* porte une crête labiale plutôt que mésiolabiale. Le mur du bassin est formé par la rencontre des crêtes mésiales des cuspides *A3* et *B4* et non par une crête les reliant. La cuspide *B4* est plus labiale que la cuspide *B2*.

Usure :

MNHN.F.SNP 306 W :

Le sommet de la cuspide *A1* porte une facette d'usure distolabiale « penchée ». Le sommet de la cuspide *A2* porte une facette d'usure « horizontale ». Le sommet de la cuspide *B2* est arrondi par l'usure. Le sommet de la cuspide *B3* est arrondi par l'usure, bien que celle-ci semble être préférentiellement mésiale et linguale. Le sommet de la cuspide *B4* semble porter une facette d'usure mésiale « peu penchée ». Les flancs du bassin portent des traces d'usure mais ne développent pas de facette, sauf une facette d'usure labiale « verticale » en creux sous la cuspide *B3*. Toutefois cette facette est présente du fait d'une particularité du spécimen. En effet, le fond du bassin présente dans sa partie distale une dépression plus importante (une sorte de bassin dans le bassin).

MNHN.F.SNP 391 W :

Le sommet de la cuspide *A1* porte une facette d'usure distale « peu penchée ». Le sommet de la cuspide *A2* porte une facette d'usure « horizontale ». Le sommet de la cuspide *A3* porte une facette d'usure mésiale « peu présente ». Le flanc lingual de la rangée *A* semble être globalement usé, développant pour chaque cuspide une facette d'usure linguale « très penchée ». Les sommets des cuspides de la rangée *B* portent d'étroites facettes d'usure mésiale « peu penchée » sur *B2*, « penchée » sur *B3* et « horizontale » sur *B4*. Une facette d'usure linguale « penchée » s'étale sur la partie mésiale du flanc lingual de la cuspide *B2*, le flanc lingual de la cuspide *B3* et la partie distale du flanc lingual de la cuspide *B4*. Les flancs labiaux des cuspides *B2* et *B3* portent chacun une facette d'usure mésio-mésiolabiale « penchée ». Le flanc labial de la cuspide *B4* porte une facette d'usure disto-distolabiale « pechée ».

MNHN.F.SNP 488 W :

Les flancs du bassin portent des traces d'usure, plus prononcées sur le flanc lingual de la rangée *A*, mais pas de facette d'usure. Toutes les facettes portées par les cuspides sont arrondies. Le sommet de la cuspide *A1* porte une facette d'usure disto-distolabiale « penchée ». Le sommet de la cuspide *A2* porte une facette d'usure mésiale « peu penchée » associée à une facette d'usure labiale « très penchée ». Le sommet de la cuspide *A3* porte une facette d'usure mésio-mésiolabiale « penchée ». La cuspide *B1* porte une facette d'usure disto-distolinguale « penchée ». Le sommet de la cuspide *B2* est arrondi avec une usure préférentielle linguo-distolinguale. Le sommet de la cuspide *B3* porte une petite facette d'usure mésiale « penchée » associée à une facette d'usure mésiolinguale « penchée ». Le sommet de la cuspide *B4* porte une facette d'usure mésiale « penchée » associée à une petite facette d'usure mésiolinguale « penchée ».

MNHN.F.SNP 369 W :

Le flanc lingual de la rangée *A* porte une grande facette d'usure linguale « penchée » avec de possibles stries d'usure. Le sommet de la cuspide *A1* semble porter une facette d'usure distale « penchée ». Le sommet de la cuspide *A2* porte une facette d'usure distale « horizontale ». Le sommet de la cuspide *A3* porte une facette d'usure mésiale « peu penchée » connectée à la facette linguale. Le sommet de la cuspide *B2* est partiellement cassé. Cette fracture en creux, orientée labio-mésiolabialement, est « penchée » et est intégralement occupée par des traces d'usure. Les flancs linguaux des cuspides *B3* et *B4* portent une même facette d'usure linguo-mésiolinguale « penchée ». Le flanc labial de la cuspide *B3* porte une facette d'usure labiale

« penchée ». Le flanc labial de la cuspide *B4* porte une facette d'usure distolabiale « penchée ».

MNHN.F.SNP 145 W :

Les sommets de toutes les cuspides sont arrondis par l'usure. Le sommet de la cuspide *B2* porte une facette d'usure mésiolabiale « peu penchée ». La cuspide *A3* semble porter une petite facette d'usure mésiale « penchée ».

MNHN.F.SNP 437 W :

La cuspide *A1* porte une facette d'usure distale « penchée ». La cuspide *A2* est arrondie par l'usure. Le sommet de la cuspide *A3* porte une petite facette d'usure mésiolabiale « peu penchée ». Le sommet de la cuspide *B2* semble porter une facette d'usure distolabiale « peu penchée ». Le sommet de la cuspide *B4* est arrondi par l'usure.

MNHN.F.SNP 715 :

La cuspide *A1* porte une facette d'usure labio-distolabiale « penchée ». Le sommet de la cuspide *A2* porte une facette d'usure mésiale « peu penchée ». La cuspide *A3* porte une facette d'usure mésio-mésiolinguale « penchée ». La cuspide *B4* porte une facette d'usure mésiale « penchée ».

MNHN.F.SNP 603 :

Le sommet de la cuspide *A2* porte une facette d'usure « horizontale ». Les sommets des cuspides de la rangée *B* semblent être juste arrondis par l'usure.

MNHN.F.SNP 82 L :

La cuspide *A1* porte une facette disto-distolinguale « penchée ». Le sommet de la cuspide *A2* porte une facette d'usure « horizontale ». Le sommet de la cuspide *B3* porte une facette d'usure mésiale « peu penchée » associée à une facette d'usure linguale « penchée ». La cuspide *B4* porte une facette d'usure mésiale « peu penchée ».

MNHN.F.SNP 461 :

Les sommets des cuspides sont arrondis.

MNHN.F.SNP 467 W :

La cuspide A1 est usée par une facette d'usure distale « horizontale » (il est possible qu'une détérioration post-mortem est altérée l'orientation de la facette). La cuspide A2 est usée par une facette d'usure distale « horizontale ». La cuspide A3 semble porter une facette d'usure mésiolabiale « peu penchée ». La cuspide B2 semble être usée par une facette labio-distolabiale « peu penchée ». La cuspide B3 semble porter une facette d'usure mésiale « peu penchée ». La cuspide B4 porte une facette d'usure mésiale « penchée » qui s'étend sur le mur du bassin.

MNHN.F.SNP 639 :

Les sommets des cuspidés sont arrondis et il y a des traces d'usure sur les flancs du bassin et le flanc lingual de la rangée B mais pas de facette d'usure.

MNHN.F.SNP 31 W :

Les sommets des cuspidés de la rangée B et les flancs du bassin semblent porter des traces d'usure.

MNHN.F.SNP 447 W :

L'état de la surface de la dent ne permet pas une description détaillée de l'usure.

MNHN.F.SNP 147 W :

Le sommet de la cuspide A1 semble porter une faible facette d'usure distale « horizontale ». Le sommet de la cuspide A2 porte une petite facette d'usure « horizontale ».

MNHN.F.SNP 638 :

Les sommets des cuspidés de la rangée A sont arrondis par l'usure. Le flanc lingual de la rangée A montre des traces d'usure généralisée avec de possibles stries d'usure. Le sommet de la cuspide B2 porte une facette d'usure distale « peu penchée », connectée à une facette d'usure labio-mésiolabiale « penchée » qui s'étend sur le flanc labial des cuspidés B2 et B3. Le sommet de la cuspide B3 porte une facette d'usure mésiale « peu penchée ». Le flanc lingual de la cuspide B3 porte une facette d'usure linguo-mésiolinguale « penchée ». Le sommet de la cuspide B4 semble porter une étroite facette d'usure « horizontale ». Le flanc labial de la cuspide B4 porte une facette d'usure labio-distolabiale « penchée ». Le flanc lingual de la cuspide B4 porte une facette d'usure linguale « penchée » en creux.

MNHN.F.SNP 672 :

Les sommets des cuspides de la rangée *B* et de la cuspide *A2* sont arrondis par l'usure. Le sommet de la cuspide *A1* porte une petite facette d'usure distale « peu penchée ». Le sommet de la cuspide *A3* porte une petite facette d'usure mésiale « peu penchée ».

MNHN.F.SNP 323 :

Les sommets des cuspides sont arrondis par l'usure. Le flanc labial de la rangée *B* semble porter des traces d'usure.

MNHN.F.SNP 76 DD :

Le sommet de la cuspide *A2* porte une facette d'usure mésiale « horizontale ». Le sommet de la cuspide *A3* porte une facette d'usure mésiale « peu penchée ». Le flanc lingual de la rangée *A* porte des traces d'usure. Le sommet de la cuspide *B2* porte une facette d'usure mésiale « horizontale ».

MNHN.F.SNP 51 W :

Le sommet de la cuspide *A2* porte une facette d'usure mésiale « horizontale ». Les sommets des cuspides *A1* et *A3* sont arrondis par l'usure. Les flancs du bassin portent de possibles traces d'usure.

'Haramiya II' (Figs. 7.37-40, 7.41.A-C, 7.42)

Cet ensemble correspond au « *Haramiya*, groupe II » défini par Sigogneau-Russell (1989a) et regroupe des spécimens rapportés à 'Thomasia' qui peuvent être interprétés comme des molariformes ou des prémolariformes supérieures (voir 7.4.4. Prémolariformes supérieures et 7.5..3.2. Hypothèses de reconstitution dentaire de la série dentaire chez 'Thomasia', plus). Cet ensemble ne contient qu'un seul groupe morphologique, le groupe 8, qui se caractérise par une rangée *B* réduite où seule la cuspide *B2* est développée et qui s'arrête dans la cuspide *A3* (Tableau 7.3). Les morphotypes sont définis par la forme de la rangée *B* en vue occlusale (présence/absence d'une concavité) et par la présence, ou l'absence, d'une connexion mésiale entre les rangées *A* et *B*.

Groupe 8 (Figs. 7.37-40, 7.41.A-C, 7.42)

Voir paragraphe précédent.

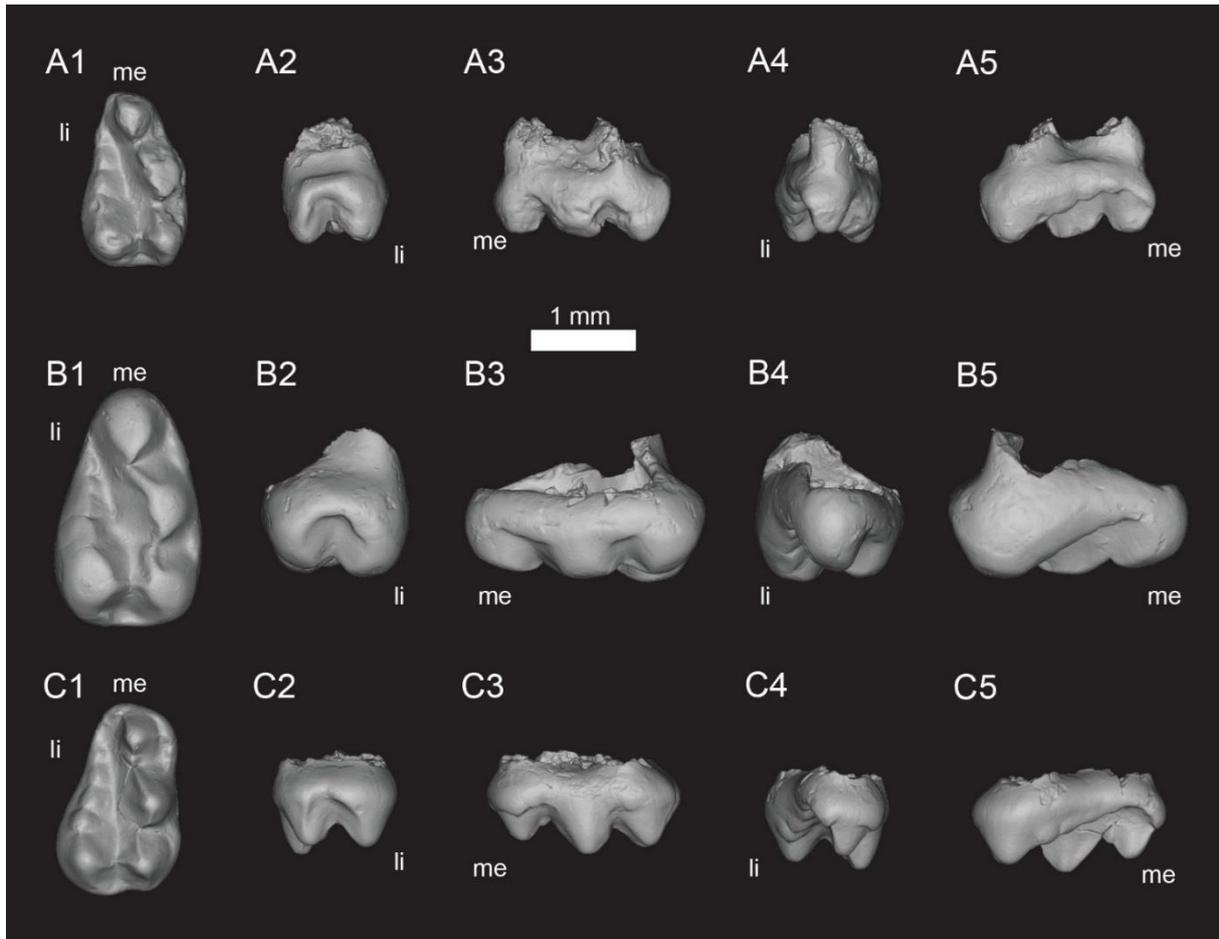


Figure 7. 37. Vues des modèles 3D des postcanines supérieures de l'ensemble 'Haramiya II'. **A-C**, groupe 8 (A, MNHN.F.SNP 7 W ; B, MNHN.F.SNP 460 W ; C, MNHN.F.SNP 708). 1, vue occlusale ; 2, vue distale ; 3, vue labiale ; 4, vue mésiale ; 5, vue linguale. « me » indique l'extrémité mésiale ; « li » indique la face linguale.

Morphotype MNHN.F.SNP 7 W (Figs. 7.37.A, 7.38)

Ce morphotype de postcanine supérieure se distingue par une rangée *B* où seule la cuspide *B2* est développée, s'arrêtant sous la cuspide *A3*, dessinant une concavité sur le flanc lingual de la dent, et un sillon central ouvert.

Matériel rapporté :

MNHN.F.SNP 3 Ph, MNHN.F.SNP 36, MNHN.F.SNP 118 L, MNHN.F.SNP MD 12

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 7 W (Figs. 7.37.A, 7.38) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un sillon central. La rangée labiale *A* est plus longue que la rangée linguale *B* qui ne compte qu'une

seule cuspide. Le sillon est délimité distalement par la selle reliant les cuspides *A1* et *B2* et est ouvert mésialement. Le sillon descend et s'étrécit de l'extrémité distale vers l'extrémité mésiale. Les cuspides *A1*, et *B2* suggèrent un bassin secondaire ouvert distalement.

La rangée *A* compte trois cuspides. Les trois cuspides sont de taille similaire bien que la cuspide *A2* soit sensiblement plus grande et la cuspide *A3* sensiblement moins haute. Elles sont alignées mésiodistalement, bien que la cuspide *A2* soit sensiblement plus labiale. Toutes trois présentent en vue occlusale le même profil en demi-cercle avec un flan labial convexe et un flan lingual plan, sauf pour la cuspide *A1* dont le flanc lingual est caréné par une crête. En vue latérale, les trois cuspides s'élèvent verticalement mais la pente de leur flanc distal est plus forte que la pente de leur flanc mésial. La cuspide *A1* présente trois crêtes. La crête distale est rectiligne en vue latérale, mais en vues occlusale et mésiale elle descend verticalement du sommet puis se courbe lingualemment et participe au mur distal du bassin secondaire. La deuxième crête, rectiligne en vues occlusale et mésiale, descend mésiolingualemment pour participer à la selle. La crête mésiale est rectiligne en vue occlusale, mais en vue latérale elle descend verticalement puis se courbe légèrement labialement. La cuspide *A2* présente deux crêtes. Une première crête, rectiligne en vue occlusale et convexe en vue latérale, part distolingualement du sommet. Une deuxième crête, plus longue que la précédente, rectiligne en vues occlusale et latérale, part mésiolingualemment du sommet. La cuspide *A3* présente aussi deux crêtes. Une première crête, rectiligne en vue occlusale et convexe en vue latérale, part distalement du sommet. Une deuxième crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, part mésialement du sommet.

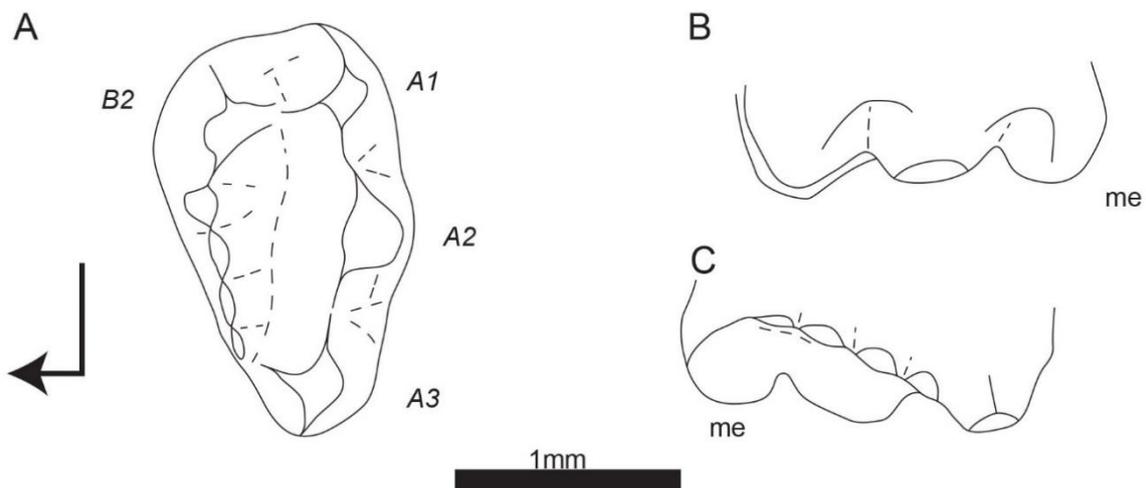


Figure 7. 38. Dessins schématiques de la postcanine supérieure MNHN.F.SNP 7 W ('Haramiya II', groupe 8) en vues occlusale (A), labiale (B) et linguale (C). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour les vues labiale et linguale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

Il n'y a pas d'éléments supplémentaires sous le flanc labial de la rangée A.

La rangée B ne compte qu'une seule cuspide bien développée, la cuspide B2, suivie par une chaîne de quatre cuspides réduites. La cuspide B2 est de taille similaire à la cuspide A2 et légèrement plus mésiale que la cuspide A1. La cuspide B2 présente trois crêtes. La première, rectiligne en vue latérale, descend distalement puis courbe labialement pour compléter le bord distal du bassin secondaire. La deuxième, rectiligne en vues occlusale et latérale, descend labio-mésiolabiale pour participer à la selle. La troisième descend mésialement pour rejoindre la chaîne de cuspides. La chaîne de cuspides est rectiligne en vue occlusale mais courbe en vue latérale, dessinant un creux dans le flanc lingual de la dent, et s'arrête sous le sommet de la cuspide A3.

Variations :

Sur MNHN.F.SNP 3 Ph, les encoches A1-A2 et A2-A3 sont soulignées par des cingulum sous le flanc labial de la rangée A. Les éléments de la chaîne de cuspides ne peuvent être dénombrés avec confiance.

Sur MNHN.F.SNP MD 12, une petite cuspide AA1 se développe labialement au sommet de la cuspide A1, connectée à un cingulum face à l'encoche A1-A2. Il semble n'y avoir que deux cuspides mésialement à la cuspide B2.

Sur MNHN.F.SNP 118 L, il y a un faible cingulum labialement l'encoche A2-A3. La chaîne de cuspides compte peut-être trois cuspides.

Sur MNHN.F.SNP 36, il n'y a pas d'élément labial à la rangée A. Les cuspides de la chaîne sont mieux développées, une en particulier est nettement plus grande que les autres.

Usure :

MNHN.F.SNP 7 W :

Le sommet de la cuspide A2 porte une facette d'usure mésiolabiale « penchée ». Le sommet de la cuspide A3 est arrondi par l'usure. Le sommet de la cuspide B2 porte une facette d'usure « horizontale ». Le flanc lingual de la rangée B porte des traces d'usure. Les flancs linguaux des cuspides A2 et A3 semblent porter des stries d'usure.

MNHN.F.SNP 3 Ph :

Les cuspides sont peu touchées par l'usure, sauf la cuspide *A3* qui est en grande partie usée par une facette d'usure linguale « penchée ». Le flanc mésiolingual de la cuspide *A2* porte de possibles stries d'usure.

MNHN.F.SNP MD 12 :

Il n'y a pas de trace d'usure, sauf une facette d'usure linguale « penchée » sur le sommet de la cuspide *B2* et une autre facette sur la cuspide mésiale à *B2*. Les flancs du bassin portent des traces d'usure.

MNHN.F.SNP 118 L :

Le sommet de la cuspide *A1* porte une facette d'usure distale « penchée ». Le sommet de la cuspide *A2* porte une facette d'usure mésiale « horizontale ». Le sommet de la cuspide *A3* porte une facette d'usure mésiale « peu penchée ». Le sommet de la cuspide *B2* porte une facette d'usure linguale « peu penchée ».

MNHN.F.SNP 36 :

La cuspide *B2* porte une facette d'usure mésiolabiale « penchée » avec de possibles stries d'usure.

Morphotype MNHN.F.SNP 460 W (Figs. 7.37.B, 7.39)

Ce morphotype de postcanine supérieure se distingue par une rangée *B* où seule la cuspide *B2* est développée, s'arrêtant sous la cuspide *A3*, rectiligne, et un sillon central ouvert.

Matériel rapporté :

MNHN.F.SNP 20 DD, MNHN.F.SNP 63 DD, MNHN.F.SNP 388 W, MNHN.F.SNP 449 W

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 460 W (Figs. 7.37.B, 7.39) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un sillon central. La rangée labiale *A* est plus longue que la rangée linguale *B* qui ne compte qu'une seule cuspide. Le sillon est délimité distalement par la selle reliant les cuspides *A1* et *B2* et est

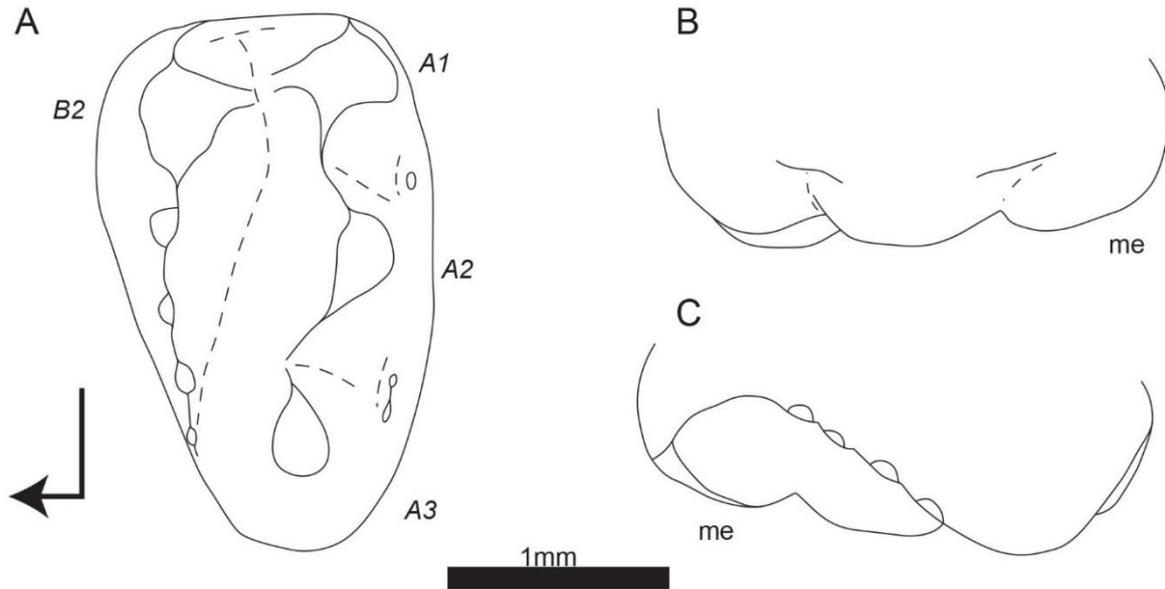


Figure 7. 39. Dessins schématiques de la postcanine supérieure MNHN.F.SNP 460 W ('Haramiya II', groupe 8) en vues occlusale (A), labiale (B) et linguale (C). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour les vues labiale et linguale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

ouvert mésialement. Le sillon descend et s'étrécit de l'extrémité distale vers l'extrémité mésiale. Les cuspides *A1*, et *B2* suggèrent un bassin secondaire ouvert distalement.

La rangée *A* compte trois cuspides. Les trois cuspides sont de taille similaire bien que la cuspide *A2* soit sensiblement plus grande et la cuspide *A3* sensiblement moins haute. Elles sont alignées mésiodistalement, bien que la cuspide *A2* soit sensiblement plus labiale. Toutes trois présentent en vue occlusale le même profil en demi-cercle avec un flan labial convexe et un flan lingual plan, sauf pour la cuspide *A1* dont le flanc lingual est caréné par une crête. En vue latérale, les trois cuspides s'élèvent verticalement mais la pente de leur flanc distal est plus forte que la pente de leur flanc mésial. La cuspide *A1* présente trois crêtes. La crête distale est rectiligne en vue latérale, mais en vues occlusale et mésiale elle descend verticalement du sommet puis se courbe lingualemment et participe au mur distal du bassin secondaire. La deuxième crête, rectiligne en vues occlusale et mésiale, descend mésiolingualemment pour participer à la selle. La crête mésiale est rectiligne en vue occlusale, mais en vue latérale elle descend verticalement puis se courbe légèrement labialement. La cuspide *A2* présente deux crêtes. Une première crête, rectiligne en vue occlusale et convexe en vue latérale, part distolingualemment du sommet. Une deuxième crête, plus longue que la précédente, rectiligne en vues occlusale et latérale, part mésiolingualemment du sommet. La cuspide *A3* présente aussi deux crêtes. Une première crête, rectiligne en vue occlusale et

convexe en vue latérale, part distalement du sommet. Une deuxième crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, part mésialement du sommet.

Des éléments cingulaires se développent sous le flanc labial de la rangée A, sous la forme de bourrelet cingulaire partant de la cuspide A2 jusque sous les cuspides A1 et A3.

La rangée B ne compte qu'une seule cuspide bien développée, la cuspide B2, suivie par une chaîne de quatre cuspides réduites. La cuspide B2 est de taille similaire à la cuspide A2 et légèrement plus mésiale que la cuspide A1. La cuspide B2 présente trois crêtes. La première, rectiligne en vue latérale, descend distalement puis courbe labialement pour compléter le bord distal du bassin secondaire. La deuxième, rectiligne en vues occlusale et latérale, descend labio-mésiolabiale pour participer à la selle. La troisième descend mésialement pour rejoindre la chaîne de cuspides. La chaîne de cuspides est rectiligne en vues occlusale et latérale et s'arrête sous le sommet de la cuspide A3.

Variations :

Sur MNHN.F.SNP 449 W, les cingulum labiaux à la rangée A sont faibles. Les cuspides de la rangée B sont moins bien définies. La crête mésiale de la cuspide A3 donne sur une crête linguale qui descend jusqu'au niveau du sillon central. Cette crête est appuyée sur un renflement partiellement séparée de la cuspide A3 par un faible sillon.

Sur MNHN.F.SNP 63 DD, la rangée B est lisse mésialement à la cuspide B2. Il n'y pas de cingulum labialement à l'encoche A1-A2.

Sur MNHN.F.SNP 20 DD, la rangée B est lisse mésialement à la cuspide B2. Il n'y pas de cingulum labialement à la rangée A.

Sur MNHN.F.SNP 388 W, le cingulum face à l'encoche A2-A3 est moins développée. Il n'y a pas de cingulum face à l'encoche A1-A2. Le bassin secondaire est moins développé. Il n'y a que trois cuspides dans la chaîne mésiale à la rangée B.

Usure :

MNHN.F.SNP 460 W :

Le sommet de la cuspide A1 porte une facette d'usure distolabiale « peu penchée ». Le sommet de la cuspide A2 porte une facette d'usure « horizontale ». Le sommet de la cuspide A3 porte une facette d'usure mésiale « peu penchée ». La cuspide B2 porte une facette d'usure

distolinguale « penchée ». La chaîne de cuspides porte des facettes d'usure mésiolinguale « penchée ». Les flancs du bassin portent des traces d'usure.

MNHN.F.SNP 449 W :

Le sommet de la cuspide *A1* porte une faible facette d'usure distolabiale « penchée » et son flanc mésiolingual porte des traces d'usure. Le sommet de la cuspide *A2* porte une faible facette d'usure « horizontale ». Le sommet de la cuspide *A3* porte une facette d'usure mésiolinguale « peu penchée ». Le sommet de la cuspide *B2* est arrondi par l'usure avec une tendance plus prononcée sur le flanc lingual. La chaîne de cuspides est usée sans développer de facettes.

MNHN.F.SNP 63 DD :

Tous les sommets sont arrondis par l'usure. Sans facette d'usure, on peut parler d'une orientation préférentielle de l'usure distolabiale sur la cuspide *A1*, mésiale et labiale sur la cuspide *A2* et distolinguale sur la cuspide *A3*. La rangée *B* est aussi arrondie mésialement à la cuspide *B2* avec une possible usure préférentielle lingualemment. Le flanc labial de la rangée *B* porte des stries d'usure.

MNHN.F.SNP 20 DD :

Tous les sommets sont arrondis par l'usure. Mésialement à la cuspide *B2*, la rangée *B* porte une facette d'usure mésiolinguale « penchée » concave.

MNHN.F.SNP 388 W :

Le sommet de la cuspide *A1* porte une facette d'usure disto-distolabiale « penchée ». Le sommet de la cuspide *A2* porte une facette d'usure mésiolabiale « horizontale ». Le sommet de la cuspide *A3* porte une facette d'usure mésiale « peu penchée ». Le sommet de la cuspide *B2* porte une facette d'usure disto-distolinguale « peu penchée ». Les cuspides de la chaîne de la rangée *B* portent des facettes d'usure linguales « penchées ».

Morphotype MNHN.F.SNP 708 (Figs. 7.37.C, 7.40, 7.41.A)

Ce morphotype de postcanine supérieure se distingue par une rangée *B* où seule la cuspide *B2* est développée, s'arrêtant sous la cuspide *A3*, dessinant une concavité sur le flanc lingual de la dent, et un sillon central fermé.

Matériel rapporté :

MNHN.F.SNP 8 W (Fig. 7.41.A), MNHN.F.SNP 141 W

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 708 (Figs. 7.37.C, 7.40) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un sillon central. La rangée labiale *A* est plus longue que la rangée linguale *B* qui ne compte qu'une seule cuspide. Le sillon est délimité distalement par la selle reliant les cuspides *A1* et *B2* et mésialement par une crête basse reliant les rangées *A* et *B*. Le sillon descend et s'étrécit de l'extrémité distale vers l'extrémité mésiale. Les cuspides *A1*, et *B2* suggèrent un bassin secondaire ouvert distalement.

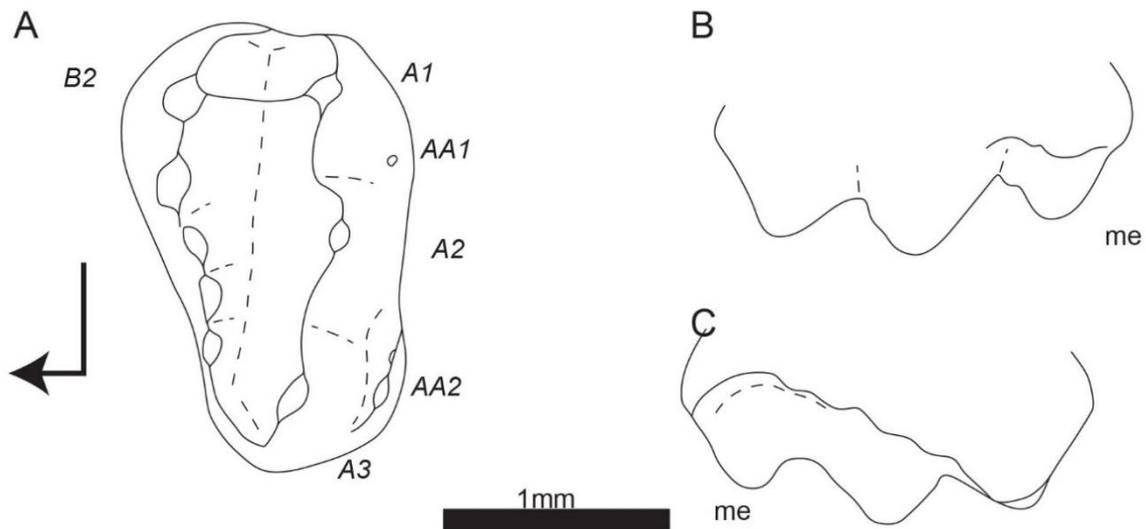


Figure 7. 40. Dessins schématiques de la postcanine supérieure MNHN.F.SNP 708 W ('Haramiya II', groupe 8) en vues occlusale (A), labiale (B) et linguale (C). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour les vues labiale et linguale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

La rangée *A* compte trois cuspides. Les trois cuspides sont de taille similaire bien que la cuspide *A2* soit sensiblement plus grande et la cuspide *A3* sensiblement moins haute. Elles sont alignées mésiodistalement, bien que la cuspide *A2* soit sensiblement plus labiale. Toutes trois présentent en vue occlusale le même profil en demi-cercle avec un flan labial convexe et un flan lingual plan, sauf pour la cuspide *A1* dont le flanc lingual est caréné par une crête. En vue latérale, les trois cuspides s'élèvent verticalement mais la pente de leur flanc distal est

plus forte que la pente de leur flanc mésial. La cuspide *A1* présente trois crêtes. La crête distale est rectiligne en vue latérale, mais en vues occlusale et mésiale elle descend verticalement du sommet puis se courbe lingualemment et participe au mur distal du bassin secondaire. La deuxième crête, rectiligne en vues occlusale et mésiale, descend mésiolingualemment pour participer à la selle. La crête mésiale est rectiligne en vue occlusale, mais en vue latérale elle descend verticalement puis se courbe légèrement labialement. La cuspide *A2* présente deux crêtes. Une première crête, rectiligne en vue occlusale et convexe en vue latérale, part distolingualement du sommet. Une deuxième crête, plus longue que la précédente, rectiligne en vues occlusale et latérale, part mésiolingualemment du sommet. La cuspide *A3* présente aussi deux crêtes. Une première crête, rectiligne en vue occlusale et convexe en vue latérale, part distalement du sommet. Une deuxième crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, part mésialement du sommet. Cette crête atteint un bourrelet placé au coin mésiolingual de la cuspide *A3*. Ce spécimen a la particularité de présenter une petite cuspule à l'extrémité distale de la cuspide *A3*.

Labialement à la rangée *A*, la cuspide *AA1* est une petite cuspide à la base de la cuspide *A1*, sensiblement plus mésiale que cette dernière. La cuspide *AA2* est plus grande que la cuspide *AA1* et positionnée plus distalement que la cuspide *A3*. La cuspide *AA2* est jumelée à une autre cuspide qui se place devant la partie mésiale de l'encoche *A2-A3*.

La rangée *B* ne compte qu'une seule cuspide bien développée, la cuspide *B2*, suivie par une chaîne de quatre cuspides réduites, mais bien reconnaissables. La cuspide *B2* est de taille similaire à la cuspide *A2* et légèrement plus mésiale que la cuspide *A1*. La cuspide *B2* présente trois crêtes. La première, rectiligne en vue latérale, descend distalement puis se courbe labialement pour compléter le bord distal du bassin secondaire. La deuxième, rectiligne en vues occlusale et latérale, descend labio-mésiolabialement pour participer à la selle. La troisième descend mésialement pour rejoindre la chaîne de cuspides. La chaîne de cuspides est rectiligne en vue occlusale mais courbe en vue latérale, dessinant un creux dans le flanc lingual de la dent. Elle est prolongée par une crête basse qui rejoint l'extrémité mésiolinguale de la rangée *A*.

Variations :

Sur MNHN.F.SNP 141 W, la cuspide *AA2* est plus mésiale que le sommet de la cuspide *A3* est prolongée par un cingulum rejoignant la base de la cuspide *A2*. La cuspide *AA1* est associée à une cuspide accolée à la base distale de la cuspide *A2*.

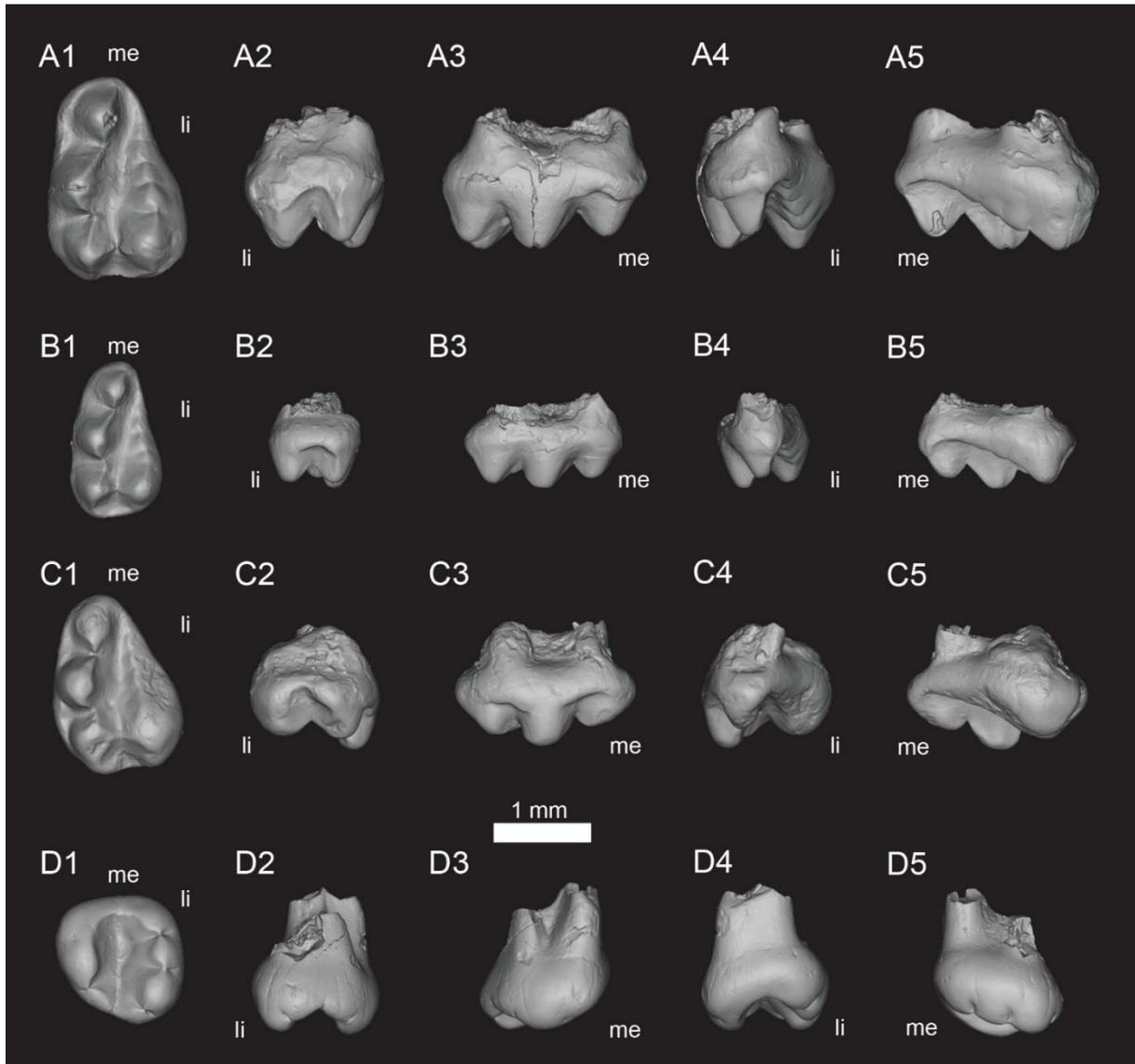


Figure 7. 41. Vues des modèles 3D des postcanines supérieures de l'ensemble 'Haramiya II' et d'une prémolariforme supérieure du groupe 9. **A-C**, Groupe 8 (A, MNHN.F.SNP 8 W ; B, MNHN.F.SNP 711 ; C, MNHN.F.SNP 224 W); **D**, groupe 9, MNHN.F.SNP 53 W. 1, vue occlusale ; 2, vue distale ; 3, vue labiale ; 4, vue mésiale ; 5, vue linguale. « me » indique l'extrémité mésiale ; « li » indique la face linguale.

Sur MNHN.F.SNP 8 W (Fig. 7.41.A), la cuspide AA2 est alignée labiolinguale avec le sommet de la cuspide A3 et est prolongée par un cingulum rejoignant la base de la cuspide A2. Il n'y a pas d'élément supplémentaire labialement à la cuspide A1 et à l'encoche A1-A2.

Usure :

MNHN.F.SNP 708 :

Le spécimen présente de faibles signes d'usure, principalement sur les flancs labial et lingual de la rangée B.

MNHN.F.SNP 141 W :

Les sommets des cuspides sont arrondis par l'usure. La cuspide *A1* porte une facette d'usure linguo-mésiolinguale « très penchée ». Le flanc mésiolingual de la cuspide *A2* semble remodelé par l'usure.

MNHN.F.SNP 8 W :

Faibles signes d'usure.

Morphotype MNHN.F.SNP 711 (Figs. 7.41.B-C, 7.42)

Ce morphotype de postcanine supérieure se distingue par une rangée *B* où seule la cuspide *B2* est développée, s'arrêtant sous la cuspide *A3*, rectiligne, et un sillon central fermé.

Matériel rapporté :

MNHN.F.SNP 81 L, MNHN.F.SNP 86 W, MNHN.F.SNP 224 W (Fig. 7.41.C), MNHN.F.SNP 379 W, MNHN.F.SNP 390 W, MNHN.F.SNP 440 W

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 711 (Figs. 7.41.B, 7.42) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un sillon central. La rangée labiale *A* est plus longue que la rangée linguale *B* qui ne compte qu'une seule cuspide. Le sillon est délimité distalement par la selle reliant les cuspides *A1* et *B2* et mésialement par une crête basse reliant les rangées *A* et *B*. Le sillon descend et s'étrécit de l'extrémité distale vers l'extrémité mésiale. Les cuspides *A1*, et *B2* suggèrent un bassin secondaire ouvert distalement.

La rangée *A* compte trois cuspides. Les trois cuspides sont de taille similaire bien que la cuspide *A2* soit sensiblement plus grande et la cuspide *A3* sensiblement moins haute. Elles sont alignées mésiodistalement, bien que la cuspide *A2* soit sensiblement plus labiale. Toutes trois présentent en vue occlusale le même profil en demi-cercle avec un flan labial convexe et un flan lingual plan, sauf pour la cuspide *A1* dont le flanc lingual est caréné par une crête. En vue latérale, les trois cuspides s'élèvent verticalement mais la pente de leur flanc distal est plus forte que la pente de leur flanc mésial. La cuspide *A1* présente trois crêtes. La crête distale est rectiligne en vue latérale, mais en vues occlusale et mésiale elle descend

verticalement du sommet puis se courbe lingualemment et participe au mur distal du bassin secondaire. La deuxième crête, rectiligne en vues occlusale et mésiale, descend mésiolingualemment pour participer à la selle. La crête mésiale est rectiligne en vue occlusale, mais en vue latérale elle descend verticalement puis se courbe légèrement labialement. La cuspide *A2* présente deux crêtes. Une première crête, rectiligne en vue occlusale et convexe en vue latérale, part distolingualement du sommet. Une deuxième crête, plus longue que la précédente, rectiligne en vues occlusale et latérale, part mésiolingualemment du sommet. La cuspide *A3* présente aussi deux crêtes. Une première crête, rectiligne en vue occlusale et convexe en vue latérale, part distalement du sommet. Une deuxième crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, part mésialement du sommet. Cette crête atteint un bourrelet placé au coin mésiolingual de la cuspide *A3*.

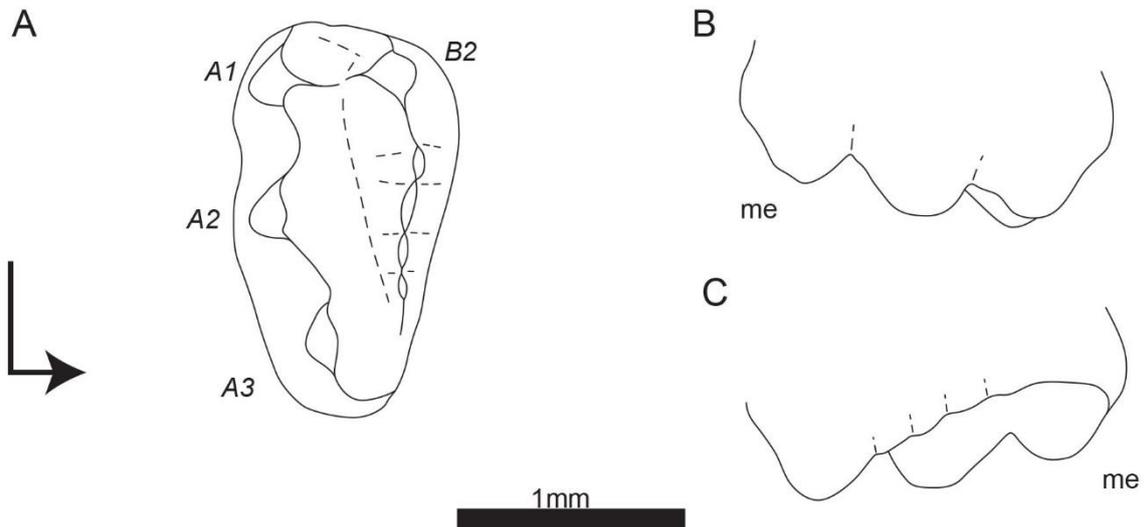


Figure 7. 42. Dessins schématiques de la postcanine supérieure MNHN.F.SNP 711 ('Haramiya II', groupe 8) en vues occlusale (A), labiale (B) et linguale (C). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour les vues labiale et linguale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

Il n'y a pas de éléments labiaux à la rangée *A*.

La rangée *B* ne compte qu'une seule cuspide bien développée, la cuspide *B2*, suivie par une chaîne de quatre cuspides réduites. La cuspide *B2* est de taille similaire à la cuspide *A2* et légèrement plus mésiale que la cuspide *A1*. La cuspide *B2* présente trois crêtes. La première, rectiligne en vue latérale, descend distalement puis courbe labialement pour compléter le bord distal du bassin secondaire. La deuxième, rectilignes en vues occlusale et latérale, descend labio-mésiolabialement pour participer à la selle. La troisième descend mésialement pour rejoindre la chaîne de cuspides. La chaîne de cuspides est rectiligne en vues

occlusale et latérale. Elle est prolongée par une crête basse qui rejoint l'extrémité mésiolinguale de la rangée A.

Variations :

Sur MNHN.F.SNP 379 W, une cuspide AA2 se place un plus mésialement que la cuspide A3 et se prolonge par un cingulum qui atteint la base de la cuspide A2. L'encoche A1-A2 est soulignée par un cingulum labial. Il y a un renflement à l'emplacement d'une potentielle cuspide B1. La chaîne de cuspides compte 5 ou 6 éléments. Le renflement à l'extrémité mésiolinguale de la rangée A est plus développé et est séparé de la cuspide A3 par un faible sillon.

Sur MNHN.F.SNP 390 W, la cuspide AA2 et le cingulum associé sont plus développés que sur MNHN.F.SNP 379 W. L'encoche A1-A2 est soulignée par un cingulum labial qui se termine par un petit renflement à la position d'une potentielle cuspide AA1. Une cuspide est intercalée entre les cuspides A1 et A2.

Sur MNHN.F.SNP 86 W, il n'y a pas de différence importante par rapport à MNHN.F.SNP 711.

Sur MNHN.F.SNP 224 W (Fig. 7.41.C) et MNHN.F.SNP 440 W, les encoches A1-A2 et A2-A3 sont soulignées labialement par un cingulum.

Sur MNHN.F.SNP 81 L, les encoches A1-A2 et A2-A3 sont soulignées labialement par un cingulum en V. La cuspide B2 est plus haute que la cuspide A2.

Usure :

MNHN.F.SNP 711 :

Les sommets des cuspides sont légèrement usés. Une possible facette d'usure est présente sur le flanc mésiolabial de la cuspide B2 et le flanc mésiolingual de la cuspide A2.

MNHN.F.SNP 379 W :

Le sommet de la cuspide A1 porte une facette d'usure disto-distolabiale « peu penchée ». Le sommet de la cuspide A2 porte une facette d'usure « horizontale ». Le sommet de la cuspide A3 porte une facette d'usure mésiolinguale « peu penchée ». Le sommet de la cuspide B2

porte une facette d'usure « horizontale » et son flanc labial une facette d'usure labio-mésiolabiale « penchée ». La chaîne de cuspides porte des traces d'usure sur son flanc lingual avec de possibles stries d'usure.

MNHN.F.SNP 390 W :

La cuspide A3 est en grande partie usée par une facette d'usure mésiolinguale « penchée ». Le flanc lingual de la cuspide A2 semble porter des traces d'usure. Les flancs mésiolinguaux des cuspides A1 et B2 et le flanc mésiolabial de la cuspide B2 portent des traces d'usure. La chaîne de cuspides est usée par une facette d'usure linguale « penchée » concave face à la cuspide A2.

MNHN.F.SNP 86 W :

Le sommet de la cuspide A1 porte une facette d'usure disto labiale « peu penchée ». Le sommet de la cuspide A2 porte une facette d'usure « horizontale ». Les sommets des cuspides A3 et B2 sont arrondis par l'usure. Les flancs lingual et labial de la rangée B et le flanc lingual de la rangée A portent des traces d'usure.

MNHN.F.SNP 224 W :

La cuspide A1 est en partie usée par une facette d'usure distolinguale « penchée » et porte une facette d'usure mésiolabiale « très penchée ». Le sommet de la cuspide A2 est arrondi par l'usure. Le sommet de la cuspide A3 porte une facette d'usure mésiolinguale « penchée ». Le sommet de la cuspide B2 est arrondi. La chaîne de cuspides est en partie usée par une facette d'usure linguale « très penchée » concave.

MNHN.F.SNP 440 W :

Le sommet de la cuspide A1 porte une facette d'usure disto-distolabiale « horizontale ». Le sommet de la cuspide A2 porte une facette d'usure mésiale « horizontale ». Le sommet de la cuspide A3 porte une facette d'usure mésiolinguale « peu penchée ». Le sommet de la cuspide B2 porte une faible facette d'usure linguale « horizontale ».

MNHN.F.SNP 81 L :

Le sommet de la cuspide A1 porte une facette d'usure mésiolinguale « penchée ». La cuspide A2 porte une facette d'usure mésiale « horizontale » sur son sommet et semble porter une facette d'usure linguale « très penchée » sur son flanc mésiolingual. Le sommet de la cuspide

A3 porte une facette d'usure linguale « peu penchée ». Le sommet de la cuspide *B2* porte une petite facette d'usure linguale « peu penchée ». La chaîne de cuspides est trop abîmée pour permettre une description de l'usure.

Prémolariformes supérieures (Figs. 7.41.D, 7.43-45)

Cet ensemble regroupe des spécimens dont certains avaient été décrits par Sigogneau-Russell (1989a) dans une catégorie « dents de morphologie particulière ». Ces spécimens ont été rassemblés ici car ils ressemblent aux prémolariformes supérieures connues chez les autres haramiyides. Cet ensemble ne contient qu'un seul groupe morphologique, le groupe 9, qui se caractérise par des ranges courbes se rejoignant aux deux extrémités, délimitant un bassin ovale et comportant de une à quatre cuspides. Les morphotypes sont définis par le nombre de cuspides dans les rangée *A* et *B*.

Groupe 9 (Figs. 7.41.D, 7.43-45)

Voir paragraphe précédent

Morphotype MNHN.F.SNP 60 W (Fig. 7.43)

Ce morphotype de prémolariforme supérieure se distingue par une rangée *A* à une cuspide et une rangée *B* à trois cuspides.

Matériel rapporté :

MNHN.F.SNP 862

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 60 W (Fig. 7.43) :

L'orientation de ce spécimen est difficile, en partie parce qu'une partie de la couronne est trop abîmée. La description est basée sur l'orientation jugée la plus plausible par comparaison avec les autres spécimens.

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides. La rangée labiale *A* est plus courte que la rangée linguale *B*. Ces deux rangées sont connectées aux extrémités mésiale et distale de la dent, délimitant un bassin central. La dent étant abîmée mésialement aux cuspides *A2* et *B3*, le bassin en lui-même ne peut être décrit.

La rangée *A* ne compte qu'une seule cuspide, la cuspide *A2*. La cuspide *A2* est la plus grande cuspide de la dent, en particulier en longueur et en largeur. Elle porte deux crêtes, rectilignes en vue latérale. Une crête descend distalement du sommet puis se courbe rapidement lingualement. La deuxième crête par mésialement sur une plus grande longueur que la crête mésiale puis se courbe aussi lingualement. Il est possible qu'une petite cuspide *A3* ait été présente.

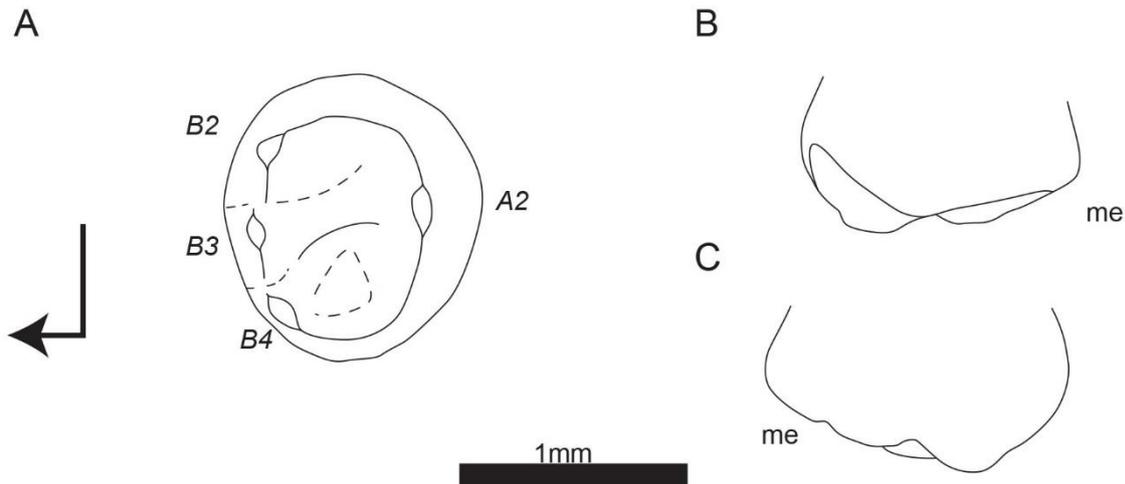


Figure 7. 43. Dessins schématiques de la prémolariforme supérieure MNHN.F.SNP 60 W (groupe 9) en vues occlusale (A), labiale (B) et linguale (C). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour les vues labiale et linguale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspidés.

La rangée *B* compte trois cuspidés. La cuspide *B2* est la plus mésiale de la dent. Elle est nettement moins longue et moins large et sensiblement moins haute que la cuspide *A2*. La cuspide *B2* dévie distolabiale de l'axe mésiodistal de la dent. Elle porte deux crêtes. Une crête descend distolabiale du sommet puis se courbe labialement pour rejoindre la crête mésiale de la cuspide *A2*. La deuxième crête descend mésialement pour rejoindre la cuspide *B3*. L'encoche *B2-B3* est alignée labiolinguale avec le sommet de la cuspide *A2*. La cuspide *B3* est plus petite que la cuspide *B2* et alignée avec l'axe mésiodistal de la dent. Il semble qu'une cuspide *B4*, plus petite que la cuspide *B3* soit présente mais la dent est trop abîmée pour la décrire précisément. Son sommet aurait été plus ou moins aligné avec la courbure de la crête mésiale de la cuspide *A2*. Une crête mésiale, courbée labialement pour rejoindre la crête mésiale de la cuspide *A2*, complète la rangée *B*.

Variations :

MNHN.F.SNP 862 :

Un petit bassin secondaire est présent distalement à la selle formée par les crêtes mésiales des cuspides *A2* et *B2*. La cuspide *A2* dévie distolingualement de l'axe mésiodistal de la dent. La cuspide *A3* est présente. Elle est la plus petite cuspide de la dent et dévie mésiolingualement de l'axe mésiodistal de la dent. Elle porte une crête mésiolinguale rectiligne en vue occlusale. La cuspide *B2* est la plus grande cuspide de la dent. Elle dévie distolabialement de l'axe mésiodistal de la dent en formant un angle d'environ 65-70°. La cuspide *B3* est sensiblement plus grande que la cuspide *A3*. La cuspide *B4* est plus grande que la cuspide *B3* et est plus éloignée d'elle que la cuspide *B3* ne l'est de la cuspide *B2*. Elle dévie mésiolabialement de l'axe mésiodistal de la dent en formant un angle d'environ 65-70°.

Cette dent peut être interprétée dans une orientation alternative par inversion de l'axe labiolingual. Les changements par rapport à la description sont essentiellement l'inversion des rapports de taille entre les cuspides *A2* et *B2* d'un part et les cuspides *A3* et *B3* d'autre part.

Usure :

MNHN.F.SNP 60 W :

A l'exception d'une grande cavité occupant la moitié mésiale du bassin, qui peut être interprétée comme une zone de contact, et les sommets des cuspides arrondis par l'usure, il n'y a pas de traces d'usure.

Morphotype MNHN.F.SNP 219 W (Fig. 7.44)

Ce morphotype de prémolariforme supérieure se distingue par une rangée *A* à trois cuspides et une rangée *B* à deux cuspides.

Matériel rapporté :

MNHN.F.SNP 712

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 219 W (Fig. 7.44) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides. La rangée labiale *A* est plus courte que la rangée linguale *B*. Ces deux rangées sont connectées aux extrémités mésiale et distale de la dent, délimitant un bassin central descendant mésialement.

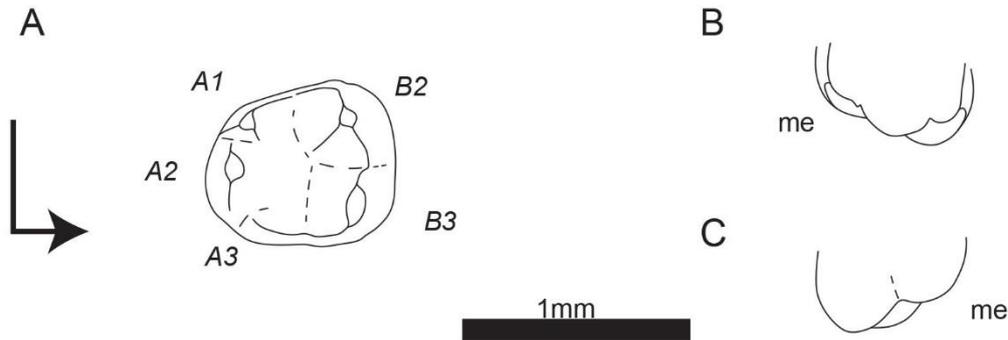


Figure 7. 44. Dessins schématiques de la prémolariforme supérieure MNHN.F.SNP 219 W (groupe 9) en vues occlusale (A), labiale (B) et linguale (C). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour les vues labiale et linguale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspidés.

La rangée *A* compte trois cuspidés. La cuspide *A1* présente un flanc mésial et un flanc mésiolingual plans et un étroit flanc distolingual creux. Les flancs distal et labial de la cuspide forment une même courbe. Le sommet de la cuspide *A1* est le plus distal de la dent. Elle porte une crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, descendant lingualemment pour participer à la selle. L'extrémité mésiale de la cuspide est cassée. La cuspide *A2* est beaucoup plus grande et est sensiblement plus linguale que la cuspide *A1*. Son sommet est déplacé distalement par rapport à sa base. Son flanc lingual est moins convexe que son flanc labial. Elle porte deux crêtes. Une crête, rectiligne en vue occlusale et sensiblement convexe en vue latérale, descend distalement avec une pente presque verticale. Cette crête se termine labialement au sommet de la cuspide *A1*. La deuxième crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, descend mésiolingualement du sommet. La cuspide *A3* est positionnée à la même hauteur et alignée mésiodistalement avec la cuspide *A1*. La cuspide *A3* est plus petite que la cuspide *A1*, en particulier en hauteur (peut-être à cause de l'usure). Elle porte une crête mésiolinguale participant au mur du bassin.

La rangée *B* compte deux cuspidés. La cuspide *B2* est plus longue et plus large que la cuspide *A2* mais est subégale en hauteur. Son sommet est plus mésial que celui de la cuspide *A1* mais sa base s'étend plus loin distalement. Elle dévie distolabialement de l'axe mésiodistal de la dent. Elle porte deux crêtes et une carène. Une crête, rectiligne en vue distale, descend distolabialement du sommet puis se courbe labialement pour participer à la selle. L'autre crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, descend mésiolingualement du sommet. La carène, rectiligne en vue occlusale et distale, descend mésiolabialement du sommet jusqu'au fond du bassin. L'encoche *B2-B3* est alignée labiolingualement avec le sommet de la cuspide *A2*. La cuspide *A3* est plus petite que les cuspidés *A2* et *B2* mais plus grande que les cuspidés *A1* et *A3*. Elle est sensiblement plus labiale et positionnée plus bas que la cuspide *B2*. Elle

dévie mésiolabiale de l'axe mésiodistal de la dent. Elle porte une crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, descendant mésiolabiale jusqu'à une crête basse, orientée labiolingualement, constituant le mur du bassin.

Variations :

MNHN.F.SNP 712 :

La cuspide *A1* est réduite. La cuspide *A3* est plus développée. La cuspide *B2* est plus étroite et présente une rotation plus importante. D'autres différences posent des problèmes d'interprétation. Une petite cuspule est positionnée juste mésialement à la cuspide *B2*. Cependant, elle peut être un artefact dû à l'altération du flanc lingual de la cuspide *B2* et de la grande cuspide mésiale à la cuspule (interprétée comme *B3* sur MNHN.F.SNP 219 W). De plus, la crête labiolinguale est plus développée que sur MNHN.F.SNP 219 W est peut-être vue comme les prémices d'une cuspide. Ces éléments peuvent être interprétés de trois manières : (i) il ne s'agit que de variations individuelles par rapport au spécimen MNHN.F.SNP 219 W ; (ii) la cuspule est une cuspide *B3* très réduite et la cuspide la suivant mésialement est une cuspide *B4* développée ; (iii) la cuspide mésiale est la cuspide *B3* et le développement de la crête annonce la mise en place de la cuspide *B4*.

Usure :

MNHN.F.SNP 219 W :

La cuspide *A1* porte une faible facette d'usure distolinguale « penchée ». Le sommet de la cuspide *A2* porte une facette d'usure « horizontale ». La cuspide *A3* semble porter une facette d'usure mésiolinguale « penchée ». Le sommet de la cuspide *B2* est arrondi par l'usure. La cuspide *B3* porte une facette d'usure mésiale « peu penchée » associée à une facette d'usure linguale « penchée ».

MNHN.F.SNP 712 :

Les sommets des cuspides sont arrondis par l'usure.

Morphotype MNHN.F.SNP 53 W (Figs. 7.41.D, 7.45)

Ce morphotype de prémolariforme supérieure se distingue par une rangée *A* à deux cuspides et une rangée *B* à quatre cuspides.

Matériel rapporté :

MNHN.F.SNP 2 W, MNHN.F.SNP 190 W

Mesures : voir tableau 7.4.

Description de MNHN.F.SNP 219 W (Figs. 7.41.D, 7.45) :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides. La rangée labiale *A* est plus courte que la rangée linguale *B*. Ces deux rangées sont connectées aux extrémités mésiale et distale de la dent, délimitant un bassin central descendant mésialement.

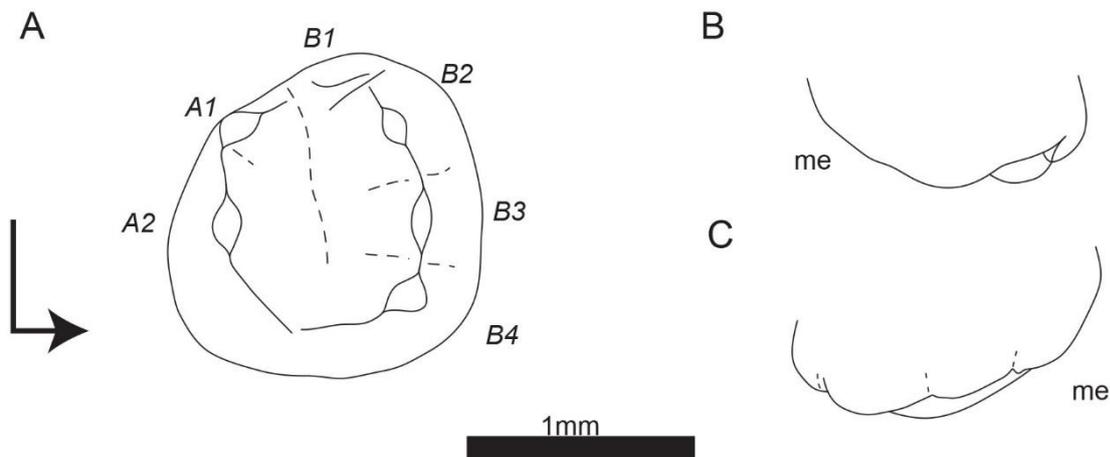


Figure 7. 45. Dessins schématiques de la prémolariforme supérieure MNHN.F.SNP 53 W (groupe 9) en vues occlusale (A), labiale (B) et linguale (C). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale de la vue occlusale. Le label « me » indique l'extrémité mésiale pour les vues labiale et linguale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

La rangée *A* compte deux cuspides. La cuspide *A1* dévie distolingualement selon un angle d'environ 65-70° de l'axe mésiodistal de la dent. La cuspide *A2* est plus labiale que la cuspide *A1*. Elle est la plus grande cuspide de la dent. Elle porte deux crêtes. Une crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, descend distalement pour rejoindre la cuspide *A1*. L'autre crête, nettement plus longue que la précédente, descend mésialement du sommet, selon une pente moins forte, puis se courbe lingualement pour participer au mur du bassin. Le flanc mésial de la cuspide *A2* est gonflé sous la partie de la crête orientée mésiodistalement. Ce trait peut correspondre à une cuspide *A3* dont la base aurait commencé à se former mais dont le sommet ne se serait pas encore différencié de la crête de la cuspide *A2*.

La rangée *B* compte 4 cuspides. La cuspide *B1* est la plus petite cuspide de la dent. Elle est plus distale que la cuspide *B1* et plus labiale que toutes les autres cuspides de la rangée *B*. Elle est positionnée presque à la perpendiculaire de l'axe mésiodistal de la dent,

7. *Thomasia*

fermant l'extrémité distale du bassin avec la cuspide *A1*. La cuspide *B2* est moins longue et moins large que la cuspide *A2*, mais est subégale en hauteur. Elle dévie distolabiale de l'axe mésiodistal de la dent. Elle est alignée labiolingualement avec l'encoche *A1-A2*. Elle porte une faible crête distolabiale qui rejoint la cuspide *B1* et une crête mésiolinguale qui rejoint la cuspide *B3*, toutes deux rectilignes en vues occlusale et latérale. La cuspide *B3* est plus petite, positionnée plus bas et plus linguale que la cuspide *B2*. Elle est alignée labiolingualement avec la cuspide *A2*. Elle porte une crête mésiale et une crête distale, rectilignes en vues occlusale et latérale et alignées mésiodistalement. La cuspide *B4* est plus petite et positionnée plus bas que la cuspide *B3*. Elle est alignée mésiodistalement avec la cuspide *B2*. Elle dévie mésiolabiale de l'axe mésiodistal de la dent. Elle porte deux crêtes, rectilignes en vues occlusale et latérale. Une crête, croute, part distolingualement du sommet. L'autre crête, nettement plus longue, descend mésiolabiale du sommet pour participer au mur du bassin.

Variations :

MNHN.F.SNP 2 W :

La cuspide *A1* est moins allongée, ainsi que la cuspide *B1*. Il y a une selle formée par une crête mésiolinguale de la cuspide *A1* et une crête distolabiale, courbée distalement, de la cuspide *B2*. La cuspide *B4* est moins développée. Les cuspides ont une forme générale plus circulaire, plutôt que allongée sur MNHN.F.SNP 53 W. Le mur du bassin est bas. Une petite cuspule se développe sur le bord labial de la dent, légèrement mésialement au sommet de la cuspide *A2*. Cette cuspule est associée à une crête, légèrement courbée mésialement en vue labiale, s'arrêtant à mi-hauteur de la cuspide *A2*. La crête mésiale de la cuspide *A2* présente trois segments avec une courte partie mésiale au départ du sommet, une partie mésiolinguale face à la cuspide *B3* et une part plus linguale face à la cuspide *B4*.

MNHN.F.SNP 190 W :

La cuspide *A1* est nettement plus développée avec un flanc mésial et un flanc mésiolingual plans et un flanc labial et un flanc distal formant un même courbe. La présence de la cuspide *A3* est plus nette mais elle n'a pas de sommet (la pente de la crête mésiale de la cuspide *A2* est constante en vue latérale). La cuspide *B1* est réduite à un renflement de la base de la cuspide *B2*.

Usure :

MNHN.F.SNP 53 W :

Les cuspides sont arrondies par l'usure.

MNHN.F.SNP 190 W :

La cuspide *A1* porte une facette d'usure distolabiale « peu penchée ». Le sommet de la cuspide *A2* porte une facette d'usure « horizontale ». Le sommet de la cuspide *B2* porte une facette d'usure « horizontale ». Le sommet de la cuspide *B3* porte une facette d'usure mésiolinguale « peu penchée ». La cuspide *B4* semble porter une facette d'usure mésio-mésiolinguale « peu penchée ».

Commentaires sur le matériel rapporté à 'Thomasia conservé à l'IRSNB :

Dans les collections de l'IRSNB, 153 spécimens de 'Thomasia' ont été observés au début de l'étude et ont permis de définir une première série de 27 morphotypes (voir 7.2.1. Matériel, plus haut). Parmi ceux-ci, 24 spécimens ont été dessinés. Cependant, ces dessins et les notes prises sur place sont insuffisants pour intégrer ces spécimens aux morphotypes définis plus haut mais permettent de les rapprocher des groupes morphologiques (Tab. 7.5).

7.4. Comparaison

7.4.1. Molariformes inférieures

La morphologie des molariformes inférieures de 'Thomasia' ressemble à celle des molariformes inférieures de *Haramiyavia* (Jenkins *et al.*, 1997). Les différences tiennent essentiellement à la présence de quatre cuspides dans la rangée *a* et une cuspide *b1* plus développée chez *Haramiyavia*. La comparaison avec *Megaconus* est difficile en raison d'une courte description originale et d'une unique vue occlusale, mais les deux morphologies semblent assez proches avec un plus grand nombre de cuspides dans la rangée *a* de *Megaconus* (Zhou *et al.*, 2013 : Fig. 2e). Les molariformes inférieures de 'Thomasia' sont nettement différentes de celles de *Shenshou* qui présente une cuspide *a1* déplacée médialement (Bi *et al.*, 2014). La différence s'accroît en comparaison avec *Xianshou* où le déplacement de la cuspide *a1* est plus important et la rangée *a* compte quatre cuspides (Bi *et al.*, 2014 : Fig. 2d). Cette différence est encore plus importante en comparaison avec *Arboroharamiya* qui présente le déplacement de la cuspide *a1* et un minimum de sept cuspides dans la rangée *a* (Zheng *et al.*, 2013 : Fig. 2a ; Meng *et al.*, 2014).

Tableau 7. 5. Postcanines de ‘*Thomasia*’ conservées à l’IRSNB (Bruxelles, Belgique) classées en fonction des ensembles et groupes morphologiques définis dans cette étude.

Morphotype 1989	Morphotype 2015	Numéro
‘ <i>Thomasia</i> I’		RAS 6 FW, RAS 22 FW, RAS 29 FW, RAS 82 FW, RAS 99 FW, RAS 601 W, RAS 892, RAS 889, RAS 893, RAS 8 G, RAS 24 G, RAS 43 G, RAS 65 G, RAS 67 G, RAS 83 G, RAS 709 W, RAS 713 W, RAS 726 W, RAS 733 W, RAS 736 W, RAS 757 W, RAS 819 W, RAS 837 W, RAS 763 W, RAS 852 W, RAS 830 W, RAS 860 W, RAS 880 W, RAS 932 W, RAS 937 W, RAS 963 W, RAS 16 FW, RAS 26 FW, RAS 710 W, RAS 750 W, RAS 761 W, RAS 853 W, RAS 854 W, RAS 5 FW, RAS 75 W, RAS 28 G, RAS 707 W, RAS 720 W, RAS 745 W, RAS 842 W, RAS 930 W, RAS 942 W, RAS 943 W, RAS 971 W, RAS 979, RAS 21 FW, RAS 715 W
	Groupe 1	RAS 114 FW
	Groupe 2	RAS 4 FW, RAS 745 W, RAS 812, RAS 889, RAS 734 W, RAS 740 W, RAS 748 W, RAS 751 W, RAS 818 W, RAS 823 W, RAS 828 W, RAS 849 W, RAS 811 W, RAS 817 W, RAS 876 W, RAS 957 W, RAS 966 W, RAS 81 G, RAS 703 W, RAS 728 W
‘ <i>Thomasia</i> II’	Groupe 3	RAS 2 FW, RAS 96 FW, RAS 120 FW
	Groupe 4	RAS 111 FW, RAS 730 W, RAS 10 FW, RAS 602 W, RAS 934 W, RAS 59 G, RAS 950 W, RAS 747 W
‘ <i>Haramiya</i> I’	Groupe 5	
	Groupe 6	RAS 1 FW, RAS 91 FW, RAS 107 FW, RAS 629 FW, RAS 3 G, RAS 11 G, RAS 12 G, RAS 41 G, RAS 749 W, RAS 838 W, RAS 871 W, RAS 951 W, RAS 965 W, RAS 968 W, RAS 13 G, RAS 15 G, RAS 712 W, RAS 716 W, RAS 721 W, RAS 742 W, RAS 743 W, RAS 753 W, RAS 834 W, RAS 792 W, RAS 885 W
‘ <i>Haramiya</i> Ibis’	Groupe 7	RAS 7 FW, RAS 13 FW, RAS 20 FW, RAS 97 FW, RAS 105 FW, RAS 125 FW, RAS 895, RAS 20 G, RAS 758 W, RAS 797 W, RAS 864 W, SNP 879 C, RAS 931 W, RAS 933 W, RAS 970 W, RAS 65 FW, RAS 88 FW, SNP 650 W, RAS 890 W, RAS 865 W, RAS 14 FW, RAS 884, RAS 731 W
‘ <i>Haramiya</i> II’	Groupe 8	RAS 609 FW, RAS 887, RAS 898, RAS 718 W, RAS 719 W, RAS 722 W, RAS 756 W, RAS 845 W, RAS 784 W, RAS 812 W, RAS 83 G, RAS 729 W, RAS 856 W, RAS 984 W, RAS 714 W
« Sans équivalent »	Groupe 9	RAS 12 FW, RAS 888, RAS 899, RAS 944 W, RAS 19 FW, RAS 958 W

7.4.2. *Prémolariformes inférieures*

La morphologie la plus proche des prémolariformes inférieures de ‘*Thomasia*’ se retrouve sur la prémolariforme inférieure de *Shenshou* (Bi *et al.*, 2014 : Fig. 2d). Les prémolariformes inférieures de *Arboroharamiya* et *Xianshou* sont par contre relativement différentes. Chez ces deux genres, les cuspides des rangées *a* et *b* ne sont pas aussi clairement établies, la partie postérieure de la dent étant un bassin entouré par deux crêtes portant quelques petites cuspides (Zheng *et al.*, 2013 ; Meng *et al.*, 2014 ; Bi *et al.*, 2014). Cette différence semble aussi valable

pour la comparaison entre ‘*Thomasia*’ et *Megaconus* mais la courte description et l’unique vue occlusale ne permettent pas de détailler la comparaison (Zhou *et al.*, 2013 : Fig. 2e). La différence est plus marquée avec *Haramiyavia* où les prémolariformes inférieures ne portent qu’une seule rangée de cuspides, voire une seule cuspide pour les plus antérieures (Jenkins *et al.*, 1997). En revanche, Butler (2000) a comparé les prémolariformes de ‘*Thomasia*’ avec la première molariforme inférieure de *Haramiyavia*, où la rangée *b* est essentiellement distale par rapport à la cuspide *a1*, ce qui rapproche aussi la première molariforme inférieure de *Haramiyavia* de la prémolariforme inférieure de *Shenshou*.

7.4.3. *Molariformes supérieures*

La morphologie des molariformes supérieures de ‘*Thomasia*’ ressemble beaucoup à celle des molariformes supérieures de *Haramiyavia* (Jenkins *et al.*, 1997). Les principales différences tiennent au développement des éléments *AA*, plus important sur *Haramiyavia*. Les molariformes supérieures de *Megaconus* ressemblent aux molariformes supérieures de ‘*Thomasia*’ par la forme générale des rangées mais diffèrent essentiellement par la présence d’une troisième rangée et des cuspides de forme pyramidale (Zhou *et al.*, 2013). Les molariformes supérieures de *Arboroharamiya*, *Shenshou* et *Xianshou* diffèrent des molariformes supérieures de ‘*Thomasia*’ par la forme des rangées avec une rangée *A* dominée par deux grandes cuspides, respectivement mésiale et distale, séparées par une série de cuspides réduites, et une rangée *B* où la plus grande cuspide est au milieu de la série (Zheng *et al.*, 2013 ; Meng *et al.*, 2014 ; Bi *et al.*, 2014).

7.4.4. *Prémolariformes supérieures*

Megaconus (Zhou *et al.*, 2013), *Arboroharamiya* (Zheng *et al.*, 2013 ; Meng *et al.*, 2014), *Shenshou* (Bi *et al.*, 2014) et *Xianshou* (Bi *et al.*, 2014) montrent des prémolariformes supérieures basées sur un même plan général : la couronne, de contour occlusal relativement circulaire, porte deux rangées de cuspides plus ou moins reliées aux extrémités mésiale et distale qui entourent un bassin également circulaire. Cette morphologie correspond à certains spécimens décrits par Sigogneau-Russell (1989a) comme « dents de morphologie particulière » et rassemblés ici, avec d’autres spécimens dans le groupe 9 (Tableau 7.3). La morphologie décrite par Sigogneau-Russell (1989a) sous ‘*Haramiya II*’, avec une rangée *B* ne portant qu’une cuspide *B2* bien développée suivie par une crête portant quelques petites cuspides et s’arrêtant face à la cuspide *A3*, qu’elle avait interprétée comme de possibles

prémolaires supérieures, demeure inédite chez les haramiyides. Les prémolariformes supérieures de *Haramiyavia* sont inconnues (Jenkins *et al.*, 1997).

7.5. Discussion

7.5.1. Le genre '*Thomasia*' à Saint-Nicolas-de-Port

7.5.1.1. Variations morphologiques non-décrites

Les différents niveaux de regroupements morphologiques présentés plus haut décrivent une grande partie de la variation observée dans le matériel de Saint-Nicolas-de-Port. Cependant, la définition de morphotype nécessite de faire des choix entre les caractères. Certaines variations sont donc décrites dans les descriptions de spécimens mais n'ont pas été reprises dans la définition des morphotypes et des groupes morphologiques. C'est le cas, par exemple, pour les variations dans la forme de certaines crêtes, dans les positions relatives des cuspides et la taille de la cuspide *bI/BI*. Ces caractères n'ont pas été retenus dans les morphotypes car ils ont été considérés comme reflétant d'abord des variations individuelles. La cuspide *bI/BI* fait un peu exception. En effet, la variation de taille de cette cuspide peut être interprétée comme liée au locus, comme chez *Haramiyavia* où elle grandit distalement sur les molariformes inférieures (Jenkins *et al.*, 1997) et comme la variation du nombre de cuspides dans la rangée *b* (voir 7.5.3.1. La série des postcanines chez '*Thomasia*', plus bas). Toutefois, cette cuspide reste très variable entre des spécimens pouvant être considérés comme appartenant au même loci (voir 7.5.3.1. La série des postcanines chez '*Thomasia*', plus bas), ce qui montre qu'elle varie probablement entre individus. D'autres variations ne sont pas décrites. Ainsi, la hauteur du mur du bassin ou la forme du fond du bassin n'ont pas été décrites car une formalisation pertinente n'a pas pu être proposée dans les délais. Enfin, une description détaillée n'ayant été réalisée que pour une sélection de spécimens (35 descriptions contre 148 spécimens), une partie de la variation reste *de facto* non décrite.

7.5.1.2. Apports de la morphométrie

Le tableau 7.4 regroupe l'ensemble des mesures relevées sur les spécimens de Saint-Nicolas-de-Port (voir Chapitre 3). La figure 7.46 montre la distribution des spécimens en fonction de leur longueur mésiodistale et de leur largeur labiolinguale. Les figures 7.47.A et 7.47.B montrent la même distribution mais sont respectivement limitées à '*Thomasia* I' et '*Thomasia* II'. Ces figures illustrent des variations de taille entre les spécimens qui sont cohérentes avec

les morphotypes décrits plus haut. Ces différences ont été testées par le test de Wilcoxon car seuls deux regroupements ('Thomasia I' et le groupe 2) dépassent la limite des trente individus autorisant l'usage du test-t de Student (Poinsot 2005) (Tab. 7.6).

Tableau 7. 6. Comparaisons statistiques des moyennes par le test de Wilcoxon des dimensions des postcanines de 'Thomasia' de Saint-Nicolas-de-Port (Trias supérieur, France). Dans chaque cellule, la première ligne donne la valeur du test et la seconde ligne la valeur p pour le test (seuil = 0,005), * indique un résultat statistiquement significatif. L'hypothèse alternative est « true location shift is not equal to 0 »

Couples testés	Longueur	Largeur	Couples testés	Longueur	Largeur
'Thomasia I' / 'Thomasia II'	621,5	898,5	'Haramiya I' / 'Haramiya II'	156	306
	0,2264	2,585 e-06*		0,4831	0,0002613*
'Thomasia I' / 'Haramiya I'	503	86,5	'Haramiya I' / 'Haramiya Ib'	341,5	280,5
	0,7117	1,852 e-07*		2,744 e-06*	0,003661*
'Thomasia I' / 'Haramiya Ib'	834,5	216	'Haramiya Ib' / 'Haramiya II'	17,5	226,5
	1,414 e-06*	0,0005133*		2,075 e-06*	0,1839
Groupe 1 / Groupe 2	132,5	121,5	Groupe 1 / Groupe 2	54	50
	0,827	0,5741		0,001243*	0,009324*
Groupe 2 / Groupe 3	239	223	Groupe 4 / Groupe 5	11	27
	9,023 e-05*	0,000733*		0,002476*	0,05875
Groupe 9 / 'Haramiya I'	0,5	24	Groupe 9 / 'Haramiya Ib'	23,5	47,5
	0,000356*	0,03853*		0,03565	0,5667

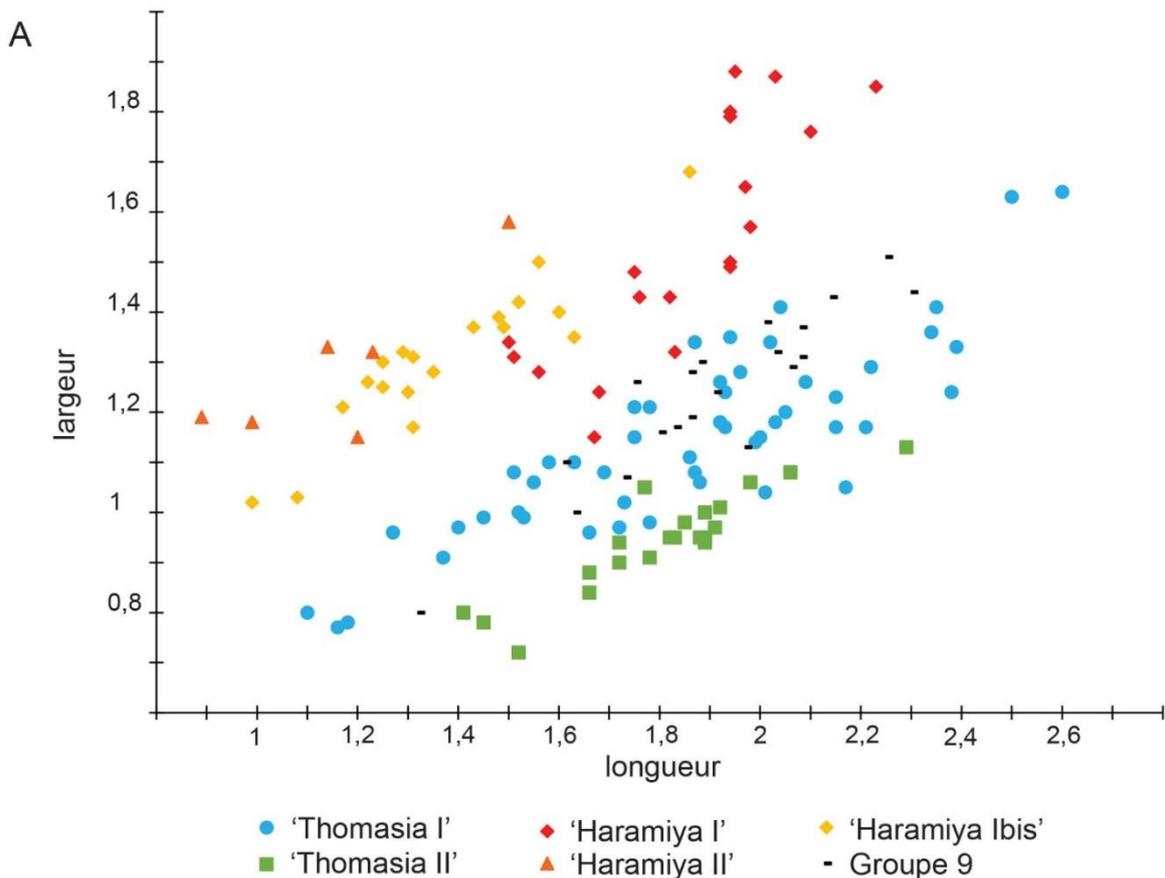


Figure 7. 46. Distribution des spécimens de 'Thomasia' de Saint-Nicolas-de-Port selon leur longueur et leur largeur (en mm) (Tab. 7.4).

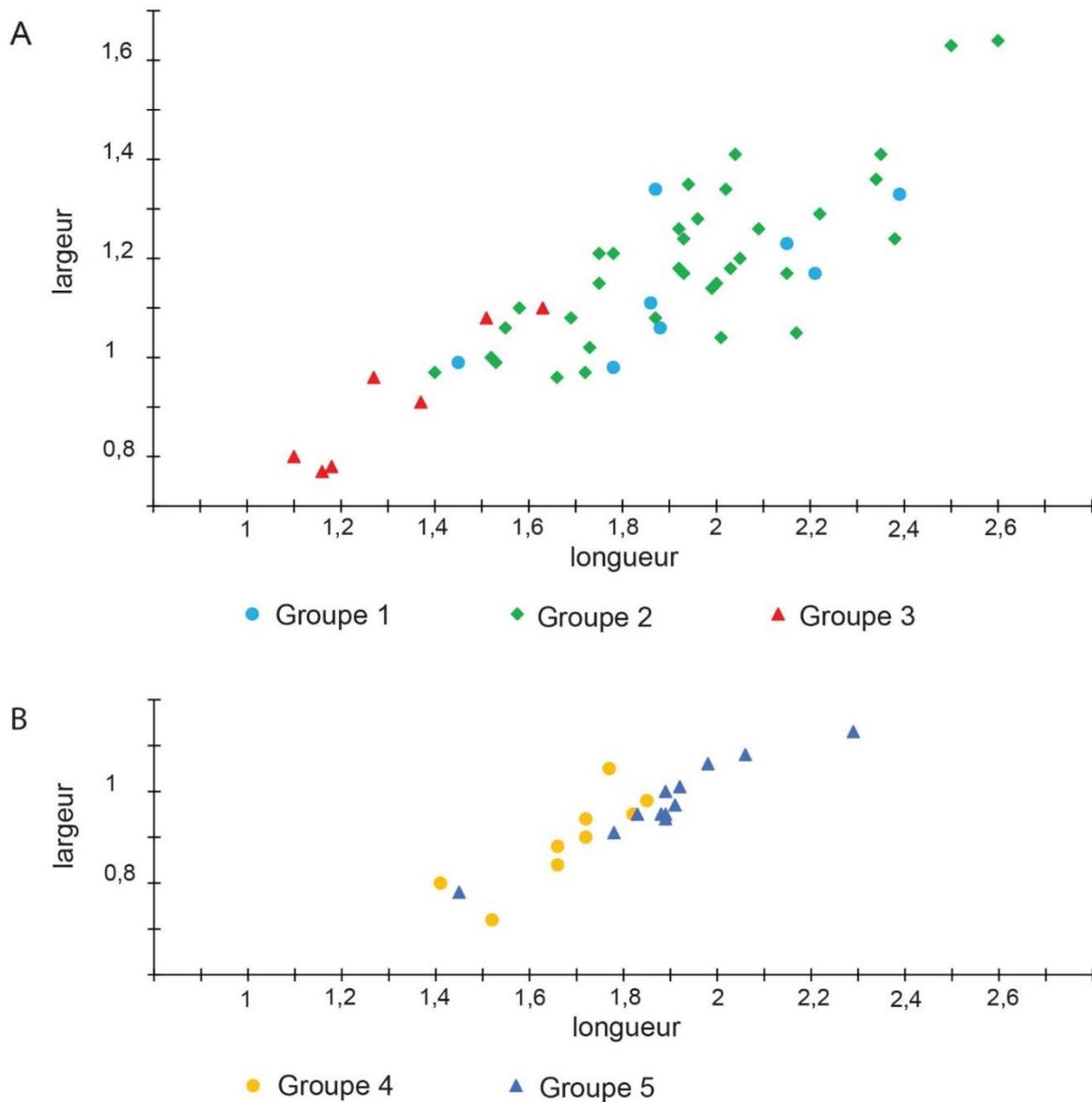


Figure 7.47. Distribution des spécimens de ‘Thomasia I’ (A) et ‘Thomasia II’ (B) de Saint-Nicolas-de-Port selon leur longueur et leur largeur (en mm) (Tab. 7.4).

Les molariformes inférieures sont plus larges que les prémolariformes inférieures (Fig. 7.46 ; Tab. 7.6). Parmi les molariformes inférieures, les dents des groupes 1 et 2 ne sont pas significativement différentes, tandis que les dents du groupe 3 sont plus petites en longueur et en largeur (Fig. 7.47.A ; Tab. 7.6). Parmi les prémolariformes inférieures, les dents du groupe 4 sont moins longues que les dents du groupe 5 (Fig. 7.47.B ; Tab. 7.6). Les molariformes supérieures sont plus larges que les molariformes inférieures (Fig. 7.46 ; Tab. 7.6). Parmi les molariformes supérieures, les dents de ‘Haramiya I’ sont plus longues et plus larges que les dents de ‘Haramiya Ibis’, avec une plus grande différence sur la longueur (Fig. 47.6 ; Tab. 7.6). Les dents de ‘Haramiya II’ sont moins larges que les dents de ‘Haramiya I’ mais plus

longues que les dents de ‘Haramiya Ibis’ (Fig. 7.46 ; Tab. 7.6). Les dents du groupe 9 sont plus petites en longueur et en largeur que les dents de ‘Haramiya I’, avec une plus grande différence sur la longueur, et moins longues que les dents de ‘Haramiya Ibis’ (Fig. 47.6 ; Tab. 7.6). L’ensemble de ces différences sont aussi résumées par la figure 7.48 montrant la distribution des rapports longueur/largeur pour les 9 groupes.

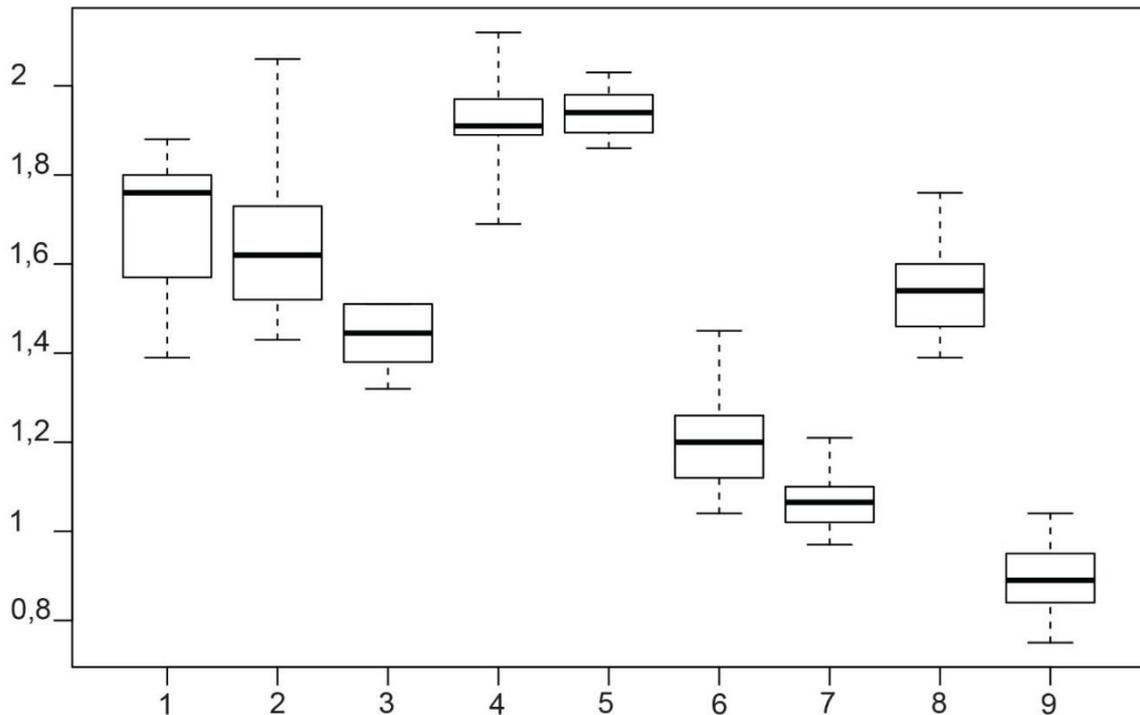


Figure 7. 48. Boîtes à moustache du rapport longueur sur largeur de chacun des groupes morphologiques définis à Saint-Nicolas-de-Port (Tab. 7.4). La ligne épaisse à l’intérieur des boîtes représente la médiane ; les bords inférieurs et supérieurs des boîtes représentent respectivement le premier et troisième quartile ; et les extrémités inférieures et supérieures des « moustaches » représentent respectivement les valeurs minimales et maximales.

7.5.1.3. Remarques sur les réinterprétations de Meng *et al.*, 2014

Suite à leur description détaillée de la dentition de *Arboroharamiya*, Meng *et al.* (2014) réinterprètent nombre de fossiles d’autres haramiyides, dont certains spécimens rapportés à ‘Thomasia’. Leur réinterprétation concerne sept dents commentées par Butler & MacIntyre (1994) (Meng *et al.*, 2014 : p. 31). D’une part, les spécimens M214 et M2401C, du site de Holwell (Angleterre), identifiées comme des molaires supérieures par Butler & MacIntyre (1994), sont réinterprétés comme des molaires inférieures droites. L’argument proposé est la ressemblance générale de ces deux dents avec les molariformes inférieures de *Arboroharamiya*, avec une cuspide *a1* (dans l’interprétation de Meng *et al.*, 2014) très

développée et positionnée près de l'axe longitudinal de la dent. L'argument est intéressant car les deux spécimens présentent en effet une cuspide très développée à une extrémité, qui est déplacée vers l'axe longitudinal de la dent (Butler & MacIntyre, 1994 : Fig. 3 pour M214 ; Fig. 4 pour M2401 C). Cependant, ce déplacement de la cuspide n'est pas aussi important sur les spécimens de Holwell que chez *Arboroharamiya* où la cuspide forme seule l'extrémité

mésiale de la dent. De plus, ce faible déplacement est un caractère commun entre les spécimens de Holwell et les molariformes supérieures de *Haramiyavia* (Jenkins *et al.*, 1997). Or les spécimens de Holwell partagent d'autres caractères avec *Haramiyavia*, qu'ils ne partagent pas avec *Arboroharamiya*. Parmi ceux-ci, on peut citer la structure de la deuxième rangée de cuspides qui comptent trois cuspides dont la centrale est sensiblement plus grande que les deux autres qui sont subégales entre elles (Butler & MacIntyre, 1994 ; Jenkins *et al.*, 1997) ; tandis que chez *Arboroharamiya* cette rangée compte cinq à neuf cuspides dont la plus grande est la troisième plus mésiale (Meng *et al.*, 2014). La comparaison avec *Haramiyavia*, qui peut être étendue avec le matériel de Saint-Nicolas-de-Port (*e.g.*, Fig. 7.27.C) soutient qu'il s'agit plus vraisemblablement de molariformes supérieures. D'autre part, Meng *et al.* (2014) proposent de réinterpréter les spécimens M216, M222 (de Holwell), MNHN.F.SNP 59, MNHN.F.SNP 350 et MNHN.F.SNP 660 (de Saint-Nicolas-de-Port) comme des molariformes supérieures. Cette proposition est remarquable car Butler & MacIntyre (1994) interprètent déjà ces spécimens comme des molariformes supérieures.

7.5.2. Commentaires sur le remplacement dentaire chez les *Haramiyidae*

La reconnaissance des séries ontogénétiques dans le registre fossile est extrêmement importante pour estimer la diversité d'un groupe. Pour les Mammaliaformes, cette question se concentre sur le remplacement dentaire. En effet, on considère généralement que c'est chez les premiers mammaliaformes que se fait l'essentiel de la transition entre la polyphyodontie connue chez la plupart des cynodontes et la diphyodontie caractéristique des mammifères (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004 et références citées). Cependant, cette transition ne s'est pas faite d'un seul pas. Le remplacement dentaire se subdivise en trois caractères principaux qui sont le nombre de générations par locus, le mode de remplacement et la direction de remplacement (Luo *et al.*, 2004). D'autres caractères complètent la description tels que la perte sans remplacement d'un locus, le délai entre plusieurs éruptions successives (entre loci ou à l'intérieur d'un même locus) et la variation morphologique entre dents de générations

différentes. Le mammaliaforme pour qui l'étude du remplacement dentaire a été la plus développée est *Sinoconodon* Patterson & Olsen, 1961 (Crompton & Luo, 1993 ; Zhang *et al.*, 1998 ; Luo *et al.*, 2004). D'autres mammaliaformes ont fait l'objet de commentaires tels que *Morganucodon* Kühne, 1949 (*e.g.*, Mills, 1971 ; Parrington, 1978 ; Clemens & Lillegraven, 1986), *Megazostrodon* Crompton & Jenkins, 1968 (Gow, 1986) ou *Kuehneotherium* Kermack, Kermack & Mussett, 1968 (Gill, 1974, 2004).

Malheureusement, le remplacement dentaire est une quasi *terra incognita* pour les haramiyides. Un seul fossile d'haramiyide a fait l'objet d'un commentaire sur son stade ontogénétique, l'holotype de *Megaconus*. Dans leur Supplementary Information, Zhou *et al.* (2013 : p.9) considèrent l'unique spécimen de *Megaconus* comme un adulte sur la base de l'importance de l'usure des trois molariformes supérieures, de la forme des racines et de l'absence de dents de remplacement à l'intérieur de la mandibule. Dans le paragraphe suivant, ils proposent que *Megaconus* avait un nombre réduit de générations sur la base de la présence d'un diastème postcanine. Par ailleurs, Meng *et al.* (2014 : p. 12) ont suggéré l'existence d'un délai entre l'éruption des m1/M1 et des m2/M2 chez *Arboroharamiya* en observant que les m2/M2 ne sont pas ou très peu usées par rapport aux m1/M1 qui portent des facettes d'usure nettes. Il est important de noter que ce délai entre les éruptions pourrait ne pas être applicable à *Haramiyavia* où les trois molariformes sont peu usées (Jenkins *et al.*, 1997). Enfin, le seul autre commentaire sur le remplacement dentaire des haramiyides est celui de Butler & MacIntyre (1994 : p. 456) qui considèrent que le mode d'occlusion proposé pour 'Thomasia' 'would seem to preclude' un mode de remplacement alterné.

La question du remplacement dentaire n'est pas importante que pour comprendre le rôle de ce complexe de caractères dans l'histoire évolutive des mammifères, mais aussi pour la caractérisation des taxons. La découverte d'une mâchoire complète permet de connaître la forme de la série dentaire à un moment donné, mais la question de la variation de cette série au cours du temps au sein d'un même individu (*i.e.* la variation ontogénétique) devient épineuse quand on essaie de reconstituer une série dentaire à partir de dents isolées. L'importance du délai entre les éruptions de dents d'une même génération sur deux loci consécutifs peut altérer les hypothèses de reconstruction de série dentaire par le biais des facettes interdentaires. Plus important encore, la variation morphologique entre dents de générations différentes peut mener à une surestimation du nombre d'espèces dans le cas où des dents de générations différentes seraient interprétées comme des dents de taxons différents. Toute tentative d'évaluer cette variation est compromise, entre autre, par le problème de la direction de la variation. En effet, chez la plupart des mammifères, une

molaire déciduale est remplacée par une prémolaire morphologiquement plus simple (e.g., Butler, 1939 ; Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004) mais il existe des exceptions tels que *Sinoconodon* où une postcanine d'une génération est plus grande et morphologiquement plus complexe que la postcanine de la génération précédente (Zhang *et al.*, 1998 ; Luo *et al.*, 2004).

Dans la suite de la discussion, ce problème du remplacement dentaire chez les haramiyides doit être gardé à l'esprit, en particulier pour comparer des séries dentaires d'individus différents et interpréter la valeur taxonomique de ces comparaisons.

7.5.3. La série des postcanines chez '*Thomasia*'

7.5.3.1. La série dentaire des haramiyides : un état de l'art

Reconstituer la série dentaire d'un taxon mammalien sur la seule base de dents isolées est une véritable gageure. Chez les haramiyides, seuls Butler & MacIntyre (1994) ont essayé de reconstituer la série dentaire de '*Thomasia*', en se basant sur plusieurs éléments déjà proposés par Sigogneau-Russell (1989a). Par la suite, Butler (2000) a sensiblement modifié ces hypothèses suite à la description des mâchoires de *Haramiyavia* (Jenkins *et al.*, 1997). A ce jour, six séries dentaires plus ou moins complètes d'haramiyides sont connues (voir paragraphe suivant) ; toutes sont illustrées, mais seulement deux (*Haramiyavia* et *Arboroharamiya*) ont été décrites. Sur cette base, quatre ensembles de caractères relatifs à la série dentaire sont discutés dans les paragraphes suivants : la formule dentaire, les contacts interdentaires, les variations morphométriques et les variations morphologiques.

7.5.3.1.1. Formule dentaire

Butler & MacIntyre (1994) reconnaissent, parmi les dents inférieures et supérieures, trois ensembles de spécimens qu'ils associent à autant de positions dans la série dentaire : « prémolaires », « molaires antérieures » et « molaires postérieures ». Constatant l'importance des variations à l'intérieur de ces ensembles, Butler & MacIntyre (1994) supposent que chacun contient plusieurs loci et proposent pour leur reconstitution l'hypothèse minimale de deux loci, donnant la formule dentaire partielle suivante : $P^2.M^4/P_2.M_4$. Jenkins *et al.* (1997) décrivent pour *Haramiyavia* la formule $I^2.C^2.P^2.M^3/I_4.C_1.P_4.M_3$. Butler (2000) réinterprète les ensembles de Butler & MacIntyre (1994) comme contenant chacun un seul et unique loci et les compare aux trois molariformes de *Haramiyavia*. Zhou *et al.* (2013) décrivent pour *Megaconus* la formule $I^2.C^0.P^2.M^3/I_1.C_0.P_2.M_3$. Zheng *et al.* (2013) décrivent pour

Arboroharamiya la formule $I^3.C^0.P^2.M^2/ I_1.C_0.P_1.M_2$. Bi *et al.* (2014) décrivent pour *Shenshou* la formule $I^1.C^0.P^2.M^2/ I_1.C_0.P_1.M_2$ et pour *Xianshou* la formule $I^2.C^0.P^2.M^2/ I_1.C_0.P_1.M_2$. En l'absence de données sur le remplacement dentaire, aucune certitude ne peut être dégagée des comparaisons directes de ces formules dentaires. On peut tout de même noter que les prémolariformes inférieures de *Haramiyavia* sont très différentes des prémolariformes inférieures des autres taxons, une comparaison plus poussée semble donc nécessaire pour envisager une homologie. Ainsi, la m1 de *Haramiyavia* est morphologiquement proche de la p4 de *Shenshou* (voir 7.4.2. Prémolariformes inférieures, plus haut), ce qui suggère un décalage dans le compte des loci entre les deux taxons. Dans tous les cas, il semble que la série des postcanines ne peut atteindre la longueur envisagée par Butler & MacIntyre (1994) chez aucun taxon pour qui elle est actuellement connue, en particulier pour le nombre de molariformes. Cependant, les chapitres précédents ont montré que les premiers mammaliaformes tendent à avoir des séries de postcanines relativement longues (jusqu'à six molariformes chez *Kuehneotherium*). 'Thomasia' étant l'un des plus vieux haramiyides connus, il est possible d'envisager que sa formule dentaire ait conservé une forme relativement primitive avec un nombre de loci plus élevé que les autres haramiyides. Cette idée peut être contredite par deux éléments. Premièrement, *Haramiyavia* est aussi ancien que 'Thomasia' et présente une formule dentaire à peine plus longue que les autres haramiyides. Deuxièmement, on peut observer chez les mammaliaformes mésozoïques une relation inversement proportionnelle entre la taille individuelle des postcanines et le nombre de loci (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004) ; or les dents de 'Thomasia' étant de manière générale plus grandes que celles des autres mammaliaformes, il semble vraisemblable que son nombre de loci soit inférieur à ce qu'il est chez les mammaliaformes contemporains.

7.5.3.1.2. Contacts interdentaires

Les contacts interdentaires sont les seuls caractères de la série dentaire qui puissent être observés directement sur des dents isolées par le biais des facettes interdentaires qui en découlent. Dans le cas où, du vivant de l'individu, les dents d'une même série sont effectivement en contact, les facettes interdentaires permettent d'évaluer deux questions : (i) quel est le dernier locus et (ii) quelle est la position relative des dents sur l'axe vertical (chevauchement ? emboîtement ?). Ces facettes interdentaires sont bien décrites sur l'holotype de *Arboroharamiya* (Meng *et al.*, 2014), mais ne font l'objet d'aucun commentaire pour les autres taxons. Les illustrations des mâchoires de *Haramiyavia* laissent planer le doute

sur l'existence de contacts inter-dentaires (Jenkins *et al.*, 1997). La figure 4 ne montre aucun contact pour les séries inférieure et supérieure (Jenkins *et al.*, 1997). La figure 1a, illustrant les dents supérieures en vue latérale, montre une disposition en échelon mais il n'y a pas de contact entre les dents (Jenkins *et al.*, 1997). La figure 1d montre un recouvrement entre m1 et m2, ce qui permet un contact si la m1 descend suffisamment durant la mastication, mais pas entre m2 et m3. Hahn (1973) a décrit la présence de facettes interdentaires sur du matériel de 'Thomasia' venant d'Allemagne. Pour le matériel de Saint-Nicolas-de-Port, Sigogneau-Russell (1989a) signale certaines zones d'usure pouvant correspondre à des facettes de contact, mais elle n'est pas convaincue par cette interprétation (*e.g.*, Sigogneau-Russell, 1989a : p. 147). Certaines de ces facettes ont été décrites plus haut, mais rien ne peut être ajouté sur ce point pour le moment.

7.5.3.1.3. Variations morphométriques

Les variations morphométriques sont souvent utilisées pour replacer une dent dans la série dentaire (*e.g.*, Gill, 2004). Butler & MacIntyre (1994 :p.444) ont distingué leurs « molaires antérieures » des « molaires postérieures » en supposant que « the smaller and simpler teeth standing posteriorly to the larger teeth ». Le tableau 7.7 reprend les mesures disponibles pour les haramiyides dont la série dentaire est connue. *Haramiyavia* conforte l'hypothèse de Butler & MacIntyre (1994) avec une M2/m2 légèrement plus grande que la M1/m1 et une M3/m3 nettement plus petite que les deux autres, les prémolariformes étant plus petites que les molariformes (Jenkins *et al.*, 1997). *Shenshou* et *Xianshou* montre un pattern sensiblement différent avec une réduction progressive de la longueur des dents, de la prémolariforme à la dernière molariforme (Bi *et al.*, 2014). *Megaconus* montre un pattern inversé avec une augmentation progressive de la longueur le long des molariformes (ce patron ne s'applique pas à la largeur mais la perte de largeur de la M3 est liée à la disparition d'une rangée de cuspides) (Zhou *et al.*, 2013). *Arboroharamiya* illustre un pattern encore différent avec une m1 plus petite que la m2, elle-même plus petite que la p4 tandis que les dents supérieures montrent une augmentation progressive vers l'arrière (Zheng *et al.*, 2013 ; Meng *et al.*, 2014). L'usage des variations morphométriques dans la reconstitution de la série dentaire de 'Thomasia' est compromis par la diversité des patterns de variations connue chez les autres haramiyides.

Tableau 7. 7. Mesures dentaires (en mm) des postcanines d'haramiyides.

Locus	Longueur	Largeur	Locus	Longueur	Largeur
<i>Haramiyavia</i> (Jenkins <i>et al.</i> , 1997)					
M1	2,8	2,65	M2	2,85	2,7
M3	2,35	2,15	m1	2,5	1,65
m2	2,55	1,8	m3	1,95	1,35
<i>Arboroharamiya</i> (Zheng <i>et al.</i> , 2013 ; Meng <i>et al.</i> , 2014)					
P3 g	2,9	2,56	P4 g	3,65	4,35
P4 d	3,62	4,25	M1 d	3,67	3,2
M2 g	4		M2 d	4,75	
p4 g	5,77		m1 g	4	
m1 d	4	2,45	m2 d	4,69	2,49
<i>Megaconus</i> (Martin, pers. comm.)					
M1	3,19	2,71	M2	3,67	3,07
M3	4,47	2,5	m3	4,18	2,02
<i>Shenshou</i> (Bi <i>et al.</i> , 2014)					
M1 g		1,58	M1 d		1,6
M2 g	1,78	1,55	M2 d	1,8	1,57
p4 g	2,01		p4 d	1,99	
m1 g	1,9		m1 d	1,81	
m2 g	1,78				
<i>Xianshou linglong</i> (Bi <i>et al.</i> , 2014)					
P3 d	2,18		P4 g	2,73	2,08
P4 d	2,83		M1 g	1,76	1,67
p4 g	2,85		m2 g	1,78	
<i>Xianshou songae</i> (Bi <i>et al.</i> , 2014)					
P3 g	1,78	1,35	P3 d	1,8	
P4 g	1,89	2,07	P4 d	1,9	
M1 d	1,53		M2 d	1,42	
p4 d	2,52		m1 d	1,51	

7.5.3.1.4. Variations morphologiques

Les variations morphologiques entre les prémolariformes ont été peu décrites chez les haramiyides, en bonne partie parce que plusieurs taxons ne présentent qu'une seule prémolariforme (voir 7.5.3.1.1. Formule dentaire, plus haut). Chez *Haramiyavia*, on observe une augmentation du nombre et du développement des cuspides vers l'arrière sur les prémolariformes inférieures (Jenkins *et al.*, 1997). *Megaconus* a deux prémolariformes inférieures qui se distinguent par le développement du bassin sur la plus postérieure (Zhou *et al.*, 2013). Rien n'est dit sur les différences entre les prémolariformes supérieures de *Megaconus* (Zhou *et al.*, 2013). Les deux prémolariformes supérieures de *Arboroharamiya* et *Xianshou* se distinguent par un plus grand nombre de cuspides sur la plus postérieure (Zheng *et al.*, 2013 ; Bi *et al.*, 2014). Les variations entre les molariformes de *Shenshou* et *Xianshou* n'ont pas été décrites et les illustrations sont insuffisantes pour les discuter (Bi *et al.*, 2014). Les molariformes supérieures de *Megaconus* diffèrent essentiellement par le nombre de rangées et de cuspides par rangée (Zhou *et al.*, 2013). Les molariformes inférieures de

Arboroharamiya se distinguent par une position plus linguale de la cuspide *a1* et un plus grand nombre de cuspides par rangée sur la *m2* (Zheng *et al.*, 2013). Chez *Haramiyavia*, les molariformes inférieures se distinguent par le développement vers l'arrière des cuspides *b1* et *b5*, tandis que les molariformes supérieures se distinguent par la position plus buccale de la cuspide *B5* sur la *M1* et le développement vers l'arrière des éléments *AA* (Jenkins *et al.*, 1997). De ces différentes descriptions, il semble que le caractère le plus présent dans les séries dentaires d'haramiyides est l'augmentation vers l'arrière du nombre de cuspides.

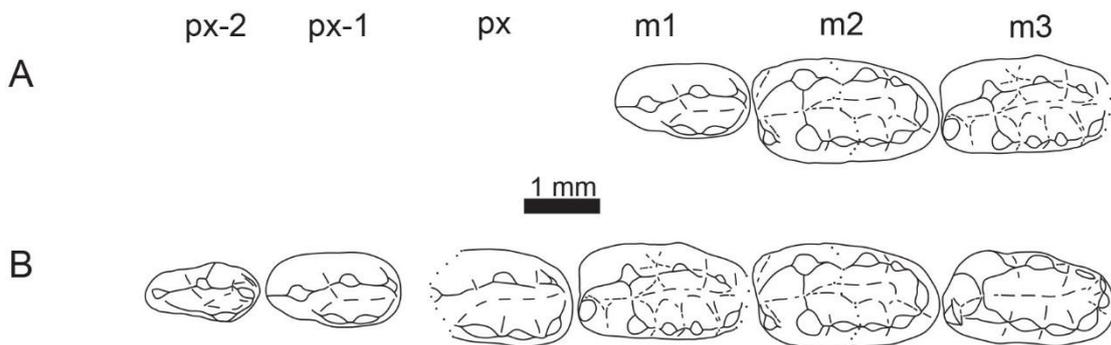


Figure 7. 49. Reconstructions composites hypothétiques partielles de la série des postcanines inférieures de 'Thomasia' en vue occlusale, selon (A) l'hypothèse de Butler (2000) et (B) une hypothèse alternative. **A**, m1 : MNHN.F.SNP 199 W ; m2 : MNHN.F.SNP 290 W ; m3 : MNHN.F.SNP 30 W ; **B**, px-2 : MNHN.F.SNP 77 L ; px-1 : MNHN.F.SNP 199 W ; px : MNHN.F.SNP 273 W ; m1 : MNHN.F.SNP 30 W ; m2 : MNHN.F.SNP 290 W ; m3 : MNHN.F.SNP 664 (MNHN.F.SNP 290 W a été retournée par miroir).

7.5.3.2. Hypothèses de reconstitution de la série dentaire chez 'Thomasia'

Pour reconstituer la série inférieure, la question la plus épineuse est celle du nombre de loci. Butler (2000) propose une série à trois postcanines (Fig. 7.49.A) par analogie avec la série dentaire de *Haramiyavia* (Jenkins *et al.*, 1997). Il considère donc que l'ensemble des spécimens compris dans 'Thomasia I' représentent deux loci et que l'ensemble des spécimens compris dans 'Thomasia II' représentent un locus. Cependant, la variabilité présente dans chacun de ces ensembles est très importante pour seulement un ou deux loci. Plus particulièrement, les spécimens de l'ensemble 'Thomasia II' montrent de une à cinq cuspides dans leur rangée *b*. Ramener tous ces spécimens à un seul locus nécessite de considérer que cette variabilité est due à des différences interspécifiques et/ou ontogénétiques et/ou intraspécifiques, choix qui peut être vu comme assez hasardeux en l'état de nos connaissances sur ces variations. A l'opposé, la variation du nombre de cuspides dans la rangée *b* peut être interprétée comme relevant essentiellement des différences entre locus, ce qui amène la reconstitution proposée dans la figure 7.49.B avec une série de six postcanines. Cette

hypothèse a cependant le défaut de proposer une série relativement longue pour un haramiyide. Tous les intermédiaires entre ces deux reconstitutions sont également envisageables.

La reconstitution de la série dentaire supérieure se heurte à un autre problème. Alors que les dents inférieures présentent deux morphologies principales qui sont reconnaissables comme celles des « prémolaires » et « molaires », les dents supérieures présentent quatre morphologies principales, dont deux ('Haramiya I', 'Haramiya Ibis') peuvent être considérées comme des « molaires », une (groupe 9) comme des « prémolaires » et une ('Haramiya II') est inédite parmi les haramiyides. Butler (2000) propose une série à trois postcanines (Fig. 7.50.A), essentiellement semble-t-il pour qu'elle ait la même longueur que la série inférieure. Cette reconstitution a deux défauts principaux. D'une part, elle ignore l'existence du groupe 9. D'autre part, elle réduit, comme dans le cas de 'Thomasia II' pour les inférieures, des groupes avec une importante variabilité à un seul locus. Il faut toutefois noter que cette variabilité est moins importante que pour 'Thomasia II'. Le problème du groupe 9 s'explique simplement par le fait qu'aucune prémolariforme supérieure en place n'était connue à ce moment-là. On peut envisager de mettre à jour la reconstitution de Butler (2000) en ajoutant un ou plusieurs loci à l'avant pour recevoir le groupe 9 (Fig. 7.50.B). Cette hypothèse pose plusieurs problèmes dont le plus important est le « saut » morphologique entre les prémolariformes supérieures (groupe 9) et la première molariforme supérieure ('Haramiya II'). En effet, chez les autres haramiyides où elle est conservée, la transition entre prémolariformes supérieures et molariformes supérieures est marquée par un allongement relatif de la dent où on passe d'un bassin circulaire à un bassin ovale et de rangées arquées à des rangées relativement rectilignes. Si on tente de réunir les quatre morphologies en suivant ce principe d'une variation continue de la morphologie, on obtient la reconstitution proposée en figure 7.50.C. Cette hypothèse pose cependant problème. D'une part parce qu'elle conserve une importante variabilité concentrée dans un seul locus et d'autre part parce qu'elle implique que les spécimens de l'ensemble 'Haramiya II' occupent l'extrémité distale de la série. Cette réinterprétation de 'Haramiya II' s'oppose à l'interprétation préférée par Sigogneau-Russell (1989a) et Butler & MacIntyre (1994). De plus, elle implique un changement morphologique important à l'extrémité distale de la série supérieure, ce qui peut surprendre quand aucun élément ne permet de supposer un changement équivalent sur la série inférieure. Toutefois, cette différence peut s'expliquer par le fonctionnement des dents durant l'occlusion. En effet, du fait du mode d'occlusion et de mastication interprété pour les haramiyides (voir 7.5.5. Patrons d'usure et dynamiques masticatoires chez 'Thomasia' et les

autres Haramiyidae), les cuspides des dents opposées n'entretiennent pas de relation une-à-une

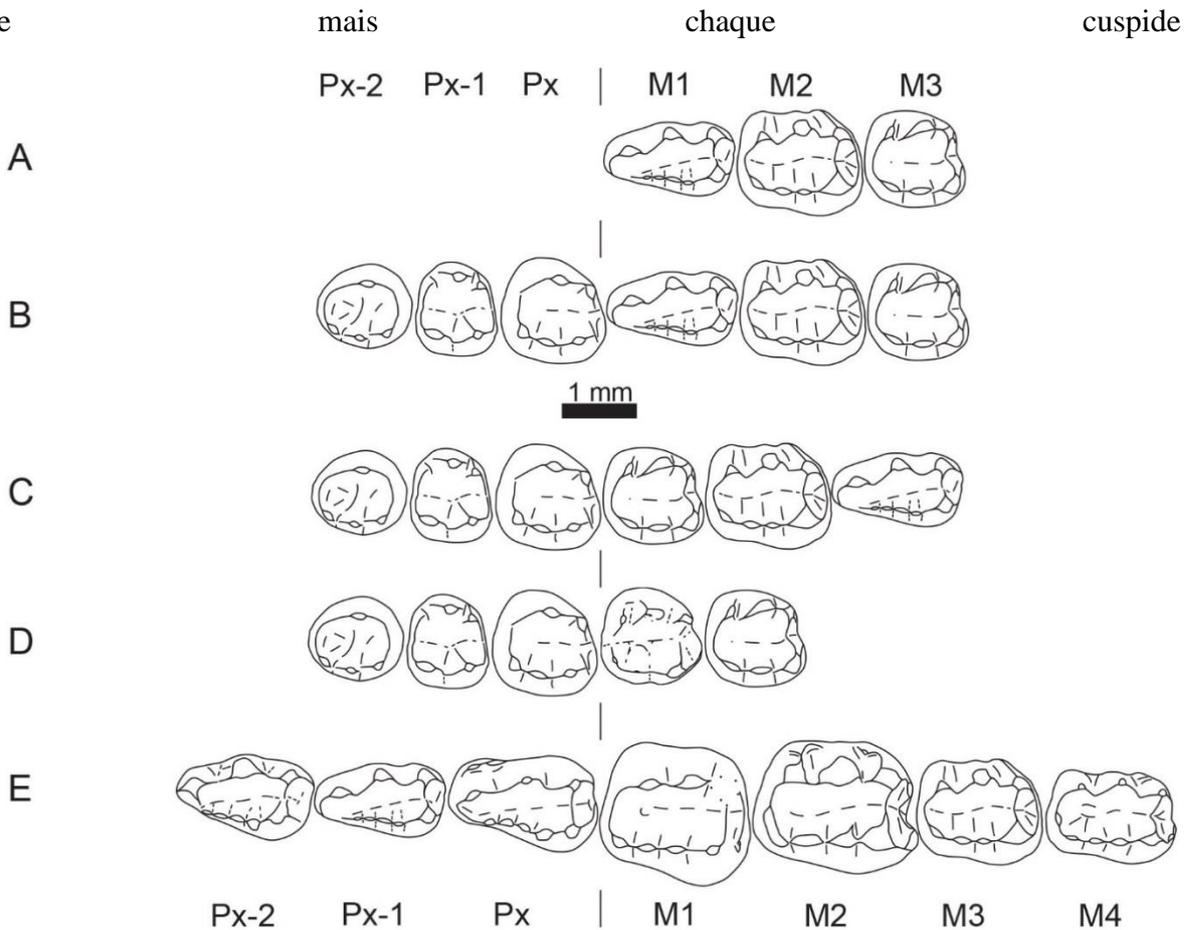


Figure 7. 50. Reconstructions composites hypothétiques partielles de la série des postcanines supérieures de 'Thomasia' en vue occlusale, selon (A) l'hypothèse de Butler (2000) et (B-E) des hypothèses alternatives. **A**, M1 : MNHN.F.SNP 711 ; M2 : MNHN.F.SNP 46 W ; M3 : MNHN.F.SNP 306 W ; **B**, Px-2 : MNHN.F.SNP 60 W ; Px-1 : MNHN.F.SNP 219 W ; Px : MNHN.F.SNP 53 W ; M1 : MNHN.F.SNP 711 ; M2 : MNHN.F.SNP 46 W ; M3 : MNHN.F.SNP 306 W ; **C**, Px-2 : MNHN.F.SNP 60 W ; Px-1 : MNHN.F.SNP 219 W ; Px : MNHN.F.SNP 53 W ; M1 : MNHN.F.SNP 306 W ; M2 : MNHN.F.SNP 46 W ; M3 : MNHN.F.SNP 711 ; **D**, Px-2 : MNHN.F.SNP 60 W ; Px-1 : MNHN.F.SNP 219 W ; Px : MNHN.F.SNP 53 W ; M1 : MNHN.F.SNP 51 W ; M2 : MNHN.F.SNP 306 W ; **E**, Px-2 : MNHN.F.SNP 7 W ; Px-1 : MNHN.F.SNP 711 ; Px : MNHN.F.SNP 708 ; M1 : MNHN.F.SNP 350 W ; M2 : MNHN.F.SNP 209 W ; M3 : MNHN.F.SNP 46 W ; M4 : MNHN.F.SNP 121 W (MNHN.F.SNP 7 W, MNHN.F.SNP 60 W, MNHN.F.SNP 306 W et MNHN.F.SNP 350 W ont été retournées par miroir).

entre en contact avec une série de cuspides opposées, autrement dit la rangée est l'unité fonctionnelle de la dent plutôt que la cuspide. Pour cette raison, la réduction d'une partie d'une rangée de cuspides n'implique pas nécessairement un changement fonctionnel (bien qu'on puisse s'interroger sur l'impact de la réduction du bassin qui est associée). Il est possible que la réduction de la rangée B puisse être considérée comme indicateur de la position distale des spécimens de 'Haramiya II'. En effet, il n'est pas rare d'observer une réduction d'une partie de la morphologie des dernières molariformes supérieures, tout simplement parce que, étant insérées à l'extrémité du maxillaire, elles n'ont pas la place de se

développer entièrement ou n'entre pas en occlusion avec les dents inférieures. Cependant, un tel cas de réduction affecte toujours la partie postérieure de la couronne, alors que pour les spécimens de 'Haramiya II', la réduction affecte la partie mésiale de la couronne. Si on persiste à interpréter 'Haramiya II' comme un groupe de prémolariformes, il faut déterminer comment les ensembles de molariformes s'associent aux ensembles de prémolariformes. Le groupe 'Haramiya Ibis' comprend certains spécimens proches de spécimens du groupe 9 par le nombre de cuspides et la forme des rangées. Ces deux ensembles permettent de proposer une reconstitution (Fig. 7.50.D) qui correspond bien à la variation continue observée chez d'autres haramiyides. Cette hypothèse suppose d'associer 'Haramiya I' avec 'Haramiya II' comme illustré par la figure 7.50.E. Ces deux ensembles se ressemblent par ailleurs par la forme de la rangée A et par le nombre de cuspides dans la rangée B. Les figures 7.50.D et 7.50.E proposent en outre deux hypothèses différentes sur la formule dentaire.

7.5.4. La taxonomie de '*Thomasia*'

7.5.4.1. Systématique du genre *Thomasia*

Toute étude taxonomique de '*Thomasia*' se heurte d'abord à un constat : le genre *Thomasia* n'a pas de diagnose. En effet, Butler & MacIntyre (1994) ayant fait tomber *Haramiya* en synonymie avec *Thomasia*, toutes les diagnoses publiées précédemment perdent leur sens, en partie parce qu'elles visaient à distinguer *Haramiya* et *Thomasia*. Le problème est que Butler & MacIntyre (1994) ne proposent pas de nouvelle diagnose pour le genre et qu'aucune diagnose n'a été proposée depuis. La seule exception est la diagnose publiée par Kielan-Jaworowska *et al.* (2004 : p. 257) qui se résume à « as for the family [Haramiyidae] », ce qui est un non-sens car *Allostaffia* est aussi considéré comme un Haramiyidae par les mêmes auteurs.

Les quatre espèces de *Thomasia* actuellement reconnues ont été diagnostiquées par Butler & MacIntyre (1994). Leur caractérisation repose essentiellement sur la longueur des molariformes avec, par taille décroissante, *Thomasia moorei* (supérieures : 2,05-2,55 mm, inférieures : 2,3-2,45 mm), *Thomasia antiqua* (supérieures : 1,7-2,05 mm, inférieures : 1,7-2,2 mm), *Thomasia hahni* (inférieure : 1,6 mm) et *Thomasia woutersi* (supérieure : 1,3 mm) (Butler & MacIntyre, 1994). Un autre caractère morphométrique employé est le rapport entre la longueur '-B2' et la longueur de la dent (voir Chapitre 3). Ainsi, les molariformes supérieures antérieures de *T. antiqua* sont diagnostiquées par un rapport entre 35 et 45% quand celles de *T. moorei* sont diagnostiquées par un rapport entre 45 et 56%. Le caractère

semble moins significatif pour les molariformes inférieures antérieures car si *T. antiqua* est diagnostiquée par un rapport entre 35 et 41%, l'holotype de *T. hahni* présente un rapport de 33%, tandis que les molariformes inférieures antérieures de *T. moorei* ne sont pas diagnostiquées pour ce caractère. Les mesures fournies par Butler & MacIntyre permettent cependant de faire le calcul pour les spécimens H5 et H19, décrits comme des molariformes inférieures antérieures de *T. moorei*, qui présentent respectivement un rapport de 41 et 37%, soit les mêmes valeurs que pour *T. antiqua*. Dernier caractère morphométrique, les molariformes inférieures antérieures de *T. moorei* sont diagnostiquées par la proportion entre la hauteur de la selle et la longueur de la dent, mais cette information n'est pas donnée pour les autres espèces. D'autres éléments sont plus gênants dans les diagnoses des espèces. Un bon exemple est la cuspidé 'B5' sur les molariformes supérieures antérieures qui est décrite comme absente ou déplacée médialement pour *T. antiqua* et comme absente ou déplacée médialement ou alignée pour *T. moorei*. On peut aussi s'étonner de voir les diagnoses être limitées, sans commentaire, aux « molaires antérieures » quand des « molaires postérieures » sont décrites plus haut dans l'étude. Hormis la façon dont elles sont construites, les diagnoses de Butler & MacIntyre (1994), en particulier celles de *T. antiqua* et de *T. moorei*, ne sont pas valides pour le matériel de Saint-Nicolas-de-Port. Pour le seul groupe 'Haramiya I' (considérer comme regroupant les molaires supérieures antérieures par Butler & MacIntyre, 1994), il est possible de trouver des spécimens de longueur supérieure à 2,05 mm mais avec un rapport inférieur à 45% (MNHN.F.SNP 7 Ma, MNHN.F.SNP 144 DD) ou inversement des spécimens avec un rapport supérieur à 45% mais une longueur inférieure à 2,05 mm (MNHN.F.SNP 269, MNHN.F.SNP 62 W, MNHN.F.SNP 121 W, MNHN.F.SNP 641 W, MNHN.F.SNP 662) (Tableau 7.4). Il semble donc que les diagnoses des quatre espèces de *Thomasia* par Butler & MacIntyre (1994) ne soit pas utilisables en l'état, bien que le critère de taille ne doive pas être abandonné.

Cette absence de diagnose et les incertitudes sur l'identité et le nombre de taxons représentés (voir paragraphe suivant) expliquent d'une part la distinction faite entre 'Thomasia' et *Thomasia* (voir 7.1. Introduction, plus haut) et d'autre part que des spécimens ne sont rapportés qu'à l'espèce-type *Thomasia antiqua*, le reste étant laissé en nomenclature ouverte.

7.5.4.2. Caractères diagnostiques possibles pour ‘Thomasia’

Parmi les molariformes inférieures, le groupe 1 et le groupe 2 se distinguent essentiellement par la présence de la cuspide *a3* sur les spécimens du groupe 1. Ce caractère est aussi ce qui différencie le groupe 4 et le groupe 5 parmi les prémolariformes inférieures. Ce caractère se retrouvant sur l'ensemble de la série dentaire, on peut supposer qu'il s'agit bien d'une différence taxonomique entre groupes 4+1 et groupes 5+2. On peut même le considérer comme une différence entre genres, les molariformes inférieures de *Haramiyavia* étant distinguées de ‘Thomasia’ par la présence d'une cuspide *a4* (Jenkins *et al.*, 1997). Le groupe 3 diffère des groupes 1 et 2 par une couronne de petite taille où la cuspide *b4* n'est pas alignée avec les cuspides *b2* et *b3*. L'écrasante majorité des autres molariformes et des prémolariformes étant plus grande que les dents du groupe 3, il est difficile d'envisager qu'elles fassent partie de la même série dentaire. Cette différence de taille peut être considérée comme une différence ontogénétique, le groupe 3 regroupant une génération de dents plus précoce que les groupes 1 et 2. Cependant, en l'absence de données sur le remplacement dentaire (voir 7.5.2. Commentaires sur le remplacement dentaire chez les Haramiyidae, plus haut), considérer cette différence comme une différence entre taxons peut être tout aussi justifié, mais moins parcimonieux pour la systématique. A l'interprétation d'un troisième taxon, on peut opposer qu'il n'y a pas de troisième groupe parmi les prémolariformes inférieures ; bien que certains spécimens, tels que MNHN.F.SNP 84 DD, sont assez petits pour être associés au groupe 3. D'autre part, certains spécimens associés plus haut au groupe 2, tels que MNHN.F.SNP 549 W, peuvent par leur taille être réinterprétés comme des molariformes postérieures associées au groupe 3 où la cuspide *b4* aurait gagné la place pour s'aligner avec les cuspides *b2* et *b3*. Dans le cas où on admet que le groupe 3 représente un troisième taxon, on peut se demander si il s'agit d'un genre ou d'une espèce. Dans la mesure où il partage avec le groupe 2 l'absence de la cuspide *a3*, il serait plus parcimonieux de le considérer comme une espèce appartenant au même genre que le groupe 2.

La distinction de taxons parmi les dents supérieures dépend en premier lieu de la reconstitution de la série dentaire. Si on suit les séries dentaires proposées par les figures 7.50.D et 7.50.E, la présence de deux morphologies aussi différentes justifierait la distinction de deux taxons, probablement des genres, clairement séparés. En revanche, si on suit la reconstitution proposée par la figure 7.50.C, la reconnaissance de taxons dépendrait de comment les différents morphotypes seraient associés entre eux. Un bon exemple est le groupe 6 qui réunit cinq morphotypes de molariformes définis par le nombre de cuspides de la rangée *B* et la position relative des cuspides *A2*, *A3*, *B3*, *B4* et *B5*. Dans le cadre de la

reconstitution de la figure 7.50.E, ce groupe réunirait plusieurs loci. Deux séries pourraient être proposées avec d'une part, une série contenant toujours cinq cuspides dans la rangée B avec des positions relatives variables suivant le locus, et d'autre part une série où seul le nombre de cuspides dans la rangée B varierait avec le locus. Ces deux séries dentaires pourraient être interprétées comme autant d'espèces. Dans le cadre de la reconstitution de la figure 7.50.C, le groupe 6 réunirait moins de loci. Il faudrait donc envisager d'autres séries dentaires, pouvant elles aussi mener à la reconnaissance de plusieurs espèces.

7.5.5. *Patrons d'usure et dynamiques masticatoires chez 'Thomasia' et les autres Haramiyidae*

Les facettes d'usure décrites plus haut forment un patron d'usure cohérent avec les descriptions précédentes du matériel de 'Thomasia', mise à part quelques exceptions détaillées plus bas. Dans les grandes lignes, le patron d'usure est le même pour les dents inférieures et les dents supérieures avec l'usure des cuspides de la rangée A/a par leurs sommets et leurs flancs internes et l'usure des cuspides de la rangée B/b par leurs sommets et leurs flancs internes et externes. Le patron d'occlusion qui en découle voit la rangée labiale *b* entrer dans le bassin supérieur, tandis que la rangée linguale *B* entre dans le bassin inférieur.

Ce patron occlusal (initialement proposé par Parrington (1947)) a été utilisé comme modèle pour discuter et décrire tous les haramiyides, jusqu'à la publication de *Arboroharamiya* par Zheng *et al.* (2013). En effet, l'holotype de *Arboroharamiya* montre un patron d'usure inversé par rapport à 'Thomasia', où les cuspides de la rangée A/a sont usées sur leurs deux flancs, ce qui indique que la rangée A/a entre en occlusion dans le bassin opposé au lieu de la rangée B/b. De cette base, Zheng *et al.* (2013), ainsi que Meng *et al.* (2014), proposent une réinterprétation du patron occlusal pour un grand nombre d'haramiyides. Les spécimens concernés n'ayant pas été vu dans le cadre de cette étude, reprendre cette discussion ne serait guère pertinent, excepté pour l'un d'entre eux : l'holotype de *Haramiyavia*. Meng *et al.* (2014 : p.30-31) proposent de réinterpréter le patron occlusal de *Haramiyavia* en avançant trois arguments. Avant de discuter ces arguments, il est important de rappeler que le spécimen de *Haramiyavia* est « only slightly worn » (Jenkins *et al.*, 1997 : p. 715) et qu'aucune autre donnée n'ayant été publiée sur l'usure, cette discussion ne s'appuie sur aucune donnée fiable liée au spécimen. Premièrement, Meng *et al.* (2014) propose qu'il est plus parcimonieux de considérer que *Haramiyavia* ait le même patron occlusal que *Arboroharamiya*. Cet argument peut facilement être utilisé à l'opposé car *Haramiyavia* étant

plus proche morphologiquement et stratigraphiquement de 'Thomasia', il est plus parcimonieux de considérer qu'ils partagent le même patron occlusal. Deuxièmement, Meng *et al.* (2014) estiment que le développement de la cuspide *aI* et l'ajout d'éléments *AA* est un non-sens fonctionnel si ils ne participent pas directement à l'occlusion. Dans cet argument, Meng *et al.* (2014) réduisent la fonction des cuspides des haramiyides au rôle de broyage en occlusion avec un bassin. Ils rejettent, sans discussion d'autres possibilités. Ainsi, les éléments *AA* pourraient avoir pour fonction de modifier la répartition des contraintes (Anderson *et al.*, 2011), tandis que les cuspides des rangées *A/a*, dont la cuspide *aI*, pourraient avoir pour fonction de percer ou de couper par leur relief mieux dessiné. Troisièmement, Meng *et al.* (2014) établissent un parallèle avec les multituberculés où la rangée entrant dans le bassin opposé sur les M1 et M2 est celle portant les plus grandes cuspides. La comparaison est intéressante, mais la discussion s'intéresse aux haramiyides (dont les relations avec les multituberculés sont toujours débattues), parmi lesquels 'Thomasia' est un parfait contre-exemple avec les plus grandes cuspides n'entrant pas dans un bassin. La différence de patron occlusal entre 'Thomasia' et Arboroharamiya implique soit une transformation importante du système masticatoire entre les deux, soit une origine indépendante.

Cette étude rejoint les descripteurs précédents sur l'interprétation de la direction du mouvement masticatoire mais pas sur le sens de ce mouvement. Les stries d'usure observées sur le matériel de 'Thomasia' montrent une orientation générale parallèle au fond du bassin, autrement dit oblique au niveau de la selle et du mur, horizontale dans le reste du bassin. Cette observation mène à considérer un mouvement essentiellement horizontal des dents inférieures durant la mastication. En revanche, le sens du mouvement des dents inférieures est généralement considéré comme allant vers l'arrière, sur la base d'arguments discutables. L'essentiel de la discussion repose sur trois arguments ; ceux-ci ne sont toutefois pas présentés simultanément par les auteurs. Premièrement, Sigogneau-Russell (1989a) a présenté des facettes d'usure à l'extrémité mésiale des dents inférieures et à l'extrémité distale des dents supérieures (facette 1 de sa nomenclature) comme étant les facettes d'usure prédominantes. Sigogneau-Russell (1989a : p. 188) estime que « la netteté [de la facette 1] doit correspondre au début du mouvement masticatoire, c'est-à-dire à son composant le plus agressif ». Dans cette interprétation, une dent inférieure rencontrant par son extrémité mésiale l'extrémité distale d'une dent supérieure, la suite du mouvement l'amenait à glisser dans le bassin de la dent supérieure suivante puis à s'y déplacer vers l'arrière. Cependant, si la facette 1 de Sigogneau-Russell (1989a) a bien été observée dans cette étude (ex. : MNHN.F.SNP 290

W), son importance est à relativiser. D'abord, elle n'est présente que sur une minorité des spécimens usés qui ont été observés. Ensuite, nombre de spécimens présentent une usure très importante du bassin quand cette facette n'est pas plus marquée que sur des spécimens moins usés. Enfin, plusieurs spécimens montrent, à la place de cette facette, une grande surface

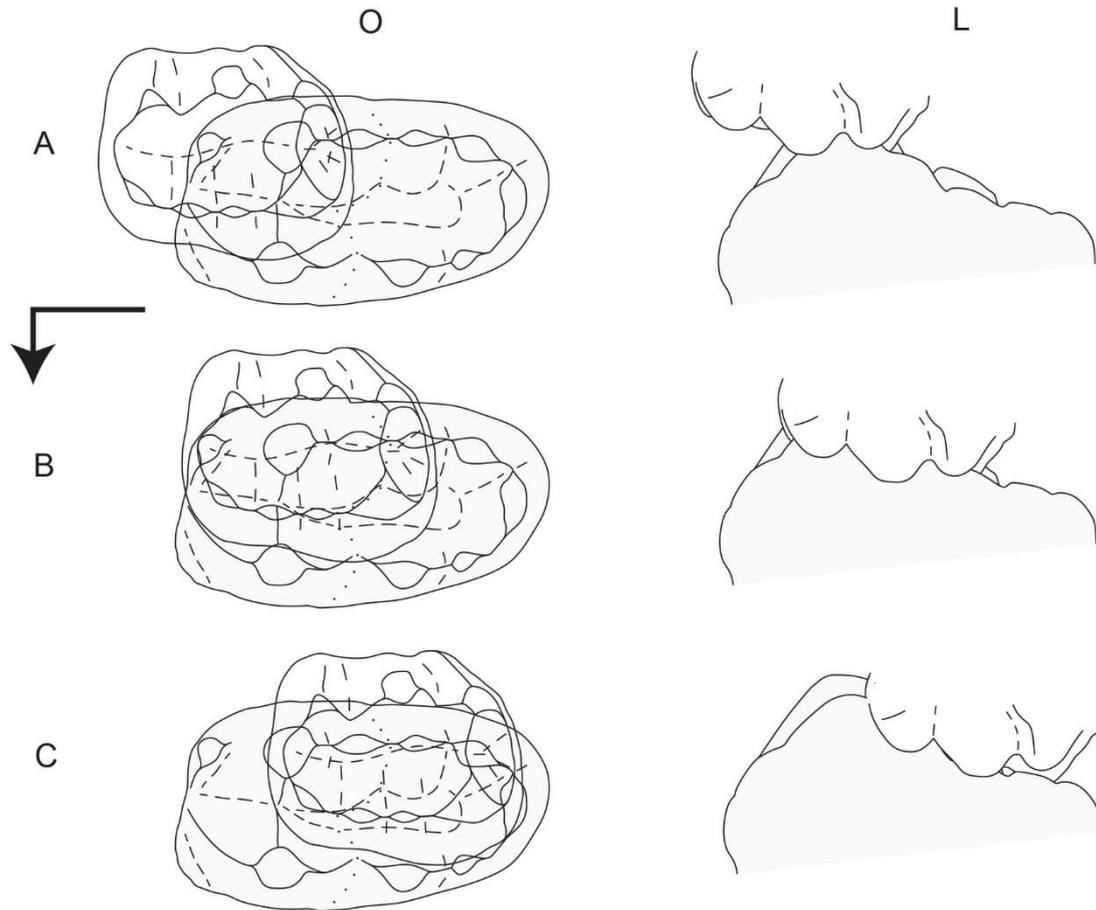


Figure 7. 51. Reconstruction du patron occlusal entre une molariforme inférieure (MNH.N.F.SNP 209 W, grisée) et une molariforme supérieure (MNH.N.F.SNP 46 W, transparente) en vues occlusale (O) et labiale (L) au contact initial (A), durant le mouvement horizontal (B) et à l'occlusion centrée (C). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale pour les vues occlusale et labiale et la face linguale pour la vue occlusale.

triangulaire et plane sans la moindre trace d'usure, tout en présentant pour une part d'entre eux une certaine usure du bassin. De telles observations ne correspondent pas avec l'idée d'une facette qui serait le premier point de contact durant la mastication. Cette facette est donc ici considérée comme un contact qui n'est pas constant entre les individus, à l'inverse des contacts autour du bassin ; ce qui invalide du même coup le mouvement proposé par Sigogneau-Russell (1989a). Deuxièmement, Butler & MacIntyre (1994 : p. 450) disent que « the wear seems to start at the edge of the U-ridge [=mur du bassin] ». Les descriptions des facettes d'usure présentées plus haut ne concordent pas avec cette affirmation. Les facettes présentes sur les spécimens les moins usés concernent les sommets des cuspides de la rangée

A et les cuspidés B2 et B3, autrement dit on observerait plutôt un démarrage de l'usure, et donc un contact initial, au niveau de la selle. Troisièmement, Zheng *et al.* (2013 : p.200) et Meng *et al.* (2014 : p.11-12) font remarquer pour *Arboroharamiya*, mais l'argument est aussi applicable à 'Thomasia', qu'en état d'occlusion centrique, il est impossible pour la dent inférieure de se déplacer vers l'avant et qu'elle ne peut donc que se déplacer vers l'arrière à partir de ce point. En avançant cet argument, ils supposent sans en discuter que le mouvement horizontal a lieu après l'occlusion centrique et donc que les dents y parviennent par un mouvement purement vertical. En supprimant ce présupposé, force est d'admettre que les dents de 'Thomasia', comme celle de *Arboroharamiya*, peuvent atteindre l'occlusion centrique après un mouvement horizontal vers l'avant des dents inférieures. En résumé, cette étude propose de rouvrir la discussion du mouvement masticatoire chez les Haramiyidae. De plus, le mouvement proposé pour 'Thomasia' est le suivant : (1) la cuspide B2/b2 entre en contact avec la selle de la dent opposée, (2) glisse dans un mouvement oblique le long de la selle pour entrer dans le bassin, (3) poursuit son mouvement horizontalement en suivant la pente du bassin et (4) sort du bassin dans un mouvement oblique en arrivant au mur (Fig. 7.51).

7.6. Conclusions

Bien que l'étude morphologique et morphométrique n'a pas pu être menée à son terme, plusieurs éléments nouveaux ont pu être proposés ici. En particulier, les hypothèses sur la série dentaire et la mastication chez 'Thomasia' ont pu être révisées. Certaines propositions sur la taxonomie de *Thomasia* ont aussi été remises en question. Ainsi, malgré d'importants progrès dans notre connaissance de ce matériel, force est de reconnaître que la systématique des haramiyides n'a guère dépassé la position de Simpson (1928 :p. 56) qui reconnaissait avoir nommé des espèces uniquement pour des raisons pratiques et qui estimait probable que des éléments d'une même dentition ait été dispersé entre plusieurs espèces.

Cette étude a aussi mis l'accent sur un certain nombre de questions qui peuvent recevoir des éléments de réponses avec le matériel actuellement connu. Plusieurs spécimens bien conservés ont été publiés dans un cadre qui n'a que peu dépassé la taxonomie. La seule exception notable est l'hypothèse phylogénétique des Euharamiyida proposée par Zheng *et al.* (2013) et reprise par Meng *et al.* (2014) et Bi *et al.* (2014). Les trois individus associés à l'holotype de *Shenshou* (Bi *et al.*, 2014) représentent une formidable opportunité d'étudier les possibilités de variations intraspécifiques chez les haramiyides. Une dizaine d'individus

7. Thomasia

présentant des séries dentaires et répartis en une poignée d'espèces représentent une base remarquable pour identifier différents stades ontogénétiques et étudier les variations de l'usure.

7.7. Extended abstract

Introduction

The taxon *Haramiyida* Hahn, Sigogneau-Russell & Wouters, 1989 is often considered as the strangest group among mammaliaforms (*e.g.*, Simpson, 1928). 13 genera are currently known, some of them are documented by sub-complete specimens (Tab. 7.1). However, the group remains little known, in particular for functional morphology and phylogeny. For almost 150 years, *Thomasia* Poche, 1908 was the sole genus included in discussions of haramiyids. These discussions were limited until Sigogneau-Russell (1989) described several hundred isolated teeth from Saint-Nicolas-de-Port. This monography is an important reference for the revision of Butler & MacIntyre (1994) which is the current foundation of the taxonomy of *Thomasia* and the systematic of haramiyids. However, the Saint-Nicolas-de-Port material remains poorly known.

Systematic Paleontology

This study shows that the current diagnosis of *Thomasia* is irrelevant and that the current diagnoses of its species are inadequate. As the type-species, *Thomasia antiqua* is indeed the sole valid species. A provisional taxonomy is proposed, pending for a more comprehensive revision. For purposes of discussion, the name of the genus *Thomasia*, used to call the genus is distinguished from the term ‘Thomasia’ used to call all material referred to *Thomasia*. The description of the material of ‘Thomasia’ identifies 35 morphotypes that are included in 9 morphological groups, and compared with the groups defined by Sigogneau-Russell (1989) (Tab. 7.3).

Mammaliaformes Rowe, 1988

Order **Haramiyida** Hahn, Sigogneau-Russell & Wouters, 1989

Family **Haramiyidae** Simpson, 1947

Genus *Thomasia* Poche, 1908

Type-species: *Thomasia antiqua* (Plieninger, 1847 ; Simpson, 1928)

Provisional diagnosis: Haramiyids known by lower postcanines which differs from *Haramiyavia* by the absence of a fourth cusp in the row *a*; from *Theroteinus* by cusps relatively higher and more numerous in the rows *a* and *b*, and a basin larger and more developed on the largest part of the length of the tooth; from *Arboroharamiya*, *Shenshou* and *Xianshou* by an occlusal pattern in which the row *b/B* occludes in the basin of the opposite

tooth; from *Allostaffia* and *Millsodon* by the more lateral position of the cusp *a1*; from *Megaconus* by cusps less numerous in the rows *a* and *b*; from *Eleutherodon* by the absence of transverse ridges in the basin; and from *Sineleutherus* by the mesial extension of the row *b* (following Meng *et al.* (2014) interpretation).

Thomasia antiqua (Plieninger, 1847 ; Simpson, 1928)

Figs. 7.2-10.

Provisional diagnosis: As for the genus.

Holotype: a right lower molariform (Fig. 7.2), generally called “the type” (e.g., Butler & MacIntyre, 1994; Clemens, 1980), from Degerloch (Upper Triassic, Germany).

Referred material from Saint-Nicolas-de-Port:

Lower premolariforms: SNP 39 DD, SNP 77 L (Fig. 7.8), SNP 92 W, SNP 144 L, SNP 199 W (Figs. 7.3C, 7.9), SNP 240 DD, SNP 247 DD, SNP 273 W (Fig. 7.10), SNP 396, SNP 429 W, SNP 635, SNP 676, SNP 702

Lower molariforms: SNP 9 W, SNP 21 W (Fig. 7.4), SNP 30 W (Fig. 7.5), SNP 104 W (Fig. 7.3A), SNP 290 W (Fig. 7.6), SNP 371 W, SNP 664 (Figs. 7.3B, 7.7), SNP 891

?*Thomasia* Poche, 1908

Referred material from Saint-Nicolas-de-Port:

Lower molariforms: SNP 150 W, SNP 642, SNP 4 W (Fig. 7.12), SNP 140 L (Fig. 7.13), SNP 182 W (Figs. 7.11A, 7.14), SNP 106 W, SNP 338 W, SNP 428 W, SNP 320 W (Figs. 7.11.B, 7.15), SNP 2 ‘MD’, SNP 34 W, SNP 142 L, SNP 272 W, SNP 330 W, SNP 392 W, SNP 418 W, SNP 465 W, SNP 434 W (Fig. 7.16), SNP 1 ‘MD’, SNP 22 Br, SNP 90 W, SNP 110 W, SNP 168 W, SNP 261 W, SNP 459 W, SNP 490 W (Fig. 7.11.C), SNP 631, SNP 665, SNP 669 (Fig. 7.17), SNP 11 W, SNP 23 Br, SNP 76 L, SNP 84 L, SNP 419 W, SNP 534 W, SNP 643, SNP 663, SNP 689, SNP 40 W (Fig. 7.18), SNP 716 (Fig. 7.11.D), SNP 174 W (Fig. 7.19), SNP 69 L, SNP 445 W (Figs. 7.11.E, 7.20), SNP 4 Br, SNP 28 DD

Lower premolariforms: SNP 84 DD (Fig. 7.22), SNP 249 W (Fig. 7.23), SNP 47 W (Fig. 7.24), SNP 66 W (Figs. 7.21.A, 7.25), SNP 23 L, SNP 205 (Fig. 7.21.B), SNP 432 W, SNP 441 W, SNP 703, SNP 35 W (Figs. 7.21.C, 7.26), SNP 2 Ph, SNP 46, SNP 269 W (Fig. 7.21.D)

Upper molariforms: SNP 46 W (Figs. 7.27.A, 7.28), SNP 269, SNP 602, SNP 661, SNP 62 W (Fig. 7.29), SNP 47 DD, 121 W (Figs. 7.27.B, 7.30), SNP 7 Ma, SNP 44 W, SNP 59 W, SNP 105 W, SNP 641 (Fig. 7.27.C), SNP 660, SNP 662 (Fig. 7.31.A), SNP 671, SNP 706 (Fig. 7.31.B), SNP 707, SNP 209 W (Figs. 7.31.C, 7.32), SNP 14 DD, SNP 350 W (Fig. 7.33), SNP 65 W, SNP 550, SNP 306 W (Figs. 7.34, 7.35.A), SNP 31 W, SNP 51 W (Fig.

7.35.B), SNP 76 DD, SNP 82 L, SNP 145 W (Fig. 7.35.C), SNP 147 W, SNP 323, SNP 369 W (Fig. 7.36.A), SNP 391 W (Fig. 7.36.B), SNP 437 W, SNP 447 W, SNP 461, SNP 467 W, SNP 488 W (Fig. 7.36.C), SNP 603, SNP 638, SNP 639, SNP 672, SNP 715

Upper premolariforms: SNP 60 W (Fig. 7.43), SNP 862, SNP 219 W (Fig. 7.44), SNP 712, SNP 219 W (Figs. 7.41.D, 7.45), SNP 2 W, SNP 190 W

Upper teeth: SNP 7 W (Figs. 7.37.A, 7.38), SNP 3 Ph, SNP 36, SNP 118 L, SNP MD 12, SNP 460 W (Figs. 7.37.B, 7.39), SNP 20 DD, SNP 63 DD, SNP 388 W, SNP 449 W, SNP 708 (Figs. 7.37.C, 7.40), SNP 8 W (Fig. 7.41.A), SNP 141 W, SNP 711 (Figs. 7.41.B, 7.42), SNP 81 L, SNP 86 W, SNP 224 W (Fig. 7.41.C), SNP 379 W, SNP 390 W, SNP 440 W

Discussion

The morphological and morphometrical studies are not completed, leaving important doubt on the interpretation of the described variations. Another difficulty for this discussion is the lack of knowledge on the dental replacement in haramiyids which prevents to distinguish ontogenetical variations from other variations. Moreover, the noticeable differences seen between the genera documented by dental rows (*Haramiyavia*, *Megaconus*, *Arboroharamiya*, *Shenshou*, *Xianshou*) confuse the recognition of a general pattern for dental rows in haramiyids.

However, some new results are discussed. In summary, the main variations of the row a/A are considered as linked to taxonomy, and the main variations of the row b/B are considered as linked to loci. Following this analysis, several alternative hypothetical reconstructions of postcanine rows are proposed (Fig. 7.49, 7.50), and some new potential diagnostic characters are discussed. Moreover, the pattern of occlusion of ‘*Thomasia*’ is confirmed with the row b/B occluding in the opposite basin. This point highlights a very important difference between ‘*Thomasia*’ and some Jurassic haramiyids (*Arboroharamiya*, *Shenshou*, and *Xianshou*) for which the row a/A occludes in the opposite basin. At last, the masticatory movement proposed by previous authors (e.g., Butler & MacIntyre, 19994; Jenkins *et al.*, 1997; Meng *et al.*, 2014; Sigogneau-Russell, 1989), with a backward movement of the lower jaw, is discussed and an alternative hypothesis is proposed, with a forward movement of the lower jaw.

Chapitre 8

Theroteinus

8.1. Introduction

Si les haramiyides sont depuis longtemps considérés comme un groupe singulier et difficile à étudier parmi les mammaliaformes (voir Chapitre 7), le genre *Theroteinus* Sigogneau-Russell, Frank & Hemmerlé, 1986 est lui-même mis à part au sein des haramiyides. Il est connu par une dizaine de dents isolées venant de Saint-Nicolas-de-Port. Ses caractères morphologiques ont fait douter qu'il soit un haramiyide (Sigogneau-Russell, 1983b ; Sigogneau-Russell *et al.*, 1986), puis l'ont fait placer à l'écart de tous les autres haramiyides dans la systématique du groupe (Hahn *et al.*, 1989 ; Butler, 2000 ; Hahn & Hahn, 2006). Alors que de nouvelles études phylogénétiques intègrent de plus en plus d'haramiyides (Zhou *et al.*, 2013 ; Zheng *et al.*, 2013 ; Bi *et al.*, 2014), *Theroteinus*, pourtant souvent considéré comme l'haramiyide le plus primitif (Hahn *et al.*, 1989 ; Butler, 2000 ; Hahn & Hahn, 2006), n'est pas pris en compte.

Le but de ce chapitre est de réévaluer la taxonomie du genre *Theroteinus* à la lumière du nouveau matériel décrit ici et de le comparer aux haramiyides actuellement connus, dans la perspective de son intégration au débat actuel.

8.1.1. Contexte historique

Sigogneau-Russell (1983b) décrit trois dents de morphologie très particulière : SNP 61 W est interprété comme représentant un nouvel haramiyide ; tandis que SNP 78 W et SNP 2 Ma sont interprétés comme représentant un multituberculé. Le genre *Theroteinus*, son espèce-type *T. nikolai* et la famille Theroteinidae sont créés par Sigogneau-Russell, Frank & Hemmerlé en 1986. Sigogneau-Russell *et al.* (1986) reprennent les deux dents décrites en 1983b, les interprètent comme des dents supérieures et leur associent, sans les décrire, une dent supérieure et trois dents inférieures. Ils réalisent une étude de la micro-usure montrant l'absence de stries d'usure et en concluent un mouvement masticatoire essentiellement vertical. Ils étudient aussi l'ultrastructure de l'émail. Hahn *et al.* (1989) décrivent une poignée de nouvelles dent isolées et définissent, sans la nommer, une nouvelle espèce *Theroteinus* sp. basée sur quatre dents inférieures de Saint-Nicolas-de-Port, dont SNP 61 W, caractérisées par leur petite taille.

Hahn *et al.* (1989) regroupent *Theroteinus* avec les autres Haramiyida et les Multituberculata Cope, 1884 dans le groupe des Allotheria Marsh, 1880. Ils créent l'ordre Theroteinida Hahn, Sigogneau-Russell & Wouters, 1989 au côté du sous-ordre Haramiyoidea Hahn, 1973 qu'ils élèvent au rang d'ordre en le renommant Haramiyida. Ils représentent leur classification sous la forme d'un arbre phylogénétique où *Theroteinus* est le groupe-frère de

tous les autres allothères (Hahn *et al.*, 1989 : Text-fig. 12). Butler (2000) refond la classification des Allotheria, en remplaçant le taxon Theroteinida (toujours composé du seul *Theroteinus*) au rang de sous-ordre dans l'ordre Haramiyida de Hahn *et al.* (1989) au côté du sous-ordre Haramiyoida de Hahn (1973). Hahn & Hahn (2006) proposent la dernière classification des haramiyides comprenant *Theroteinus*. Ils en profitent pour renommer les sous-ordres de Butler (2000) en Theroteinina et Haramiyina et en plaçant *Millsodon* Butler & Hooker, 2005 (Jurassique moyen, Angleterre) dans la famille des Theroteinidae.

Dans toutes ces classifications, *Theroteinus* est toujours considéré comme plus primitif que les autres haramiyides sur la base d'un seul caractère. Il est généralement considéré qu'en occlusion centrique, une dent de *Theroteinus* était en contact avec deux dents opposées. Ce caractère se retrouve chez d'autres groupes de mammaliaformes comme les morganucodontes et les kuehneotheriidés, mais pas chez les autres haramiyides où l'occlusion centrique impliquerait une relation avec une seule dent opposée.

8.2. Matériel et Méthodes

8.2.1. Matériel

Comme cela a été présenté pour le matériel rapporté au méta-taxon 'Thomasia' dans le chapitre 7, le matériel rapporté à *Theroteinus* n'a pas pu être étudié de la même manière selon qu'il est conservé au MNHN ou à l'IRSNB. Les mêmes causes entraînant les mêmes effets, le matériel conservé à l'IRSNB fait l'objet d'un commentaire à part.

8.2.2. Méthodes

8.2.2.1. Caractérisation des spécimens

Le caractère haramiyide des spécimens référés à *Theroteinus* est reconnu par la présence de rangées longitudinales de cuspides entourant un ou plusieurs bassins. Ils sont distingués des spécimens de 'Thomasia' par leurs cuspides basses relativement à leur diamètre et un bassin réduit en longueur et en largeur.

Les dents inférieures se distinguent des dents supérieures par la présence de deux rangées de cuspides sur les premières contre trois sur les dernières. L'orientation de la couronne suit les mêmes bases que chez 'Thomasia' (voir Chapitre 7). Sur les dents inférieures, la cuspide *a1* domine très largement les autres cuspides et se positionne sur la partie mésiolinguale de la couronne. Sur les dents supérieures, la rangée labiale A présente

8. *Theroteinus*

trois cuspides subégales, tandis que la rangée centrale *B* compte une cuspide *B2*, nettement plus grande que les autres cuspides de la rangée, positionnée près du bord distal de la dent.

Tableau 8. 1. Mesures dentaires (en mm) des molariformes de *Theroteinus* de Saint-Nicolas-de-Port (Trias supérieur, France). L : longueur, l : largeur, R : ratio longueur /largeur.

Numéro	L	l	R	Numéro	L	l	R
MNHN							
<i>Theroteinus nikolai</i>							
SNP 78 W	1,87	1,8	1,04	SNP 61 W	1,46	0,94	1,54
SNP 226 W	1,88	1,23	1,53	SNP 366 W	1,57	1,3	1,21
SNP 497 W	1,65	1,15	1,44	SNP 787	1,88	1,36	1,38
<i>Theroteinus n.sp.</i>							
SNP 2 Ma	2,41			SNP 335 W	2,18	2,49	0,88
SNP 309 W	2,05	1,98	1,03	SNP 487 W	2,53	2,15	1,18
IRSNB							
<i>Theroteinus nikolai</i>							
RAS 103 FW	1,81	1,81	1				
<i>Theroteinus n.sp.</i>							
RAS 801	2,23	2,43	0,91	RAS 3 FW		1,92	
RAS 11 FW	2,21	1,79	1,23				

8.3. Systématique

Mammaliaformes Rowe, 1988

Ordre **Haramiyida** Hahn, Sigogneau-Russell & Wouters, 1989

Sous-ordre **Theroteinida** Hahn, Sigogneau-Russell & Wouters, 1989

Synonymie : Theroteinina Hahn & Hahn, 2006 : p. 189

Famille-type : Theroteinidae Sigogneau-Russell, Frank & Hemmerlé, 1986, par monotypie.

Diagnose originale (Hahn *et al.*, 1989 : p. 211) : « Three rows of low, rounded cusps in the upper cheek teeth, two rows in the lower cheek teeth. In the upper cheek teeth several, in the lower cheek teeth one well developed additional anterior cusps. Masticatory movement mostly orthal. » Traduction par M. Debuysschere : « Trois rangées de cuspides basses et arrondies sur les dents jugales supérieures, deux rangées sur les dents jugales inférieures. Sur les dents jugales supérieures plusieurs, sur les dents jugales inférieures une cuspide(s) antérieure(s) additionnelle(s) bien développée(s). Mouvement masticatoire essentiellement orthal. »

Diagnose émondée (Butler, 2000 : p. 334) : « Haramiyids with fully orthal occlusion, in which upper and lower molars alternate, so that each lower molar bites against two upper molars. The highest cusps are more centrally placed on the teeth than in Haramiyoidea, and the longitudinal valleys are short. » Traduction par M. Debuyschere : « Haramiyides avec une occlusion entièrement orthale, dans laquelle les molaires supérieures et inférieures alternent, de manière à ce que chaque molaire inférieure rencontre deux molaires supérieures. Les plus hautes cuspides sont placées plus au centre des dents que chez les Haramiyoidea, et les vallées longitudinales sont courtes. »

Diagnose révisée : Comme pour la famille-type.

Distribution : Comme pour la famille-type.

Famille **Theroteinidae** Sigogneau-Russell, Frank & Hemmerlé, 1986

Genre-type : *Theroteinus* Sigogneau-Russell, Frank & Hemmerlé, 1986, par monotypie

Diagnose originale (Sigogneau-Russell *et al.*, 1986 : p. 107) : « As for the species (*sic*). » Traduction par M. Debuyschere : « Comme pour l'espèce (*sic*). »

Diagnose émondée (Hahn *et al.*, 1989 : p. 205) : « A family included in the Allotheria, with the following characteristics: Upper cheek teeth subcircular, with low and rounded cusps arranged in three longitudinal rows and anterior accessory cusps (see below for orientation). Lower cheek teeth more elongated antero-posteriorly with only two rows of cusps, one being somewhat wider than the other; one big anterior cusp. Cusps of one row not completely separated from each other. Teeth do not wear as heavily as in paulchoffatiids; type of wear suggests a mainly orthal mode of mastication with a transverse component. » Traduction par M. Debuyschere : « Une famille incluse dans les Allotheria, avec les caractéristiques suivantes : Dents jugales supérieures subcirculaires, avec des cuspides basses et arrondies disposées en trois rangées longitudinales et des cuspides accessoires antérieures (voir plus bas pour l'orientation). Dents jugales inférieures plus allongées antéro-postérieurement avec seulement deux rangées de cuspides, l'une étant un peu plus large que l'autre ; une grande cuspide antérieure. Les dents ne sont pas aussi usées que chez les paulchoffatiids ; le type

d'usure suggère un mode de mastication principalement orthal avec une composante transverse. »

Diagnose émondée (Butler, 2000 : p. 334) : « Upper molars short and wide, with an additional lingual row of cusps. Cusps low and obtuse. Resembles Haramiyaviidae in subcircular outline of the upper molars, which have three rows of cusps, but the additional cusps in Haramiyaviidae are buccal. Eleutherodontidae have a third row on the lingual side, but they differ from Theroteinidae in tooth shape, cusp form and number, and occlusion. Theroteinidae differ from Haramiyidae (*Thomasia*) in the presence of tubules in the enamel. »
Traduction par M. Debuyschere : « Molaires supérieures courtes et larges, avec une rangée linguale additionnelle de cuspides. Cuspides basses et obtuses. Ressemble aux Haramiyaviidae dans le contour subcirculaire des molaires supérieures, qui a trois rangées de cuspides, mais les cuspides des Haramiyaviidae sont buccales. Eleutherodontidae ont une troisième rangée sur le côté lingual mais ils diffèrent des Theroteinidae par la forme de la dent, la forme et le nombre des cuspides et l'occlusion. Les Theroteinidae diffèrent des Haramiyidae (*Thomasia*) par la présence de tubules dans l'émail. »

Diagnose révisée : Comme pour le genre-type.

Distribution : Comme pour le genre-type.

Genre *Theroteinus* Sigogneau-Russell, Frank & Hemmerlé, 1986

Espèce-type : *Theroteinus nikolai* Sigogneau-Russell, Frank & Hemmerlé, 1986.

Espèce attribuée : *Theroteinus* n. sp..

Diagnose originale (Sigogneau-Russell *et al.*, 1986 : p. 107) : « As for the genus (*sic*). »

Diagnose émondée (Hahn *et al.*, 1989 : p. 206) : « The type genus of Theroteinidae with the following characteristics: Upper cheek teeth with three cusps in the A row, four to five in the B row and three on the C row, plus minor cusps anteriorly. Lower cheek teeth with two main cusps in both rows (a and b); one big anterior cusps (c) separated from row a by a sulcus or a valley; several diffuse posterior cusps. » Traduction par M. Debuyschere : « Le genre type de

8. *Theroteinus*

Theroteinidae avec les caractéristiques suivantes : Dents jugales supérieures avec trois cuspides dans la rangée A, quatre à cinq dans la rangée B et trois dans la rangée C, plus des cuspides mineures antérieurement. Dents jugales inférieures avec deux cuspides principales dans chaque rangs (a et b) ; une grande cuspide antérieure (c) est séparée de la rangée a par un sulcus ou une vallée ; plusieurs cuspides postérieures dispersées. »

Diagnose émondée (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004 : p. 256) : « As for the family. »
Traduction par M. Debuysschere : « Comme pour la famille. »

Diagnose révisée : *Theroteinus* diffère de tous les autres haramiyides connus par des molariformes inférieures et supérieures portant des cuspides basse relativement à leur base plus étendue et plus massives d'aspect, des bassins courts et étroits par rapport à la taille de la couronne, seulement deux cuspides dans la rangée *a* (partagé avec certains spécimens de 'Thomasia'), la présence d'une rangée de cuspides *BB* sur les molariformes supérieures (peut-être partagé avec *Eleutherodon*, *Millsodon* et *Megaconus*), et un mouvement masticatoire essentiellement vertical.

Distribution : Trias supérieur (Rhétien): France, Lorraine, Saint-Nicolas-de-Port (Grès « infraliasiques »).

Theroteinus nikolai Sigogneau-Russell, Frank & Hemmerlé, 1986

Figs. 8.1-3

Synonymie : *Theroteinus* sp. Hahn, Sigogneau-Russell & Wouters, 1989 : p. 210.

Diagnose originale (Sigogneau-Russell *et al.*, 1986 : p. 107) : « Cheek teeth with cusps aligned in three rows separated by a valley ; jaw movements essentially orthal ; preprismatic enamel. » Traduction par M. Debuysschere : « Dents jugales avec des cuspides alignées dans trois rangées séparées par une vallée ; mouvements de la mâchoire essentiellement orthals ; émail préprismatique. »

Diagnose émondée (Hahn *et al.*, 1989 : p. 206) : « The type species of *Theroteinus* with the characters of the genus. Length of known upper cheek teeth: 1,90-2.34 mm, length of known lower cheek teeth: 2,15-2,55 mm. » Traduction par M. Debuysschere : « L'espèce-type de

8. *Theroteinus*

Theroteinus avec les caractères du genre. Longueur des dents jugales supérieures connues : 1,9-2,34 mm, longueur des dents jugales inférieures connues : 2,15-2,55 mm. »

Diagnose révisée : *Theroteinus nikolai* se distingue de *T. n. sp.* par des molariformes inférieures et supérieures plus petites en longueur et en largeur (Tab. 8.1 ; Fig. 8.6A), avec un rapport longueur/largeur plus grand (Tab. 8.1 ; Fig. 8.6B), une cuspide *B2* plus labiale que le bassin lingual (Fig. 8.1A, 8.3A) et une cuspide *b4* plus labiale que la selle (Figs. 8.2, 8.3B-E).

Holotype : MNHN.F.SNP 78 W (Figs. 8.1A, 8.3A), molariforme supérieure droite, de Saint-Nicolas-de-Port (Trias supérieur, France).

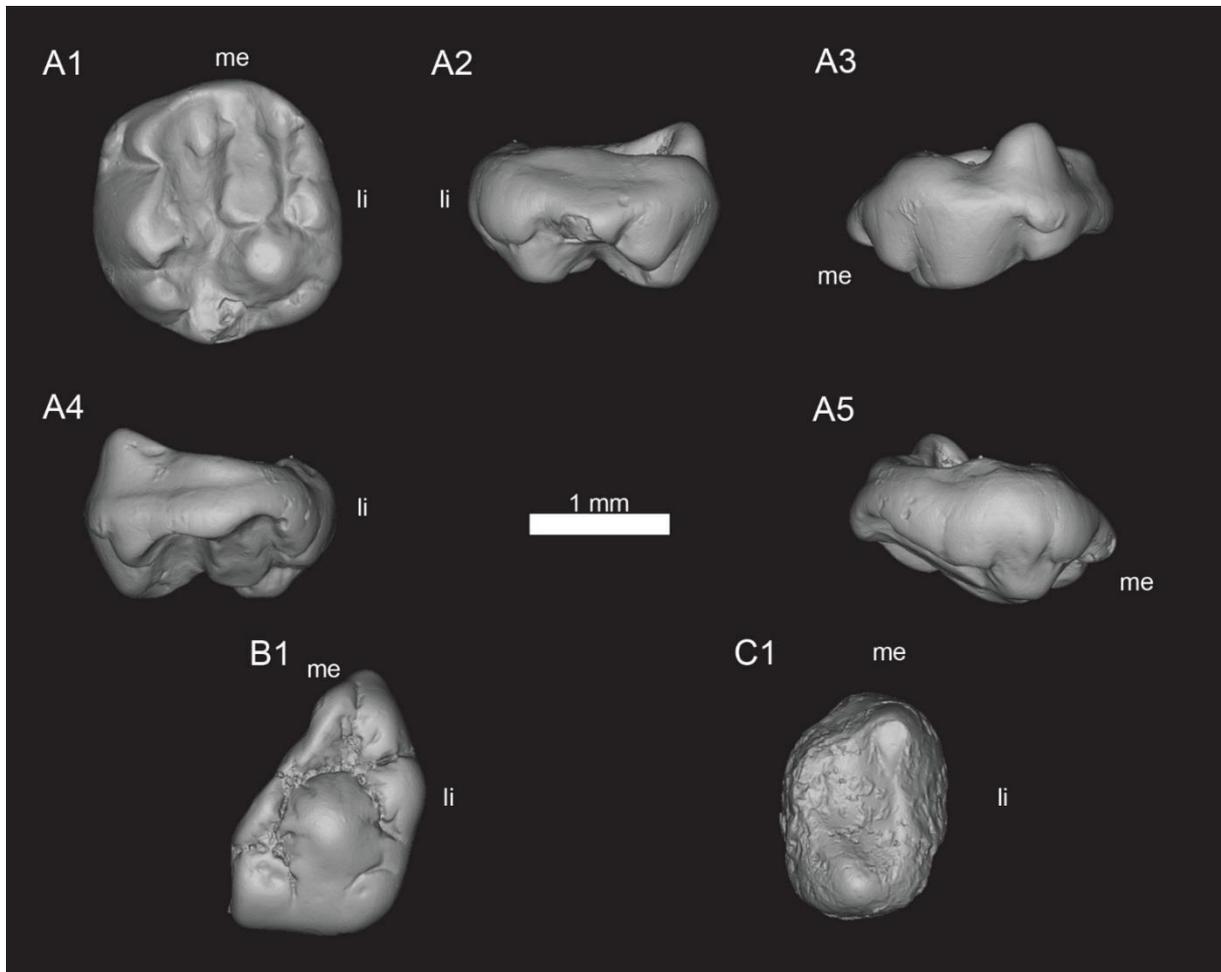


Figure 8. 1. Vues des modèles 3D des molariformes de *Theroteinus nikolai*. **A**, MNHN.F.SNP 78 W, supérieure droite, holotype ; **B**, MNHN.F.SNP 722, supérieure droite ; **C**, MNHN.F.SNP 226 W, inférieure gauche. 1, vue occlusale ; 2, vue distale ; 3, vue labiale ; 4, vue mésiale ; 5, vue linguale. « me » indique l'extrémité mésiale ; « li » indique la face linguale.

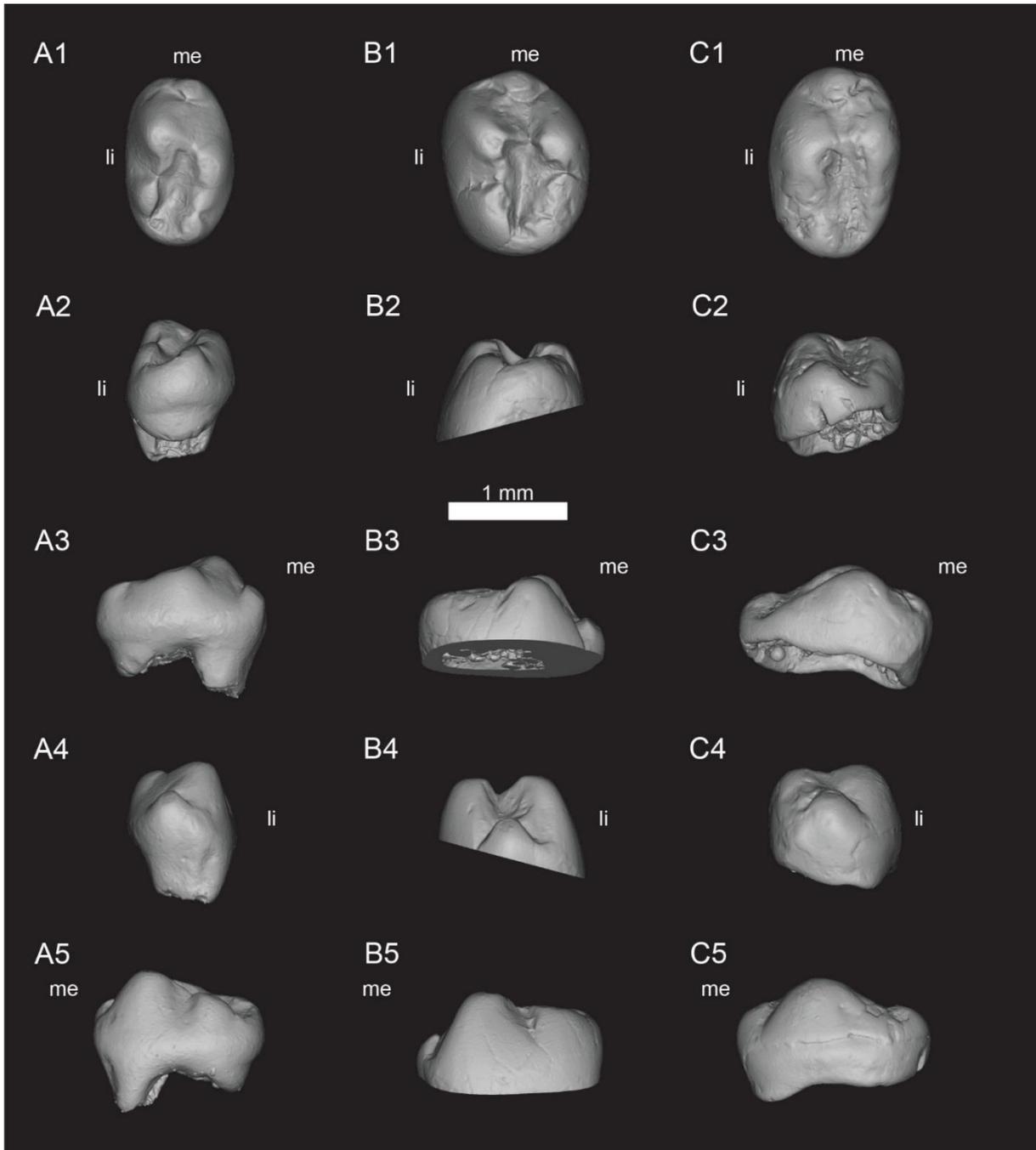


Figure 8. 2. Vues des modèles 3D des molariformes inférieures de *Theroteinus nikolai*. **A**, MNHN.F.SNP 61 W, droite ; **B**, MNHN.F.SNP 366 W, droite ; **C**, MNHN.F.SNP 497 W, droite. 1, vue occlusale ; 2, vue distale ; 3, vue labiale ; 4, vue mésiale ; 5, vue linguale. « me » indique l'extrémité mésiale ; « li » indique la face linguale.

Matériel rapporté par Sigogneau-Russell *et al.*, 1986 :

Dents supérieures : SNP Ma 2 (droite), SNP 335 W (droite)

Dents inférieures : SNP 487 W (gauche), SNP 309 W (gauche), SNP 497 W (droite).

Nouveau matériel rapporté par Hahn *et al.*, 1989 :

Dents supérieures : RAS 801 (gauche), SNP 722 (droite)

Dents inférieures : RAS 800.

Matériel rejeté par Hahn *et al.*, 1989 :

Dent inférieure : SNP 497 W (voir 8.4.1. Définition des espèces de *Theroteinus*)

Matériel rapporté dans cette étude:

molariformes supérieures : MNHN.F.SNP 722 (droite) (Fig. 8.1B), IRSNB.RAS 103 FW (droite, voir Commentaires sur les spécimens de *Theroteinus* conservés à l'IRSNB, plus bas)

molariformes inférieures : MNHN.F.SNP 61 W (droite) (Figs. 8.2A, 8.3B), MNHN.F.SNP 226 W (gauche) (Fig. 8.1C), MNHN.F.SNP 366 W (droite) (Figs. 8.2B, 8.3C), MNHN.F.SNP 497 W (droite) (Figs. 8.2C, 8.3D), MNHN.F.SNP 787 (droite) (Fig. 8.3E).

Matériel rejeté dans cette étude :

Molariformes supérieures : MNHN.F.SNP 2 MA (droite), MNHN.F.SNP 335 W (droite)

Molariformes inférieures : MNHN.F.SNP 309 W (gauche), MNHN.F.SNP 487 W (gauche) (voir 8.4.1. Définition des espèces de *Theroteinus*).

Mesures : voir Tableau 8.1.

Description des molariformes inférieures

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un bassin principal, la rangée linguale *a* et la rangée labiale *b*. Le bassin est délimité mésialement par la selle reliant les cuspides *a1* et *b2*, et distalement par le mur reliant les rangées *a* et *b*. La selle est très haute comparativement au mur. Le bassin s'approfondit et perd en largeur de l'extrémité mésiale vers l'extrémité distale.

La rangée *a* compte deux cuspides. La cuspide *a1* est la plus grande cuspide de la dent. Elle occupe un peu plus de la moitié mésiale de la dent. La cuspide *a1* s'élève verticalement en vue latérale. Elle porte une faible carène mésiale qui se dédouble avec un segment continuant mésialement et un autre se courbant labialement jusqu'à rejoindre la cuspide *b1*. Au niveau de la base de la cuspide *b1*, le segment mésial se poursuit en un court cingulum horizontal qui rejoint la cuspide *b1*. Une crête distale part du coin distolabial du sommet de la cuspide *a1* pour rejoindre la cuspide *a2*. Cette crête est rectiligne en vue latérale, mais en vue occlusale, elle forme un arc de cercle courbé labialement. Le flanc lingual de cette crête est

souligné par un sillon descendant jusqu'à la base de la cuspide *a1*. Une troisième crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, part labialement du sommet de la cuspide *a1* jusqu'à sa base pour participer à la selle. Les crêtes distale et labiale délimitent une étroite surface concave sur le flanc distolabial de la cuspide *a1* qui descend du sommet jusqu'au bassin principal. La cuspide *a2* est près de deux fois moins haute et moins large labiolingualemment, et nettement moins longue mésiodistalement que la cuspide *a1*. La cuspide *a2* est déplacée lingualemment par rapport à la cuspide *a1*. Par l'alignement des flancs linguaux des cuspides *a1* et *a2*, le flanc lingual de la couronne est parallèle à l'axe mésiodistal de la dent sur MNHN.F.SNP 61 W, mais dévie distolabialement sur MNHN.F.SNP 366 W et MNHN.F.SNP 787. En vue occlusale, le contour de la cuspide *a2* correspond à un demi-cercle avec un flanc lingual convexe et un flanc labial presque plan. Le flanc labial porte une faible carène verticale en son milieu. En vue distale, le flanc labial présente une pente plus forte que le flanc lingual, ce dernier étant sensiblement convexe. En vue labiale, la base mésiale de la cuspide *a2* est plus haute que sa base distale. En vue linguale, les bases des cuspides *a1* et *a2* sont au même niveau. La cuspide *a2* porte deux crêtes, respectivement mésiale et distale, toutes deux rectilignes en vues occlusale et latérale et alignées mésiodistalement. La première crête part du coin mésiolabial du sommet pour rejoindre la crête distolinguale de la cuspide *a1*. La deuxième crête part du coin distolabial du sommet jusqu'à l'extrémité de la rangée *a*. Elle est nettement plus longue que la crête mésiale. La crête mésiale de la cuspide *a2* présente une pente plus faible que la crête distale de la cuspide *a1* et la crête distale de la cuspide *a2*, cette dernière présente une pente plus forte que la crête distale de la cuspide *a1*.

La rangée *b* compte quatre cuspides, moins bien séparées les unes des autres que les cuspides de la rangée *a*. La cuspide *b1* est la plus mésiale de la dent. Elle est de taille subégale à la cuspide *b4*, voire plus grande sur MNHN.F.SNP 61 W. Elle est placée essentiellement face à la selle, mais elle tend à monter lingualemment jusqu'à rejoindre la carène mésiolabiale de la cuspide *a1*. La cuspide *b2* est la plus grande cuspide de la rangée *b*. Elle est légèrement plus petite que la cuspide *a1*, excepté sur MNHN.F.SNP 366 W où elle est légèrement plus grande, et plus haute que la cuspide *a2*. La cuspide *b2* est labiale à la cuspide *a1*, sa base s'avance aussi mésialement mais beaucoup moins distalement et son sommet est légèrement plus distal, voire nettement plus distal sur MNHN.F.SNP 61 W. La cuspide *b2* porte deux crêtes, rectilignes en vues occlusale et latérale. Une crête descend labialement, mésiolabialement sur MNHN.F.SNP 61 W, pour participer à la selle. L'autre crête descend distalement et rejoint la cuspide *b3*. Ces deux crêtes délimitent d'un part une surface

légèrement convexe, orientée disolingualement, et d'autre part un large arc de cercle. La cuspide *b3* est nettement plus petite que les cuspides *a1*, *a2* et *b2* et légèrement plus petite que les cuspides *b1* et *b4*. La cuspide *b3* est directement distale à la cuspide *b2*, sauf sur MNHN.F.SNP 787 où elle est légèrement plus labiale. Elle est plus mésiale que l'encoche *a1-a2* sur MNHN.F.SNP 787, alignée avec l'encoche *a1-a2* sur MNHN.F.SNP 366 W et plus distale que l'encoche *a1-a2* sur MNHN.F.SNP 61 W. La cuspide *b3* est placée un peu plus haut que le sommet de la cuspide *a2*, voire au même niveau sur MNHN.F.SNP 61 W. L'axe long de la cuspide *b3* dévie légèrement distolingualement par rapport à l'axe mésiodistal de la dent, excepté sur MNHN.F.SNP 787 où les deux axes sont parallèles. La cuspide *b4* est distale à la cuspide *b3* et légèrement plus linguale ; les axes longs de ces deux cuspides sont donc alignés excepté sur MNHN.F.SNP 787. La cuspide *b4* est placée légèrement plus bas que le sommet de la cuspide *a2* et fait face à la crête distale de la cuspide *a2*. La cuspide *b4* porte une carène sur son flanc lingual, qui peut être très développée comme sur MNHN.F.SNP 787. Une crête basse prolonge la rangée *b* puis se courbe lingualemment pour rejoindre l'extrémité de la rangée *a*.

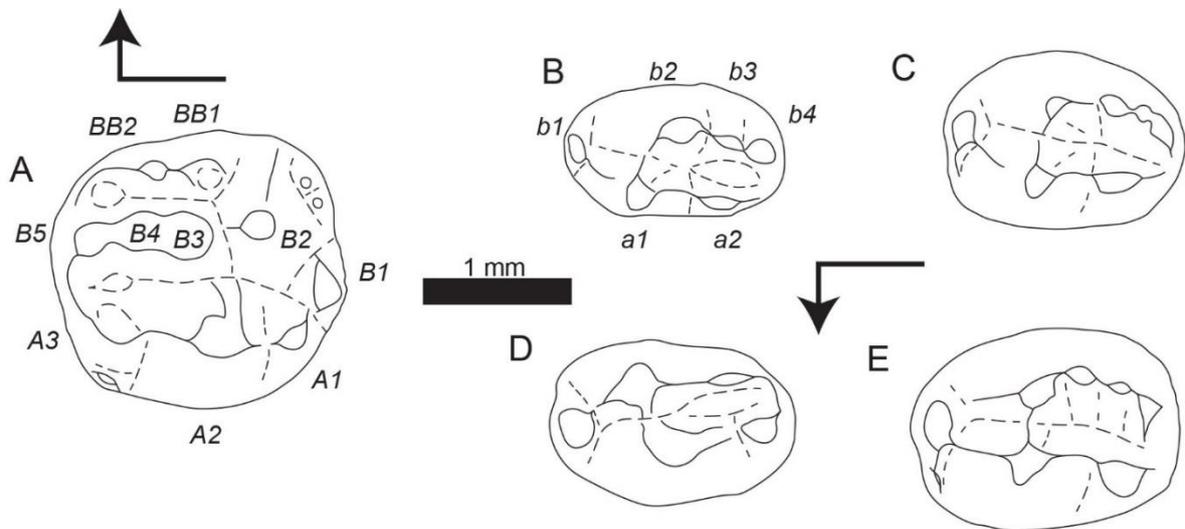


Figure 8. 3. Dessins schématiques des molariformes de *Theroteinus nikolai* en vue occlusale. **A**, MNHN.F.SNP 78 W, supérieure droite, holotype ; **B**, MNHN.F.SNP 61 W, inférieure droite ; **C**, MNHN.F.SNP 366 W, inférieure droite ; **D**, MNHN.F.SNP 497 W, inférieure droite ; **E**, MNHN.F.SNP 787, inférieure droite. Les flèches coudées indiquent l'extrémité mésiale et la face linguale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

Commentaires sur MNHN.F.SNP 266 W et MNHN.F.SNP 497 W :

MNHN.F.SNP 266 W et MNHN.F.SNP 497 W sont des spécimens dont la morphologie est difficile à décrire car ils sont abîmés. La surface de MNHN.F.SNP 266 W est mal préservée (Fig. 8.1C) et MNHN.F.SNP 497 W est fortement usée, rendant les cuspides difficiles à

caractériser. Pour ces raisons, ils n'ont pas été intégrés à la description ci-dessus. Pour MNHN.F.SNP 497 W, il peut être noté que sa rangée *b* est moins développée que sur les autres spécimens avec une importante réduction de la cuspide *b4* (Figs. 8.2C, 8.3D). En l'absence de caractères morphologiques clairs, ils ont été rapportés à l'espèce *Theroteinus nikolai* d'après la morphométrie (voir 8.4.1. Définition des espèces de *Theroteinus*, plus bas).

Description des molariformes supérieures :

La couronne est dominée par trois rangées longitudinales de cuspides : la rangée labiale *A*, la rangée centrale *B* et la rangée linguale *BB*. Les rangées *A* et *B* entourent un bassin labial délimité distalement par la selle, constituée uniquement par la crête linguale de la cuspide *A2*, et mésialement par le mur reliant les rangées *A* et *B*. Les rangées *B* et *BB* entourent un bassin lingual, plus petit que le bassin labial, délimité distalement par la rencontre des cuspides *B2* et *BB1* et mésialement par la crête reliant les rangées *B* et *BB*. Ces deux bassins s'approfondissent et s'élargissent mésialement.

La rangée *A* compte trois cuspides alignées mésiodistalement. Les trois cuspides sont placées au même niveau sur la couronne. Les cuspides *A1* et *A3* sont de taille équivalente dans toutes leurs dimensions, bien que la cuspide *A1* soit légèrement plus haute. La cuspide *A2* est environ deux fois plus longue mésiodistalement, plus haute, et nettement plus large labiolinguale que les cuspides *A1* et *A3*. En vue occlusale, les cuspides *A1* et *A3* présentent un flanc labial en arc de cercle et un flanc lingual relativement plat, concave sur la cuspide *A3* à cause de l'usure (voir plus bas). La cuspide *A1* porte deux crêtes, rectilignes en vues occlusale et latérale. La plus longue part distolingualement du sommet jusqu'à rejoindre la cuspide *B1*. L'autre crête part distalement jusqu'à rejoindre la cuspide *A2*. Ces deux crêtes présentent des pentes équivalentes. La cuspide *A3* porte deux crêtes, rectilignes en vues occlusale et latérale. La plus longue part mésiolingualement du sommet pour participer au mur du bassin labial. L'autre crête part mésialement jusqu'à rejoindre la cuspide *A2*. Ces deux crêtes présentent des pentes équivalentes. La cuspide *A2* porte trois crêtes, rectilignes en vues occlusale et latérale. La première crête part distalement jusqu'à rejoindre la cuspide *A1*. La deuxième crête part mésialement jusqu'à rejoindre la cuspide *A3*. La troisième crête part linguale mais ne se connecte pas à une autre cuspide. La crête distale est la plus courte et présente la pente plus forte des trois. La crête linguale est beaucoup plus large que les deux autres. Les crêtes linguale et mésiale délimitent une face plane sur le flanc mésiolingual de la cuspide *A2*. Les encoches *A1-A2* et *A2-A3* sont de même profondeur, mais l'encoche *A1-A2* est plus haute que l'encoche *A2-A3*.

Une petite cuspide supplémentaire s'est développée sous le flanc labial de la cuspide A3.

La rangée B compte cinq cuspides. La cuspide B1 a une forme de demi-cercle courbé distalement. Elle est légèrement plus petite que la cuspide A1 en longueur et en largeur mais nettement plus petite en hauteur. La cuspide B1 est plus distale et plus linguale que la cuspide A1. Elle est alignée mésiodistalement avec la selle. La cuspide B2 est sensiblement plus petite que la cuspide A2. La cuspide B2 est beaucoup plus linguale que la cuspide B1 et est alignée labiolingualemment avec l'encoche A1-A2. Elle a une forme de cône et ne porte pas de crête. Trois petites cuspules se sont développées à la base du flanc mésiolingual de la cuspide B2. La cuspide B3 est directement mésiale à la cuspide B2. Le sommet de la cuspide B3 est légèrement plus labial que le sommet de la cuspide B2 et légèrement plus mésial que le sommet de la cuspide A2. La cuspide B3 est d'une taille subégale à la cuspide B1 et est positionnée légèrement plus bas que la cuspide B2. La cuspide B4 est directement mésiale à la cuspide B3. Elle est plus petite dans toutes ses dimensions et positionnée plus bas que la cuspide B3. La cuspide B4 est alignée labiolingualemment avec l'encoche A2-A3. La cuspide B5 est la cuspide la plus mésiale de la dent. Elle est légèrement plus labiale à la cuspide B4. La cuspide B5 est plus petite dans toutes ses dimensions et positionnée plus bas que la cuspide B4. Deux crêtes partent de l'extrémité mésiale de la cuspide B5. Une crête s'étend labialement pour participer au mur du bassin labial. L'autre crête s'étend lingualemment pour participer au mur du bassin lingual.

La rangée BB compte deux cuspides. La cuspide BB1 est de taille subégale à la cuspide B4 et est positionnée au même niveau. La cuspide BB1 est accolée aux flancs des cuspides B2 et B3, directement linguale à l'encoche B2-B3. La cuspide BB2 est mésiale à la cuspide BB1 mais légèrement plus linguale. Elle est de taille subégale à la cuspide B5 en longueur et en largeur, mais légèrement plus haute. Une cuspide BB3 était peut-être présente mais la couronne est cassée à cet endroit. La rangée BB est prolongée par une crête qui s'étend mésialement puis se courbe labialement pour participer au mur du bassin lingual.

Commentaires sur MNHN.F.SNP 722 :

Le spécimen MNHN.F.SNP 722 ne conserve que l'extrémité distale de la couronne avec les cuspides A1, B1, B2, BB1 et une partie des cuspides A2 et B3 (Fig. 8.1B). La morphométrie étant inapplicable, le spécimen a été rapporté à *Theroteinus nikolai* sur la base de la position de la cuspide B2 par rapport aux cuspides B3 et BB1. Cependant, un doute persiste du fait de l'état fragmentaire de la cuspide B3. Le spécimen MNHN.F.SNP 722 diffère de

MNHN.F.SNP 78 W par une cuspide *A1* moins développée et la présence d'une seule cuspule à la base du flanc mésiolingual de la cuspide *B2*.

Usure :

Molariformes inférieures. MNHN.F.SNP 787 présente le stade d'usure le moins avancé avec les sommets des cuspides arrondis par l'usure. MNHN.F.SNP 366 W présente un stade d'usure plus avancé. Les sommets des cuspides *a1* et *a2* portent chacun une facette d'usure distale peu penchée. La cuspide *b1* porte une facette d'usure mésiolabiale penchée. Le sommet de la cuspide *b2* porte une facette d'usure distale peu penchée. La cuspide *b3* porte une facette d'usure labiale penchée qui s'étend légèrement sur la partie mésiale de la cuspide *b4*. La cuspide *b4* porte une facette d'usure distale peu penchée. Les flancs du bassin portent des traces d'usure mais ne semblent pas développer de facette définie. MNHN.F.SNP 61 W présente un stade d'usure légèrement plus avancé. Les facettes des sommets des cuspides *a1* et *b2* s'étalent plus distalement et la carène labiale de la cuspide *a1* est aplatie par l'usure. MNHN.F.SNP 61 W diffère toutefois de MNHN.F.SNP 366 W par une cuspide *b3* portant une facette d'usure horizontale. MNHN.F.SNP 497 W présente le stade d'usure le plus avancé. La partie distale de la cuspide *a1* et la cuspide *a2* portent chacun une facette d'usure distale peu penchée. La partie distale de la cuspide *b2*, la cuspide *b3* et la cuspide *b4* portent une seule facette d'usure distale peu penchée. Le reste des cuspides *a1* et *b2* ainsi que la cuspide *b1* sont arrondis par l'usure.

Molariformes supérieures. MNHN.F.SNP 722 présente de faibles traces d'usure avec les sommets des cuspides arrondis mais pas de facette définie. MNHN.F.SNP 78 W présente un grand nombre de facettes bien définies. Le sommet de la cuspide *A1* porte une facette d'usure distolinguale penchée. Le sommet de la cuspide *A2* porte une facette d'usure mésiale horizontale, qui est connectée avec des traces d'usure sur le flanc mésiolingual de la cuspide jusque dans le bassin. La crête linguale de la cuspide *A2* est légèrement aplatie par l'usure. Le flanc lingual de la cuspide *A3* est remodelé par une facette d'usure concave linguale penchée. La cuspide *B1* porte des traces d'usure mais ne développe pas de facette définie. Le sommet de la cuspide *B2* porte une facette d'usure mésiale horizontale. Le flanc mésiolingual et le flanc labial de la cuspide *A2* semblent porter des traces d'usure. Le sommet de la cuspide *B3* porte une facette d'usure mésio-mésiolinguale peu penchée. Le sommet de la cuspide *B4* porte une facette d'usure mésio-mésiolinguale penchée. La cuspide *B5* porte une facette d'usure concave linguale peu penchée. Le sommet de la cuspide *BB1* semble porter une

facette d'usure horizontale mais est en partie cassé. La cuspide *BB2* porte une facette d'usure mésiale penchée. Les flancs des bassins portent des traces d'usure.

***Theroteinus* n. sp.**

Figs. 8.4-5

Etymologie : Latinisation de « Rosières », de « Rosières-aux-Salines » l'autre nom du gisement de Saint-Nicolas-de-Port.

Diagnose : *Theroteinus* n. sp. se distingue de *T. nikolai* par des molariformes inférieures et supérieures plus grandes en longueur et en largeur (Tab. 8.1 ; Fig. 8.6A), avec un rapport longueur/largeur plus petit (Tab. 8.1 ; Fig. 8.6B), une cuspide *B2* alignée mésiodistalement avec le bassin lingual (Figs. 8.4A, 8.5A) et une cuspide *b4* alignée mésiodistalement avec la selle (Figs. 8.4B-C, 8.5C-D).

Holotype : MNHN.F.SNP 2 Ma (Figs. 8.4A, 8.5A), molariforme supérieure droite, de Saint-Nicolas-de-Port (Trias supérieure, France).

Matériel rapporté :

Molariformes supérieures : MNHN.F.SNP 14 FW (droite), MNHN.F.SNP 335 W (droite) (Fig. 8.5B), IRSNB.RAS 801 (gauche, voir Commentaires sur les spécimens de *Theroteinus* conservés à l'IRSNB, plus bas)

Molariformes inférieures : MNHN.F.SNP 309 W (gauche) (Figs. 8.4B, 8.5C), MNHN.F.SNP 487 W (gauche) (Figs. 8.4C, 8.5D), IRSNB.RAS 3 FW (droite, voir Commentaires sur les spécimens de *Theroteinus* conservés à l'IRSNB, plus bas), IRSNB.RAS 11 FW (gauche, voir plus bas).

Mesures : voir Tableau 8.1.

Description des molariformes inférieures :

La couronne est dominée par deux rangées longitudinales de cuspides entourant un bassin principal, la rangée linguale *a* et la rangée labiale *b*. Le bassin est délimité mésialement par la selle reliant les cuspides *a1* et *b2*, et distalement par le mur reliant les rangées *a* et *b*. La selle est très haute comparativement au mur, sauf sur MNHN.F.SNP 309 W où la différence est



Figure 8. 4. Vues des modèles 3D des molariformes de *Theroteinus* n. sp.. **A**, MNHN.F.SNP 2 Ma, supérieure droite, holotype ; **B**, MNHN.F.SNP 309 W, inférieure gauche ; **C**, MNHN.F.SNP 487 W, inférieure gauche. 1, vue occlusale ; 2, vue distale ; 3, vue labiale ; 4, vue mésiale ; 5, vue linguale. « me » indique l'extrémité mésiale ; « li » indique la face linguale.

moins importante. Le bassin s'approfondit et perd en largeur de l'extrémité mésiale vers l'extrémité distale.

La rangée *a* compte deux cuspides. La cuspide *a1* est la plus grande cuspide de la dent. Elle occupe un peu plus de la moitié mésiale de la dent sur MNHN.F.SNP 487 W, et à peu près la moitié mésiale de la dent sur MNHN.F.SNP 309 W. La cuspide *a1* s'élève verticalement en vue latérale. Elle porte une faible carène mésiale qui se dédouble avec un segment continuant mésialement et un autre se courbant labialement jusqu'à rejoindre la cuspide *b1*. Arrivé au niveau de la base de la cuspide *b1*, le segment mésial se poursuit en un court cingulum horizontal qui rejoint la cuspide *b1*. Une crête distale part du coin distolabial du sommet de la cuspide *a1* pour rejoindre la cuspide *a2*. Cette crête est rectiligne en vue latérale, mais en vue occlusale, elle forme un arc de cercle courbé labialement, sauf sur MNHN.F.SNP 487 W où elle est rectiligne dans les deux vues. Le flanc lingual de cette crête est soulignée par un sillon descendant jusqu'à la base de la cuspide *a1*, absent sur MNHN.F.SNP 487 W. Une troisième crête, rectiligne en vues occlusale et latérale, part labialement du sommet de la cuspide *a1* jusqu'à sa base pour participer à la selle. Les crêtes distale et labiale délimitent une étroite surface concave sur le flanc distolabial de la cuspide *a1* qui descend du sommet jusqu'au bassin principal. La cuspide *a2* est près de deux fois moins haute, moins large labiolingualement et moins longue mésiodistalement que la cuspide *a1*. La cuspide *a2* est déplacée lingualement par rapport à la cuspide *a1*. Par l'alignement des flancs linguaux des cuspides *a1* et *a2*, le flanc lingual de la couronne dévie distolabialement de l'axe mésiodistal de la dent. En vue occlusale, le contour de la cuspide *a2* correspond à un demi-cercle avec un flanc lingual convexe et un flanc labial presque plan, excepté sur MNHN.F.SNP 487 W à cause de l'usure. En vue distale, les flancs labial et lingual présentent une pente subégale, le dernier étant sensiblement convexe. En vue labiale, la base mésiale de la cuspide *a2* est plus haute que sa base distale. En vue linguale, les bases des cuspides *a1* et *a2* sont au même niveau. La cuspide *a2* porte deux crêtes, respectivement mésiale et distale, toutes deux rectilignes en vues occlusale et latérale et alignées mésiodistalement. La première crête part du coin mésiolabial du sommet pour rejoindre la crête distolinguale de la cuspide *a1*. La deuxième crête part du coin distolabial du sommet jusqu'à l'extrémité de la rangée *a*. Elle est nettement plus longue que la crête mésiale. La crête mésiale de la cuspide *a2* présente une pente plus faible que la crête distale de la cuspide *a1* et la crête distale de la cuspide *a2*, cette dernière présente une pente plus forte que la crête distale de la cuspide *a1*. Ces crêtes ne sont pas préservées sur MNHN.F.SNP 487 W.

La rangée *b* compte quatre cuspides, moins bien séparées les unes des autres que les cuspides de la rangée *a*. La cuspide *b1* est la plus mésiale de la dent. Elle est de taille subégale à la cuspide *a2*, mais est plus large et plus volumineuse. Elle est placée essentiellement face à la selle, mais elle tend à monter lingualemment jusqu'à rejoindre la carène mésiolabiale de la cuspide *a1*. La cuspide *b2* est la plus grande cuspide de la rangée *b*. Elle est plus légèrement plus petite que la cuspide *a1*, excepté sur MNHN.F.SNP 309 W où elle est nettement plus petite mais reste plus grande que les autres cuspides. La cuspide *b2* est labiale à la cuspide *a1*, sa base s'avance moins mésialement et moins distalement et son sommet est légèrement plus distal, voire nettement plus distal sur MNHN.F.SNP 309 W. La cuspide *b2* porte deux crêtes, rectilignes en vues occlusale et latérale. Une crête descend labialement pour participer à la selle. L'autre crête descend distalement et rejoint la cuspide *b3*. Ces deux crêtes délimitent d'un part une surface légèrement convexe, orientée disolingualement, et d'autre part un large arc de cercle. Cette partie de la morphologie est masquée par l'usure sur MNHN.F.SNP 487 W. La cuspide *b3* est nettement plus petite que les cuspides *a1*, *a2*, *b1* et *b2* et légèrement plus petite que la cuspide *b4*, ou subégale à la cuspide *b4* sur MNHN.F.SNP 487 W. La cuspide *b3* est distale à la cuspide *b2*, mais est légèrement plus linguale. Elle est alignée labiolingualemment avec l'encoche *a1-a2*. La cuspide *b3* est placée légèrement plus bas que la cuspide *b2*. L'axe long de la cuspide *b3* dévie légèrement distolingualement par rapport à l'axe mésiodistal de la dent. La cuspide *b4* est distale à la cuspide *b3* et légèrement plus linguale. Elle est alignée mésiodistalement avec la selle. La cuspide *b4* est placée légèrement plus bas que la cuspide *b3* et fait face à la crête distale de la cuspide *a2*. Une crête basse prolonge la rangée *b* puis se courbe lingualemment pour rejoindre l'extrémité de la rangée *a* sur MNHN.F.SNP 487 W. Sur MNHN.F.SNP 309 W, cette crête se divise en deux segments. Un segment se courbe lingualemment pour rejoindre l'extrémité de la rangée *a*. L'autre se courbe labialement puis descend sur le flanc de la couronne pour former un fin bourrelet s'étendant jusqu'à la base de la cuspide *b2* (voir usure).

Description des molariformes supérieures :

La couronne est dominée par trois rangées longitudinales de cuspides : la rangée labiale *A*, la rangée centrale *B* et la rangée linguale *BB*. Les rangées *A* et *B* entourent un bassin labial délimité distalement par la selle, constituée uniquement par la crête linguale de la cuspide *A2*, et mésialement par le mur reliant les rangées *A* et *B*. Les rangées *B* et *BB* entourent un bassin lingual, plus petit que le bassin labial, délimité distalement par la rencontre des cuspides *B2* et *BB1* et mésialement par la crête reliant les rangées *B* et *BB*. Ces deux bassins

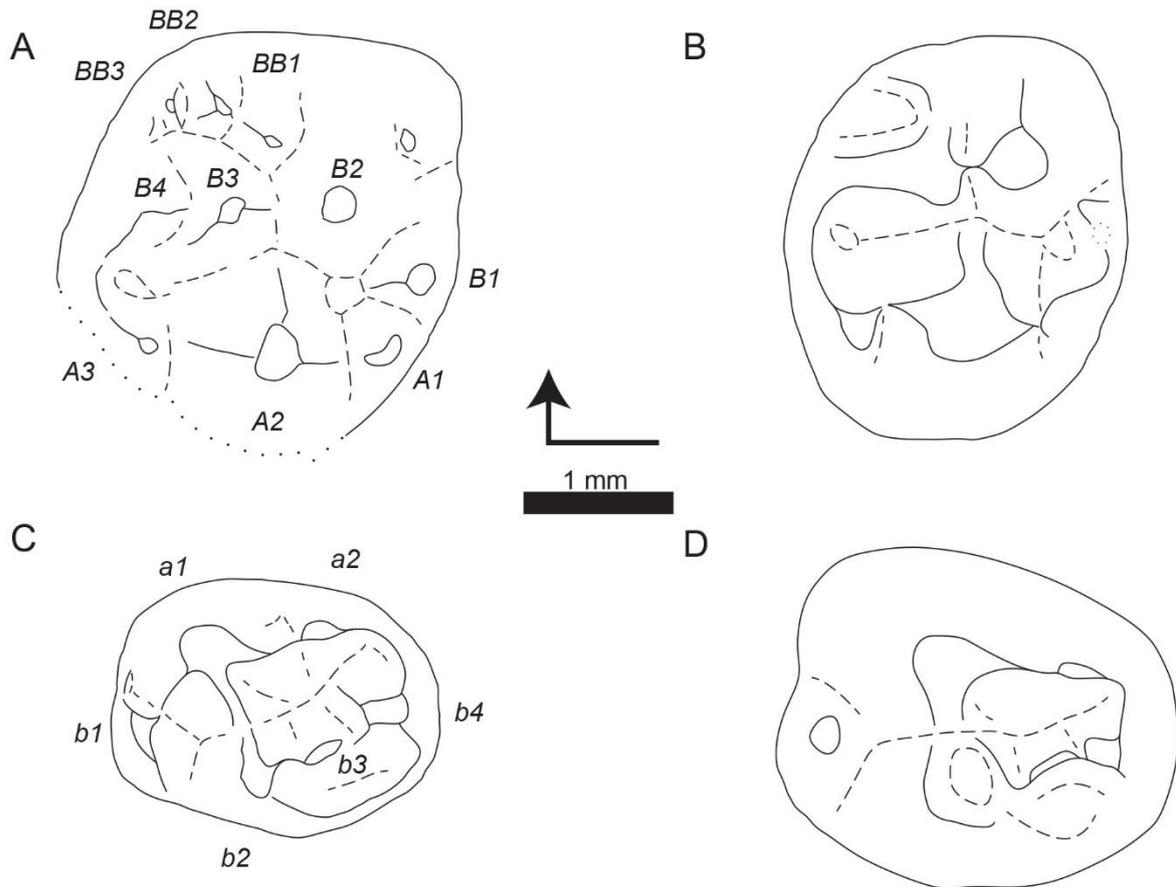


Figure 8. 5. Dessins schématiques des molariformes de *Theroteinus* n. sp. en vue occlusale. **A**, MNHN.F.SNP 2 Ma, supérieure droite, holotype ; **B**, MNHN.F.SNP 335 W, supérieure droite ; **C**, MNHN.F.SNP 309 W, inférieure gauche ; **D**, MNHN.F.SNP 487 W, inférieure gauche. La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

s'approfondissent et s'élargissent mésialement. Le bassin lingual est très peu profond sur MNHN.F.SNP 335 W.

La rangée A compte trois cuspides. Sur MNHN.F.SNP 335 W, la cuspide A3 est légèrement plus labiale que les cuspides A1 et A2. Sur MNHN.F.SNP 2 Ma, la cuspide A1 est plus linguale que la cuspide A2 et la cuspide A3 plus labiale que la cuspide A2. Les trois cuspides sont placées au même niveau sur la couronne. Les cuspides A1 et A3 sont de taille équivalente dans toutes leurs dimensions, bien que la cuspide A1 soit légèrement plus longue. La cuspide A2 est environ deux fois plus longue mésiodistalement et plus haute, et nettement plus large labiolinguale que les cuspides A1 et A3. Sur MNHN.F.SNP 2 Ma, les cuspides A1 et A3 sont moins larges relativement à la cuspide A2. En vue occlusale, les cuspides A1 et A3 présentent un flanc labial en arc de cercle et un flanc lingual relativement plat. Sur MNHN.F.SNP 335 W, la cuspide A1 porte deux crêtes, rectilignes en vues occlusale et latérale. La plus longue part distolinguale du sommet jusqu'à rejoindre la cuspide B1.

L'autre crête part distalement jusqu'à rejoindre la cuspide A2. Sur MNHN.F.SNP 2 Ma, la crête mésiale est présente, mais la cuspide A1 présente un flanc plat face à la cuspide B1. La cuspide A3 porte deux crêtes, rectilignes en vues occlusale et latérale. La plus longue part mésiolingualement du sommet pour participer au mur du bassin labial. L'autre crête part mésialement jusqu'à rejoindre la cuspide A2. La crête distale présente une pente plus forte que la crête mésiale. La cuspide A2 porte trois crêtes, rectilignes en vues occlusale et latérale. La première crête part distalement jusqu'à rejoindre la cuspide A1. La deuxième crête part mésialement jusqu'à rejoindre la cuspide A3. La troisième crête part lingualement mais ne se connecte pas à une autre cuspide. Les trois crêtes présentent des pentes équivalentes. La crête distale est la plus courte. La crête linguale est beaucoup plus large que les deux autres. Les crêtes linguale et mésiale délimitent une face concave sur le flanc mésiolingual de la cuspide A2. L'encoche A1-A2 est moins profonde et plus haute que l'encoche A2-A3.

La rangée B compte quatre cuspides. La cuspide B1 est de taille subégale à la cuspide A1 sur MNHN.F.SNP 2 Ma, mais plus petite sur MNHN.F.SNP 335 W. La cuspide B1 est plus distale et plus linguale que la cuspide A1. Elle est légèrement plus linguale que la selle. La cuspide B2 est sensiblement plus petite que la cuspide A2. La cuspide B2 est beaucoup plus linguale que la cuspide B1 et est légèrement plus distale que la cuspide A2. Elle a une forme de cône et ne porte pas de crête. Une petite cuspide s'est développée à la base du flanc mésiolingual de la cuspide B2. L'encoche B2-B3 est alignée labiolingualement avec la cuspide A2. La cuspide B3 est plus labiale que la cuspide B2 et sensiblement plus linguale que la cuspide B1 (MNHN.F.SNP 2 Ma) ou alignée mésiodistalement avec elle (MNHN.F.SNP 335 W). La cuspide B3 est nettement plus petite que les cuspides A2 et B2 et légèrement plus grande que les cuspides A1, A3 et B1 (MNHN.F.SNP 2 Ma) ou subégale aux cuspides A1 et A3 (MNHN.F.SNP 335 W). Sur MNHN.F.SNP 2 Ma, la cuspide B3 est plus large que longue. Elle est positionnée légèrement plus bas que la cuspide B2. L'encoche B3-B4 est alignée labiolingualement avec l'encoche A2-A3. La cuspide B4 est directement mésiale à la cuspide B3. Elle est plus petite dans toutes ses dimensions et positionnée plus bas que la cuspide B3. Sur MNHN.F.SNP 335 W, la cuspide B4 n'est pas visible à cause de l'usure (voir plus bas). Pour la même raison, une cuspide B5 était peut-être présente sur MNHN.F.SNP 335 W. Deux crêtes partent de l'extrémité mésiale de la rangée B. Une crête s'étend labialement pour participer au mur du bassin labial. L'autre crête s'étend lingualement pour participer au mur du bassin lingual.

La rangée BB compte trois cuspides sur MNHN.F.SNP 2 Ma. Sur MNHN.F.SNP 335 W, l'usure de la rangée ne permet pas de décrire les cuspides. La cuspide BB1 est plus grande

que la cuspide *B4* et est positionnée au même niveau. La cuspide *BB1* est accolée aux flancs des cuspides *B2* et *B3* et légèrement plus mésiale que l'encoche *B2-B3*. La cuspide *BB2* est mésiale à la cuspide *BB1* mais légèrement plus linguale. Elle est plus petite et placée plus bas que la cuspide *BB1*. La cuspide *BB3* est la cuspide la plus mésiale de la dent. Elle est alignée mésiodistalement avec la cuspide *BB1*. La rangée *BB* est prolongée par une crête qui s'étend labialement pour participer au mur du bassin lingual.

Commentaires sur MNHN.F.SNP 14 FW :

Le spécimen MNHN.F.SNP 14 FW ne conserve que l'extrémité distale de la couronne avec les cuspides *A1*, *B1*, *B2*, *BB1* et une partie des cuspides *A2* et *B3*. La comparaison morphométrique étant inapplicable, le spécimen a été rapporté à *Theroteinus* n. sp. sur la base de la position de la cuspide *B2* par rapport aux cuspides *B3* et *BB1*. Le spécimen MNHN.F.SNP 14 FW diffère de la description présentée ci-dessus par une cuspide *A1* moins développée et une cuspide *B3* plus développée.

Usure :

Molariformes inférieures. Sur MNHN.F.SNP 309 W, toutes les cuspides sont arrondies par l'usure et les flancs du bassin portent des traces d'usure, mais il n'y a pas de facette définie. Le flanc labial de la rangée *b* porte une grande surface d'usure concave s'étalant de l'extrémité distale de la cuspide *b2* jusqu'à la cuspide *b4*. Il est difficile de dire si cette concavité était déjà partiellement présente ou non sur la dent avant l'usure mais elle porte des traces d'usure, comme les flancs du bassin. MNHN.F.SNP 487 W présente aussi une usure de l'ensemble de la dent mais ce spécimen porte aussi des facettes d'usure. La cuspide *a1* porte une facette d'usure distolabiale penchée. La cuspide *a2* porte une facette d'usure distale penchée sur son sommet, connectée à une facette d'usure distolinguale penchée sur son flanc lingual. La cuspide *b1* porte une facette d'usure horizontale. La cuspide *b2* est en partie remaniée par une facette d'usure distolinguale penchée. Le flanc labial de la cuspide *b3* porte une facette d'usure concave labio-distolabiale peu penchée, qui se prolonge sur la cuspide *b4*. Le sommet de la cuspide *b4* porte une facette d'usure distale horizontale.

Molariformes supérieures. MNHN.F.SNP 2 Ma présente un stade d'usure peu avancé. Les sommets des cuspides sont arrondis par l'usure. MNHN.F.SNP 335 W présente un stade d'usure plus avancé. Les cuspides sont beaucoup plus arrondies par l'usure et présentent quelques facettes d'usure. La cuspide *A1* porte une facette d'usure distale penchée. La cuspide

A3 semble porter une facette d'usure mésiale penchée. La cuspide *B2* porte une facette d'usure mésiolabiale peu penchée. La suite de la rangée *B* porte une seule facette d'usure mésiale penchée. La rangée *BB* porte une seule facette d'usure mésiale penchée. MNHN.F.SNP 14 FW semble présenter un stade d'usure nettement plus avancé. La cuspide *A1* porte une facette d'usure distale peu penchée. La cuspide *A2* porte une grande facette d'usure labiale horizontale. La cuspide *B1* porte une facette d'usure distale horizontale. La cuspide *B2* porte une facette d'usure horizontale. La cuspide *B3* semble porter une facette d'usure mésiale peu penchée mais est en partie cassée. La cuspide *BB1* porte une facette d'usure mésiolabiale peu penchée.

Commentaires sur les spécimens de *Theroteinus* conservés à l'IRSNB :

Dans les collections de l'IRSNB, sept dents molariformes ont été rapprochées de *Theroteinus* par leur morphologie générale :

Theroteinus nikolai : IRSNB.RAS 103 FW (supérieure droite)

Theroteinus n. sp. : IRSNB.RAS 801 (supérieure gauche), IRSNB.RAS 3 FW (inférieure droite), IRSNB.RAS 11 FW (inférieure gauche)

Theroteinus ? : IRSNB.RAS 62 FW, IRSNB.RAS 74 FW, IRSNB.RAS 77 FW

Trois spécimens n'ont pas pu être rapportés à l'une des espèces de *Theroteinus* car ils n'ont été ni dessinés, ni décrits, ni mesurés. Quatre spécimens ont été dessinés. Ces dessins ont servi de base à des mesures approximatives des spécimens (voir Tableau 8.1), ce qui a permis de les intégrer à la discussion sur la morphométrie de *Theroteinus* (voir 8.4.1. Définition des espèces de *Theroteinus*, plus bas). Ces dessins et ces mesures ont permis de rapporter ces spécimens à l'une ou l'autre des espèces de *Theroteinus*, mais ils sont insuffisants pour les intégrer aux descriptions présentées plus haut.

Le spécimen IRSNB.RAS 800 a été décrit par Hahn *et al.* (1986) comme une dent de *Theroteinus nikolai*. Cependant, si le spécimen a bien été observé à l'IRSNB, sa morphologie, très particulière à cause d'une usure intense, n'a pas permis de le rapprocher de *Theroteinus* dans le cadre d'une première vague d'observation (voir 8.2.1. Matériel).

Reconstitution de la série dentaire chez *Theroteinus* :

La reconstitution de la série dentaire de *Theroteinus* se heurte aux mêmes problèmes que ceux exposés dans le chapitre 7 pour 'Thomasia'. Le cas de *Theroteinus* est aussi compliqué par le petit nombre de spécimens connus, qui empêche d'évaluer l'étendue des variations intraspécifiques, et l'absence de spécimens prémolariformes.

Parmi les molariformes supérieures, les variations de développement des cuspides *A1* et *B1*, ainsi que du nombre d'éléments sur le flanc distolingual de la cuspide *B2*, peuvent être liés à des variations de locus mais aussi à des variations individuelles ou entre générations de dents.

Parmi les molariformes inférieures, trois spécimens portent des caractères pouvant être interprétés comme liés à des variations de locus. MNHN.F.SNP 61 W présente une cuspide *b2* placée plus distalement par rapport à la cuspide *a1* que sur les autres spécimens. Cette configuration rappelle la première molariforme de *Haramiyavia* Jenkins, Gatesy, Shubin & Amaral, 1997 et peut donc être un indice d'une position plus mésiale dans la série dentaire. MNHN.F.SNP 487 W présente une rangée *b* moins haute que les autres spécimens, en particulier la cuspide *b2* est beaucoup plus petite relativement à la cuspide *a1*. Cette différence de hauteur est aussi observée sur les prémolariformes de certains haramiyides comme 'Thomasia' et peut donc être un indice d'une position plus mésiale dans la série dentaire. Toutefois, MNHN.F.SNP 487 W ne présente pas le déplacement distal de la cuspide *b2* observé sur MNHN.F.SNP 61 W et la différence de hauteur pourrait aussi être liée à une différence de générations de dents. Enfin, MNHN.F.SNP 497 W présente une rangée *b* réduite dans sa partie distale, en particulier la cuspide *b4*. Ce spécimen ne présentant pas les particularités des deux précédents, cette réduction de la rangée *b* peut être un indice d'une position sur le dernier locus de la série dentaire qui est souvent l'objet d'une réduction partielle de la dent chez les autres groupes de mammaliaformes (voir Chapitres 4-7). La réduction de la rangée *b* pouvant altérer le fonctionnement de la dent, cette interprétation peut impliquer soit que le dernier locus supérieur présente une réduction correspondante de sa morphologie, soit que cette partie de la dent n'entraîne pas en occlusion avec la série opposée (autrement dit une position plus mésiale du dernier locus supérieur).

8.4. Comparaison

8.4.1. Définition des espèces de *Theroteinus*

La réévaluation de *Theroteinus nikolai* et la définition d'une nouvelle espèce *Theroteinus* n. sp. sont basées sur des caractères morphométriques et morphologiques.

Morphométrie. Du fait du nombre limité de spécimens, aucun test statistique n'a pu être réalisé pour étayer cette discussion. La figure 8.6A montre l'existence de deux ensembles qui ne se recouvrent ni en longueur ni en largeur, aussi bien parmi les dents inférieures que parmi les dents supérieures. La figure 8.6B montre que les mêmes ensembles existent selon le

rapport longueur sur largeur, bien qu'il y ait un recouvrement entre les deux groupes de dents inférieures. Les spécimens se répartissent donc entre un groupe de dents de petite taille, de forme relativement allongée et un groupe de dents de grande taille, de forme relativement trapue.

Morphologie. Parmi les dents supérieures, deux ensembles peuvent être définis en fonction de la position de la cuspide *B2* qui est soit alignée mésiodistalement avec les cuspides *B3* et *B4*, soit déplacée lingualement pour se placer face au bassin lingual. Parmi les dents inférieures, deux ensembles peuvent aussi être définis en fonction de la position de la cuspide *b4* qui est soit dans l'alignement de la rangée *b*, soit déplacée lingualement pour se placer face à la selle. Ces deux variations sont corrélées par les relations d'occlusion. En effet, la cuspide *B2* passe lingualement à la cuspide *b4* durant l'occlusion, cette dernière ne peut donc être déplacée lingualement que si la première est aussi déplacée.

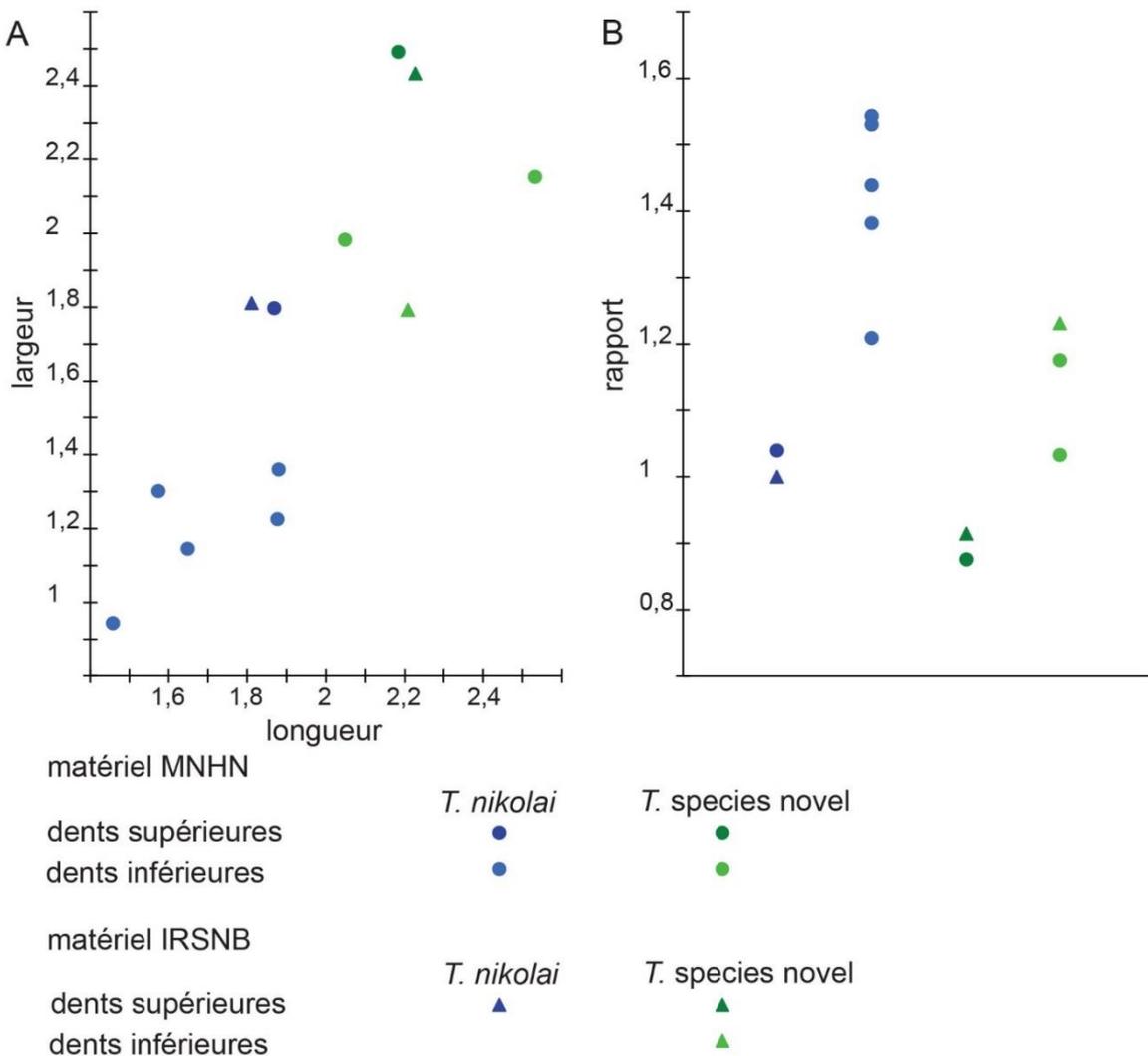


Figure 8. 6. Distribution des spécimens de *Theroteinus* de Saint-Nicolas-de-Port selon (A) leur longueur et leur largeur (en mm) et (B) leur rapport longueur sur largeur (Tab. 8.1).

Les ensembles définis par les caractères morphologiques et morphométriques caractérisent les mêmes spécimens. Les dents inférieures et supérieures sont ainsi associées en fonction de ces caractères et les deux ensembles ainsi obtenus ont été considérés comme deux espèces différentes du genre *Theroteinus*. L'ensemble comprenant le spécimen MNHN.F.SNP 78 W (holotype désigné par Sigogneau-Russell *et al.*, 1986) est identifié comme *Theroteinus nikolai* et l'autre ensemble est identifié comme *Theroteinus* n. sp.

8.4.2. Comparaisons avec les autres haramiyides

Theroteinus diffère de tous les autres haramiyides connus par des cuspides basses et massives, séparées par des encoches très peu profondes, ainsi que par des bassins courts et étroits par rapport à la taille de la dent. Il se distingue aussi par un nombre relativement restreint de cuspides par rangée, en particulier avec seulement deux cuspides dans la rangée *a*, configuration qu'on ne retrouve également que sur certains spécimens du méta-taxon 'Thomasia' (voir Chapitre 7).

Theroteinus partage possiblement la présence d'une rangée linguale supérieure supplémentaire *BB* avec *Eleutherodon* Kermack, Kermack, Lees & Mills, 1998 (Jurassique moyen, Angleterre), *Megaconus* Zhou, Wu, Martin & Luo, 2013 (Jurassique moyen, Chine) et *Millsodon* Butler & Hooker, 2005 (Jurassique moyen, Angleterre). Toutefois, la reconnaissance de cette ressemblance dépend de l'interprétation des spécimens concernés.

En suivant l'orientation des molariformes supérieures de *Eleutherodon* proposée par Kermack *et al.* (1998), Butler (2000) nomme la rangée labiale *A*, la rangée médiane *B* et la rangée linguale *BB*, ce qui correspond à la distribution des rangées chez *Theroteinus*. Cependant, Meng *et al.* (2014 : p. 29) proposent une réinterprétation des dents d'*Eleutherodon*, sur la base d'une comparaison entre le patron d'usure de *Eleutherodon* et celui de *Arboroharamiya*. Cette réinterprétation consiste en une inversion de l'axe labiolingual (Meng *et al.*, 2014 : Fig. 13). Bien que Meng *et al.* (2014) ne détaillent pas explicitement comment ils renomment les différentes rangées, il semble qu'ils considèrent la rangée *A* de Butler (2000) comme la rangée *B*, la rangée *B* comme la rangée *A* et la rangée *BB* comme des éléments supplémentaires sur le flanc labial de la dent. Ainsi, si on accepte l'interprétation de Meng *et al.* (2014), *Eleutherodon* ne partage par la présence de la rangée *BB* avec *Theroteinus*.

Zhou *et al.* (2013) ne nomment pas les rangées de cuspides des dents supérieures de *Megaconus*. Cependant, dans la mesure où la dernière dent ne porte que deux rangées, il est

plus parcimonieux de penser que ces rangées correspondent aux rangées *A* et *B*, ce qui implique que la troisième rangée linguale présente uniquement sur les deux dents précédentes serait une rangée *BB*. Cette interprétation est par ailleurs cohérente avec les rares commentaires sur l'occlusion (Zou *et al.*, 2013 : Supplementary Information). Toutefois, Meng *et al.* (2014) mettent en doute l'orientation de la dentition supérieure de *Megaconus*. Ils proposent une inversion de l'axe labiolingual et semblent considérer la rangée labiale comme une rangée *AA* (Meng *et al.*, 2014 : Fig. 14). Il est important de noter que les deux orientations proposées donnent peu de détails sur les définitions des rangées de cuspides et leurs relations entre elles, ce qui autorise plusieurs interprétations et interdit de conclure quant au partage de la rangée *BB* entre *Megaconus* et *Theroteinus*.

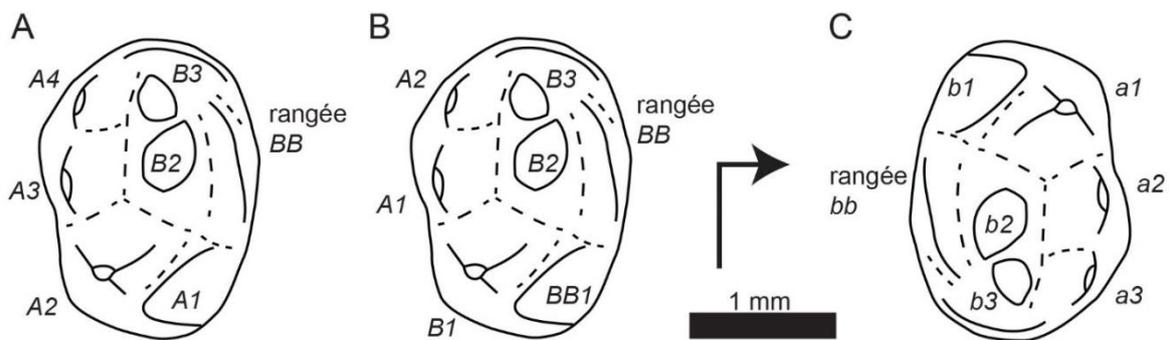


Figure 8. 7. Dessins schématiques du spécimen BDUC J3 rapporté à *Millsodon* (Jurassique moyen, Angleterre), d'après Butler & Hooker (2005 : Fig. 3G), selon (A) l'interprétation de Butler & Hooker (2005) ; (B) l'interprétation de Hahn & Hahn (2006) ; (C) l'interprétation proposée dans cette étude. La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale. Les labels en italiques correspondent à la nomenclature des cuspides.

La comparaison avec *Millsodon* pose plus de problèmes car elle repose sur un spécimen (BDUC J 3) présenté comme une probable molaire supérieure (Butler & Hooker, 2005 : p. 192). Si ce spécimen est considéré comme une dent supérieure, il partage en effet la présence d'une rangée *BB* avec les dents supérieures de *Theroteinus*, mais il en diffère fortement par les rapports entre les autres cuspides. Ces rapports sont si particuliers pour une dent supérieure que les deux seules interprétations proposées diffèrent fortement l'une de l'autre (Butler & Hooker, 2005 *contra* Hahn & Hahn, 2006) (Figs. 8. 7A-B). Le seul argument en faveur de cette interprétation en tant que dent supérieure est la présence d'une troisième rangée. Le reste de la couronne ressemble plus à une molariforme inférieure. En effet, cette partie de la dent peut être décrite de la façon suivante : une grande cuspide suivie par une rangée de cuspides nettement plus petites, une seconde rangée de taille similaire aux petits éléments de la première rangée dont la plus grande cuspide est décalée par rapport à la

grande cuspidé, et une cuspidé à l'une des extrémités de la dent, alignée avec la seconde rangée mais séparée de celle-ci par le volume de la grande cuspidé. Aucune autre dent supérieure d'haramiyidae ne peut être décrite de cette façon, au contraire de certaines dents inférieures telles que celles de 'Thomasia' et de *Haramiyavia*. Cette réinterprétation du spécimen en tant que molariforme inférieure est l'hypothèse que je favorise (Fig. 8. 7C) et présente deux conséquences. Premièrement, le rattachement du spécimen au genre *Millsodon* est à rediscuter. Deuxièmement, le spécimen peut être comparé avec les dents inférieures de *Theroteinus* avec lesquelles il partage plusieurs caractéristiques du genre *Theroteinus* : (i) des rangées comptant peu de cuspides, (ii) des cuspides basses et arrondies et (iii) un bassin étroit et court. De plus, la troisième rangée, labiale dans cette interprétation, peut être interprétée comme le développement du bourrelet labial présenté par certains spécimens décrits plus haut (Figs. 8.4B-C, 8.5C-D). Cependant, le développement de ces deux points nécessite la réévaluation du matériel ; cette réévaluation devant faire face à une première difficulté, le spécimen BDUC J 3 est déclaré perdu par Butler & Hooker (2005 : p. 191).

8.5. Discussion

Theroteinus est généralement considéré comme un Haramiyida, à cause de la présence de rangées parallèles. Il présente aussi des relations de taille et de position entre les cuspides qui sont proches de celles qui sont observées chez 'Thomasia' et *Haramiyavia*. Enfin, son patron occlusal est similaire à celui de 'Thomasia' avec la rangée B entrant en occlusion avec le bassin inférieur. Toutefois, *Theroteinus* est un cas particulier parmi les haramiyides. Il présente des caractères morphologiques ainsi qu'un mouvement masticatoire très différents. En effet, il est le seul pour lequel l'étude des traces d'usure n'a pas mis en évidence de mouvement horizontal de la mâchoire durant la mastication (Sigogneau-Russell *et al.*, 1986 et voir plus haut). Ceci, ajouté à la petite taille des bassins, a mené à considérer son mouvement masticatoire comme essentiellement vertical. Du fait de ces différences, *Theroteinus* occupe depuis longtemps une place à part dans la systématique des haramiyides, qu'il soit placé en groupe-frère de l'ordre Haramiyida (Hahn *et al.*, 1989) ou isolé dans un sous-ordre (Butler, 2000 ; Hahn & Hahn, 2006). Cependant, la récente création du clade Euharamiyida Zheng, Bi, Wang & Meng, 2013 a réanimé le débat sur les relations phylogénétiques des haramiyides entre eux et avec les multituberculés, et la place de *Theroteinus* dans ce nouveau cadre cladistique n'a pas encore pu être discutée. Ce dernier point sera abordé dans le chapitre 10. En conséquence, la systématique présentée plus haut reprend de façon conservatrice le sous-

ordre Theroteinida sans le modifier, afin de ne pas complexifier plus encore la taxonomie des haramiyides qui a déjà subi de nombreux remaniements. Dans le même souci de simplification, la taxonomie des haramiyides, le nom « Theroteinida » a été repris bien qu'il serait préférable de le modifier. Comme le souligne Hahn & Hahn (2006 :p. 189), avoir un nom de sous-ordre avec le suffixe –ida est assez gênant quand le nom de l'ordre le comprenant se termine aussi par –ida. Cependant, le suffixe –ina proposé par Hahn & Hahn (2006) ne peut pas être utilisé car l'article 29.2 de l'ICZN le réserve aux noms de taxons de rang de sous-tribu.

La seule exception à « l'isolement » de *Theroteinus* parmi les haramiyides est l'interprétation de *Millsodon* comme un Theroteinidae par Hahn & Hahn (2006). Dans leur présentation du matériel de *Millsodon*, Butler & Hooker (2005 : p. 192) compare la dent supérieure de ce dernier avec celles de *Theroteinus* et suggère qu'il puisse être une forme dérivée d'un Theroteinidae ou d'un Haramiyidae. Cependant, ils considèrent *Millsodon* comme indéterminé au rang familial et ne comparent pas ses dents inférieures avec celles de *Theroteinus*. Hahn & Hahn (2006) vont plus loin en considérant que les dents inférieures de *Millsodon* peuvent aussi dériver des dents inférieures de *Theroteinus*. Leur interprétation se base sur le spécimen MNHN.F.SNP 226 W. Ils considèrent en effet que les différences entre ce spécimen et les autres dents de *Theroteinus* dépassent le cadre de l'usure et qu'il représente un nouveau taxon, possiblement un nouveau genre, et une forme intermédiaire entre *Theroteinus* et *Millsodon* (Hahn & Hahn, 2006 : p. 184). Ces interprétations sont discutables sur plusieurs points. Premièrement, le spécimen MNHN.F.SNP 226 W est très mal préservé. Cet état ne découle pas seulement d'une usure intense mais aussi probablement des processus taphonomiques subis par le spécimen. Proposer un nouveau genre et un scénario évolutif sur la base d'un spécimen aussi difficile à décrire est très hasardeux. Deuxièmement, les comparaisons entre *Theroteinus* et *Millsodon* rencontrent plus sieurs problèmes. D'une part, la description de la dent supérieure de *Millsodon* est sujette à caution (voir 8.4.2. Comparaisons avec les autres haramiyides). D'autre part, les dents inférieures de *Millsodon* sont toutes très usées (e.g., Butler & Hooker, 2005 : Fig.1.D-E). A ce stade d'usure, les caractéristiques des cuspidés sont difficiles à décrire. Néanmoins, tous les spécimens présentent un bassin bien développé par rapport au reste de la couronne, caractère très différent de ce qui est connu chez *Theroteinus*. Pour ses raisons, la famille Theroteinidae est ici considérée comme monogénérique.

8.6. Extended abstract

Introduction

Theroteinus nikolai Sigogneau-Russell, Frank & Hemmerlé, 1986 was described on a dozen of isolated teeth from Saint-Nicolas-de-Port. Hahn *et al.* (1989) identified a second unnamed species. The morphology of this genus is distinctive with respect to other haramiyids. Consequently, *Theroteinus* is placed in its own monotypic family, Theroteinidae Sigogneau-Russell, Frank & Hemmerlé, 1986, and in its own monotypic order (or suborder) Theroteinida Hahn, Sigogneau-Russell & Wouters, 1989 (Butler, 2000; Hahn & Hahn, 2006; Sigogneau-Russell *et al.*, 1989). Hahn & Hahn (2006) considered *Millsodon* Butler & Hooker, 2005 closer to *Theroteinus* and Theroteinidae. Regardless the taxonomy, *Theroteinus* is always considered as the most primitive haramiyid. However, it is absent in all recent phylogenetic studies (*e.g.*, Zhou *et al.*, 2013 ; Zheng *et al.*, 2013 ; Bi *et al.*, 2014).

Systematic paleontology

The suborder Theroteinida is conservatively used here pending for a more comprehensive revision of haramiyids. We provide revisions of diagnoses and hypodgims of the family Theroteinidae, the genus *Theroteinus* and the type-species *T. nikolai*. A new unnamed species is identified.

Mammaliaformes Rowe, 1988

Order **Haramiyida** Hahn, Sigogneau-Russell & Wouters, 1989

Suborder **Theroteinida** Hahn, Sigogneau-Russell & Wouters, 1989

Type-family: Theroteinidae Sigogneau-Russell, Frank & Hemmerlé, 1986, by monotypy.

Emended diagnosis: As for the type-family.

Family **Theroteinidae** Sigogneau-Russell, Frank & Hemmerlé, 1986

Type-genus: *Theroteinus* Sigogneau-Russell, Frank & Hemmerlé, 1986, by monotypy.

Emended diagnosis: As for the type-genus.

Genus ***Theroteinus*** Sigogneau-Russell, Frank & Hemmerlé, 1986

Type-species: *Theroteinus nikolai* Sigogneau-Russell, Frank & Hemmerlé, 1986.

Referred species: *Theroteinus* n. sp.

Emended diagnosis: *Theroteinus* differs from all other known haramiyids by lower and upper molariforms bearing low and more massive cusps in relation to their wider base surface,

8. *Theroteinus*

short and narrow basins in relation to the size of the crown, only two cusps in the row *a* in lower molariforms (shared with specimens of ‘*Thomasia*’), presence of a row *BB* in upper molariforms (possibly shared with *Eleutherodon*, *Millsodon* and *Megaconus*), and an essentially vertical masticatory movement.

Theroteinus nikolai Sigogneau-Russell, Frank & Hemmerlé, 1986

Figs. 8.1-3

Emended diagnosis: *T. nikolai* differs from *T. n. sp.* by upper and lower molariforms smaller in length and width (Tab. 8.1; Fig. 8.6A), with a larger length/width ratio (Tab. 8.1; Fig. 8.6B), a cusp *B2* more labial than the lingual basin (Fig. 8.1A, 8.3A), and a cusp *b4* more labial than the saddle (Figs. 8.2, 8.3B-E).

Holotype: MNHN.F.SNP 78 W (Figs. 8.1A, 8.3A), right upper molariform, from Saint-Nicolas-de-Port (Upper Triassic, France).

Referred material:

Upper molariforms: MNHN.F.SNP 722 (right) (Fig. 8.1B), IRSNB.RAS 103 FW (right)

Lower molariforms: MNHN.F.SNP 61 W (right) (Figs. 8.2A, 38.B), MNHN.F.SNP 226 W (left) (Fig. 8.1C), MNHN.F.SNP 366 W (right) (Figs. 8.2B, 8.3C), MNHN.F.SNP 497 W (right) (Figs. 8.2C, 8.3D), MNHN.F.SNP 787 (right) (Fig. 8.3E)

Theroteinus n. sp.

Figs. 8.4-5

Diagnosis: *T. n. sp.* differs from *T. nikolai* by lower and upper molariforms larger in length and width (Tab. 8.1; Fig. 8.6A), with a smaller length/width ratio (Tab. 8.1; Fig. 8.6B), a cusp *B2* mesiodistally aligned with the lingual basin (Figs. 8.4A, 8.5A), and a cusp *b4* mesiodistally aligned with the saddle (Figs. 8.4B-C, 8.5C-D).

Holotype: MNHN.F.SNP 2 Ma (Figs. 8.4A, 8.5A), right upper molariform, from Saint-Nicolas-de-Port (Upper Triassic, France).

Referred material:

Upper molariforms: MNHN.F.SNP 14 FW (right), MNHN.F.SNP 335 W (right) (Fig. 8.5B), IRSNB.RAS 801 (left)

Lower molariforms: MNHN.F.SNP 309 W (left) (Figs. 8.4B, 8.5C), MNHN.F.SNP 487 W (left) (Figs. 8.4C, 8.5D), IRSNB.RAS 3 FW (right), IRSNB.RAS 11 FW (left)

Discussion

Theroteinus is compared with other haramiyids and its very distinctive characters are confirmed (shape of cusp and basins, occlusal pattern). The question of the presence of the row *BB* in *Eleutherodon* Kermack, Kermack, Lees & Mills, 1998, *Megaconus* Zhou, Wu, Martin & Luo, 2013 and *Millsodon* Butler & Hooker, 2005 is discussed. Following the initial interpretation of Kermack *et al.* (1998), Butler (2000) considered that *Eleutherodon* displays a row *BB*. However, Meng *et al.* (2014) reinterpreted the orientation of *Eleutherodon*. In this second interpretation, favoured here, there is no row *BB* in *Eleutherodon*. *Megaconus* possibly displays a row *BB*, but the orientation of the holotype is debated (Zhou *et al.*, 2013 contra Meng *et al.*, 2014). Consequently, the question of the row *BB* in *Megaconus* cannot be addressed. The comparison with *Millsodon* is essentially based on a specimen considered as an upper molariform (Butler & Hooker, 2005). Here, an alternative interpretation is proposed in which the specimen is identified as a lower molariform. The morphology of the specimen, identified as a lower molariform, is even morphologically closer to *Theroteinus*, but it is very different from other lower molariforms of *Millsodon*. This means that the hypodigm of *Millsodon* need to be revised. Pending for this revision, the family Theroteinidae is considered as monotypic.

Partie III

L'étude phylogénétique

Chapitre 9

Etude phylogénétique des mammaliaformes mésozoïques : un état de l'art

9.1. Introduction

La méthode cladistique est utilisée pour étudier les relations phylogénétiques des mammifères mésozoïques depuis maintenant une quarantaine d'années. La revue de McKenna (1975) présente les premiers cladogrammes de grands groupes de mammifères et l'introduction des notions de synapomorphie, de plésiomorphie et d'autapomorphie dans les discussions sur la classification phylogénétique des mammifères. Prothero (1981) réalise la première analyse cladistique centrée sur des mammifères mésozoïques, et plus particulièrement sur les thériens non-tribosphéniques (*e.g.*, *Tinodon*, *Dryolestes*, *Peramus*,...). Enfin, Rowe (1988) est le premier à utiliser un logiciel de parcimonie, la version 2.3 de PAUP (Swofford, 1984), dans son étude sur l'origine du crown-group Mammalia. Naturellement, les débats sur les relations de parenté des mammifères mésozoïques remontent bien avant cela. L'idée que des mammifères aient vécu au Mésozoïque avait été acceptée avant la théorie de Darwin (1859) (voir Owen, 1871 pour une synthèse), mais avec des méthodes et des concepts bien différents. De fait, proposer une revue exhaustive des discussions sur les relations phylogénétiques des mammifères mésozoïques est un travail qui dépasse largement le cadre de cette étude. Cette étude fournit cependant l'opportunité d'établir un « état de l'art » des discussions de ces dernières années. Cela permet une mise en contexte générale de l'étude cladistique présentée dans le chapitre 10 et un recul critique sur la manière dont sont réalisées et utilisées les analyses phylogénétiques actuelles.

Ces commentaires et discussions ne mettent pas en cause la validité ou la pertinence de ces études mais mettent en lumière certains points à revoir dans les discussions et interprétations sur la phylogénie des mammifères et les considérations qui en découlent. De nouvelles contributions à ces questions sont proposées dans le chapitre 10

9.2. Compilation de matrices

Neuf analyses récentes ont été sélectionnées car elles font actuellement référence dans les discussions sur la phylogénie des mammifères mésozoïques dont elles intègrent un grand nombre de représentants. Ces neuf matrices sont celles publiées par Luo *et al.* (2002), Ji *et al.* (2006), Luo *et al.* (2007), Luo *et al.* (2011), Rougier *et al.* (2012), Yuan *et al.* (2013), Zheng *et al.* (2013), Zhou *et al.* (2013) et Bi *et al.* (2014).

Elles représentent donc un bon point de départ pour élaborer une nouvelle matrice centrée sur les mammaliaformes du Trias supérieur. De plus, elles peuvent être replacées dans une même série chronologique, chacune découlant de la précédente. Cette véritable filiation

entre matrices s'explique par le fait qu'elles partagent les mêmes auteurs, en particulier Zhe-Xi Luo. Seule la matrice de Rougier *et al.* (2012) fait exception. Elle représente le travail d'une équipe indépendante dont des étapes antérieures ont été publiées par Rougier *et al.* (2007 et 2011). La matrice de Rougier *et al.* (2007) est une version très modifiée de la matrice de Luo *et al.* (2002) avec des éléments d'autres matrices, telles que celles de Wible *et al.* (2007 et 2009). La matrice de Rougier *et al.* (2012) se distingue aussi par son échantillonnage taxonomique avec l'absence totale de taxons de morphologie allothère (tritylodontidés, haramiyides et multituberculés) et l'ajout d'un grand nombre d'autres taxons dont les Meridiolestida Rougier, Apesteguía & Gaetano, 2011 Cette matrice a été sélectionnée car elle représente l'une des matrices alternatives par rapport à celle de l'équipe de Luo.

Cette étude se focalisant sur les dents molariformes, le travail de compilation a été restreint aux caractères de la dentition. La compilation a commencé par la comparaison des listes de caractères, caractère par caractère, afin d'établir la succession des modifications, ajouts et retraits des caractères et de leurs états. Cette première étape a entre autres mené à l'établissement d'une liste de 116 caractères décrivant la morphologie des molaires (voir annexe 2) qui a servi de base à la liste de caractères présentée au chapitre 10. La deuxième étape a consisté en une comparaison des matrices, compilées dans un fichier excell, afin de pouvoir suivre les ajouts et retraits de taxons et les modifications de codage.

9.3. Synthèse des résultats

La figure 9.1 regroupe les consensus stricts issus des matrices compilées. Cependant, ces cladogrammes ont été élagués pour ne conserver que les extra-groupes, les taxons intégrés dans l'analyse cladistique présentée dans le chapitre 10 et les quelques groupes majeurs que sont les multituberculés et les « crown-groups » des placentaires, marsupiaux et monotrèmes (Fig. 9.1). Ces arbres permettent de synthétiser les principaux résultats sur les relations phylogénétiques des groupes étudiés dans la partie systématique.

L'ordre des Morganucodonta n'est représenté dans l'ensemble des arbres que par *Morganucodon* et *Megazostrodon*, auxquels s'ajoute *Dinnetherium* dans trois analyses (Ji *et al.*, 2006 ; Luo *et al.*, 2002 ; Rougier *et al.*, 2012). Ces genres forment systématiquement un clade, sauf pour Ji *et al.* (2006) où ils forment une branche pectinée dans laquelle *Dinnetherium* est le groupe-frère de l'ensemble des autres mammaliaformes (Fig. 9.1E). Dans tous les arbres, les morganucodontes se placent relativement près de la racine de l'arbre, entre les extra-groupes et le reste des mammifères. Ce résultat est cohérent avec des résultats

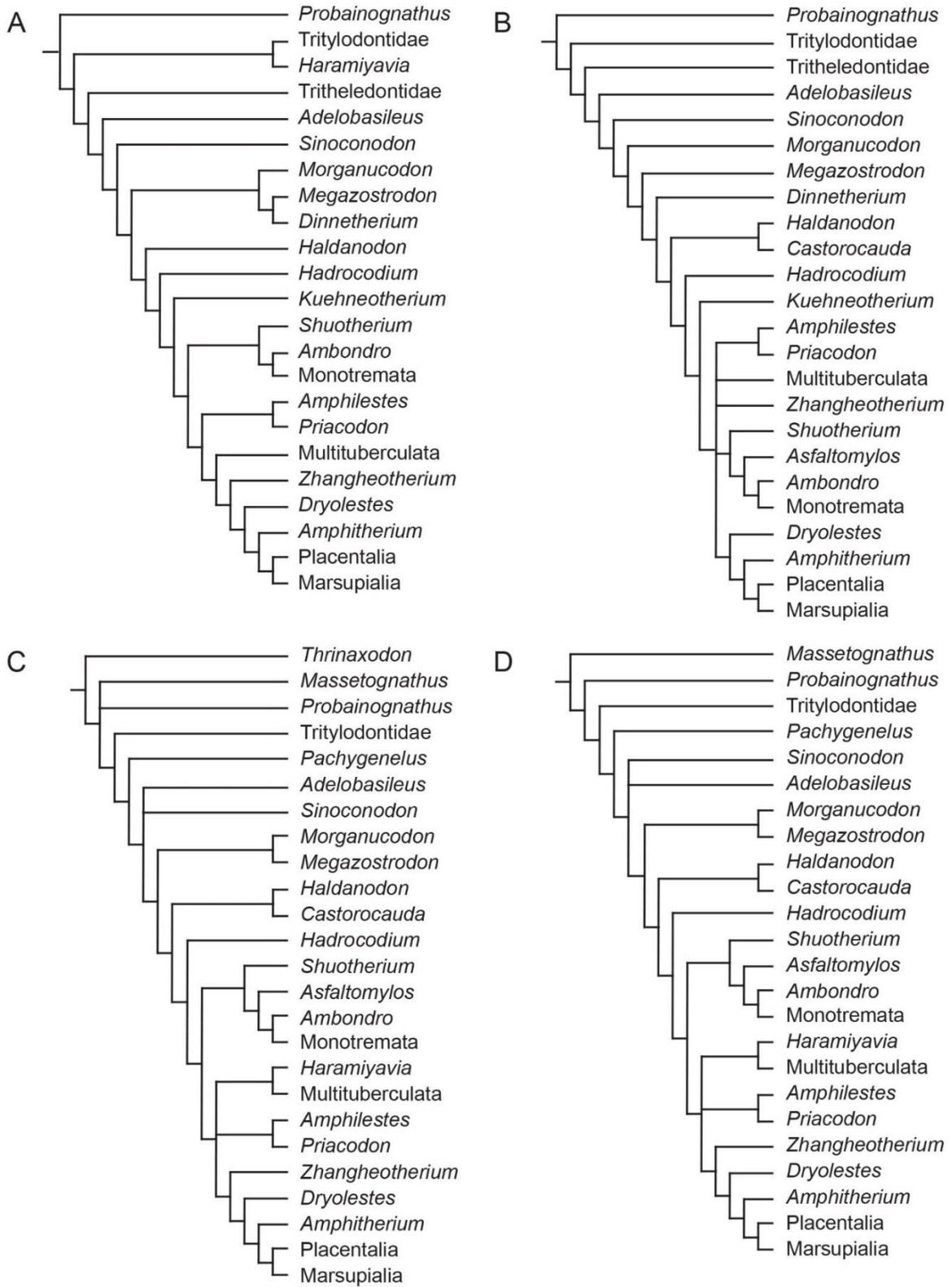
antérieurs dont celui de Rowe (1988) qui a choisi *Morganucodon* pour définir le clade des Mammaliaformes.

Les formes symmétrodontes du Trias supérieur sont très peu représentées dans ces arbres. *Delsatia* et *Woutersia* ne sont jamais présents et *Kuehneotherium* n'est présent que dans trois arbres (Ji *et al.*, 2006 ; Luo *et al.*, 2002 ; Rougier *et al.*, 2012). A chaque fois qu'il est présent, *Kuehneotherium* est le groupe-frère du « crown-group » Mammalia (Fig. 9.1A-B, E).

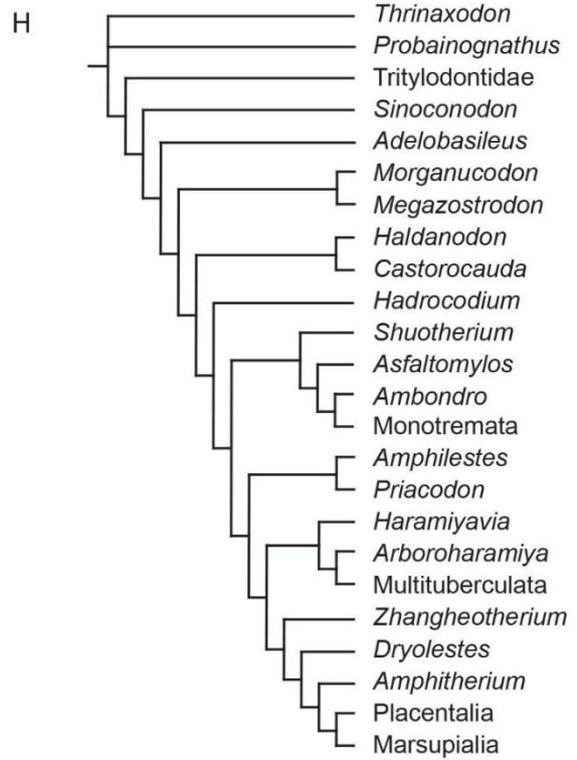
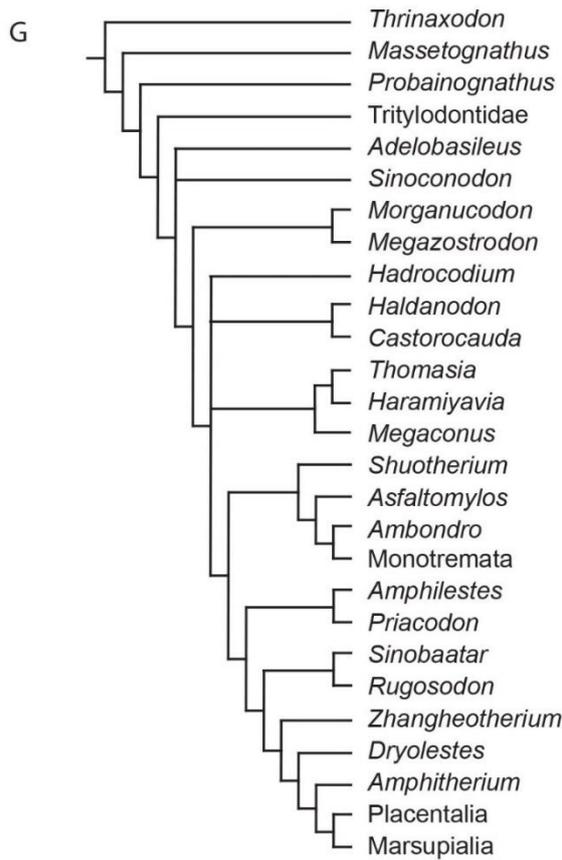
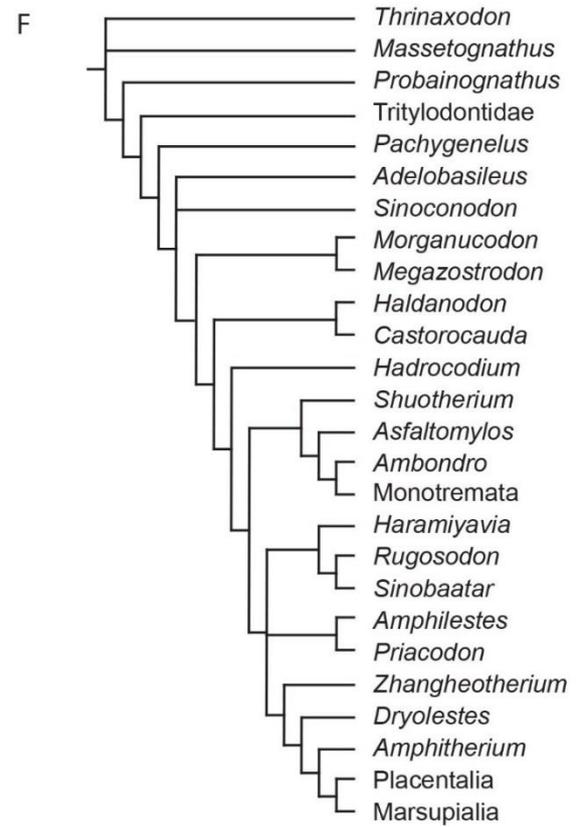
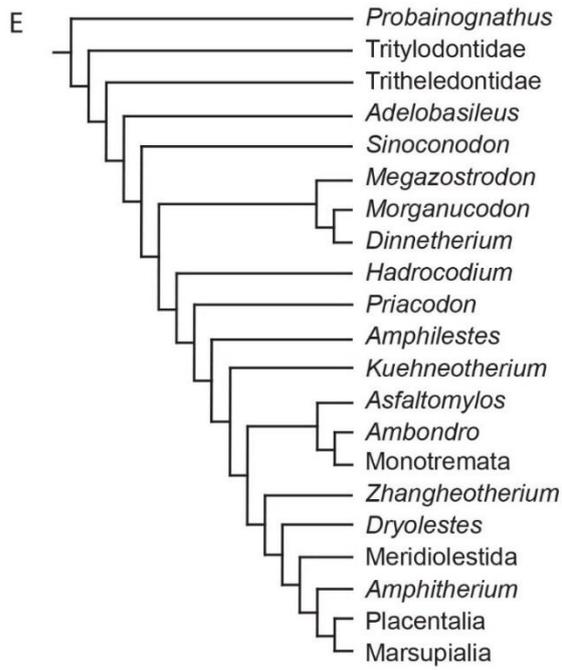
Les haramiyides ne sont représentés que par *Haramiyavia* à cinq exceptions près. Les deux premières exceptions sont les analyses de Ji *et al.* (2006) et Rougier *et al.* (2012) où les haramiyides sont absents (Fig. 9.1B, E). Les trois autres exceptions sont les matrices les plus récentes qui s'intéressent particulièrement aux haramiyides : Zhou *et al.* (2013) ajoutent les genres *Thomasia* et *Megaconus* ; Zheng *et al.* (2013) ajoutent seulement *Arboroharamiya* ; et Bi *et al.* (2014) intègrent les quatre genres d'haramiyides. Pour Luo *et al.* (2002), *Haramiyavia* forme un clade avec Tritylodontidae, ce qui constitue le seul arbre où les haramiyides ne sont pas des mammaliaformes (Fig. 9.1A). Pour Luo *et al.* (2007, 2011) et Yuan *et al.* (2013), *Haramiyavia* est le groupe-frère des Multituberculata, formant ainsi le clade Allotheria, lui-même enraciné dans le « crown-group » Mammalia, proche des Theria (Figs. 9.1C-D, F). L'analyse de Zheng *et al.* (2013) présente la même topologie que celle décrite juste avant à la différence que *Haramiyavia* est le groupe-frère d'un clade où *Arboroharamiya* est le groupe-frère des Multituberculata (Fig. 9.1H). Le clade Allotheria est à nouveau retrouvé mais les haramiyides y forment un groupe paraphylétique d'où émergent les multituberculés. L'analyse de Zhou *et al.* (2013) donne un résultat très différent car les haramiyides forment un clade de mammaliaformes séparé de celui des multituberculés et enraciné hors du « crown-group » Mammalia (Fig. 9.1G). Pour Bi *et al.* (2014), les haramiyides ne se réunissent pas avec d'un côté *Haramiyavia*, *Thomasia* et *Arboroharamiya* formant la topologie retrouvée par Zheng *et al.* (2013) et de l'autre côté *Megaconus* se plaçant à la position du clade Haramiyida retrouvée par Zhou *et al.* (2013) (Fig. 9.1I).

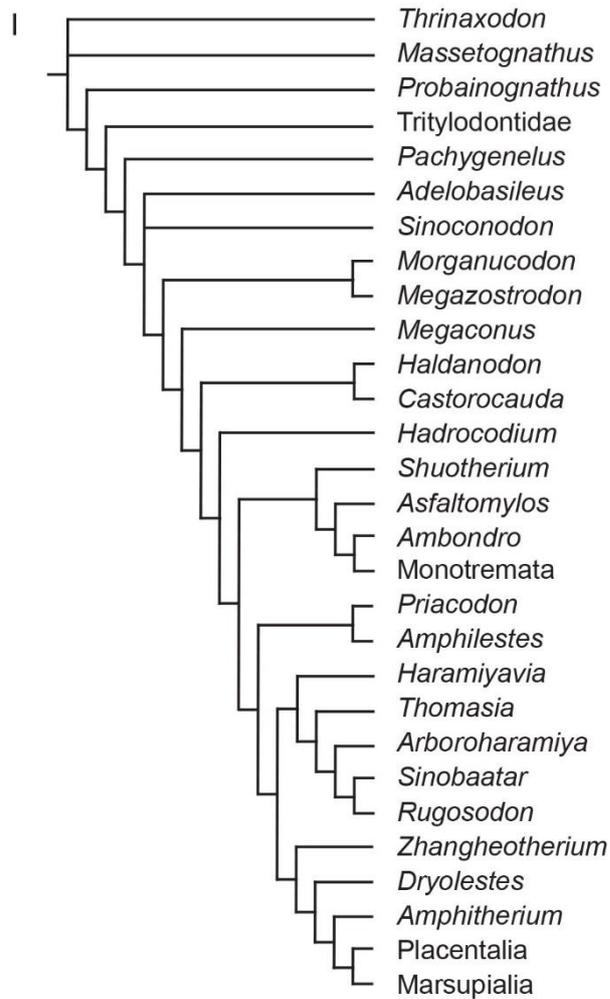
(Pages suivantes) **Figure 9. 1.** Cladogrammes des relations phylogénétiques des taxons intégrés dans l'analyse au chapitre suivant d'après les consensus stricts issus de (A) Luo *et al.* (2002) ; (B) Ji *et al.* (2006) ; (C) Luo *et al.* (2007) ; (D) Luo *et al.* (2011) ; (E) Rougier *et al.* (2012) ; (F) Yuan *et al.* (2013) ; (G) Zhou *et al.* (2013) ; (H) Zheng *et al.* (2013) ; (I) Bi *et al.* (2014).

9. Etude phylogénétique des mammaliaformes mésozoïques : un état de l'art



9. Etude phylogénétique des mammaliaformes mésozoïques : un état de l'art





9.4. Nouveau regard sur les phylogénies des mammifères mésozoïques

Avant de discuter des matrices compilées, un point important doit être souligné. En effet, la quasi-totalité des articles concernés répondent à un même schéma : un nouveau spécimen permet d'ériger un nouveau taxon ou de réviser un taxon déjà existant, le spécimen est décrit et le taxon caractérisé, puis le taxon est intégré à une matrice pour obtenir un arbre, et l'article s'achève sur une discussion sur ce que cela apporte de nouveau à notre connaissance des clades concernés. Meng *et al.* (2015) et Averianov *et al.* (2010) sont deux autres exemples récents d'articles de ce type. Luo *et al.* (2002) fait exception à ce schéma car la phylogénie des mammaliaformes est explicitement le sujet principal de l'article. Luo & Martin (2007) et Averianov *et al.* (2013) sont deux autres exemples récents d'articles de ce type. Ces deux types d'articles diffèrent par l'importance relative de l'analyse phylogénétique et donc par le traitement qui en est fait.

9.4.1. Les hypothèses d'homologie primaire

Les hypothèses d'homologie primaire sont pierre angulaire de l'analyse cladistique. Elles servent de base à la définition des caractères phylogénétiques et justifient l'application de ces caractères sur les taxons. Dans le cas des dents molariformes, ces hypothèses concernent particulièrement l'identité des cuspides et des loci dentaires entre les taxons étudiés. Ces hypothèses sont essentielles à la compréhension et à la discussion détaillée des résultats de l'analyse cladistique.

Parmi les neuf matrices compilées, seuls Rougier *et al.* (2012) discutent leurs homologies primaires, bien qu'uniquement pour les loci des genres *Necrolestes* Ameghino, 1891, *Cronopio* Rougier, Apesteguía & Gaetano, 2011 et *Leonardus* Bonaparte, 1990. La seule autre exception parmi les articles suscitée est l'analyse de Luo & Martin (2007) qui présente de façon détaillée plusieurs systèmes d'homologies entre les molariformes de docodontes et les molariformes d'autres mammaliaformes de type symmérodonte. On peut aussi ajouter l'article de Rougier *et al.* (2003b) qui présente des hypothèses d'homologie alternatives entre différents mammaliaformes, essentiellement de types symmérodontes. A ma connaissance, sur les quinze dernières années, seuls ces deux articles ont discuté leurs hypothèses d'homologie primaire dans leur ensemble. Même Luo *et al.* (2002), qui présentent pourtant ce qui était alors la plus grande matrice sur la phylogénie des mammifères mésozoïques, ne font aucun commentaire sur leurs hypothèses d'homologie.

Toutefois, il est possible de retrouver certaines des hypothèses d'homologies implicites mais non explicitées dans les matrices compilées. En effet, certains caractères utilisés font référence à une ou plusieurs homologies. Par exemple, le caractère 44 de Luo *et al.* (2002) est rédigé de la façon suivante : « Relative height of the primary cusp a (protoconid) to cusp c (metaconid) of the anterior lower molars... ». Ce caractère suppose une homologie entre la cuspide a et le protoconide d'une part et la cuspide c et le métaconide d'autre part. Il est donc possible en analysant la construction de ces caractères d'obtenir un schéma d'homologies, comme celui présenté par la figure 9.2.

Certains caractères posent néanmoins des problèmes de ce point de vue, en particulier lorsqu'ils sont modifiés. Un bon exemple est le couple de caractères 66 et 67 de Luo *et al.* (2002). Ces deux caractères parlent de l'hypoconulide, tous deux sont simplement titrés « hypoconulid » et tous deux posent l'homologie entre l'hypoconulide et la cuspide d. Ils diffèrent par leurs états qui ne sont pas définis de la même manière. Dans Luo *et al.* (2007), le caractère 66 (re-numéroté 86) est modifié en « hypoconid » mais conserve la référence à la

cuspidé d, ce qui implique un changement dans les hypothèses d'homologie. Par contre, dans Rougier *et al.* (2012), la modification en « hypoconid » concerne le caractère 67 (re-numéroté 88) mais ce dernier perd la référence à la cuspidé d.

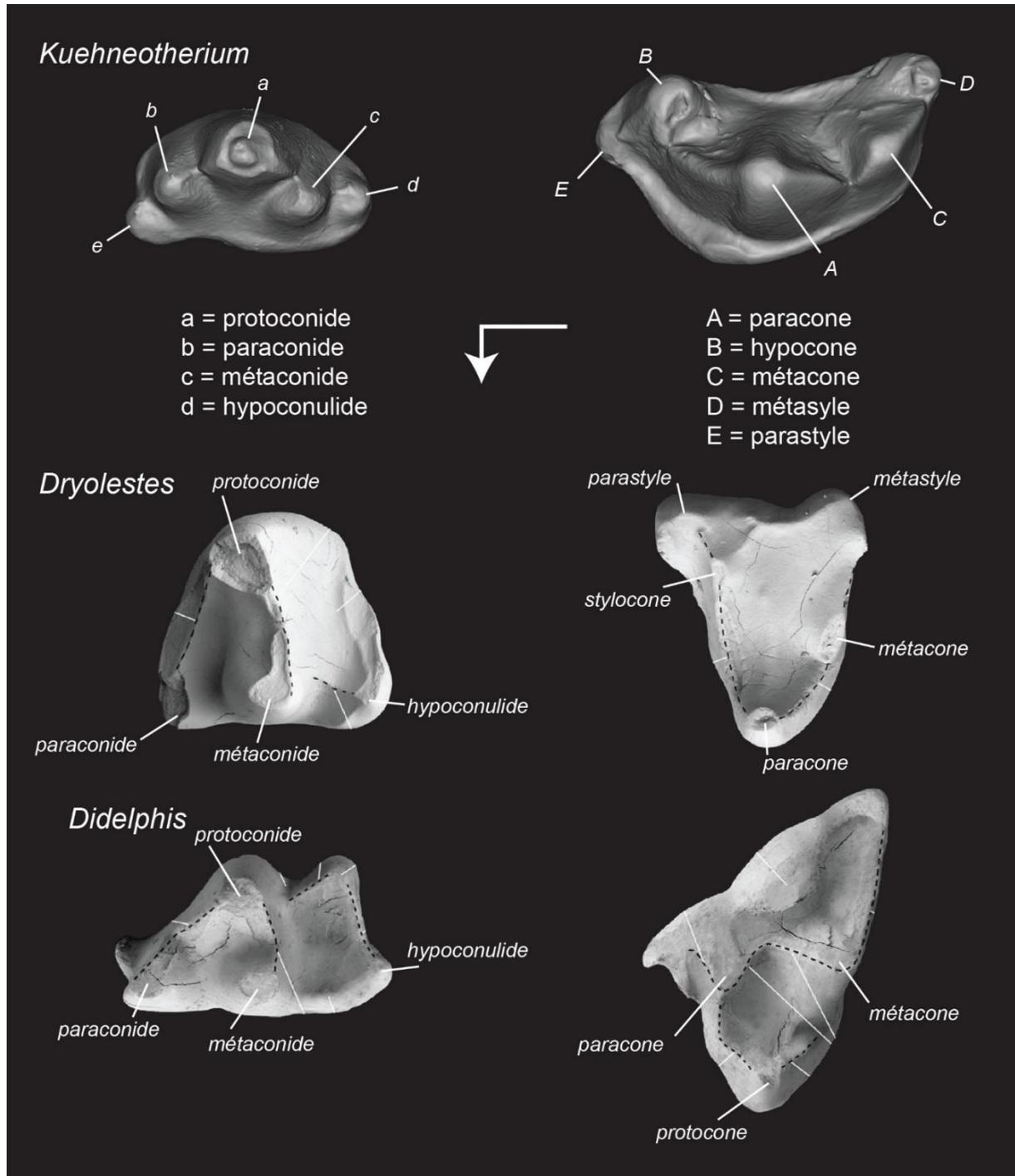
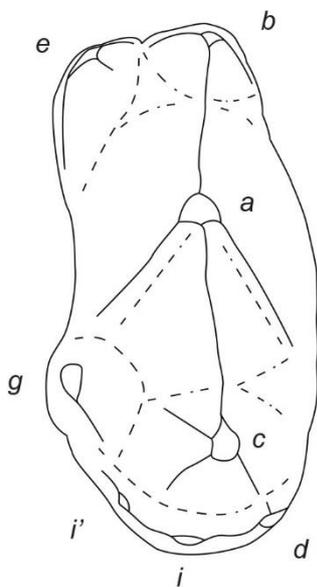


Figure 9. 2. Schéma d'homologies primaires issu des articles compilés et appliqué à *Kuehneotherium*, *Dryolestes* et *Didelphis*. Spécimens représentés en vue occlusale (*Dryolestes* et *Didelphis* d'après Schultz & Martin, 2011). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale. Les labels en italique correspondent aux nomenclatures des cuspidés. Echelle non respectée.

Un deuxième problème apparaît dans la structure des hypothèses d'homologie implicites à ces matrices. En effet, ces hypothèses ne font pas une relation directe d'identité entre les cuspides mais une mise en correspondance des nomenclatures utilisées pour décrire ces cuspides. Ces hypothèses d'homologies entre cuspides reposent donc sur l'hypothèse d'une égalité stricte entre les termes descriptifs de chaque nomenclature (exemple : a=protoconide, c=métaconide,...). Cette hypothèse ne peut être posée que sur la base d'une autre hypothèse, plus primitive : dans chaque nomenclature l'homonymie implique l'homologie (exemple : tous les protocônes sont des homologues entre eux et uniquement entre eux). Enfin, l'application de ces hypothèses d'homologie nécessite une troisième hypothèse : les deux hypothèses précédentes sont vraies pour la totalité des taxons codés dans la matrice. Les trois hypothèses sont critiquables à plusieurs titres. En particulier, l'hypothèse homonymie-homologie pose plusieurs problèmes. Parmi les critiques théoriques, on peut remarquer que cette hypothèse ne relève pas tant de la systématique ou de la morphologie que d'une dérive du langage. En effet, l'homonymie et l'homologie fonctionnent de manière similaire, tous deux permettent de regrouper différents objets sous une même identité malgré leurs différences (un chat est un chat ; un paracone est un paracone). Cette ressemblance peut mener à ce que j'appelle le « piège de la nomenclature », moment où les noms des cuspides emprisonnent la réflexion du systématicien. Une autre faiblesse de l'hypothèse homonymie-homologie est qu'elle suppose que les nomenclatures impliquées assument l'homologie dans leur définition. Cependant, cette supposition est très loin d'être vérifiée, comme dans le cas de la nomenclature de Crompton & Jenkins (1968). Cette nomenclature est basée sur une illustration où les cuspides d'une poignée de dents sont labellisées par des lettres de l'alphabet (voir 3.3.2. Nomenclatures dentaires) ; or ces auteurs précisent que ces lettres sont utilisées pour la description des dents (Crompton & Jenkins, 1968 : p. 432 « For purposes of the present description... ») et ce n'est qu'après la description qu'ils discutent les homologies possibles entre les différents taxons. Dans la mesure où cette nomenclature a été créée pour une description particulière et en l'absence d'une formalisation claire de ses termes, on ne peut pas supposer que cette nomenclature soutient l'hypothèse d'homonymie dans cet état. Enfin, ces trois hypothèses associées posent un problème particulier dans cette étude. Elles sont falsifiées par le genre morganucodonte *Brachyzostrodon*, représenté à Saint-Nicolas-de-Port par deux espèces, *B. maior* et *B. coupatezi* (voir Chapitre 4). Les molariformes inférieures de ces deux espèces diffèrent essentiellement par la structure de leur extrémité mésiale (Fig. 9.3). Chez *B. coupatezi*, l'extrémité mésiale porte labialement la cuspide accessoire *b* et lingualement, alignée labiolingualement avec la cuspide *b*, la cuspide *e*. Chez

B. maior, la cuspide *e* est positionnée au milieu de la face mésiale de la dent tandis qu'une cuspide *e'* se place lingualement à la cuspide *b*. Plusieurs hypothèses d'homologie peuvent être proposées entre ces deux espèces (ces hypothèses sont exposées dans le cadre d'un changement de *B. coupatezi* vers *B. maior*) : (1) la cuspide *e* de *B. maior* est une cuspide néomorphe, ce qui fait de la cuspide *e'* de *B. maior* l'homologue de la cuspide *e* de *B. coupatezi* ; (2) la cuspide *e* de *B. coupatezi* s'est déplacée mésiolabiale et une nouvelle cuspide s'est développée à sa place, ce qui fait des cuspides *e* des deux espèces des homologues l'une de l'autre ; (3) la cuspide *e* de *B. coupatezi* s'est scindée en deux cuspides, ce qui fait des cuspides *e* et *e'* de *B. maior* des homologues de la cuspide *e* de *B. coupatezi*. Seule la seconde hypothèse permet la conservation du trio d'hypothèse sur les homologies. Cependant, cette hypothèse est la moins parcimonieuse du point de vue morphologique car elle implique deux transformations (ajout d'une cuspide et modification d'une autre cuspide) contre une seule transformation (ajout ou modification d'une cuspide) pour les deux autres hypothèses. Or, la parcimonie est actuellement le seul argument pour discuter ces hypothèses.

Brachyostrodon coupatezi



Brachyostrodon maior

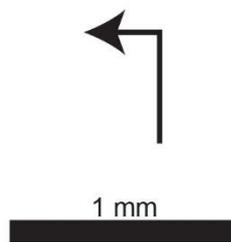
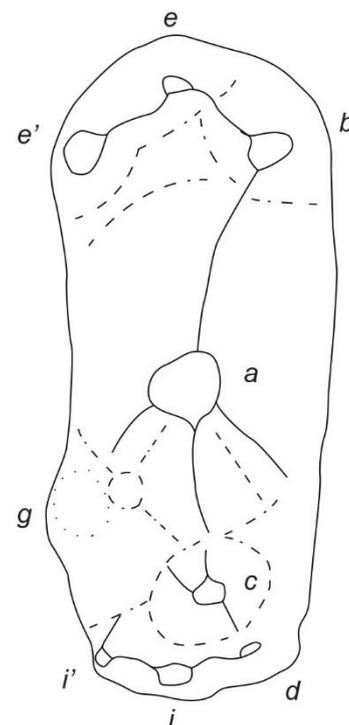


Figure 9. 3. Dessins schématiques en vue occlusales des molariformes inférieures de *Brachyostrodon coupatezi* (SNP 50 W) et *Brachyostrodon maior* (RAS 1020). La flèche coudée indique l'extrémité mésiale et la face linguale. Les labels en italique correspondent à la nomenclature des cuspides.

En ultime remarque sur les hypothèses d'homologie, il doit être noté que les critiques qui viennent d'être formulées tiennent en partie à la validité des inférences faites à partir des listes des caractères publiées par les auteurs.

9.4.2. Les caractères phylogénétiques

Une des premières difficultés dans la compréhension et la discussion des caractères phylogénétiques est que très peu d'informations sont données sur leur origine. Quelques rares caractères contiennent dans leur énoncé une ou plusieurs références (exemple : caractère 50 dans Luo *et al.*, 2002) La plupart des auteurs ne mentionnent que la provenance de leurs caractères. Luo *et al.* (2002) sont les plus explicites sur la question car ils fournissent en trois blocs (dentaires et mandibulaire, crâniens et postcrâniens) la liste des références d'où proviennent leurs caractères, liste également proposée par Luo *et al.* (2007). Si on s'intéresse à un caractère en particulier, on est donc obligé de passer en revue l'ensemble des références afin de trouver les discussions d'où découle le caractère.

Un deuxième problème est l'hétérogénéité à l'intérieur des caractères. Un bon exemple est le caractère 39 de Luo *et al.* (2002). Ce caractère correspond à l'alignement des cuspides principales sur la molaire inférieure antérieure avec les états 0 (une rangée simple), 1 (un angle aigu) et 2 (plusieurs rangées). Ce caractère est hétérogène car il code à la fois le nombre de rangées et la forme de la ou des rangée(s). Il doit donc être divisé en deux caractères. Un autre exemple d'hétérogénéité est illustré par le caractère 55 de Luo *et al.* (2002). Celui-ci correspond au cingulum mésial transverse avec les états 0 (absent), 1 (présent et discontinu), 2 (présent, continu et sans fonction occlusal) et 3 (présent avec fonction occlusal). Ce caractère code à la fois la morphologie du cingulum et son rôle dans le patron occlusal, qui doivent être traités dans deux caractères séparés.

Un troisième problème est l'hétérogénéité entre les caractères. En effet, il existe plusieurs stratégies pour coder des caractères qui ont chacune un impact différent sur l'analyse mais qui peuvent se justifier. Par contre, il n'est pas justifiable de mélanger ces stratégies à l'intérieur d'une même matrice. On retrouve ici le problème des caractères codant la forme et la fonction car si le caractère 55 de Luo *et al.* (2002) évoqué plus haut les mélange pour le cingulum mésial transverse, ce n'est pas le cas pour le talonide dont la forme et la fonction sont codés séparément par, entre autres, les caractères 65 et 101 dans la même liste.

Un quatrième problème est celui de l'interdépendance des caractères. Un bon exemple est fourni par les caractères 150, 151 et 154 de Luo *et al.* (2007). Le caractère 150 compte le

nombre de prémolaires inférieures, le caractère 151 compte le nombre de molaires inférieures et le caractère 154 compte le nombre de postcanines inférieures. Or, la somme des prémolaires et des molaires représente l'ensemble des postcanines, ainsi si l'un des caractères varie un autre caractère variera forcément de la même façon. Cela signifie que la présence simultanée des trois caractères n'apporte aucune information par rapport à la combinaison de seulement deux caractères et qu'il faut en éliminer un.

Un cinquième problème est la définition des états, et plus particulièrement de la limite entre les états. Un bon exemple est le caractère 124 de Luo *et al.* (2007) qui s'intéresse à la forme générale de la première molaire inférieure avec les états (0) compressée latéralement, (1) oblongue avec une bosse labiale, (2) triangulaire ou en forme de goutte, (3) rectangulaire ou rhomboïdale et (4) circulaire. Si la visualisation des différents états est facile, celle des limites entre états est plus difficile. A quel stade une dent n'est-elle plus circulaire mais compressée latéralement, n'est plus compressée latéralement mais rectangulaire, n'est plus oblongue avec une bosse labiale mais triangulaire ?

Un sixième problème est la modification de la liste des caractères d'un article à un autre. Bien souvent, les auteurs se contentent de dire qu'ils ont repris les caractères de telle(s) matrice(s) en modifiant un certain nombre de caractères et en ajoutant de nouveaux caractères. Le seul moyen de se faire une idée de l'importance de ces changements et de comparer les différentes listes caractère par caractère, sans que cela ne renseigne sur les raisons de ces modifications. Averianov *et al.* (2010) et Bi *et al.* (2014) sont deux exceptions car tous deux précisent caractères modifiés et expliquent plus ou moins pourquoi.

9.4.3. L'échantillonnage taxonomique

Les articles centrés sur l'analyse cladistique, comme Luo *et al.* (2002) et Averianov *et al.* (2013), donnent généralement des informations sur leur échantillonnage taxonomique. Ils détaillent les raisons de la sélection du taxon (souvent en tant que « bon représentant » d'une famille), son origine géographique et stratigraphique, le matériel connu et ajoutent même pour la plupart le matériel exact ayant servi au codage et les éventuels problèmes de taxonomie ou d'attribution. En revanche, beaucoup d'articles n'expliquent pas leur échantillonnage taxonomique, se contentant de mentionner qu'ils ont ajouté le nouveau taxon dans une matrice des mammaliaformes mésozoïques. Toutefois, les auteurs en profitent souvent pour ajouter ou retirer un ou plusieurs taxons sans justifier ces modifications, comme par exemple Yuan *et al.* (2013) qui, avec *Rugosodon* qu'ils décrivent, ajoutent *Sinobaatar* et *Kuehneodon*.

9.4.5. *La matrice*

La critique qui peut être faite à propos de la matrice phylogénétique en elle-même est liée au codage des états et plus précisément aux changements du codage des états. En effet, les codages peuvent être changés à la suite de la publication d'un nouveau matériel ou de nouvelles observations. Si les auteurs ne signalent pas ces modifications, le seul moyen de les identifier est de comparer les matrices état par état. Bi *et al.* (2014) représentent l'un des rares cas où les auteurs signalent quel taxon a été modifié et pourquoi (ici *Haramiyavia*) mais se limitent à donner la région morphologique concernée, sans préciser les caractères individuels.

9.4.6 *Les paramètres de l'analyse*

De manière générale, les auteurs précisent plus ou moins succinctement les paramètres utilisés pour l'analyse cladistique. Seuls Rougier *et al.* (2012) se contentent de donner le nom du logiciel et de la méthode employés. La quasi-totalité des analyses ont été faites avec l'ensemble des taxons codés dans la matrice et tous les caractères non-ordonnés et de poids égaux.

Ces travaux ne développent pas de tests de variantes des matrices ou des analyses. Luo *et al.* (2002) sont les seuls à avoir testé leur matrice en ordonnant les caractères. Cependant, ils se contentent de dire avoir ordonné la totalité des caractères à états multiples et constaté de petites différences entre les topologies, sans impact sur leurs conclusions (Luo *et al.*, 2002 : p. 12). Nous ne savons donc pas comment ont été ordonné les caractères ni quels étaient les différences. Ce constat pourrait avoir amené les auteurs suivants à limiter leur analyse aux caractères non-ordonnés, bien que rien ne permette d'affirmer que leurs matrices réagiraient de la même manière. Bi *et al.* (2014) sont les seuls à avoir testé des variations dans l'échantillonnage taxonomique. Ils ont réalisé des analyses supplémentaires avec ou sans *Hadrocodium* et *Megaconus*, car ces genres sont pour eux ceux dont le codage est le plus problématique. Aucun auteur n'a donc testé l'effet de son extra-groupe sur l'analyse, malgré l'importance de cette question pour l'enracinement de l'arbre et le fait que deux extra-groupes sont, en théorie, nécessaires et suffisants pour enracer un arbre de façon optimale, alors que certaines analyses comptent jusqu'à 5 extra-groupes. Enfin, aucune stratégie de pondération des caractères, telle que la pondération successive, n'a été testée.

9.4.7. *Les arbres de parcimonie*

Les articles présentent systématiquement un ou plusieurs arbres de parcimonie, en fonction du nombre d'analyse effectué. Ces arbres sont toujours des consensus stricts des arbres primaires issus de l'analyse. Dans les articles centrés sur l'analyse phylogénétique, les arbres sont utilisés pour discuter les différents clades observés en les comparant avec les propositions antérieures. Averianov *et al.* (2013) y ajoutent des considérations biogéographiques. Pour les autres auteurs, les arbres ont deux utilités : (1) ils permettent de confirmer le positionnement systématique du nouveau taxon, (2) ils servent de support à la discussion sur l'évolution du groupe contenant le nouveau taxon. De fait, dans le deuxième cas de figure, les arbres sont en bonne partie sous-exploités. Un bon exemple est la discussion de Bi *et al.* (2014) qui s'intéressent brièvement à l'origine des allothères sans faire référence à *Tinodon* qui est le groupe-frère du clade Allotheria dans leur arbre.

9.4.8. *Le retour aux caractères*

Dans les précédents travaux mentionnés, il n'y a jamais de retour aux caractères. Plusieurs articles publient dans leurs annexes les listes de changements et/ou les listes d'apomorphies mais ces listes ne sont absolument pas exploitées. Averianov *et al.* (2010 : Fig. 6) présentent un arbre où les synapomorphies non-ambigües sont portées aux nœuds mais elles ne sont pas discutées. Il n'est à aucun moment fait référence aux hypothèses d'homologie secondaire et l'homoplasie n'est jamais discutée. De la même manière, des taxons supragénériques sont parfois créés ou modifiés en fonction des clades observés sur les arbres mais les diagnoses ne se rapportent pas aux synapomorphies soutenant les nœuds correspondants (*e.g.*, diagnose émendée de Eleutherodontida par Zheng *et al.* (2013); diagnose du nouveau clade Euharamiyida par Bi *et al.* (2014)).

9.5. Conclusions

En conclusion, deux remarques majeures sont soulevées sur les travaux phylogénétiques qui ont servi de référence à notre étude. Premièrement, il existe un déficit important d'information sur les choix qui ont présidé à la construction de la matrice et à son analyse à plusieurs niveaux clefs. Ce manque d'information est un obstacle à la comparaison, à la discussion critique et au développement de ces analyses. Deuxièmement, l'objectif majeur de ces travaux est le cladogramme figuré sous la forme d'un arbre phylogénétique. Ils s'intéressent essentiellement à la topologie des arbres, au détriment de l'évaluation de la congruence des caractères supposés contenir l'information phylogénétique.

9.6. Extended abstract

Introduction

Analyses of phylogenetic relationships of Mesozoic mammals are based on cladistics methods since about forty years. The first uses of cladistics in studies of Mesozoic mammals were developed by McKenna (1975), Prothero (1981) and Rowe (1988). An exhaustive review of these discussions is out of the scope of this thesis, but an overall “état de l'art” for the last years is made here with two purposes. First, such a review gives a background for the cladistics analysis presented in the next chapter. Second, it allows a critical discussion on how current phylogenetic analyses are made and used.

Overview of previous studies

Nine matrices were selected because of their importance in discussing phylogeny of Mesozoic mammals: Luo *et al.* (2002), Ji *et al.* (2006), Luo *et al.* (2007), Luo *et al.* (2011), Rougier *et al.* (2012), Yuan *et al.* (2013), Zheng *et al.* (2013), Zhou *et al.* (2013), and Bi *et al.* (2014). A synthesis of the dental characters of these matrices resulted in a list of 116 individual characters on the morphology of the molariforms (see annexe 2), that are studied in the Chapter 10.

The strict consensus trees published in these papers were compared to review the phylogenetic relationships of the mammalian taxa studied in this thesis (Fig. 9.1):

- Morganucodonts are poorly represented in previous studies: only two genera, *Morganucodon* and *Megazostrodon* are included in all analyses; and *Dinnetherium* is included in three analysis (Ji *et al.*, 2006; Luo *et al.*, 2002; Rougier *et al.*, 2012). In all resulting trees, these morganucodonts are included in a same clade, except in Ji *et al.* (2006), and they root between the out-groups and all other of mammaliaforms.
- *Kuehneotherium* is included in only three cladistics analyses (Ji *et al.*, 2006; Luo *et al.*, 2002; Rougier *et al.*, 2012) where it is sister-group of clade Mammalia.
- *Delsatia* and *Woutersia* have never been included in a phylogenetic analysis.
- Haramiyids are represented only by *Haramiyavia*, with five exceptions. In two analyses (Ji *et al.*, 2006; Rougier *et al.*, 2012), there is no haramiyids. In three analyses (Bi *et al.*, 2014; Zheng *et al.*, 2013; Zhou *et al.*, 2013), *Thomasia*, *Megaconus*, and/or *Arboroharamiya* are included. Resulting topologies differ in the relationships of haramiyids and multituberculates (*e.g.*, clade Allotheria), and the related question of haramiyids position inside or outside the clade Mammalia.

A new look at previous analyses

If phylogenetic analyses are common in current studies of Mesozoic mammals, all aspects of the cladistics methods are not treated in the same way:

- Hypotheses of primary homology are not explicitly formalised, with some rare exceptions (Luo & Martin, 2007; Rougier *et al.*, 2012). It is possible to identify and summarize some assumed hypotheses, by examination of the list of characters (Fig. 9.2). However, these assumed hypotheses of primary homology used in cladistics analysis are questionable because they seem to be based on several assumptions including confusion between homonymy in descriptive dental nomenclature of taxa and homology between taxa. Moreover, these assumptions are not applicable for all taxa, as exemplified here by *Brachyzostrodon* (Fig. 9.3).
- Several problems are highlighted in the writing of the characters description including heterogeneity inside character and between characters, interdependence of characters, and modifications of characters between articles.
- The composition of the analysed taxonomic samples is rarely discussed (*e.g.*, Averianov *et al.*, 2013; Luo *et al.*, 2002).
- The changes in the coding of the taxa are rarely identified and explained (*e.g.*, Bi *et al.*, 2014).
- The matrix is analysed in the same way in most previous published works (*i.e.* one taxonomic samples, unordered character states, equal weight). Among the few exceptions, Luo *et al.* (2002) analysed ordered characters, but did not explain the results; Bi *et al.* (2014) tested analysis of various changes in the taxonomic samples and compared briefly the results. No article attempted to examine the effects in the analysis of the changes in the out-groups composition.
- The resulting trees are generally examined and commented in a restricted way. Some articles discuss the clades by comparison with previous published topologies (*e.g.* Luo *et al.*, 2002). Other articles use trees to analyse the systematic of a new described taxon and the evolution of its group. However, the trees are in many case under-examined and discussed. For instance, Bi *et al.* (2014) discussed briefly the possible origins of Allotheria, without referring to *Tinodon* that is the sister-group of Allotheria in their tree.
- There is no return to characters in all these articles. Primary and secondary homologies are not compared. The lists of changes, homoplasy and synapomorphies are not discussed. New

taxa are sometimes erected to follow the clades seen in the trees, but the diagnoses lack the synapomorphies identified at the node of the tree.

In summary, there is a noticeable gap of information on several key-points of the cladistics analyses. It raises a significant bias for the comparison and discussion of phylogenetic analyses. Moreover, the main goal of these articles is the phylogenetic tree. They focus on the topology, but avoid of the study of character congruence supposed to contain the phylogenetic information.

Chapitre 10

Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques

10.1. Introduction

L'étude cladistique présentée ici poursuit deux objectifs. Premièrement, elle permet de tester certaines hypothèses discutées dans la partie systématique de ce mémoire, en se basant sur une matrice inédite composée majoritairement de mammaliaformes du Trias supérieur et du Jurassique inférieur. Cette matrice, présentée dans l'annexe 3 est la première à être centrée sur les mammaliaformes et cette période. Deuxièmement, cette étude propose quelques réponses à certaines des critiques formulées dans le chapitre 9.

Cependant, cette étude n'ayant pas pu être achevée dans les délais, il doit être gardé à l'esprit que les données et résultats présentés restent préliminaires. Ces résultats n'en constituent pas moins un éclairage nouveau sur les débuts de l'histoire évolutive des mammifères.

10.2. Constitution des matrices

10.2.1. Sélection des taxons

Le tableau 10.1 résume la sélection des taxons présents dans la matrice.

Les taxons sélectionnés sont exclusivement de rang générique (à deux exceptions près, voir plus bas), en suivant les matrices compilées déjà publiées. Ce choix facilite les comparaisons pour le codage des caractères des molaires. Il permet aussi de reprendre les codages déjà publiés pour les caractères crâniens et postcrâniens sans avoir à les modifier.

Pour la sélection des extra-groupes, la phylogénie des cynodontes de Ruta *et al.* (2013) a été utilisée comme point de comparaison. Les genres *Massetognathus*, *Pachygenelus* et *Thrinaxodon* ont été supprimés car ils sont les plus éloignées phylogénétiquement. Le genre *Probainognathus* a été conservé. Les Tritheledontidae et Tritylodontidae, initialement prévus dans l'analyse cladistique car généralement considérés comme les groupes-frères des mammaliaformes, n'ont pas pu être intégrés par manque de temps. Les genres *Brasilodon* et *Brasilitherium* (Bonaparte *et al.*, 2003, 2005), récemment considérés comme de possibles groupes-frères des mammaliaformes mais absents des matrices compilées, ont été ajoutés.

La sélection des mammaliaformes analysés s'est faite en deux temps avec d'une part les taxons de Saint-Nicolas-de-Port et les formes apparentées et d'autre part les extra-groupes et les mammaliaformes plus récents.

Dans un premier temps, l'ensemble des genres décrits à Saint-Nicolas-de-Port ont été intégrés à la matrice analysée (voir partie systématique).

10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques

Aux genres de morganucodontes de Saint-Nicolas-de-Port ont été ajoutés *Dinnetherium*, *Erythrotherium*, *Helvetiodon*, *Hallautherium* et *Bridetherium* ainsi que le possible morganucodonte *Purbeckodon*. *Indozostrodon* et *Indotherium* n'ont pu être intégrés par manque de temps. *Wareolestes* et *Gondwanadon* n'ont pas été retenus car ils sont tous deux basés sur une unique dent isolée dont l'état de conservation ne permet pas une observation fiable des caractères.

Aux genres d'haramiyides de Saint-Nicolas-de-Port ont été ajoutés *Haramiyavia* et *Arboroharamiya*. Les autres haramiyides *Allostaffia*, *Eleutherodon*, *Sineleutherus*, *Megaconus*, *Millsodon*, *Kirtlingtonia*, *Shenshou* et *Xianshou* n'ont pas pu être codés faute de temps. Il en est de même des genres *Hahnodon* et *Denisodon*, parfois considérés comme des haramiyides ou des multituberculés (Hahn & Hahn, 2006).

Le genre *Mojo*, intéressant pour cette analyse (morphologie générale d'allothère et âge du Trias supérieur), n'a pas été retenu car il est basé sur une unique dent isolée dont l'état de conservation ne permet pas une observation fiable des caractères.

Le kuehneotheriidé *Kotatherium* et le genre indéterminé *Tikitherium* avaient été retenus mais ils n'ont pas pu être intégrés faute de temps.

Les genres *Adelobasileus*, *Sinoconodon* et *Hadrocodium*, considérés comme des mammaliaformes importants dans les analyses phylogénétiques, ont été ajoutés à l'analyse. En particulier, *Sinoconodon* est souvent considéré comme un possible groupe-frère du clade Mammaliaformes (e.g., Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004 ; Luo, 2007 ; Rowe, 1992).

Dans un deuxième temps, des taxons non représentés à Saint-Nicolas-de-Port ont été sélectionnés pour compléter la matrice. L'ajout des extra-groupes et des formes plus récentes a pour but de tester l'orientation des caractères et les possibles relations entre les formes triasiques et les taxons plus récents du Jurassique, voire du Crétacé. La sélection s'est faite essentiellement parmi ceux présents dans les matrices compilées (voir Chapitre 9). Ce choix a permis d'intégrer dans l'analyse cladistique les caractères crâniens et postcrâniens publiés (voir 10.2.2.2. Caractères crâniens et postcrâniens). Au moins deux taxons ont été codés pour les différents groupes visés, ce nombre représentant l'extrême minimum pour discuter du clade dans les analyses.

L'analyse cladistique, centrée sur les mammaliaformes du Trias supérieur et leurs relations avec les groupes mésozoïques plus récents, n'intègre aucun taxon cénozoïque.

Castorocauda et *Haldanodon* ont été conservés pour représenter le groupe des docodontes, dont *Woutersia* est supposé être un proche parent, du fait d'un matériel particulièrement complet pour ces deux genres.

10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques

Kuehneodon, *Rugosodon* et *Sinobaatar* ont été choisis pour représenter les multituberculés du fait d'un matériel particulièrement complet pour leur ancienneté. Cependant, *Kuehneodon* n'a pas pu être intégré à la matrice par manque de temps.

Amphilestes et *Priacodon* ont été choisis pour représenter le groupe des eutriconodontes du fait de leur ancienneté.

Ambondro et *Asfaltomylos* ont été choisis pour représenter les Australosphenida du fait de leur ancienneté. Le genre *Shuotherium* a été retenu à cause de ses possibles relations avec le genre *Delsatia*.

Différents genres de Theria avaient été retenus initialement : *Tinodon* parmi les « symmétrodontes » de position variable (groupe-frère des Allotheria pour Zheng *et al.* (2013); groupe-frère des Cladotheria pour Krause *et al.* (2014)), *Spalacotherium* et *Zhangheotherium* parmi les Trechnotheria, et *Amphitherium* et *Dryolestes* parmi les Cladotheria (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004). Cependant, seuls *Amphitherium*, *Zhangheotherium* et *Dryolestes* ont pu être intégrés dans l'analyse faute de temps.

Tableau 10. 1. Liste par ordre alphabétique des taxons présents dans la matrice phylogénétique avec indication de leur origine stratigraphique et géographique, de leur position systématique et phylogénétique consensuelle et du matériel connu. Les taxons connus à Saint-Nicolas-de-Port sont en gras.

Taxons	Origine	Systématique	Matériel connu	Références
<i>Adelobasileus</i>	Texas Trias supérieur	Mammaliaformes	Un basicrâne	Lucas & Hunt, 1990
<i>Arboroharamiya</i>	Chine Jurassique supérieur	Haramiyida	Un individu sub-complet	Zheng <i>et al.</i> , 2013
<i>Ambondro</i>	Madagascar Jurassique moyen	Australosphenida	Un fragment de dentaire	Flyn <i>et al.</i> , 1999
<i>Amphilestes</i>	Grande Bretagne Jurassique moyen	Eutriconodonta	Fragments de dentaires	Kielan-Jaworowska <i>et al.</i> , 2004 (et références citées)
<i>Amphitherium</i>	Grande Bretagne Jurassique moyen	Amphitheriidae	Dentaires fragmentaires	Butler & Clemens, 2001
<i>Asfaltomylos</i>	Argentine Jurassique moyen ou supérieur	Australosphenida	Un fragment de dentaire	Rauhut <i>et al.</i> , 2002

10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques

<i>Brachyostrodon</i>	France Trias supérieur	Morganucodonta	Dents isolées	Hahn <i>et al.</i> , 1991 ; Sigogneau-Russell, 1983b ; voir chapitre 4
<i>Brasilodon</i>	Brésil Trias supérieur	Probainognathia Brasilodontidae	Trois crânes partiels et un ulna	Boneparte <i>et al.</i> , 2003, 2005
<i>Brasilitherium</i>	Brésil Trias supérieur	Probainognathia Brasilodontidae	Eléments crâniens et postcrâniens	Boneparte <i>et al.</i> , 2003, 2005
<i>Bridetherium</i>	Grande Bretagne Jurassique inférieur	Morganucodonta	Dents isolées	Clemens, 2011
<i>Castorocauda</i>	Chine Jurassique moyen	Docodonta	Un individu sub-complet	Ji <i>et al.</i> , 2006
<i>Delsatia</i>	France Trias supérieur		Dents isolées	Sigogneau-Russell & Godefroit, 1997
<i>Dinnetherium</i>	Arizona Jurassique inférieur	Morganucodonta	Dentaires et éléments crâniens	Jenkins <i>et al.</i> , 1983
<i>Dryolestes</i>	Grande Bretagne et ouest USA Jurassique moyen	Dryolestidae	Fragments de mâchoires inférieures et supérieures	Kielan-Jaworowska <i>et al.</i> , 2004 (et références citées)
<i>Erythrotherium</i>	Lesotho Jurassique supérieur	Morganucodonta	Un crâne	Crompton, 1964
<i>Fluctuodon</i>	France Trias supérieur	Kuehneotheriidae	Dents isolées	Voir chapitre 5
<i>Hadrocodium</i>	Chine Jurassique inférieur	Mammaliaformes	Un crâne	Luo <i>et al.</i> , 2001
<i>Haldanodon</i>	Portugal Jurassique supérieur	Docodonta	Eléments crâniens et postcrâniens	Krusat, 1991
<i>Hallautherium</i>	Suisse Trias supérieur	Morganucodonta	Deux dents isolées	Clemens, 1980
<i>Haramiyavia</i>	Groenland Trias supérieur	Haramiyida	Un crâne et des éléments postcrâniens	Jenkins <i>et al.</i> , 1997
<i>Helvetiodon</i>	Suisse Trias supérieur	Morganucodonta	Dents isolées	Clemens, 1980
<i>Kuehneotherium</i>	France, Grande Bretagne, Groenland et	Kuehneotheriidae	Dents isolées et fragments	Kielan-Jaworowska <i>et al.</i> , 2004 (et références citées) ;

10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques

	Luxembourg Trias supérieur et Jurassique inférieur		de dentaires	voir chapitre 5
<i>Megazostrodon</i>	Afrique du Sud, France et Lesotho Trias supérieur et Jurassique inférieur	Morganucodonta	Un individu incomplet, un crâne et des dents isolées	Crompton & Jenkins, 1968 ; Debuyschere <i>et al.</i> , 2014 ; Gow, 1986
<i>Morganucodon</i>	Arizona, Chine, France, Grande Bretagne, Suisse Trias supérieur et Jurassique inférieur	Morganucodonta	Dents isolées, éléments crâniens et postcrâniens	Kielan-Jaworowska <i>et al.</i> , 2004 (et références citées) ; voir chapitre 4
<i>Paceyodon</i>	France et Grande Bretagne Trias supérieur et Jurassique inférieur	Morganucodonta	Deux dents isolées	Clemens, 2011 ; voir chapitre 4
<i>Paikasigudodon</i>	France et Inde Trias supérieur et Jurassique inférieur ?	Morganucodonta	Deux dents isolées	Prasad & Manhas, 2002; voir chapitre 4
<i>Priacodon</i>	Colorado, Portugal et Wyoming Jurassique supérieur et Crétacé inférieur	Eutriconodonta	Fragments de mâchoires inférieures et supérieures	Kielan-Jaworowska <i>et al.</i> , 2004 (et références citées)
<i>Probainognathus</i>	Argentine Trias moyen	Probainognathia Probainognathidae	Eléments crâniens et postcrâniens	Abdala & Giannini, 2003 ; Romer, 1970 ; Rogers <i>et al.</i> , 2001
<i>Purbeckodon</i>	Grande Bretagne Crétacé inférieur	Morganucodonta ?	Dents isolées	Butler <i>et al.</i> , 2012
<i>Rosierodon</i>	France Trias supérieur	Morganucodonta	Dents isolées	Voir chapitre 4
<i>Rugosodon</i>	Chine Jurassique supérieur	Multituberculata	Un individu sub-complet	Yuan <i>et al.</i> , 2013
<i>Shuotherium</i>	Chine et Grande Bretagne Jurassique moyen et	Shuotheriidae	Un dentaire et des dents isolées	Chow & Rich, 1992 ; Sigogneau- Russell, 1998 ; Wang <i>et al.</i> , 1998

10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques

	supérieur			
<i>Sinobaatar</i>	Chine Crétacé inférieur	Multituberculata	Un individu sub-complet	Hu & Wang, 2002
<i>Sinoconodon</i>	Chine Jurassique inférieur	Sinoconodontidae	Plusieurs crânes et une ceinture pectorale partielle	Kielan-Jaworowska <i>et al.</i> , 2004
<i>Theroteinus</i>	France Trias supérieur	Haramiyida	Dents isolées	Sigogneau-Russell <i>et al.</i> , 1986
<i>Thomasia</i>	Allemagne, Belgique, France, Grande Bretagne, Luxembourg et Suisse Trias supérieur et Jurassique inférieur	Haramiyida	Dents isolées	Voir chapitre 7
<i>Woutersia</i>	France Trias supérieur	Woutersiidae	Dents isolées	Godefroit, 1997; Sigogneau-Russell, 1983a
<i>Zhangheotherium</i>	Chine Crétacé inférieur	Spalacotheriidae	Un individu sub-complet	Hu <i>et al.</i> , 1997

10.2.2. Sélection des caractères

La sélection des caractères a été divisée en deux parties. Premièrement, les caractères morphologiques des molaires, sujet de l'étude systématique, ont été traités à part et ont été réévalués et modifiés pour proposer des réponses aux critiques soulevés dans le chapitre 9. Les caractères relatifs à l'usure et à l'occlusion des molaires devaient être réévalués de la même manière mais cela n'a pas pu être fait par manque de temps. Deuxièmement, les caractères du reste de la série dentaire et des structures crâniennes et postcrâniennes ont été repris des précédents travaux sans modifications.

10.2.2.1. Caractères morphologiques des molaires

La sélection des caractères s'est basée sur la liste de 116 caractères issue des matrices compilées (voir Chapitre 9).

Dans un premier temps, les caractères ont été sélectionnés selon l'information qu'ils apportent dans les matrices présentées dans le chapitre 9 et réduites aux taxons sélectionnés

10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques

pour cette analyse. 38 caractères ont été écartés car constants (voir commentaire sur l'information phylogénétique plus bas). 25 autres caractères ont été écartés car liés aux formes tribosphéniques ou aux formes dérivées de celles-ci, et difficilement applicables à des formes triconodontes, symmétrodontes ou allothères.

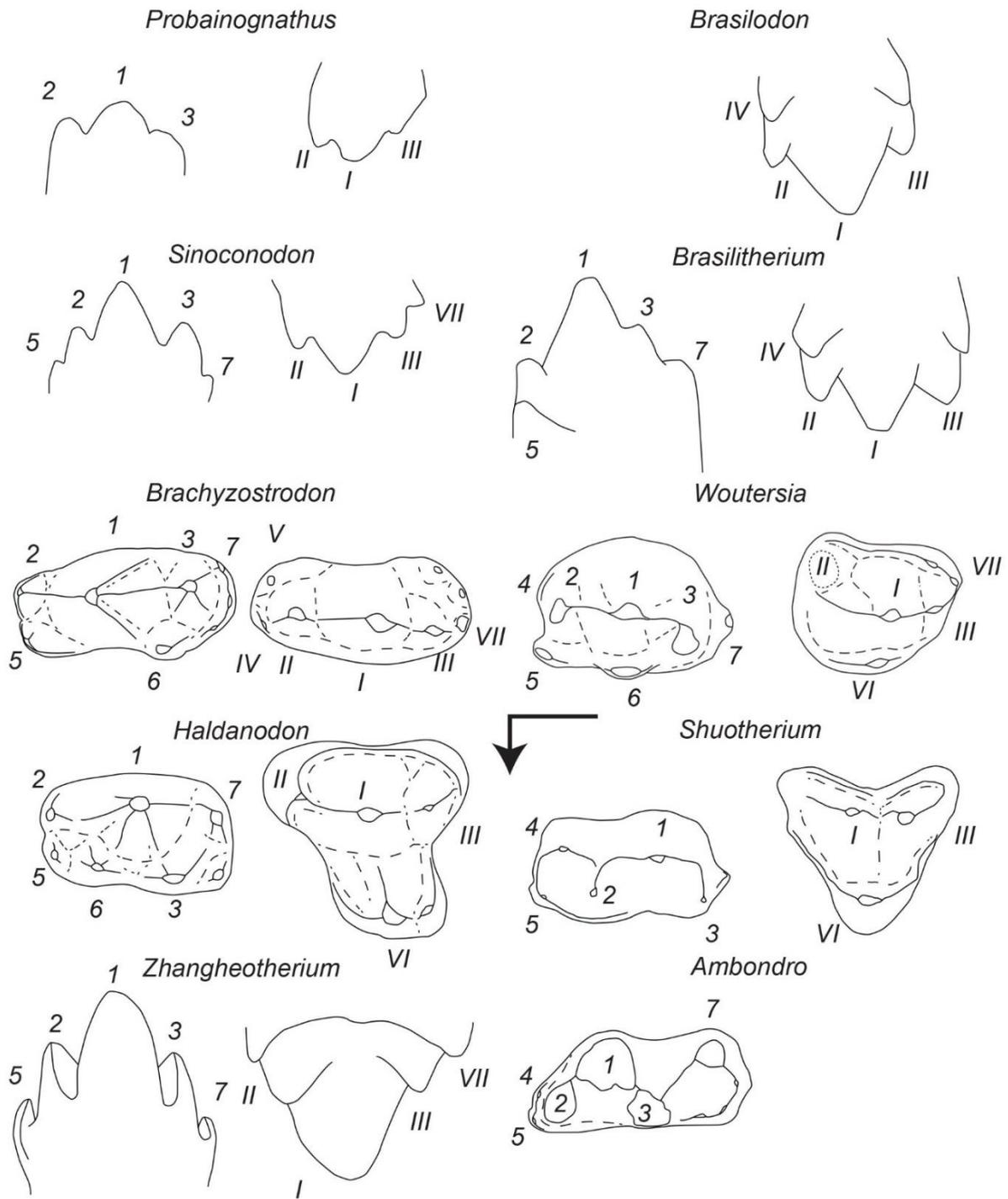
Les 53 caractères finalement retenus ont ensuite été étudiés individuellement afin d'évaluer les hypothèses d'homologies proposées, la formalisation du caractère, le mode de définition des états, les possibles interdépendances, les doublons, etc. La plupart de ces caractères ont été plus ou moins modifiés, divisés, fusionnés, remplacés par un ou plusieurs autres voire écartés car soulevant des questions insolubles dans le cadre de cette thèse. La liste finale détaillée plus bas compte 74 caractères dont 12 sont issus des travaux précédents sans modification, 19 ont été modifiés et 43 sont inédits.

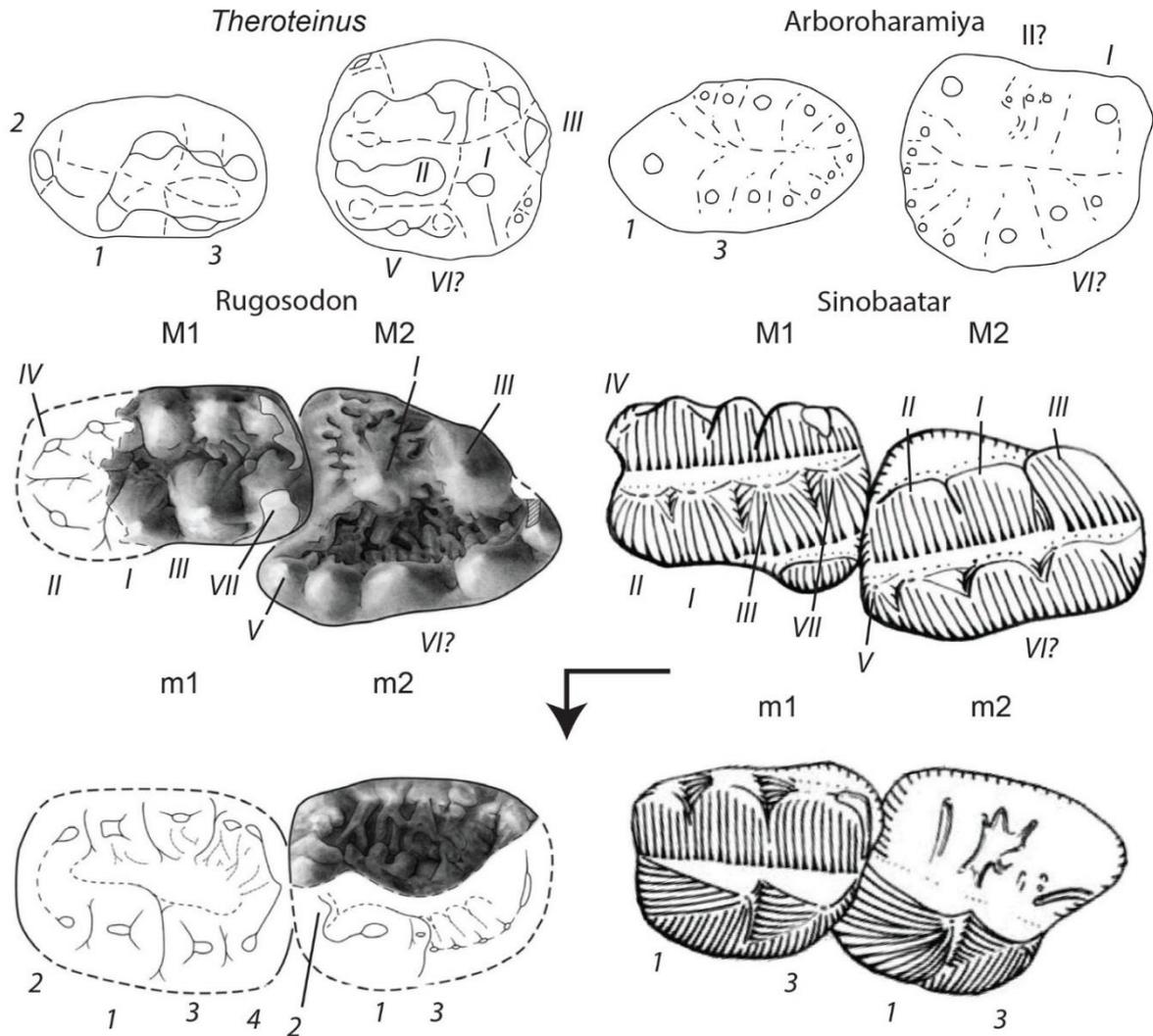
10.2.2.1.1. Les hypothèses d'homologie

Les hypothèses d'homologie qui fondent la définition des caractères de cette matrice reposent essentiellement sur les relations topographiques. Le principe de base peut être exprimé par « si c'est à la même place, c'est homologue ». « A la même place » se comprend ici par la position relative de l'élément structural concerné par rapport à la structure générale de la dent et aux autres éléments portés par la dent. Ce principe de base est cependant pondéré par la présence de variations de position des cuspidés entre les taxons. Le suivi de ces variations de position est contrôlé par le principe des connexions proposé par Geoffroy Saint Hilaire (1818) qui est appliqué dans cette étude par les formes intermédiaires (aucune cuspidé n'a sauté d'un côté de la dent à un autre) et l'hypothèse de la persistance des crêtes reliant ces cuspidés au gré de leur déplacement. La fonction n'a participé qu'à une seule étape dans l'élaboration des hypothèses d'homologie (voir plus bas).

(Pages suivantes) **Figure 10. 1.** Dessins en vue occlusale ou latérale des molariformes d'une partie des taxons intégrés dans la matrice illustrant les hypothèses d'homologies proposées dans cette étude et la nomenclature utilisée pour rédiger les caractères phylogénétiques. Pour chaque taxon, molariforme inférieure à gauche, molariforme supérieure à droite, sauf *Rugosodon* et *Sinobaatar* où inférieure en bas et supérieure en haut. Les flèches coudées indiquent l'extrémité mésiale pour les vues occlusale et latérale et la face linguale pour la vue occlusale. Echelle non respectée.

10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques





L'essentiel des taxons sélectionnés (à l'exception de certains allothères) présentent une grande cuspside au centre de leur couronne, tant sur les dents inférieures que supérieures. Cette cuspside est considérée homologue chez tous les taxons (mammaliaformes et extra-groupes) et sert de référence pour construire les hypothèses d'homologie entre les autres cuspsides. Cette méthode a pu être appliquée sans difficulté majeure aux taxons dont les molariformes sont de forme triconodonte et à l'essentiel des taxons dont les molariformes sont de forme symmétrondonte (voir 3.2.2. Spécimens étudiés). Toutefois, l'hypothèse de Hu *et al.* (1997) de l'apparition d'une cuspside néomorphe entre le paracône et le stylocône de *Zhangheotherium* a été simplement intégrée afin de pouvoir coder ce taxon car il n'était pas possible de discuter cette hypothèse avec confiance dans le cadre de cette étude.

L'extension aux molariformes de forme allothère des hypothèses d'homologie proposées pour les molariformes de forme triconodonte et symmétrondonte a été développée à

partir de la comparaison entre *Thomasia* et les autres mammaliaformes. Les prémolariformes inférieures de *Thomasia* présentent une rangée linguale de cuspides nettement plus développée que la rangée labiale avec une grande cuspide centrale. La morphologie de cette rangée linguale rappelle celle des prémolariformes de *Morganucodon* et *Kuehneotherium* (auxquels les prémolariformes de *Haramiyavia* ressemblent encore plus avec l'absence d'élément labial). L'hypothèse est ainsi que la grande cuspide linguale des dents inférieures de *Thomasia* est l'homologue de la cuspide centrale évoquée plus haut. L'extension des hypothèses d'homologie aux dents supérieures repose sur l'hypothèse de la continuité des contacts à l'occlusion. Comme la rangée principale supérieure chez les autres mammaliaformes entre en occlusion labialement à la rangée principale inférieure, son homologue est supposé entrer en occlusion labialement à la rangée linguale inférieure chez *Thomasia*. L'hypothèse est ainsi que la plus grande cuspide de la rangée linguale supérieure est l'homologue de la cuspide centrale évoquée plus haut. Les hypothèses d'homologie pour les autres cuspides ont ensuite été construites en suivant le même raisonnement que pour les autres mammaliaformes, à la suite de quoi cet ensemble d'hypothèses a été étendu aux autres haramiyides et aux multituberculés. Plusieurs remarques doivent être notées sur ces hypothèses. Premièrement, si le système d'homologies présenté ci-dessus est vraisemblable, il n'est pas le seul envisageable. D'autres arguments de comparaison mènent à d'autres systèmes d'homologie. Cependant, le temps alloué à cette étude ne permettait pas de tester les différentes possibilités. Il a donc fallu en « choisir » une pour la soumettre au test cladistique. Deuxièmement, l'application de ce système à *Arboroharamiya* est problématique. En effet, il a été montré dans le chapitre 7 que *Arboroharamiya* diffère de *Thomasia* principalement par son patron occlusal et que cela pouvait s'expliquer soit par un changement de la morphologie des dents, soit par un changement de l'occlusion, soit par une convergence. Or, le patron occlusal est l'un des arguments à la base de ces hypothèses d'homologies. L'hypothèse d'un changement morphologique a été privilégiée afin de pouvoir intégrer *Arboroharamiya* à la matrice et tester cette hypothèse. Troisièmement, l'homologie de la structure dentaire des multituberculés est aussi problématique car les premières molaires et les deuxièmes molaires présentent chacune un patron occlusal différent. Plus précisément, les premières molaires entrent en occlusion comme les molaires de *Thomasia* (la rangée labiale inférieure entre dans le bassin opposé) tandis que les deuxièmes molaires entrent en occlusion comme les molaires de *Arboroharamiya* (la rangée linguale inférieure entre dans le bassin opposé). La même hypothèse d'un changement morphologique entre les deux loci a été privilégiée. Ces

hypothèses d'homologie primaire nécessaires au codage des différents taxons allothères seront rediscutées aux vues des résultats des analyses (voir 10.4.3.4. Haramiyida).

Ces hypothèses sont synthétisées par la figure 10.1.

Du fait de leur fondement topographique, les hypothèses d'homologie proposées ici sont relativement proches de celles employées dans les matrices compilées dans le chapitre 9, mais devront être affinées ultérieurement et soumises au test de l'occlusion.

Mise à part l'homologie des cuspidés, d'autres hypothèses d'homologie ont été faites dans les caractères analysés ici, notamment pour les loci dentaires. En effet certains caractères s'appliquent spécifiquement à la première molaire ou aux trois dernières molaires (les listes présentées dans le chapitre 9 comptent aussi des caractères s'appliquant à la deuxième molaire, à la dernière prémolaire,...). Ces hypothèses posent plusieurs problèmes. Premièrement, l'homologie des loci n'est pas vérifiée à l'échelle des Mammaliaformes ou même de Mammalia. Si l'essentiel des variations prend place aux extrémités de la série des postcanines, et le plus souvent à son extrémité distale, plusieurs cas montrent que des ajouts et des pertes peuvent avoir lieu au milieu de la série (par exemple, les pertes de prémolaires entre marsupiaux et placentaires). De plus, la notion de « molaire » et de « prémolaire » se base sur le remplacement dentaire. Cependant, dans la description des fossiles (où les séries ontogénétiques sont mal connues) la limite prémolaire/molaire est généralement située au niveau de la série des postcanines où la différence morphologique est la plus importante entre deux loci consécutifs. Or ce critère morphologique peut être incorrect, par exemple dans l'hypothèse proposée que la quatrième prémolaire inférieure des multituberculés est l'homologue de la première molaire des autres mammifères (*e.g.*, Butler, 2000 : p. 331-332 ; vu aussi dans Meng, 2014 : p. 536). On peut aussi s'interroger sur la fiabilité de la notion de « molaire » et de « prémolaire » chez des mammaliaformes où le remplacement dentaire est très mal connu, voire inconnu. L'utilisation de caractères de locus nécessite donc de poser l'hypothèse de base que l'homologie entre locus est vérifiée jusqu'à preuve du contraire (hypothèse courante car la plus parcimonieuse) et de préciser chacun des cas où cette hypothèse nulle est falsifiée ou du moins attaquée. Dans le cadre de cette matrice, cette hypothèse n'a pas été remise en doute, mais le nombre de caractères liés au locus a été limité autant que possible.

10.2.2.1.2. La liste des caractères des molariformes

Les caractères sont formalisés suivant le schéma suivant (Serenó, 2007) :

Localisation du caractère (L2) ; structure morphologique (L1) ; aspect qui varie (V)

Afin d'éviter le « piège de la nomenclature » évoqué dans le chapitre 9, les caractères sont rédigés avec une nomenclature des cuspides dédiée uniquement à la matrice proposée ici et dont l'application est détaillée par la figure 10.1.

Chaque caractère est associé à un appel du caractère dont il dérive dans les listes compilées dans le chapitre 9. Il est aussi accompagné d'un commentaire sur les modifications proposées ici ou à envisager et d'une matrice de coûts s'il a été ordonné dans une analyse (voir plus bas).

Le tableau 10.2 résume la liste des caractères. Les caractères repris sans modification sont distingués des caractères partiellement modifiés et des nouveaux caractères issus de mes observations (certains remplaçant d'anciens caractères). Les caractères y sont aussi caractérisés par le caractère de l'information phylogénétique qu'ils apportent dans la matrice.

Au sens de la parcimonie, un caractère est considéré comme « informatif » s'il présente au moins deux états chacun portés par au moins deux taxons. Un caractère est considéré comme « autapomorphique » s'il présente un ou plusieurs états portés chacun par un seul taxon, tandis que tous les autres taxons partagent le même état. Ce type de caractère apporte une information phylogénétique sur un ou plusieurs taxons de la matrice mais ne permet pas de les regrouper et n'est donc pas informatif au sens de la parcimonie. Un caractère est considéré comme « constant » s'il présente un seul état porté par tous les taxons et n'apporte aucune information phylogénétique. Un cas particulier est le caractère « constant par polymorphisme ». Pour ce caractère, un ou plusieurs taxons polymorphes présentent tous dans leurs états possibles un état qui est aussi partagé par tous les autres taxons. Ce type de caractère porte bien une information phylogénétique mais un algorithme de parcimonie ne retiendra que l'état présent chez tous les taxons et verra le caractère comme constant. Les caractères constants conservés dans la matrice proposée ici correspondent à ce cas particulier.

10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques

Tableau 10. 2. Caractères phylogénétiques relatifs à la morphologie des molaires avec distinction des caractères modifiés ou nouveau et de l'information phylogénétique qu'ils apportent. Une étoile « * » signale les caractères où de l'information est contenue dans du polymorphisme.

Numéro	Modification	Information	Numéro	Modification	Information
1	nouveau	informatif	2	modifié	informatif
3	nouveau	informatif	4	nouveau	informatif
5	nouveau	informatif	6		informatif
7	modifié	informatif	8	modifié	informatif
9	nouveau	informatif	10	modifié	informatif
11	nouveau	informatif	12	nouveau	informatif
13	nouveau	informatif	14	nouveau	informatif
15	nouveau	informatif	16	nouveau	informatif
17	modifié	informatif	18	nouveau	informatif
19		informatif	20	nouveau	informatif
21		informatif	22	modifié	informatif
23	modifié	autapomorphique*	24	nouveau	informatif
25	nouveau	informatif	26	modifié	autapomorphique
27		autapomorphique	28		autapomorphique*
29		informatif	30		informatif
31		informatif	32	modifié	informatif
33	modifié	informatif	34		informatif
35	nouveau	informatif	36	modifié	informatif
37	nouveau	informatif	38	nouveau	informatif
39	nouveau	informatif	40	nouveau	informatif
41	modifié	informatif	42	nouveau	informatif
43	nouveau	informatif	44	modifié	constant*
45	modifié	informatif	46	nouveau	informatif
47	modifié	informatif	48	nouveau	autapomorphique
49	nouveau	autapomorphique*	50	nouveau	informatif
51	nouveau	autapomorphique	52	nouveau	informatif
53	nouveau	informatif	54	nouveau	informatif
55	nouveau	informatif	56	nouveau	informatif
57	nouveau	informatif	58	modifié	informatif
59		informatif	60	nouveau	informatif
61	nouveau	informatif	62	nouveau	informatif
63	nouveau	constant*	64	modifié	informatif
65	modifié	informatif	66	nouveau	informatif
67	nouveau	informatif	68	nouveau	informatif

10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques

69	nouveau	autapomorphique	70		informatif
71		informatif	72	modifié	informatif
73	nouveau	informatif	74	nouveau	informatif

Molaires inférieures : forme (26 caractères)

1. Molaires inférieures ; rangées de cuspides ; nombre :

(0) 1

(1) 2

Voir caractères 38 et 39 dans Luo *et al.* (2002)

Remarque :

Les caractères proposés par Luo *et al.* (2002) concernent la disposition des cuspides principales en une seule rangée ou en plusieurs rangées ou en triangle. Un tel caractère pose le problème de l'hétérogénéité car il s'intéresse d'un bloc à plusieurs complexes de caractères (nombre de rangées, dispositions relatives des cuspides,...). Il a donc fallu le diviser en plusieurs caractères.

2. Molaires inférieures ; rangée principale rectiligne ; nombre de cuspides :

(0) 3 ou moins

(1) 4 ou plus

Voir caractère 86 dans Luo *et al.* (2002)

Remarque :

Le caractère proposé par Luo *et al.* (2007) est limité à la première molaire inférieure. Cette restriction a été retirée à la fois pour éviter le problème de l'homologie des loci et pour faciliter le codage des taxons pour lesquels les loci ne sont pas connus avec suffisamment de précision.

On peut rapprocher de ce caractère le caractère 88 de la matrice de Bi *et al.* (2014) :
In multi-rowed first lower molar (m1), main lingual row cusp count: (0) 4 or fewer ; (1) 5 ;
(2) 6 or more.

3. Molaires inférieures ; cuspide centrale 1 et cuspide accessoire mésiale 2 ; position relative :

(0) 2 est mésiale à 1

(1) 2 est mésio-mésiolinguale à 1

(2) 2 est mésiolinguale à 1

(3) 2 est linguo-mésiolinguale à 1

(4) 2 est linguale à *I*

(5) 2 est mésio-mésiolabiale à *I*

Matrice de coûts :

	(0)	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)
(0)	0	1	2	3	4	1
(1)	1	0	1	2	3	2
(2)	2	1	0	1	2	3
(3)	3	2	1	0	1	4
(4)	4	3	2	1	0	5
(5)	1	2	3	4	5	0

Voir caractères 38 et 39 dans Luo *et al.* (2002)

Remarque :

Les caractères proposés par Luo *et al.* (2002) s'intéressent par certains états, à la disposition des cuspides principales en un angle obtus ou aigu, l'un pour les molaires dites « antérieures » et l'autre pour les molaires dites « postérieures ». La restriction à un groupe de loci a été enlevée à la fois pour éviter le problème de l'homologie des loci et pour faciliter le codage des taxons pour lesquels les loci ne sont pas connus avec suffisamment de précision. De plus, ce caractère décrit d'un bloc un complexe de caractères, avec les positions relatives de trois cuspides, en l'abordant d'un point de vue de l'angle ayant la cuspide centrale pour sommet. Une description plus fine est proposée ici avec un ensemble de caractères abordant la question par la position relative des cuspides deux par deux du point de vue des axes mésiodistal et labiolingual.

La définition des états est basée sur la division du cadran proposé par Koenigswald *et al.* (2013) (voir 3.3.2. Nomenclatures dentaires).

Ce caractère et les autres décrits sur le même principe présentent un risque de polymorphisme, les positions relatives pouvant varier le long de la série, à l'exemple de *Kuehneotherium*.

4. Molaires inférieures ; cuspide centrale *I* et cuspide accessoire distale 3 ; position relative :

(0) 3 est distale à *I*

(1) 3 est disto-distolinguale à *I*

(2) 3 est distolinguale à *I*

(3) 3 est linguo-distolinguale à *I*

(4) 3 est linguale à *I*

(5) 3 est disto-distolabiale à 1

(6) 3 est linguo-mésiolinguale à 1

Matrice de coûts :

	(0)	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)
(0)	0	1	2	3	4	1	5
(1)	1	0	1	2	3	2	4
(2)	2	1	0	1	2	3	3
(3)	3	2	1	0	1	4	2
(4)	4	3	2	1	0	5	1
(5)	1	2	3	4	5	0	6
(6)	5	4	3	2	1	6	0

Voir caractères 38 et 39 dans Luo *et al.* (2002)

Remarque :

Voir caractère 3.

5. Molaires inférieures ; cuspides accessoires mésiale 2 et distale 3 ; position relative :

(0) 2 est alignée mésiodistalement avec 3

(1) 2 est plus labiale que 3

(2) 2 est plus linguale que 3

Matrice de coûts :

	(0)	(1)	(2)
(0)	0	1	1
(1)	1	0	2
(2)	1	2	0

Voir caractères 38 et 39 dans Luo *et al.* (2002)

Remarque :

Voir caractère 3.

6. Molaires inférieures ; cuspide accessoire mésiale 2 et cuspide accessoire distale 3 ; hauteur relative des bases des cuspides :

(0) la base de 2 est plus basse que la base de 3

(1) la base de 2 est au même niveau (ou presque) que la base de 3

(2) la base de 2 est plus haute que la base de 3

Voir caractère 46 dans Luo *et al.* (2002) et 63 dans Rougier *et al.* (2012)

10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques

Remarque :

La définition de l'état (1) est relativement floue. Elle laisse à l'appréciation de l'observateur la limite entre presque au même niveau et plus haute/basse. Une autre formalisation devrait être proposée.

7. Molaires inférieures ; cuspide centrale 1, cuspide accessoire mésiale 2 et cuspide accessoire distale 3 ; courbure relative du flanc labial :

(0) la cuspide 1 est moins convexe que les cuspides 2 et 3

(1) la cuspide 1 est aussi convexe que les cuspides 2 et 3

(2) la cuspide 1 est plus convexe que les cuspides 2 et 3

Voir caractère 49 dans Luo *et al.* (2002)

Remarque :

L'utilisation de ce caractère a rencontré certaines difficultés liées à la formulation initiale en anglais. Le caractère en lui-même parle de « labial curvature », traduisible par « courbure labiale », tandis que les états comparent le « degree of bulging » des cuspides. Le terme « bulging » est traduisible par « globuleux », « bombé » ou « protubérant » et peut renvoyer à l'idée d'un flanc caréné. La formulation initiale mélange donc la notion de convexité d'un flanc et la présence d'une carène sur le flanc. Afin de clarifier les choses, la formulation proposée ici retient uniquement la notion de convexité.

Cependant, un autre aspect du problème est survenu lorsqu'il a fallu coder des taxons dont les flancs labiaux de certaines cuspides portent une crête, qui peut être considérée comme une forme de carène. En effet, la présence de la crête implique d'office une convexité du flanc de la cuspide qui porte la crête mais est-ce un état propre au flanc ou un artefact uniquement dû à la crête ? Autrement s'agit-il bien du même caractère que lorsque le flanc d'une cuspide est convexe sans porter une carène ? Les taxons concernés par cette question sont codés par un état inconnu « ? ».

Ces ambiguïtés sur la définition et l'application de ce caractère soulèvent des réserves pour l'interprétation des résultats des analyses cladistiques soutenus par ce caractère et justifient la révision de sa définition à l'avenir.

8. Molaires inférieures ; cuspide centrale 1, cuspide accessoire mésiale 2 et cuspide accessoire distale 3 ; compression labiolinguale :

(0) aucune cuspide n'est comprimée labiolinguale

(1) les trois cuspides sont comprimées labiolinguale

10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques

(2) seules les cuspides 1 et 3 sont comprimées labiolingualement

(3) seule la cuspide 1 est comprimée labiolingualement

Voir caractère 51 dans Luo *et al.* (2002)

Remarque :

Les états initiaux de présence/absence ont été remplacés par différentes combinaisons observées sur les taxons.

Une cuspide est considérée comme comprimée labiolingualement lorsque sa longueur mésiodistale est supérieure à sa largeur labiolinguale.

9. Molaires inférieures ; cuspide centrale 1, cuspide accessoire mésiale 2 et cuspide accessoire distale 3 ; compression mésiodistale :

(0) aucune cuspide n'est comprimée mésiodistalement

(1) les trois cuspides sont comprimées mésiodistalement

(2) seule la cuspide 2 est comprimée

Remarque :

Une cuspide est considérée comme comprimée mésiodistalement lorsque sa largeur labiolinguale est supérieure à sa longueur mésiodistale.

Ce caractère peut être vu comme un doublon du caractère **8**, du moins partiellement, car si les trois cuspides sont comprimées dans un sens, elles ne peuvent l'être aussi dans l'autre. Pour cela, il faudra peut-être envisager une refonte des deux caractères.

10. Molaires inférieures ; cuspide accessoire mésiale 2 ; inclinaison :

(0) pas d'inclinaison

(1) inclinaison mésiale

(2) inclinaison mésiolinguale

(3) projection mésiale

Voir caractère 81 dans Rougier *et al.* (2012)

Remarque :

Modification des états initiaux de Rougier *et al.* (2012) qui ne prévoyaient qu'une inclinaison mésiale.

Une distinction est proposée entre inclinaison et projection. L'absence d'inclinaison correspond à un cône classique, l'inclinaison correspond au cas où le sommet du cône est à

10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques

l'aplomb du périmètre de sa base et la projection correspond au cas où le sommet du cône sort de l'aire de sa base.

Ce caractère peut être considéré comme hétérogène car il s'intéresse à la fois à la direction et à la quantification de l'inclinaison.

11. Molaires inférieures ; cuspidé centrale *I* ; inclinaison :

- (0) pas d'inclinaison
- (1) inclinaison distale
- (2) inclinaison mésiale

Remarque :

Ce caractère est une application aux molaires inférieures de ce qui a été proposé pour les molaires supérieures. Voir caractère **47**.

12. Molaires inférieures ; cuspidé accessoire distale *3* ; inclinaison :

- (0) pas d'inclinaison
- (1) inclinaison distale
- (2) inclinaison distolinguale
- (3) inclinaison mésiale

Remarque :

Ce caractère est une application à la cuspidé *3* de ce qui a été proposé pour les cuspidés *I* et *2*. Voir caractère **10** et **11**.

13. Molaires inférieures ; crête mésiale de la cuspidé *I* ; orientation:

- (0) orientation mésiale
- (1) orientation mésio-mésiolinguale
- (2) orientation mésiolinguale
- (3) orientation linguo-mésiolinguale
- (4) orientation mésio-mésiolabiale
- (5) orientation mésiolabiale
- (6) orientation labio-mésiolabiale

Matrice de coûts :

	(0)	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)
(0)	0	1	2	3	1	2	3
(1)	1	0	1	2	2	3	4

10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques

(2)	2	1	0	1	3	4	5
(3)	3	2	1	0	4	5	6
(4)	1	2	3	4	0	1	2
(5)	2	3	4	5	1	0	1
(6)	3	4	5	6	2	1	0

Voir caractère 61 dans Luo *et al.* (2002)

Remarque :

Ce caractère est issu de la division du caractère de Luo *et al.* (2002) qui ne prenait pas en compte la possibilité que la crête portée par la cuspide 1 et la crête portée par la cuspide 2 forme un angle obtus voire droit.

La définition des états est basée sur la division du cadran proposé par Koenigswald *et al.* (2013) (voir 3.3.2. Nomenclatures dentaires).

Ce caractère est lié aux caractères **3**, **4** et **5**, les crêtes reliant les cuspides suivant leur déplacement, mais sans en être totalement dépendant.

14. Molaires inférieures ; crête distale de la cuspide 2 ; orientation:

- (0) orientation distale
- (1) orientation disto-distolinguale
- (2) orientation distolinguale
- (3) orientation linguo-distolinguale
- (4) orientation disto-distolabiale
- (5) orientation distolabiale
- (6) orientation labio-distolabiale
- (7) orientation labiale

Matrice de coûts :

	(0)	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)
(0)	0	1	2	3	1	2	3	4
(1)	1	0	1	2	2	3	4	5
(2)	2	1	0	1	3	4	5	6
(3)	3	2	1	0	4	5	6	7
(4)	1	2	3	4	0	1	2	3
(5)	2	3	4	5	1	0	1	2
(6)	3	4	5	6	2	1	0	1
(7)	4	5	6	7	3	2	1	0

Voir caractère 61 dans Luo *et al.* (2002)

Remarque :

Voir caractère **13**.

15. Molaires inférieures ; crête distale de la cuspide 1 ; orientation:

- (0) orientation distale
- (1) orientation disto-distolinguale
- (2) orientation disto-linguale
- (3) orientation linguo-distolinguale
- (4) orientation disto-distolabiale
- (5) orientation disto-labiale
- (6) orientation labio-distolabiale

Matrice de coûts :

	(0)	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)
(0)	0	1	2	3	1	2	3
(1)	1	0	1	2	2	3	4
(2)	2	1	0	1	3	4	5
(3)	3	2	1	0	4	5	6
(4)	1	2	3	4	0	1	2
(5)	2	3	4	5	1	0	1
(6)	3	4	5	6	2	1	0

Remarque :

Ce caractère est une application aux crêtes reliant les cuspides 1 et 3 de ce qui a été proposé pour les crêtes reliant les cuspides 1 et 2. Voir caractère **13** et **14**.

16. Molaires inférieures ; crête mésiale de la cuspide 3 ; orientation:

- (0) orientation mésiale
- (1) orientation mésio-mésiolinguale
- (2) orientation mésiolinguale
- (3) orientation linguo-mésiolinguale
- (4) orientation mésio-mésiolabiale
- (5) orientation mésiolabiale
- (6) orientation labio-mésiolabiale
- (7) orientation labiale

(8) orientation labio-distolabiale

(9) orientation distolabiale

Matrice de coûts :

	(0)	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)
(0)	0	1	2	3	1	2	3	4	5	6
(1)	1	0	1	2	2	3	4	5	6	7
(2)	2	1	0	1	3	4	5	6	7	8
(3)	3	2	1	0	4	5	6	7	8	9
(4)	1	2	3	4	0	1	2	3	4	5
(5)	2	3	4	5	1	0	1	2	3	4
(6)	3	4	5	6	2	1	0	1	2	3
(7)	4	5	6	7	3	2	1	0	1	2
(8)	5	6	7	8	4	3	2	1	0	1
(9)	6	7	8	9	5	4	3	2	1	0

Remarque :

Ce caractère est une application aux crêtes reliant les cuspidés 1 et 3 de ce qui a été proposé pour les crêtes reliant les cuspidés 1 et 2. Voir caractère **13** et **14**.

17. Molaires inférieures ; cingulum lingual distal ; développement :

(0) absent

(1) peu développé

(2) développé et lisse

(3) développé portant des cuspules

Voir caractère 52 dans Luo *et al.* (2002)

Remarque :

Le développement des éléments cingulaires peut varier fortement au sein d'une même série. En l'état, ce caractère présente un fort risque de codage polymorphisme.

La distinction entre « peu développé » et « développé » est formalisée par la présence d'un sillon séparant la couronne du cingulum dans le cas d'un cingulum développé. Le terme « petites cuspules » permet de distinguer un cingulum lisse (qui ne porte aucun élément) d'un cingulum qui porte des éléments en nombre variable, ces éléments étant trop peu développés pour être identifiables individuellement.

10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques

L'état s'intéressant à la présence de cuspides développées a été supprimé car il pose problème par rapport au reste de la liste des caractères où les caractères du cingulum sont différents des caractères des cuspides cingulaires.

Ce caractère est en partie lié au développement du « talonide ». En effet, des taxons tels que *Brachyzostrodon*, *Ambondro*, *Asfaltomylos*, *Zhangheotherium* et *Dryolestes* montrent un cas où la distinction entre « cingulum lingual distal » et « talonide » est discutable. Pour les quatre derniers, il a été jugé préférable de les coder par un état inconnu « ? ».

18. Molaires inférieures ; cingulum lingual, continuité du cingulum :

- (0) cingulum lingual continu
- (1) cingulum lingual divisé, au niveau du plan médian de la dent, en parties mésiale et distale
- (2) cingulum lingual interrompu par la base de la cuspidé accessoire distale 3
- (3) cingulum lingual restreint à la partie mésiale

19. Molaires inférieures ; cuspidé cingulaire mesio-linguale 5 ; présence :

- (0) absent
- (1) présent

Voir caractère 53 dans Luo *et al.* (2002)

20. Molaires inférieures ; cuspidé accessoire mésiale 2 et cuspidé cingulaire mésiolinguale 5 ; position relative :

- (0) 5 est linguale à 2 et alignée labiolingualemment avec 2
- (1) 5 est linguale à 2 mais 5 s'avance plus mésialement que 2
- (2) 5 est entièrement linguale et entièrement mésiale à 2
- (3) 5 est mésiale à 2

Matrice de coûts :

	(0)	(1)	(2)	(3)
(0)	0	1	2	3
(1)	1	0	1	2
(2)	2	1	0	1
(3)	3	2	1	0

21. Molaires inférieures ; cuspides cingulaires mésiolabiale 4 ; présence :

(0) absent

(1) présent

Voir caractère 54 dans Luo *et al.* (2002)

22. Molaires inférieures ; cingulum mésial transverse ; présence :

(0) absent

(1) présent

Voir caractère 55 dans Luo *et al.* (2002)

Remarque :

Ce caractère est issu de la division du caractère proposé par Luo *et al.* (2002) afin de distinguer l'état présence/absence des différentes modalités de présence.

Le cingulum mésial transverse est ici défini comme le cingulum se développant sur la face mésiale de la dent, entre le coin mésio-lingual et le coin mésio-labial. Il sera toutefois nécessaire de clarifier la relation entre le cingulum mésial transverse et les cuspides mésiales linguale 5 et labiale 4.

23. Molaires inférieures ; cingulum mésial transverse ; degré de développement :

(0) discontinu

(1) continu

(2) continu avec fonction occlusale

Voir caractère 55 dans Luo *et al.* (2002)

Remarque :

Voir caractère **22**.

Ce caractère mélange la description de la forme et de la fonction du cingulum mésial transverse, alors que ces éléments sont séparés dans la plupart des autres caractères. Cela s'explique simplement par le fait qu'il a échappé à ma vigilance et que je me suis rendu compte de ce problème trop tard pour pouvoir le modifier. Cette erreur devra être rectifiée ultérieurement.

Ce caractère est considéré comme autapomorphique dans les analyses cladistiques mais il présente de la polymorphie pour plusieurs taxons qui, si elle était traitée différemment, le rendrait informatif.

24. Molaires inférieures ; cuspide cingulaire médio-linguale 6 ; présence :

(0) absente

(1) présente

25. Molaires inférieures ; cuspide cingulaire médio-linguale 6 ; position :

(0) linguale à l'encoche I-3

(1) linguale à l'espace entre l'encoche I-3 et le sommet de la cuspide I

(2) linguale au sommet de la cuspide I

(3) linguale à l'encoche I-2

(4) linguale à la cuspide 3

Matrice de coûts :

	(0)	(1)	(2)	(3)	(4)
(0)	0	1	2	3	1
(1)	1	0	1	2	2
(2)	2	1	0	1	3
(3)	3	2	1	0	4
(4)	1	2	3	4	0

26. Molaires inférieures ; talonide ; présence :

(0) absent

(1) présent

Voir caractère 65 dans Luo et al. (2002)

Remarque :

Le talonide est ici compris dans sa définition large d'un cingulum distal.

Les états initiaux ont cependant été réduits au binôme présence/absence afin de distinguer les caractères relatifs à la forme du « talonide ».

Molaires inférieures allothères : forme (3 caractères)

27. Molaires inférieures à multiples rangées ; selle à l'extrémité mésiale ; présence :

(0) absent

(1) présent

Voir caractère 90 dans Luo *et al.* (2002)

Remarque :

Le terme de « U shaped ridge » de la formulation initiale a été remplacé par le terme de « selle » provenant de la nomenclature employée dans le cadre de cette étude.

28. Molaires inférieures à plusieurs rangées ; extrémité distale ; fermeture du bassin central :

- (0) ouvert
- (1) fermé par une crête
- (2) fermé par des cuspules

Voir caractère 85 dans Bi *et al.* (2014)

Remarque :

Ce caractère est considéré comme autapomorphique dans les analyses cladistiques mais il présente de la polymorphie pour plusieurs taxons qui, si elle était traitée différemment, le rendrait informatif.

29. Molaires inférieures à plusieurs rangées ; bassin central ; cuspules ou crêtes transverses :

- (0) absent
- (1) présent

Voir caractère 86 dans Bi *et al.* (2014)

Molaires inférieures : agencement (2 caractères)

30. Molaires inférieures ; emboîtements de deux molaires adjacentes :

- (0) absent
- (1) présent

Voir caractère 86 dans Zheng *et al.* (2013)

Remarque :

Les Theria et Australosphenida ont été codés en s'appuyant sur les matrices compilées dans le chapitre précédent. Cette méthode introduit la possibilité d'un problème dans l'homogénéité du codage.

31. Molaires inférieures ; emboîtements de deux molaires adjacentes ; mode d'emboîtement :

- (0) la cuspidé cingulaire distale (7) s'emboîte entre les cuspidés cingulaires mésiales (5 et 4)
- (1) la cuspidé cingulaire distale (7) s'emboîte entre la cuspidé cingulaire mésio-linguale (5) et la cuspidé accessoire mésiale (2)
- (2) la cuspidé cingulaire distale (7) s'emboîte dans la face mésiale de la cuspidé accessoire mésiale (2)

(3) l'extrémité mésiale de la molaire postérieure recouvre l'extrémité distale de la molaire antérieure

Voir caractère 87 dans Zheng *et al.* (2013)

Remarque :

Voir caractère **30**.

Première molaire inférieure : forme (2 caractères)

32. Première molaire inférieure ; cuspside accessoire mésiale 2 ; présence :

(0) absent

(1) présent

Voir caractère 66 dans Luo *et al.* (2007)

Remarque :

Ce caractère est issu de la division du caractère proposé par Luo *et al.* (2007) afin de distinguer l'état présence/absence des différentes modalités de présence.

33. Première molaire inférieure ; cuspside accessoire mésiale 2 et cuspside accessoire distale 3 ; hauteur relative :

(0) 2 plus petit que 3

(1) 2 (sub-)égal à 3

(2) 2 plus grand que 3

Voir caractère 66 dans Luo *et al.* (2007)

Remarque :

Voir caractère **32**.

Dernières molaires inférieures : agencement (1 caractère)

34. Trois dernières molaires inférieures ; taille ; taille relative :

(0) tailles égales

(1) l'antépénultième molaire est la plus grande

(2) la pénultième molaire est la plus grande

(3) la dernière molaire est la plus grande

Voir caractère 59 dans Luo *et al.* (2002)

Remarque :

Ce caractère est particulièrement concerné par le problème de l'homologie des loci. L'extrémité postérieure de la rangée étant réputée très variable, en partie avec la question du mode de remplacement dentaire (exemple : *Sinoconodon*), il ne sera pas inutile de réexaminer la ou les hypothèses d'homologie posées par ce caractère.

Molaires supérieures : forme (33 caractères)

35. Molaires supérieures ; rangées principales ; nombres :

(0) 1

(1) 2

(2) 3

Matrice de coûts :

	(0)	(1)	(2)
(0)	0	1	2
(1)	1	0	1
(2)	2	1	0

Voir caractère 38 et 39 dans Luo *et al.* (2002)

Remarque :

Ce caractère est une application aux molaires supérieures de ce qui a été proposé pour les molaires inférieures. Voir caractère **1**.

36. Molaires supérieures ; rangée principale rectiligne ; nombre de cuspides :

(0) 3 ou moins

(1) 4 ou plus

Voir caractère 85 dans Luo *et al.* (2002)

Remarque :

Le caractère proposé par Luo *et al.* (2002) est limité à la première molaire inférieure. Cette restriction a été retirée à la fois pour éviter le problème de l'homologie des loci et pour faciliter le codage des taxons pour lesquels les loci ne sont pas connus avec suffisamment de précision.

37. Molaires supérieures ; cuspide centrale *I* et cuspide accessoire mésiale *II* ; position relative :

(0) *II* est mésiale à *I*

10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques

- (1) *II* est mésio-mésiolabiale à *I*
- (2) *II* est mésio-labiale à *I*
- (3) *II* est linguo-mésiolabiale à *I*
- (4) *II* est labiale à *I*
- (5) *II* est mésio-mésiolinguale à *I*
- (6) *II* est labio-distolabiale à *I*

Matrice de coûts :

	(0)	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)
(0)	0	1	2	3	4	1	5
(1)	1	0	1	2	3	2	4
(2)	2	1	0	1	2	3	3
(3)	3	2	1	0	1	4	2
(4)	4	3	2	1	0	5	1
(5)	1	2	3	4	5	0	6
(6)	5	4	3	2	1	6	0

Remarque :

Ce caractère est une application aux molaires supérieures de ce qui a été proposé pour les molaires inférieures. Voir caractère **3**.

38. Molaires supérieures ; cuspide centrale *I* et cuspide accessoire distale *III* ; position relative :

- (0) *III* est distale à *I*
- (1) *III* est disto-distolabiale à *I*
- (2) *III* est disto-labiale à *I*
- (3) *III* est labio-distolabiale à *I*
- (4) *III* est labiale à *I*
- (5) *III* est disto-distolinguale à *I*

Matrice de coûts :

	(0)	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)
(0)	0	1	2	3	4	1
(1)	1	0	1	2	3	2
(2)	2	1	0	1	2	3
(3)	3	2	1	0	1	4
(4)	4	3	2	1	0	5

10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques

(5) 1 2 3 4 5 0

Remarque :

Ce caractère est une application aux molaires supérieures de ce qui a été proposé pour les molaires inférieures. Voir caractère 4.

39. Molaires supérieures ; cuspides accessoires mésiale *II* et distale *III* ; position relative :

(0) *II* est alignée mésio-distalement avec *III*

(1) *II* est plus labiale que *III*

(2) *II* est plus linguale que *III*

Matrice de coûts :

	(0)	(1)	(2)
(0)	0	1	1
(1)	1	0	2
(2)	1	2	0

Remarque :

Ce caractère est une application aux molaires supérieures de ce qui a été proposé pour les molaires inférieures. Voir caractère 5.

40. Molaires supérieures ; cuspide accessoire mésiale *II* et cuspide accessoire distale *III* ; hauteur relative des bases des cuspides :

(0) la base de *II* est plus basse que la base de *III*

(1) la base de *II* est au même niveau (ou presque) que la base de *III*

(2) la base de *II* est plus haute que la base de *III*

Remarque :

Ce caractère est une application aux molaires supérieures de ce qui a été proposé pour les molaires inférieures. Voir caractère 6.

41. Molaires supérieures ; cuspide centrale *I*, cuspide accessoire mésiale *II* et cuspide accessoire distale *III* ; courbure relative du flanc labial :

(0) la cuspide *I* est moins convexe que les cuspides *II* et *III*

(1) la cuspide *I* est aussi convexe que les cuspides *II* et *III*

(2) la cuspide *I* est plus convexe que les cuspides *II* et *III*

(3) la cuspide *II* est plus convexe que les cuspides *I* et *III*

Voir caractère 50 dans Luo *et al.* (2002)

Remarque :

Le caractère 50 de Luo *et al.* (2002) est l'équivalent sur les molaires supérieures du caractère 49 de Luo *et al.* (2002) qui a servi de base au caractère 7 de cette liste. Ainsi les remarques faites sur le caractère 7 sont aussi valides pour ce caractère.

Le caractère 50 de Luo *et al.* (2002) a cependant la particularité d'être restreint à la dernière et à l'avant-dernière molaire supérieure. Cette restriction a été retirée à la fois pour éviter le problème de l'homologie des loci et pour faciliter le codage des taxons pour lesquels les loci ne sont pas connus avec suffisamment de précision.

42. Molaires supérieures ; cuspide centrale *I*, cuspide accessoire mésiale *II* et cuspide accessoire distale *III* ; compression labiolinguale :

- (0) aucune cuspide n'est comprimée labiolingualement
- (1) les trois cuspides sont comprimées labiolingualement
- (2) seules les cuspides *I* et *III* sont comprimées labiolingualement
- (3) seule la cuspide *I* est comprimée labiolingualement

Remarque :

Ce caractère est une application aux molaires supérieures de ce qui a été proposé pour les molaires inférieures. Voir caractère 8.

43. Molaires supérieures ; cuspide centrale *I*, cuspide accessoire mésiale *II* et cuspide accessoire distale *III* ; compression mésiodistale :

- (0) aucune cuspide n'est comprimée mésiodistalement
- (1) les trois cuspides sont comprimées mésiodistalement
- (2) seule la cuspide *II* est comprimée mésiodistalement
- (3) seule la cuspide *I* est comprimée mésiodistalement

Remarque :

Ce caractère est une application aux molaires supérieures de ce qui a été proposé pour les molaires inférieures. Voir caractère 9.

44. Molaires supérieures ; cuspide accessoire mésiale *II* ; présence :

- (0) absente
- (1) présente

Voir caractère 127 dans Rougier *et al.* (2012)

Remarque :

Ce caractère est issu de la division du caractère proposé par Rougier *et al.* (2012) afin de séparer l'état présence/absence des différentes modalités de présence.

Une autre modification apportée est le retrait de la restriction aux dents triangulaires (« triangular teeth ») présente dans la formulation initiale du caractère.

Ce caractère est considéré comme constant dans les analyses cladistiques mais il présente de la polymorphie pour plusieurs taxons qui, si elle était traitée différemment, le rendrait informatif.

45. Molaires supérieures ; cuspide accessoire mésiale *II* et cuspide centrale *I* ; taille relative :

(0) *II* plus petit que *I*

(1) *II* sub-égale ou plus grand que *I*

Voir caractère 127 dans Rougier *et al.* (2012)

Remarque :

Voir caractère **44**.

46. Molaires supérieures ; cuspide accessoire mésiale *II* ; inclinaison :

(0) pas d'inclinaison

(1) inclinaison mésiale

(2) inclinaison mésiolabiale

(3) inclinaison labiale

(4) inclinaison distale

Remarque :

Ce caractère est une application aux molaires supérieures de ce qui a été proposé pour les molaires inférieures. Voir caractère **10**.

47. Molaires supérieures ; cuspide centrale *A* ; inclinaison :

(0) pas d'inclinaison

(1) inclinaison distale

(2) inclinaison mésiale

Voir caractère 129 dans Rougier *et al.* (2012)

Remarque :

La définition des états a été sensiblement modifiée. La formulation initiale utilisait les termes « recumbent » et « procumbent » qui ont été remplacés respectivement par « inclinaison distale » et « inclinaison mésiale ».

48. Molaires supérieures ; cuspide accessoire distale *III* ; inclinaison :

- (0) pas d'inclinaison
- (1) inclinaison distale
- (2) inclinaison distolabiale

Remarque :

Ce caractère est une application à la cuspide *III* de ce qui a été proposé pour les cuspides *I* et *II*. Voir caractères **46** et **47**.

49. Molaires supérieures ; crête mésiale de la cuspide *I* ; orientation:

- (0) orientation mésiale
- (1) orientation mésio-mésiolinguale
- (2) orientation mésio-linguale
- (3) orientation linguo-mésiolinguale
- (4) orientation mésio-mésiolabiale
- (5) orientation mésio-labiale
- (6) orientation labio-mésiolabiale

Matrice de coûts :

	(0)	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)
(0)	0	1	2	3	1	2	3
(1)	1	0	1	2	2	3	4
(2)	2	1	0	1	3	4	5
(3)	3	2	1	0	4	5	6
(4)	1	2	3	4	0	1	2
(5)	2	3	4	5	1	0	1
(6)	3	4	5	6	2	1	0

Remarque :

Ce caractère est une application aux molaires supérieures de ce qui a été proposé pour les molaires inférieures. Voir caractère **13**.

Ce caractère est lié aux caractères **37**, **38** et **39**, les crêtes reliant les cuspides suivant leur déplacement, mais sans en être totalement dépendant.

Ce caractère est considéré comme autapomorphique dans les analyses cladistiques mais il présente de la polymorphie pour plusieurs taxons qui, si elle était traitée différemment, le rendrait informatif.

50. Molaires supérieures ; crête distale de la cuspide *II* ; orientation:

- (0) orientation distale
- (1) orientation disto-distolinguale
- (2) orientation disto-linguale
- (3) orientation linguo-distolinguale
- (4) orientation disto-distolabiale
- (5) orientation disto-labiale
- (6) orientation labio-distolabiale
- (7) orientation linguale
- (8) orientation mésiolabiale
- (9) orientation mésio-mésiolabiale

Matrice de coûts :

	(0)	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)
(0)	0	1	2	3	1	2	3	4	5	6
(1)	1	0	1	2	2	3	4	5	6	7
(2)	2	1	0	1	3	4	5	6	7	8
(3)	3	2	1	0	4	5	6	7	8	9
(4)	1	2	3	4	0	1	2	3	4	5
(5)	2	3	4	5	1	0	1	2	3	4
(6)	3	4	5	6	2	1	0	1	2	3
(7)	4	5	6	7	3	2	1	0	1	2
(8)	5	6	7	8	4	3	2	1	0	1
(9)	6	7	8	9	5	4	3	2	1	0

Remarque :

Voir caractère **49**.

51. Molaires supérieures ; crête distale de la cuspide *I* ; orientation:

- (0) orientation mésio-distale
- (1) orientation disto-distolinguale
- (2) orientation disto-linguale
- (3) orientation linguo-distolinguale
- (4) orientation disto-distolabiale
- (5) orientation disto-labiale

(6) orientation labio-distolabiale

(7) orientation labio-linguale

Matrice de coûts :

	(0)	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)
(0)	0	1	2	3	1	2	3
(1)	1	0	1	2	2	3	4
(2)	2	1	0	1	3	4	5
(3)	3	2	1	0	4	5	6
(4)	1	2	3	4	0	1	2
(5)	2	3	4	5	1	0	1
(6)	3	4	5	6	2	1	0

Remarque :

Ce caractère est une application aux crêtes reliant les cuspidés *I* et *III* de ce qui a été proposé pour les crêtes reliant les cuspidés *I* et *II*. Voir caractère **49** et **50**.

52. Molaires supérieures ; crête mésiale de la cuspide *III* ; orientation:

(0) orientation mésio-distale

(1) orientation mésio-mésiolinguale

(2) orientation mésio-linguale

(3) orientation linguo-mésiolinguale

(4) orientation mésio-mésiolabiale

(5) orientation mésio-labiale

(6) orientation labio-mésiolabiale

(7) orientation labio-linguale

Matrice de coûts :

	(0)	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)
(0)	0	1	2	3	1	2	3	4
(1)	1	0	1	2	2	3	4	3
(2)	2	1	0	1	3	4	5	2
(3)	3	2	1	0	4	5	6	1
(4)	1	2	3	4	0	1	2	5
(5)	2	3	4	5	1	0	1	6
(6)	3	4	5	6	2	1	0	7
(7)	4	3	2	1	5	6	7	0

Remarque :

Ce caractère est une application aux crêtes reliant les cuspidés *I* et *III* de ce qui a été proposé pour les crêtes reliant les cuspidés *I* et *II*. Voir caractère **49** et **50**.

53. Molaires supérieures ; cingulum lingual, présence :

- (0) absent
- (1) présent

54. Molaires supérieures ; cingulum lingual, continuité du cingulum :

- (0) cingulum lingual continu
- (1) cingulum lingual divisé, au niveau du plan médian de la dent, en parties mésiale et distale
- (2) cingulum lingual interrompu par la cuspide accessoire distale *III*
- (3) cingulum lingual restreint à la partie mésiale de la dent

55. Molaires supérieures ; cingulum lingual, parcours en vue latérale :

- (0) cingulum horizontal
- (1) cingulum horizontal distalement, descendant mésialement
- (2) cingulum descendant des extrémités vers le milieu de la dent
- (3) cingulum descendant mésialement

56. Molaires supérieures ; cingulum lingual mésial ; contour en vue occlusale :

- (0) droit
- (1) concave
- (2) convexe

Remarque :

Ce caractère présente un risque de doublon avec un caractère sur le développement et le positionnement de la cuspide *V* (exemple le caractère **60**).

57. Molaires supérieures ; cingulum labial, continuité du cingulum :

- (0) cingulum labial continu
- (1) cingulum labial divisé, au niveau du plan médian de la dent, en parties mésiale et distale
- (2) cingulum restreint à la partie distale de la dent

58. Molaires supérieures ; cingulum labial ; développement :

(0) absent

(1) peu développé

(2) développé

Voir caractère 76 dans Luo *et al.* (2002)

Remarque :

Le caractère proposé par Luo *et al.* (2002) fait référence à l'ectoflexus (supprimé par Luo *et al.* (2007), caractère 99) et à la présence de cuspides individualisées (« individualized cusps »). La référence aux cuspides a été supprimée car dans le reste de la liste, les caractères du cingulum sont distingués des caractères des cuspides cingulaires.

Cependant, ce caractère mélange toujours la question de la présence/absence avec la description de la forme. Cela s'explique simplement par le fait qu'il a échappé à ma vigilance et que je me suis rendu compte de ce problème trop tard pour pouvoir le modifier. Cette erreur devra être rectifiée ultérieurement.

59. Molaires supérieures ; cuspides cingulaires mésiolinguale *V* ; présence :

(0) absent

(1) présent

Voir caractère 83 dans Luo *et al.* (2002)

60. Molaires supérieures ; cuspide accessoire mésiale *II* et cuspide cingulaire mésiolinguale *V* ; position relative :

(0) *V* est linguale à *II* et alignée labiolingualemment avec *II*

(1) *V* est linguale à *II* mais *E* s'avance plus mésialement que *II*

(2) *V* est entièrement linguale et entièrement mésiale à *II*

(3) *V* est mésiale à *II*

Matrice de coûts :

	(0)	(1)	(2)	(3)
(0)	0	1	2	3
(1)	1	0	1	2
(2)	2	1	0	1
(3)	3	2	1	0

61. Molaires supérieures ; cuspide cingulaire mésiolabiale *IV* ; présence :

(0) absent

(1) présent

Remarque :

Ce caractère est une application aux molaires supérieures de ce qui a été proposé pour les molaires inférieures. Voir caractère **21**.

62. Molaires supérieures ; cingulum mésial transverse ; présence :

(0) absent

(1) présent

Remarque :

Ce caractère est une application aux molaires supérieures de ce qui a été proposé pour les molaires inférieures. Voir caractère **22**.

63. Molaires supérieures ; cingulum mésial transverse ; degré de développement :

(0) discontinu

(1) continu

(2) continu avec fonction occlusale

Remarque :

Ce caractère est une application aux molaires supérieures de ce qui a été proposé pour les molaires inférieures. Voir caractère **23**.

Ce caractère mélange la description de la forme et de la fonction du cingulum mésial transverse, alors que ces éléments sont séparés dans la plupart des autres caractères. Cela s'explique simplement par le fait qu'il a échappé à ma vigilance et que je me suis rendu compte de ce problème trop tard pour pouvoir le modifier. Cette erreur devra être rectifiée ultérieurement.

Ce caractère est considéré comme constant dans les analyses cladistiques mais il présente de la polymorphie pour plusieurs taxons qui, si elle était traitée différemment, le rendrait informatif.

64. Molaires supérieures ; cuspide cingulaire médio-linguale VI ; présence :

(0) absent

(1) présent

Voir caractère 77 dans Luo *et al.* (2002)

Remarque :

Le caractère 77 dans Luo *et al.* (2002) s'intéresse à la présence/absence de la cuspidé linguale fonctionnelle entrant en occlusion avec un bassin sur la molaire inférieure. Ce caractère est fortement hétérogène car il mélange la description de la forme et de la fonction d'une cuspidé et d'un bassin sur des dents opposées. Afin d'homogénéiser le caractère, la description de la présence/absence et séparée de la fonction par la création d'un nouveau caractère portant l'information de la fonction. Voir caractère **65**.

65. Molaires supérieures ; cuspidé cingulaire médio-linguale VI ; fonction :

- (0) n'intervient pas dans l'occlusion
- (1) entre en occlusion avec un bassin sur la molaire inférieure
- (2) intervient dans l'occlusion sans entrer dans un bassin

Voir caractère 77 dans Luo *et al.* (2002)

Remarque :

Ce caractère est issu du remaniement du caractère 77 de Luo *et al.* (2002). Voir caractère **64**.

La critique d'hétérogénéité appliquée au caractère original peut aussi s'appliquer ici car la mention au bassin de la molaire inférieure est toujours présente. Une reformulation du caractère devra être envisagée.

66. Molaires supérieures ; cingulum distal ; présence :

- (0) absent
- (1) présent

Remarque :

Ce caractère est une application aux molaires supérieures de ce qui a été proposé pour les molaires inférieures. Voir caractère **26**.

67. Molaires supérieures ; cingulum distal ; morphologie :

- (0) un cingulum ou une cuspule
- (1) une cuspidé cingulaire VII
- (2) une crête distale portant plusieurs cuspides et/ou cuspules

Remarque :

Ce caractère est une application sur les molaires supérieures d'un caractère qui avait été proposé pour les molaires inférieures dans une proposition pour traiter la forme du cingulum distal. Cependant, ce caractère possédait des états supplémentaires qui ont posé

problèmes durant le codage de la matrice, ce qui a mené à sa mise à l'écart. Le caractère pour les molaires supérieures est resté mais il devra très probablement être réévalué ultérieurement.

Molaires supérieures : agencement (2 caractères)

68. Molaires supérieures ; emboîtements de deux molaires adjacentes :

(0) absent

(1) présent

Voir caractère 86 dans Zheng *et al.* (2013)

Remarque :

Ce caractère est une application aux molaires supérieures de ce qui a été proposé pour les molaires inférieures. Voir caractère **30**.

Dans les listes compilées (voir Chapitre 9), des caractères étaient utilisés pour décrire l'emboîtement des molaires supérieures (voir caractère 84 dans Luo *et al.* (2002) et 137 à 139 dans Zheng *et al.* (2013)). Cependant, le manque de clarté de certains états a empêché leur emploi et il a donc été décidé d'utiliser les états définis pour les molaires inférieures.

69. Molaires supérieures ; emboîtement de deux molaires adjacentes ; mode d'emboîtement :

(0) la cuspide cingulaire distale (*VII*) s'emboîte entre les cuspides cingulaires mésiales (*V* et *IV*)

(1) la cuspide cingulaire distale (*VII*) s'emboîte entre la cuspide cingulaire mésio-linguale (*V*) et la cuspide accessoire mésiale (*II*)

(2) la cuspide cingulaire distale (*VII*) s'emboîte dans la face mésiale de la cuspide accessoire mésiale (*II*)

(3) l'extrémité mésiale de la molaire postérieure recouvre l'extrémité distale de la molaire antérieure

Voir caractère 87 dans Zheng *et al.* (2013)

Remarque :

Ce caractère est une application aux molaires supérieures de ce qui a été proposé pour les molaires inférieures. Voir caractère **31**.

Voir aussi caractère **68**.

Molaires supérieures allothères : forme (2 caractères)

70. Molaires supérieures à plusieurs rangées ; mur mésial ; présence :

(0) absent

(1) présent

Voir caractère 71 dans Bi *et al.* (2014)

Remarque :

Le caractère 71 dans Bi *et al.* (2014) compte les états présence/absence et un cas particulier de présence. L'un des états étant compris dans un autre, il a été supprimé. Cependant, il pourrait être intéressant de réévaluer ces états par comparaison avec ce qui a été proposé sur les molaires inférieures (voir caractère **28**).

71. Molaires supérieures à plusieurs rangées ; bassin central ; cuspules et/ou 'petites crêtes' transverses :

(0) absent

(1) présent

Voir caractère 72 dans Bi *et al.* (2014)

Première molaire supérieure : forme (2 caractères)

72. Première molaire supérieure ; cuspide centrale *I* et cuspide accessoire postérieure *III* ; hauteur relative :

(0) *III* est plus petite que *I*

(1) *III* est (sub-)égale à *I*

Voir caractère 44 dans Luo *et al.* (2002)

Remarque :

Les états proposés par Luo *et al.* (2002) comprenait des valeurs chiffrées avec un seuil à 40% pour l'état (0) et un intervalle entre 50 et 100% pour l'état (1). Mise à part une question de formalisation de l'état qui déclare subégale une cuspide faisant la moitié de l'autre, les seuils ont été retirés dans un premier temps afin de tester le caractère sur la seule notion d'égalité.

Le caractère proposé par Luo *et al.* (2002) s'applique aux molaires inférieures, le caractère a été appliqué aux molaires inférieures avec la modification décrite ci-dessus mais il s'est avéré constant dans la matrice, sans polymorphie, et n'a donc pas été retenu dans cette liste.

73. Première molaire supérieure ; cuspide accessoire mésiale *II* et cuspide accessoire distale *III* ; hauteur relative :

(0) *II* plus petit que *III*

(1) *II* (sub-)égal à *III*

(2) *II* plus grand que *III*

Remarque :

Ce caractère est une application aux molaires supérieures de ce qui a été proposé pour les molaires inférieures. Voir caractère **33**.

Dernières molaires supérieures : agencement (1 caractère)

74. Trois dernières molaires supérieures ; taille ; taille relative :

(0) tailles égales

(1) l'antépénultième molaire est la plus grande

(2) la pénultième molaire est la plus grande

(3) la dernière molaire est la plus grande

Remarque :

Ce caractère est une application aux molaires supérieures de ce qui a été proposé pour les molaires inférieures. Voir caractère **34**.

10.2.2.2. Caractères crâniens et postcrâniens

Les caractères et le codage des taxons utilisés pour représenter le matériel crânien et postcrânien ont été repris de la matrice de Yuan *et al.* (2013). Cette matrice a été choisie car elle est récente mais n'est pas impliquée dans le débat sur la monophylie d'Allotheria relancé par Zheng *et al.* (2013) et Zhou *et al.* (2013).

Les caractères de la matrice de Yuan *et al.* (2013) ont été sélectionnés en trois étapes :

1) les caractères relatifs aux molaires (essentiellement compris entre les numéros 58 et 144 dans la liste de Yuan *et al.* (2013)) ont été retirés de la matrice.

2) Les codages ont été récupérés pour les taxons sélectionnés dans la matrice dentaire qui sont *Adelobasileus*, *Ambondro*, *Amphilestes*, *Asfaltomylos*, *Castorocauda*, *Dryolestes*, *Hadrocodium*, *Haldanodon*, *Haramiyavia*, *Megazostrodon*, *Morganucodon*, *Priacodon*, *Probainognathus*, *Rugosodon*, *Shuotherium*, *Sinobaatar*, *Sinoconodon* et *Zhangheotherium*.

10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques

Remarque : Le codage pour *Dinnetherium* et *Kuehneotherium* a été récupéré de la matrice de Ji *et al.* (2006), pour *Arboroharamiya* de Zheng *et al.* (2013) et pour *Brasilodon* et *Brasilitherium* de la matrice de Bonaparte *et al.* (2005) uniquement pour les caractères en commun avec la matrice de Yuan *et al.* (2013). Ces ajouts ont été faits sans modification du codage des taxons, excepté pour *Brasilitherium* codé 2 pour le caractère 51 de Bonaparte *et al.* (2005), état équivalent à l'état 1 du caractère 345 de Yuan *et al.* (2013). En conséquence, *Brasilitherium* a été codé 1 pour ce caractère numéroté 137 dans la liste ci-dessous.

3) Les caractères ont été triés en fonction de l'information phylogénétique qu'ils apportent (voir commentaire plus haut). Les caractères constants ont été supprimés.

Tableau 10. 3. Caractères phylogénétiques crâniens et postcrâniens avec leur numéro dans la liste jointe dans ce manuscrit (colonnes N), leur numéro initial dans la liste de Yuan *et al.* (2013) (colonnes NY) et l'information phylogénétique qu'ils apportent (colonnes Inf.) selon qu'ils soient informatif (I) ou autapomorphique (A). Une étoile « * » signale les caractères où de l'information est contenue dans du polymorphisme.

N	NY	Inf.	N	NY	Inf	N	NY	Inf
1	1	I	2	2	I	3	3	I
4	4	I	5	5	I	6	6	I
7	7	I	8	8	I	9	9	A
10	10	A	11	11	I	12	12	I
13	13	I	14	15	I	15	16	I
16	17	I	17	18	A	18	19	I
19	20	I	20	21	I	21	22	I
22	23	I	23	25	I	24	26	I
25	27	I	26	28	I	27	29	I
28	30	I	29	32	I	30	33	I
31	34	A	32	36	I	33	37	I
34	38	A	35	39	A	36	41	A
37	42	A	38	45	A	39	46	I
40	47	I	41	48	I	42	49	I
43	50	I	44	51	I	45	52	I
46	53	I	47	54	A	48	55	I
49	56	I	50	58	I	51	144	I
52	145	A	53	146	I	54	151	I
55	152	A	56	153	A	57	154	I
58	155	I	59	156	I	60	157	I
61	158	I	62	159	I	63	160	I

10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques

64	161	I	65	163	A	66	164	I
67	166	I	68	168	I	69	169	I
70	170	I	71	171	I	72	179	I
73	181	A	74	182	I	75	183	I
76	184	I	77	185	I	78	188	A
79	189	I	80	190	I	81	191	I
82	194	A	83	195	A	84	196	A
85	197	I	86	198	A	87	200	I
88	201	I	89	202	A	90	203	I
91	204	A	92	205	A	93	206	I
94	207	I	95	208	I	96	209	I
97	212	I	98	213	I	99	214	A
100	216	I	101	217	A	102	218	A
103	219	A	104	220	I	105	221	I
106	222	A	107	223	A	108	224	I
109	226	I	110	227	I	111	231	A
112	232	I	113	233	I	114	234	A
115	235	A*	116	236	I	117	237	I
118	245	I	119	246	I	120	247	I
121	248	A	122	249	I	123	252	I
124	253	A	125	254	I	126	255	I
127	256	A	128	262	I	129	263	I
130	264	A	131	267	I	132	171	I
133	272	A	134	274	A	135	275	I
136	276	I	137	279	I	138	283	I
139	284	I	140	288	I	141	289	I
142	290	I	143	291	I	144	295	I
145	296	I	146	297	I	147	301	I
148	302	A	149	304	I	150	305	A
151	309	I	152	311	I	153	313	I
154	314	I	155	315	I	156	319	A
157	320	A	158	321	I	159	322	I
160	323	A	161	324	I	162	325	I
163	326	I	164	328	I	165	331	A
166	332	A	167	334	A	168	337	A
169	339	A	170	340	A	171	341	A
172	342	A	173	343	A	174	345	I

10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques

175	346	A	176	348	A	177	349	I
178	350	I	179	351	I	180	352	I
181	353	I	182	355	I	183	356	I
184	357	I	185	358	I	186	360	I
187	370	A	188	371	A	189	374	I
190	375	A	191	376	I	192	377	A
193	378	A	194	380	A	195	381	A
196	384	A	197	385	A	198	386	A
199	389	A	200	390	A	201	392	A
202	394	A	203	400	I	204	402	I
205	403	A	206	405	A	207	407	A
208	409	I	209	411	A	210	413	I
211	415	A	212	416	I	213	421	A
214	422	A	215	424	I	216	426	A
217	427	A	218	428	A	219	429	A
220	431	I	221	432	A	222	433	A
223	434	I	224	435	I	225	436	I
226	438	I	227	439	A	228	448	I
229	449	A	230	452	A	231	453	I
232	454	I	233	455	A			

10.2.2.2.1. La liste des caractères

Les caractères n'ont pas été traduits car le temps nécessaire pour proposer une traduction fiable et précise de chacun d'entre eux n'était pas disponible. Ils n'ont subi aucune modification dans leur rédaction par rapport à la liste de Yuan *et al.* (2013).

Mandibule (35 caractères)

1. Post-dentary trough (behind the tooth row):

(0) Present

(1) Absent

2. Separate scars for the surangular/prearticular in the mandible:

(0) Present

(1) Absent

3. Overhanging medial ridge above the post-dentary trough (behind the tooth row):

(0) Present

10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques

(1) Absent

4. Degree of development of Meckel's sulcus:

(0) Well developed

(1) Weakly developed

(2) Vestigial or absent

5. Curvature of Meckel's sulcus (under the tooth row):

(0) Parallel to the ventral border of the mandible

(1) Convergent on the ventral border of the mandible

6. Groove for the replacement dental lamina (-Crompton's groove):

(0) Present

(1) Absent

7. Angular process of the dentary:

(0) Weakly developed to absent

(1) Present, distinctive but not inflected

(2) Present and transversely flaring (This is different from character state {4} in having a lateral expansion of the angle and in lacking the anterior shelf)

(3) Present and slightly inflected

(4) Present, strongly inflected, and continuing anteriorly as the mandibular shelf

8. Position of the angular process of the dentary relative to the dentary condyle:

(0) Anterior position (the angular process is below the main body of the coronoid process, separated widely from the dentary condyle)

(1) Posterior position (the angular process is positioned at the level of the posterior end of the coronoid process, either close to, or directly under the dentary condyle)

9. Vertical elevation of the angular process of the dentary relative to the molar alveoli:

(0) Angular process low, at or near the level of the ventral border of the mandibular horizontal ramus

(1) Angular process high, at or near the level of the molar alveolar line (and far above the ventral border of the mandibular horizontal ramus)

10. Flat ventral surface of the mandibular angle:

(0) Absent

(1) Present

11. Exoflection of the angular process of mandible:

(0) Absent

(1) Present

12. Coronoid bone (or its attachment scar):

(0) Present

(1) Absent

13. Location of the mandibular foramen (posterior opening of the mandibular canal):

(0) Within the postdentary trough or in the posterior part of Meckel's sulcus

(1) In the pterygoid fossa and offset from Meckel's sulcus (the intersection of Meckel's sulcus at the pterygoid margin is ventral and posterior to the foramen)

(2) In the pterygoid fossa and in alignment with the posterior end of Meckel's sulcus;

(3) In the pterygoid fossa but not associated with Meckel's sulcus

(4) Not associated with any of the above structures

14. Concavity (fossa) for the reflected lamina of the angular bone on the dentary:

(0) Present the medial side

(1) Present on the posterior aspect

(2) Absent

15. Splenial bone as a separate element (as indicated by its scar on the dentary):

(0) Present

(1) Absent

16. Relationship of the "postdentary" complex (surangular-articular-prearticular) to the craniomandibular joint (CMJ) [CMJ is made of several bones in the stem groups of mammals or mammaliaforms, whereas the temporomandibular joint (TMJ) is the medical and veterinary anatomical term applicable to living mammals in which the jaw hinge is made only of the temporal (squamosal) bone and the dentary. CMJ and TMJ are used interchangeably here as appropriate to the circumstances]:

(0) Participating in CMJ

(1) Excluded from CMJ

17. Contact of the surangular bone (or associated postdentary element) with the squamosal:

(0) Absent

(1) Present

18. Pterygoid muscle fossa on the medial side of the ramus of the mandible:

(0) Absent

(1) Present

19. Medial pterygoid ridge (shelf) along the ventral border of the ramus of the mandible:

(0) Absent

(1) Present

(2) Pterygoid shelf present and reaching the dentary condyle via a low crest

20. Ventral border of the masseteric fossa:

(0) Absent

(1) Present as a low and broad crest

(2) Present as a well-defined and thin crest

21. Crest of the masseteric fossa along the anterior border of the coronoid process:

(0) Absent or weakly developed

(1) Present and distinctive

(2) Hypertrophied and laterally flaring

22. Anteroventral extension of the masseteric fossa:

(0) Absent

(1) Extending anteriorly onto the body of the mandible

(2) Further anterior extension below the ultimate premolar/first molar

23. Posterior vertical shelf of the masseteric fossa connected to the dentary condyle:

(0) Absent

(1) Present as a thin crest along the angular margin of mandible

(2) Present as a thick, vertical crest

24. Posterior-most mental foramen:

(0) In the canine and anterior premolar (premolariiform) region (in the saddle behind the canine eminence of the mandible or behind incisor if canine is absent)

(1) Below the penultimate premolar (under the anterior end of the functional postcanine row);

(2) Below the ultimate premolar

(3) At the ultimate premolar and the first molar junction

(4) Under the first molar

25. Articulation of the dentary and the squamosal:

(0) Absent

(1) Present, but without condyle/glenoid

(2) Present, with condyle/glenoid

26. Shape and relative size of the dentary articulation:

(0) Condyle small or absent

(1) Condyle massive, bulbous, and transversely broad in its dorsal aspect

(2) Condyle mediolaterally narrow and vertically deep, forming a broad arc in lateral outline, either ovoid or triangular in posterior view

27. Orientation of the dentary peduncle (condylar process) and condyle (n°21):

(0) Dentary peduncle more posteriorly directed

(1) Dentary condyle continuous with the semicircular posterior margin of the dentary; the condyle is facing up due to the up-turning of the posterior-most part of the dentary

(2) Dentary articulation extending vertically for the entire depth of the posterior mandibular ramus; it is confluent with the ramus and without a peduncle; the dentary articulation is posteriorly directed

(3) More vertically directed dentary peduncle

28. Ventral (inferior) border of the dentary peduncle:

(0) Posteriorly tapering

(1) Columnar and with a lateral ridge

(2) Ventrally flaring

(3) Robust and short

(4) Ventral part of the peduncle and condyle continuous with the ventral border of the mandible

29. Position of the dentary condyle relative to the level of the postcanine alveoli:

(0) Below or about the same level

(1) Above

30. Tilting of the coronoid process of the dentary (measured as the angle between the anterior border of the coronoid process and the horizontal alveolar line of all molars):

(0) Coronoid process strongly reclined and the coronoid angle obtuse ($\geq 150^\circ$)

(1) Coronoid process less reclined (135° - 145°)

(2) Coronoid process less than vertical (110° - 125°)

(3) Coronoid process near vertical (95° to 105°)

31. Gracile base of the coronoid process:

(0) Absent

(1) Present

32. Alignment of the ultimate molar (or posteriormost postcanine) to the anterior margin of the dentary coronoid process (and near the coronoid scar if present):

(0) Ultimate molar medial to the coronoid process

(1) Ultimate molar aligned with the coronoid process

33. Direction of lower jaw movement during occlusion (as inferred from teeth):

(0) Dorsal movement

(1) Dorsomedial movement with a significant medial component

(2) Dorsoposterior movement

34. Dentary symphysis:

- (0) Fused
- (1) Unfused

35. Rostral mandibular spout:

- (0) Absent
- (1) Present

Prémolaires (15 caractères)

36. Ultimate upper premolar - metastylar lobe:

- (0) Reduced or absent
- (1) Enlarged and wing-like

37. Ultimate upper premolar - metacone or metaconal swelling:

- (0) Absent
- (1) Present

38. Position of the tallest posterior upper premolar within the premolar series:

- (0) No premolar standing out
- (1) In ultimate premolar position
- (2) In penultimate premolar position

39. Diastema posterior to the first upper premolar (applicable to taxa with premolar-molar differentiation):

- (0) Absent
- (1) Present

40. Ultimate lower premolar - symmetry of the main cusp a (= protoconid):

- (0) Asymmetrical (anterior edge of cusp a is more convex in outline than the posterior edge)
- (1) Symmetrical (anterior and posterior cutting edges are equal or subequal in length; neither edge is more convex or concave than the other in lateral profile)

41. Ultimate lower premolar - anterior cusp b (= paraconid):

- (0) Absent or indistinctive
- (1) Present and distinctive
- (2) Enlarged

42. Ultimate lower premolar - arrangement of principal cusp a, cusp b (if present), and cusp c (assuming the cusp to be c if there is only one cusp behind the main cusp a):

- (0) Aligned in a single straight line or at a slight angle

(1) Distinctive triangulation

(2) Premolar multicusps in longitudinal row(s)

43. Ultimate lower premolar - posterior (distal) cingulid or cingular cuspule (in addition to cusp c or the metaconid if the latter cusp is present on a triangulated trigonid):

(0) Absent or indistinctive

(1) Present

(2) Present, in addition to cusp c or the c swelling

(3) Presence of the continuous posterior (distal) cingulid at the base of the crown

44. Ultimate lower premolar – outline:

(0) Laterally compressed (or slightly angled)

(1) Transversely wide (by trigonid)

(2) Transversely wide (by talonid)

45. Ultimate lower premolar - labial cingulid:

(0) Absent or vestigial

(1) Present (at least along the length of more than half of the crown)

(2) cusps distal cingulid

46. Ultimate lower premolar - lingual cingulid:

(0) Absent or vestigial

(1) Present

47. Ultimate lower premolar - relative height of primary cusp a to cusp c (measured as the height ratio of a and c from the bottom of the valley between the two adjacent cusps):

(0) Indistinctive

(1) Posterior cusp c distinctive but less than 30% of the primary cusp a

(2) Posterior cusp c and primary cusp a equal or subequal in height (c is 40%-100% of a)

48. Penultimate lower premolar - paraconid (=cusp b):

(0) Absent

(1) Present but not distinctive

(2) Distinctive and slightly enlarged

49. Penultimate lower premolar - arrangement of principal cusp a, cusp b (if present), and cusp c (we assume the cusp to be c if there is only one cusp behind the main cusp a):

(0) Cusps in straight alignment (for a tooth with a single cusp, the anterior and posterior crests from the main cusp are in alignment)

(1) Cusps in reversed triangulation

(2) With multicusps in longitudinal row(s)

50. Elongation of posterior premolars:

- (0) Absent
- (1) Present

Autres caractères dentaires (22 caractères)

51. Number of upper incisors:

- (0) Five
- (1) Four
- (2) Three
- (3) Two or one
- (4) No incisors

52. Number of cusps on posterior upper incisors:

- (0) One
- (1) two or more

53. Number of lower incisors:

- (0) Five or more
- (1) Four
- (2) Three
- (3) Two
- (4) One
- (5) No incisors

54. Upper canine - presence vs. absence, and size:

- (0) Present and enlarged
- (1) Present and small
- (2) Absent

55. Upper canine – number of cusps:

- (0) Peg-like with single cusp
- (1) two or more cusps

56. Number of upper canine roots:

- (0) One
- (1) Two

57. Lower canine - presence vs. absence and size:

- (0) Present and enlarged

10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques

(1) Present and small

(2) Absent

58. Number of lower canine roots:

(0) One

(1) Two

59. Number of upper premolars (only applicable to taxa with premolar vs. molar differentiation):

(0) Five or more

(1) Four

(2) Three

(3) Two or less

60. Number of lower premolars:

(0) Five or more

(1) Four

(2) Three

(3) Two or less

61. Number of lower molars or molariform postcanines:

(0) Six or more

(1) Five

(2) Four

(3) Three

(4) Two or less

62. Number of upper molars or molariform postcanines (applicable only to those taxa that do not have multiple dental replacements):

(0) Six or more

(1) Five

(2) Four

(3) Three

(4) Two or less

63. Total number of upper postcanine loci:

(0) More than 8 (including the loci plus the alveoli of shed anterior postcanines)

(1) Eight

(2) Seven

(3) Six

(4) Five or less

64. Number of lower postcanine loci:

(0) Eight or more

(1) Seven

(2) Six

(3) Five or less

65. Diastema separating the lower first and second premolars (defined as the first and second functioning premolar or premolariform postcanine):

(0) Absent (gap less than one tooth root for whichever is smaller of the adjacent teeth)

(1) Present, subequal to one tooth-root diameter or more

(2) Present, equal to or more than one-tooth length

66. Ultimate lower premolar bladed or crenulated:

(0) Absent

(1) Present

67. Ultimate and penultimate upper incisors – morphology:

(0) Absent (peg-like)

(1) Present, and spoon-shaped to rhomboid-shaped in lateral view

(2) Present, and spatulate in lateral view

(3) Ultimate and/or penultimate upper incisors bicusperate or tricusperate

68. Replacement pattern of incisors and canines:

(0) More than one replacement

(1) One replacement

(2) No replacement

69. Replacement of at least some posterior functional molariform postcanines:

(0) Present

(1) Absent

70. Procumbency and enlargement of the lower anterior-most incisor:

(0) Absent

(1) Present (at least 50% longer than the adjacent incisor)

71. Enlarged diastema in the lower incisor-canine region (better developed in older individuals):

(0) Absent

(1) Present and behind the canine

(2) Present and behind the posterior incisor

72. Enamel microstructure (character state definition following Wood et al. 1999; distribution following Clemens 1997; Sander 1997; Wood and Stern 1997):

(0) Synapsida columnar enamel (prismless)

(1) ‘Transitional’ (sheath indistinct, ‘prismatic’ crystallites inclined at less than 45° to the ‘interprismatic’ matrix)

(2) Full prismatic enamel

(3) Enamel absent

Vertébres et côtes (9 caractères)

73. Fusion of the atlas neural arch and intercentrum:

(0) Absent

(1) Present

74. Atlas rib:

(0) Present

(1) Absent

75. Fusion of dens to the axis:

(0) Absent

(1) Present

76. Axis rib:

(0) Present

(1) Absent (rib fused to form the transverse process)

77. Postaxial cervical ribs:

(0) Unfused

(1) Fused

78. Overlapping lumbar or posterior thoracic ribs:

(0) Present

(1) Absent

79. Anticlinal vertebra:

(0) Absent

(1) Present

80. Mobile lumbar ribs:

(0) Present

(1) Absent

81. Orientation of lumbar ribs or transverse processes:

- (0) Posterolaterally directed
- (1) Laterally or anterolaterally directed

Ceinture scapulaire (18 caractères)

82. Contact relationships between the interclavicle (embryonic membranous element) and the sternal manubrium (embryonic endochondral element)

- (0) Two elements distinct from each other, posterior end of the interclavicle abuts with the anterior border of manubrium
- (1) Two elements distinct from each other, the interclavicle broadly overlaps the ventral side of the manubrium
- (2) Complete fusion of the embryonic membranous and endochondral elements resulting in a single and enlarged manubrium

83. Inverclavicle distal expansion:

- (0) Absent
- (1) Present

84. Cranial margin of the interclavicle/manubrium (assuming the interclavicle is fused to the sternal manubrium in living therians, Klima 1987):

- (0) Emarginated or flat
- (1) With a median process

85. Interclavicle to sternal manubrium length ratio:

- (0) Interclavicle twice the length of manubrium
- (1) Interclavicle nearly equal to manubrium in length

86. Sternoclavicular joint (assuming that homologous elements of the interclavicle and the manubrium are fused to each other in therians, Klima 1973, 1987):

- (0) Immobile
- (1) Mobile

87. Acromioclavicular joint:

- (0) Extensive articulation
- (1) Limited articulation (either pointed acromion, pointed distal end of clavicle, or both)

88. Curvature of the clavicle:

- (0) Boomerang-shaped
- (1) Slightly curved

89. Scapula - supraspinous fossa: degree of development along the length:

- (0) Present only in the “acromial region” of the scapula, and on the cranial (dorsal) border of the scapula and positioned anterior to the glenoid)
- (1) Weakly developed (present only along a part of the scapula and positioned lateral to the glenoid)
- (2) Fully developed (present along the entire dorsal border of the scapula)

90. Proportion of supraspinous vs. infraspinous fossae (width measured across the "saddle region" of the spine, or near the mid-length of the scapula):

- (0) Supraspinous “fossa” on the cranial aspect of the scapula and much narrower than infraspinous fossa
- (1) Supraspinous width is 50% to 80% that of infraspinous fossa;
- (2) Fossae subequal
- (3) Supraspinous over 150% that of infraspinous fossa

91. Scapula - acromion process:

- (0) Short stump, level with or behind the glenoid
- (1) Hook-like and extending below the glenoid

92. Scapula - a distinctive fossa for the teres major muscle on the lateral aspect of the scapular plate:

- (0) Absent
- (1) Present

93. Procoracoid:

- (0) Present
- (1) Fused to the sternal apparatus (Klima 1973)

94. Procoracoid foramen:

- (0) Present
- (1) Absent (assuming the procoracoid is fused to the sternal apparatus in living therians, Klima 1973)

95. Coracoid:

- (0) Large, with posterior process
- (1) Small, without posterior process

96. Anterior process of the coracoid:

- (0) Indistinctive
- (1) Distinctive
- (2) Distinctive and forming a broad plate

97. Orientation ('facing' of the articular surface) of the glenoid (relative to the plane or the long axis of the scapula):

(0) Nearly parallel and facing posterolaterally

(1) Oblique and facing more posteriorly

(2) Perpendicular

98. Shape and curvature of the glenoid:

(0) Saddle-shaped, oval and elongate

(1) Uniformly concave and more rounded in outline

99. Medial surface of the scapula:

(0) Convex

(1) Flat

Membres antérieurs (12 caractères)

100. Humeral head:

(0) Subspherical, weakly inflected

(1) Spherical, strongly inflected

101. Intertubercular groove of the humerus:

(0) Shallow and broad

(1) Narrow and deep

102. Size of the lesser tubercle of the humerus relative to the greater tubercle:

(0) Wider

(1) Narrower

103. Torsion between the proximal and distal ends of the humerus:

(0) Strong ($\geq 30^\circ$)

(1) Moderate ($30^\circ - 15^\circ$)

(2) Weak

104. Ventral extension of the deltopectoral crest or the position of the deltoid tuberosity:

(0) Short and limited to the proximal part of the humeral shaft

(1) Extending ventrally (distally) at least 1/3 the length of the shaft

105. Teres tuberosity on medial side of humerus:

(0) Absent

(1) Present

(2) Hypertrophied

106. Ulnar articulation on the distal humerus:

- (0) Bulbous ulnar condyle
- (1) Cylindrical trochlea in posterior view with a vestigial ulnar condyle in anterior view
- (2) Cylindrical trochlea without an ulnar condyle (cylindrical trochlea extending to the anterior/ventral side)

107. Radial articulation on the distal humerus:

- (0) Distinct and rounded radial condyle in both anterior (ventral) and posterior (dorsal) aspects (that does not form a continuous synovial surface with the ulnar articulation in the ventral/anterior view of the humerus)
- (1) Rounded radial condyle anteriorly but cylindrical posteriorly
- (2) Capitulum (forming a continuous synovial surface with the ulnar trochlea; cylindrical in both anterior and posterior aspects)

108. Entepicondyle and ectepicondyle of the humerus:

- (0) Robust
- (1) Weak

109. Coronoid process of semilunar notch of ulna:

- (0) Absent
- (1) Present and level to olecranon process
- (2) Present and higher than olecranon process

110. Styloid process of the radius:

- (0) Weak
- (1) Strong

111. Triquetrum-lunate proportion:

- (0) Triquetrum nearly twice the size of the lunate
- (1) Triquetrum subequal to the lunate

Ceinture pelvienne (6 caractères)

112. Anterior process of the ilium:

- (0) Short (less than the diameter of the acetabulum)
- (1) Long, 1-1.5 times the diameter of the acetabulum (following Hopson and Kitching 2001)
- (2) Elongate, more than 1.5 times the diameter of the acetabulum

113. Posterior process of the ilium:

- (0) Present

(1) Reduced or absent

114. Acetabular dorsal emargination:

(0) Open (emarginated)

(1) Closed (with a complete rim)

115. Sutures of the ilium, ischium, and pubis within the acetabulum:

(0) Present

(1) Fused

116. Ischiatic dorsal margin and tuberosity:

(0) Dorsal margin concave (emarginated) and ischiatic tuberosity present

(1) Dorsal margin concave and ischiatic tuberosity hypertrophied

(2) Dorsal margin straight and ischiatic tuberosity small

117. Posterior spine of the ischium:

(0) Short and pointed

(1) expanded with oblique posterior spine

(2) expanded and truncated

Membres postérieurs (29 caractères)

118. Inflected head of the femur set off from the shaft by a neck:

(0) Neck absent and head oriented dorsally

(1) Neck present, head spherical and inflected medially

119. Fovea for the acetabular ligament on the femoral head:

(0) Absent

(1) Present

120. Orientation of the greater trochanter:

(0) Directed dorsolaterally

(1) Directed dorsally

121. Level of greater trochanter relative to femoral head:

(0) Mid-level of femoral head

(1) Top level of femoral head

122. Position of the lesser trochanter:

(0) On medial side of the shaft

(1) On the ventromedial or ventral side of the shaft

123. Patellar facet ('groove') of the femur:

(0) Absent

(1) Shallow and weakly developed

(2) Well-developed

124. Proximo-lateral tubercle or tuberosity of the tibia:

(0) Large and hook-like

(1) Indistinct

125. Distal tibial malleolus:

(0) Weak

(1) Distinctive

126. Differentiation of lateral tibio-astragalar condyle from the medial tibio-astragalar condyle:

(0) Absent

(1) Present

127. Fibula contacting the distal end of the femur:

(0) Present

(1) Absent

(2) Fibula fused with the tibia

128. Superposition (overlap) of the astragalus over the calcaneus (lower ankle joint):

(0) Little or absent

(1) Weakly developed

(2) Present

129. Astragalo-navicular articulation – symmetry to the neck:

(0) Articulating facet indistinctive

(1) Asymmetrical: present only on the lateral side of the “neck region”, or Szalay’s [1994] comment on “necklessness”)

(2) Symmetrical with regard to the astragalar neck

130. 264. Astragalar neck basal width (justification for separating this character from the navicular facet expansion is that the latter concerns symmetry, whereas this character deals with proportion; the distributions of these two character are different in some stem eutherians and crown marsupials):

(0) Neck narrower than the head (constriction posterior to navicular facet)

(1) Neck about same width as the head (with parallel sides posterior to navicular facet)

(2) Widest point of neck at mid-length (widening is not developed near the base of the neck)

(3) Astragalar neck widest at the base

131. Astragalo-navicular contact shape:

- (0) Flat to convex
- (1) Crest-in-groove: Transverse groove on astragalar head to receive crest from navicular

132. Distal end of the calcaneal tubercle:

- (0) Short, dorso-ventrally compressed, without a terminal swelling
- (1) dorso-ventrally compressed, with a terminal swelling
- (2) Elongate, vertically deep, and mediolaterally compressed, with terminal swelling

133. Morphology of the peroneal process of the calcaneus:

- (0) Laterally expanded shelf, larger than the combined length of the sustentacular and astragalar facets, lateral to the astragalar facet
- (1) With a distinct and long peroneal process, laterally projecting
- (2) With a distinct peroneal process, demarcated by a deep peroneal groove at the base
- (3) Laterally directed, small peroneal shelf demarcated from the anterior (cuboidal) edge of the calcaneus
- (4) Anterolaterally directed, hypertrophied peroneal process/shelf
- (5) Peroneal structure laterally reduced (lateral surface is straight from the calcaneal tubercle)

134. Peroneal groove of the calcaneus:

- (0) Indistinct, on the anterolateral aspect of the lateral shelf
- (1) Distinct, deep separation of the peroneal process
- (2) Weakly developed, with shallow groove on the lateral side of the process
- (3) Distinct, on the anterolateral corner of the peroneal process

135. Alignment of the cuboid to the main axis of the calcaneus (horizontal plane):

- (0) On the anterior (distal) end of the calcaneus (the cuboid is aligned with the long axis of the calcaneus)
- (1) On the anteromedial aspect of the calcaneus (the cuboid is skewed to the medial side of the long axis of the calcaneus)

136. Orientation of the calcaneocuboid joint in dorso-ventral plane:

- (0) Calcaneocuboid facet on the calcaneus oriented ventrally (more visible in the plantar view than in dorsal view)
- (1) Calcaneocuboid facet oriented anteriorly (distally)
- (2) Calcaneocuboid facet oriented ventromedially or medio-obliquely

137. Antero-posterior placement of the sustentacular facet relative to the astragalar facet on the calcaneus:

(0) Directly anterior to the astragalar facet and vertically oriented on the medial edge of the calcaneus

(1) On the dorsal aspect and positioned anteromedial to the astragalar facet on the calcaneus

(2) On the dorsal aspect, medial to the astragalar facet

(3) On the dorsal aspect, anterior to the astragalar facet

138. Shape of posterior calcaneo-astragalar process/protuberance and its contiguous fibular contact (if the fibula contact is present in medial view) on the calcaneus:

(0) Indistinctive (boundary not defined and confluent with fibular contact)

(1) Well defined, and oblong to ellipsoidal

(2) Nearly spherical and bulbous, more transversely developed than character state 1

(3) Transversely confluent with the sustentacular facet

139. Placement of the CAF structure (structure of the calcaneoastragalar contact):

(0) On the medial side of the body of the calcaneus

(1) On the dorsal side of the body of the calcaneus, but bordering on the body's medial margin (without a protruding outline)

(2) On the dorsal side of the body of the calcaneus and protruding beyond the body's medial margin

(3) Withdrawn and separated from the medial margin and placed along the lateral margin of the body of the calcaneus

140. Ventral curvature of the calcaneal tubercle:

(0) Present

(1) Absent

141. Proportion of the navicular and cuboid (transverse width measured in dorsal view):

(0) Navicular narrower than or subequal to cuboid

(1) Navicular wider than cuboid

142. Proportion of the entocuneiform, mesocuneiform, and ectocuneiform (in ventral view):

(0) Mesocuneiform and ectocuneiform small, their combined width smaller than the width of the entocuneiform

(1) Mesocuneiform and ectocuneiform large, their combined width (in dorsal view) exceeding the width of the entocuneiform

143. Saddle-shaped contact between entocuneiform and proximal end of metatarsal 1:

(0) Absent

(1) Present

144. Relationships of the proximal end of metatarsal V to the cuboid:

10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques

- (0) Metatarsal V is off-set from the lateral side of the cuboid
- (1) Metatarsal V is so far off-set to the side of the cuboid that it contacts the calcaneus
- (2) Metatarsal V is level with (not offset from) the anterior end of the cuboid

145. Ventrolateral tubercle at the proximal end of metatarsal V:

- (0) Absent or indistinctive
- (1) Present, at or anterior to the anterior edge of the calcaneus
- (2) Present, off-set posteriorly from the anterior edge of the calcaneus

146. Angle of metatarsal III to the calcaneus (which indicates how much the sole of the foot is 'bent' from the long axis of the ankle):

- (0) Metatarsal III aligned with (or parallel to) the long axis of the calcaneus
- (1) Metatarsal III arranged obliquely from the long axis of the calcaneus

Autres caractères postcrâniens (3 caractères)

147. Sesamoid bones in the digital flexor tendons:

- (0) Absent
- (1) Present, unpaired
- (2) Present, paired

148. External pedal (tarsal) spur:

- (0) Absent
- (1) Present

149. Epiphyses in long bones:

- (0) Absent
- (1) Present

Basicrâne (43 caractères)

150. External size of the cranial moiety of the squamosal:

- (0) Narrow
- (1) Broad
- (2) Expanded posteriorly to form the skull roof table

151. Topographic relationships of the dentary-squamosal contact (or glenoid) and the cranial moiety of the squamosal (only applicable to taxa with the dentary-squamosal joint; this character is best seen in ventral view):

- (0) Contact on the internal aspect of the zygoma, without a constricted neck

(1) Contact on the zygoma, with a constricted neck

(2) Contact on the cranial moiety of squama

(3) On zygoma, without a constricted neck

152. Postglenoid depression on the squamosal:

(0) Present as the post-cranio-mandibular joint sulcus (“external auditory meatus” on the zygoma)

(1) Absent

(2) Present on the skull base

153. Position of the craniomandibular joint:

(0) Posterior or lateral to the level of the fenestra vestibuli

(1) Anterior to the level of the fenestra vestibuli

154. Orientation of the glenoid on the squamosal:

(0) On the inner side of the zygoma and facing ventromedially

(1) On the platform of the zygoma and facing ventrally

155. Postglenoid process of the squamosal:

(0) Absent

(1) Postglenoid crest raised below the fossa, but without a distinctive process

(2) Distinctive process

(3) Distinctive process buttressed by ectotympanic

156. Squamosal - epitympanic recess (this character may be ordered):

(0) No contribution to the “epitympanic area” of the petrosal

(1) Small contribution to the posterolateral wall of the epitympanic recess

(2) Large contribution to the lateral wall of the epitympanic recess

(3) Squamosal forming a large part of enlarged epitympanic sinus

157. Contribution of the basisphenoid wing (parasphenoid ala) to the external bony housing of the cochlea:

(0) Participates in the rim of the fenestra vestibuli

(1) Does not reach the rim of the fenestra vestibuli

(2) Absent or excluded from the cochlear housing

158. Relationship of the cochlear housing to the lateral lappet of the basioccipital:

(0) Entirely covered by the basioccipital

(1) Medial aspect covered by the basioccipital

(2) Partially (~about half width on the medial side) covered by the basioccipital

(3) Fully exposed as the promontorium

159. Thickened rim of the fenestra vestibuli:

(0) Present

(1) Absent

160. Cochlear housing fully formed by the petrosal:

(0) Absent

(1) Present

161. Ventromedial surface of the promontorium:

(0) Flat

(1) Inflated and convex

162. Lateral wall and overall external outline of the promontorium:

(0) Triangular, with a steep and slightly concave lateral wall

(1) Elongate and cylindrical

(2) Bulbous and oval shaped

163. Cochlea:

(0) Cochlear recess (without a canal)

(1) Short canal

(2) Elongate canal, to the fullest extent of the promontorium

(3) slightly curved

(4) Elongate and partly coiled

(5) Elongate and coiled to at least 360°

164. Internal acoustic meatus depth:

(0) Deep with thick prefacial commissure

(1) Shallow with thin prefacial commissure

165. Crista interfenestralis:

(0) Horizontal, broad, and extending to the base of the paroccipital process

(1) Vertical, delimiting the back of the promontorium

(2) Horizontal, narrow, and connecting to the caudal tympanic process

166. Post-promontorial tympanic recess:

(0) Absent

(1) Present

167. Caudal tympanic process of the petrosal:

(0) Absent

(1) Present

(2) Present, notched

10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques

(3) Present, hypertrophied and buttressed against the exoccipital paracondylar process

168. Prootic canal:

(0) Absent

(1) Present, vertical

(2) Present, horizontal and reduced

169. Lateral trough floor anterior to the tympanic aperture of the prootic canal and/or the primary facial foramen:

(0) Open lateral trough, no bony floor

(1) Bony floor present

(2) Lateral trough absent

170. Anteroventral opening of the cavum epiptericum:

(0) Present

(1) Present, with reduced size (due to the anterior expansion of the lateral trough floor)

(2) Present, partially enclosed by the petrosal

(3) Present, enclosed by the alisphenoid and petrosal

(4) Present, as large piriform fenestra

171. Enclosure of the geniculate ganglion by the bony floor of the petrosal in the cavum supracochleare:

(0) Absent

(1) Present

172. Hiatus Fallopii:

(0) Present, in the petrosal roof of the middle ear

(1) Present, at the anterior end of the petrosal

(2) Absent (applicable only to those taxa with a cavum supracochleare)

173. Foramen ovale - composition:

(0) Between the petrosal and alisphenoid

(1) Secondary foramen partially or fully enclosed by the alisphenoid, in addition to the primary foramen between the petrosal and alisphenoid

(2) In the petrosal (anterior lamina)

(3) Between the alisphenoid and squamosal

(4) Within the alisphenoid

174. Number of exit(s) for the mandibular branch of the trigeminal nerve (V_3):

(0) One

(1) Two

175. Quadrate ramus of the alisphenoid:

(0) Forming a rod underlying the anterior part of the lateral flange

(1) Absent

176. Anterior lamina exposure on the lateral braincase wall:

(0) Present

(1) Reduced or absent

177. Orientation of the anterior part of the lateral flange:

(0) Horizontal shelf

(1) Ventrally directed

(2) Medially directed and contacting the promontorium

(3) Vestigial or absent

178. Vertical component of the lateral flange ('L-shaped' and forming a vertical wall to the pterygoparoccipital foramen):

(0) Present

(1) Absent

179. Vascular foramen in the posterior part of the lateral flange (and anterior to the pterygoparoccipital foramen):

(0) Present

(1) Absent

180. Relationship of the lateral flange to the crista parotica (or the anterior paroccipital process that bears the crista):

(0) Widely separated

(1) Narrowly separated

(2) Continuous

181. Pterygoparoccipital foramen (for the ramus superior of the stapedia artery):

(0) Laterally open notch

(1) Foramen enclosed by the petrosal or squamosal

(2) Absent

182. "Bifurcation of the paroccipital process" - presence vs. absence (this is modified from the character used in several previous studies):

(0) Absent

(1) Present

183. Posterior paroccipital process of the petrosal:

(0) No ventral projection below the level of the surrounding structures

(1) Projecting below the surrounding structures

184. Morphological differentiation of the anterior paroccipital region:

(0) Anterior paroccipital is bulbous and distinctive from the surrounding structures

(1) Anterior paroccipital region has a distinct crista parotica

185. Epitympanic recess lateral to the crista parotica:

(0) Absent

(1) Present

186. Relationship of the squamosal to the paroccipital process:

(0) Squamosal covers the entire paroccipital region

(1) No squamosal cover on the anterior paroccipital region

(2) Squamosal covers a part of the paroccipital region, but not the crista parotica (the squamosal wall and the crista parotica are separated by the epitympanic recess)

187. Separation of the fenestra cochleae from the jugular foramen:

(0) Absent

(1) Separate but within the same depression

(2) Separate (not within the same depression)

188. Channel of the perilymphatic duct:

(0) Open channel and sulcus

(1) At least partially enclosed channel

189. Stapedial muscle fossa size:

(0) Absent

(1) Present, small

(2) Present, large (twice the size of the fenestra vestibuli)

190. Alignment of the stapedial fossa relative to the crista interfenestralis:

(0) Aligned with crista interfenestralis

(1) lateral to the crista interfenestralis

191. Hypoglossal foramen:

(0) Indistinct, either confluent with the jugular foramen or sharing a depression with the jugular foramen

(1) Separated from the jugular foramen

(2) Separated from the jugular foramen; the latter has a circular, raised external rim

192. Number of separate hypoglossal foramina:

(0) Single

(1) Double

Oreille moyenne (10 caractères)

193. Geometry (shape) of the incudo-malleolar contact:

- (0) Trochlear (convex and cylindrical) surface of the incus
- (1) Trough
- (2) Saddleshaped contact on the incus
- (3) Flat surface

194. Twisting of the dorsal plate relative to the trochlea on the quadrate:

- (0) Dorsal plate aligned with the trochlea
- (1) Dorsal plate twisted relative to the trochlea
- (2) Dorsal plate twisted and elevated from the trochlea
- (3) Dorsal plate reduced to a conical process (crus longum)

195. Presence of a quadrate/incus neck (slightly constricted region separating the dorsal plate or crus brevis from the trochlea; this represents the differentiation between the ‘body’ and crus brevis of the incus):

- (0) Absent
- (1) Present

196. Primary suspension of the incus/quadrate on the basicranium:

- (0) By quadratojugal in addition to at least one other basicranial bone
- (1) By squamosal only
- (2) By petrosal (either by the preserved direct contact of the incus or by inference from the presence of a well-defined crista parotica)

197. Quadratojugal:

- (0) Present
- (1) Absent

198. Morphology of the stapes:

- (0) Columelliform–macroperforate
- (1) Columelliform–imperforate (or microperforate)
- (2) Bicurrate–perforate

199. Malleolar neck:

- (0) Absent
- (1) Present

200. Length of the malleus manubrium:

10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques

(0) Shorter than the combined width of the surangular and prearticular anterior to the incudomalleolar joint

(1) longer than the combined width of surangular and prearticular

201. Distinctive angle or bending of Meckel's bone (=anterior portion of postdentary rod) anterior to the level of ectotympanic (angular) bone:

(0) Absent

(1) Present

202. Ectotympanic size/shape (may be ordered):

(0) Plate-like

(1) Curved and rod-like

(2) Ring-shaped

(3) Slightly expanded (fusiform)

(4) Expanded

(5) Tube-like

Autres caractères crâniens (26 caractères)

203. Posterior extent of the bony secondary palate:

(0) Anterior to the posterior end of the tooth row

(1) Level with the posterior end of the tooth row

(2) Extending posterior to the tooth row

(3) Extending to the basisphenoid-basioccipital suture

204. Pterygopalatine ridges:

(0) Present

(1) Absent

205. Transverse process of the pterygoid:

(0) Present and massive

(1) Present but reduced (as the hamulus)

(2) Greatly reduced (with a vestigial crest on pterygoid) or absent

206. Ventral opening of the minor palatine foramen:

(0) Encircled by the pterygoid (and ectopterygoid if present) in addition to the palatine

(1) Encircled by the palatine and maxilla, separated widely from the subtemporal margin

(2) Encircled completely by the palatine (or between palatine and maxilla), large, with thin bony bridge from the subtemporal margin

(3) Large, posterior fenestration

(4) Notch

207. Carotid foramen position:

(0) Within the basisphenoid

(1) Within the basisphenoid/basioccipital suture

(2) Within the basisphenoid/petrosal suture

(3) Through the opening of the cavum epiptericum

208. Exit(s) of the infraorbital canal:

(0) Single

(1) Multiple

209. Size and shape of the lacrimal:

(0) Small, oblong-shaped on the facial part of the rostrum

(1) Large, triangle-shaped on the facial portion of rostrum

(2) Crescent shaped on the facial portion of the rostrum

(3) Reduced to a narrow strap; (4) Absent from the facial portion of the rostrum

210. Number of lacrimal foramina:

(0) One

(1) Two

211. Maximum vertical depth of the zygomatic arch relative to the length of the skull (this character is designed to indicate the robust vs. gracile nature of the zygomaticarch):

(0) Between 10-20%

(1) Between 5-7%

(2) Zygoma incomplete

212. Ultimate upper molar implanted in the anterior root of zygoma:

(0) Absent

(1) Present

213. Pila antotica:

(0) Present

(1) Absent

214. Fully ossified medial orbital wall of the orbitosphenoid:

(0) Absent

(1) Present, forming the ventral floor of the braincase but not the entire orbital wall

(2) Present, forming both the braincase floor and the medial orbital wall

215. Exit for maxillary nerve:

(0) Separate from sphenorbital fissure, behind alisphenoid

(1) Separate from sphenorbital fissure, within alisphenoid

(2) Confluent with sphenorbital fissure

216. Orbital opening for the minor palatine nerve:

(0) Absent

(1) Present

217. Anterior part of the jugal on the zygoma:

(0) Anterior part of the jugal extends to the facial part of the maxilla and forms a part of the anterior orbit

(1) Anterior part of the jugal does not reach the facial part of the maxilla and is excluded from the anterior orbit margin

218. Posterior part of the jugal:

(0) Contributes to the squamosal glenoid

(1) Borders on but does not contribute to the squamosal glenoid

(2) Terminates anterior to the squamosal glenoid

219. Maxillary in the sub-temporal margin of the orbit:

(0) Absent

(1) Present

(2) Present and extensive

220. Anterior ascending vascular channel (for the arteria diploëtica magna) in the temporal region:

(0) Open groove

(1) Partially enclosed in a canal

(2) Completely enclosed in a canal or endocranial

(3) Absent

221. Posttemporal canal for the arteria and vena diploëtica:

(0) Present, large

(1) Small

(2) Absent

222. Nuchal crest:

(0) Overhanging the concave or straight supraoccipital

(1) Weakly developed with convex supraoccipital

223. Sagittal crest:

(0) Prominently developed

10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques

(1) Weakly developed

(2) Absent

224. Tabular bone:

(0) Present

(1) Absent

225. Occipital slope:

(0) Occiput sloping posterodorsally (or vertically oriented) from the occipital condyle

(1) Occiput sloping anterodorsally from the occipital condyle (such that the lambdoidal crest is leveled anterior to the occipital condyle and condyle is fully visible in dorsal view of the skull)

226. Foramina on the dorsal surface of the nasals:

(0) Absent

(1) Present

227. Septomaxilla:

(0) Present, with the ventromedial shelf

(1) Present, without the ventromedial shelf

(2) Absent

228. Posterior excavation of the nasal cavity into the bony sphenoid complex:

(0) Absent

(1) Present

(2) Present and partitioned from the nasal cavity

Endocrâne (5 caractères)

229. External bulging of the braincase in the parietal region:

(0) Absent

(1) Expanded (the parietal part of the cranial vault is wider than the frontal part, but the expansion does not extend to the lambdoidal region)

(2) Greatly expanded (expansion of the cranial vault extends to the lambdoidal region)

230. Lateral cerebellar hemisphere (excluding the paraflocculus):

(0) Absent

(1) Present

231. External division on the endocast between the olfactory lobe and the cerebral hemisphere (well-defined transverse sulcus separating the olfactory lobes from the cerebrum):

(0) Absence of external separation of the olfactory lobe from cerebral hemisphere

(1) Enlarged olfactory lobes

(2) Clear division of transverse sulcus

232. Encephalization quotient:

(0) Below 0.13

(1) Between 0.15-0.25

(2) Above 0.26

233. Expansion of the posterior cerebral hemisphere (for each hemisphere, not the combined width of the posterior hemispheres):

(0) Absent

(1) Present

10.2.3. Codage des taxons

Les genres décrits dans la partie systématique de ce mémoire ont été codés sur la base d'observations directes du matériel de Saint-Nicolas-de-Port. Les genres représentés dans d'autres gisements ont été complétés par les descriptions et illustrations publiées ailleurs (voir bibliographie en partie systématique). Les genres *Haldanodon* et *Dryolestes* ont été codés sur la base de photos que j'ai prises sur des spécimens issus de la mine de Guimarota (Portugal) et conservés par Thomas Martin au « Steinmann-Institut für Geologie, Mineralogie und Paläontologie » (Universität Bonn). Le genre *Amphitherium* a été codé sur la base d'un moulage d'un dentaire appartenant à la collection Russell conservée au MNHN. Les autres taxons ont été codés sur la base des descriptions et illustrations publiées dans les références suivantes : *Probainognathus* (Romer, 1970) ; *Brasilodon* et *Brasilitherium* (Bonaparte *et al.*, 2003, 2005 ; Martinelli & Bonaparte, 2011) ; *Adelobasileus* (Lucas & Luo, 1993) ; *Sinoconodon* (Crompton & Luo, 1993 ; Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004 ; Patterson & Olson, 1961) ; *Hadrocodium* (Luo *et al.*, 2001) ; *Dinnetherium* (Crompton & Luo, 1993 ; Jenkins *et al.*, 1983) ; *Erythrotherium* (Crompton, 1964, 1974) ; *Helvetiodon* (Clemens, 1980) ; *Hallautherium* (Clemens, 1980 ; Świło *et al.*, 2014) ; *Bridetherium* (Clemens, 2011) ; *Purbeckodon* (Butler *et al.*, 2012) ; *Castorocauda* (Ji *et al.*, 2006) ; *Haramiyavia* (Jenkins *et al.*, 1997) ; *Arboroharamiya* (Meng *et al.*, 2014 ; Zheng *et al.*, 2013) ; *Rugosodon* (Yuan *et al.*, 2013) ; *Sinobaatar* (Hu & Wang, 2002 ; Kusuashi *et al.*, 2009) ; *Amphilestes* (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004 ; Osborn, 1888 ; Owen, 1879) ; *Priacodon* (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004) ; *Shuotherium* (Chow & Rich, 1982 ; Sigogneau-Russell, 1998 ; Wang *et al.*,

1998) ; *Ambondro* (Flynn *et al.*, 1999) ; *Asfaltomylos* (Rauhut *et al.*, 2002) ; *Zhangheotherium* (Hu *et al.*, 1997, 1998).

10.2.4. Erreurs de codage

Le retour au caractère discuté plus bas a permis de repérer certaines erreurs de codage présente dans la matrice. Malheureusement, il n'a pas été possible de corriger ces erreurs pour ensuite réaliser à nouveau toutes les analyses (voir plus bas). Ces erreurs sont donc reportées ici et discutées au besoin dans la discussion.

Caractère 1 :

Amphilestes codé en 1 au lieu de 0

Rugosodon et *Sinobaatar* codé en 2 au lieu de 1

Caractère 71 :

Arboroharamiya codé en 0 au lieu de 1

10.3. Les paramètres de l'analyse cladistique

Les parties précédentes expliquent la constitution de deux matrices. Une matrice « molaire » basée sur une série de caractères des molaires et une matrice « (post)crâniens » basée sur une série de caractères d'autres parties du squelette. Ces deux matrices ont été combinées en une matrice dite « totale ». Les matrices « molaire » (37 taxons, 74 caractères) et « totale » (38 taxons, 307 caractères) ont été testées en parallèle afin de tester les résultats des caractères des molaires indépendamment d'une part et associés à d'autres caractères d'autre part.

Les deux matrices ont suivi trois séries de tests avec des variations dans leur composition et/ou le fonctionnement des caractères. La première série de tests s'intéresse à la question de l'extra-groupe. Dans la sélection des taxons, quatre taxons sont présentés comme des extra-groupes du clade Mammaliaformes : *Probainognathus*, *Brasilitherium*, *Brasilodon* et *Sinoconodon*. Les matrices ont donc été analysées avec différentes combinaisons de ces taxons afin de tester leur impact sur la topologie. Six combinaisons ont été testées : « Base » avec les quatre taxons, « *Probainognathus* » avec le retrait de *Brasilodon* et *Brasilitherium*, « B&B » avec le retrait de *Probainognathus*, « *Brasilitherium* » avec le retrait de *Probainognathus* et *Brasilodon*, « *Brasilodon* » avec le retrait de *Probainognathus* et de *Brasilitherium* et « *Sinoconodon* » avec le retrait des trois autres taxons. Cette première série représente donc un total de douze analyses (six extra-groupes pour la matrice « molaire » et autant pour la matrice « totale »). La deuxième série de tests s'intéresse à l'impact des

caractères ordonnés. Par défaut, les analyses cladistiques sont généralement réalisées avec des caractères non-ordonnés (voir chapitre 9). Autrement dit, l'hypothèse assumée, en termes de parcimonie, est la transformation d'un état à un autre, quel que soit ces états, représentent toujours le même nombre de pas, soit un. Le fait d'ordonner les caractères revient à changer cette hypothèse en considérant que certaines transformations représentent un plus grand nombre de pas que d'autres. Dans cette étude, les caractères testés sous cette seconde hypothèse décrivent les positions relatives des cuspides les unes par rapport aux autres ainsi que l'orientation des crêtes par rapport au cadran mésiodistal et labiolingual. Les états de ces caractères ont été ordonnés selon une hypothèse de base qui considère que pour passer d'une position à une autre, une cuspide/crête doit passer par les positions intermédiaires. Cette hypothèse a été traduite par des matrices de coûts présentée dans la liste de caractères (voir 10.2.2.1.2. La liste des caractères des molariformes). Ces matrices de coûts conservent l'hypothèse que n'importe quelle transformation d'un état à un état proche coûte un pas et ce quel qu'en soit le sens. Cette deuxième série représente donc un total de quatre nouvelles analyses (matrice « molaire » ou « totale », avec extra-groupe « Base » ou « *Sinoconodon* »). La troisième série de tests a été décidée à la vue des premiers résultats. En effet, dans les arbres obtenus certains taxons sont presque systématiquement placés dans des positions particulièrement différentes de ce qui était attendu *a priori* (voir 10.4.1.4. Ces taxons apportent-ils un bruit ?). Ces taxons sont quatre genres de morganucodontes *Helvetiodon*, *Purbeckodon*, *Paikasigudodon* et *Rosierodon*. Les matrices ont donc été à nouveau testées en l'absence de ces taxons (matrice « minMorg », pour minus Morganucodonta) afin de tester leur impact sur la topologie, soit un total de huit nouvelles analyses (matrice « molaire » ou « totale », avec extra-groupe « Base » ou « *Sinoconodon* », avec caractères ordonnés ou non).

Les analyses cladistiques ont été réalisées avec les logiciels PAUP 4.0b10 (Swofford, 2002) et Nona 2.0 (Goloboff, 1999) via WinClada 1.00.08 (Nixon, 1999-2002). Le logiciel Nona 2.0 a été utilisé afin de réaliser un gain de temps car il est capable de réaliser certaines analyses plus rapidement que PAUP 4.0b10. L'usage de Nona 2.0 a été limité à des analyses en caractères non-ordonnés car ce logiciel ne permet pas l'intégration de matrices de coûts. Certaines analyses ont été faites sous les deux logiciels et les topologies obtenues sont totalement congruentes, il semble donc que les matrices testées réagissent de la même manière sous les deux logiciels. Compte tenu du nombre de taxons (37 pour la matrice « molaire, 38 pour la matrice « totale »), seules des analyses heuristiques ont pu être effectuées. Pour chaque logiciel, les arbres de départ, obtenus par une séquence aléatoire d'addition des taxons (Random Addition Sequence, RAS), ont été soumis à un réarrangement

10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques

de branches par bisection et reconnexion (Tree Bisection and Reconnection, TBR). Pour les analyses réalisées sous Nona 2.0, ce processus a été reproduit 1000 fois, un maximum de 100 arbres furent retenus par réplification (commande : "hold / 100;") et les arbres de parcimonie obtenus à l'issu des 1000 réplifications ont été soumis à nouveau à un réarrangement des branches par bisection et reconnexion (commande : "mult * 1000 max *;"). Sous PAUP 4.0b10, le processus de recherche a été reproduit 100 fois (commande : "hsearch addseq = random nreps = 100 ;"), avec une augmentation automatique du maximum d'arbres sauvegardables par réplification (commande : "set increase = auto;") et sans réarrangement de branche subséquent. Tous les caractères sont non ordonnés, sauf indication contraire, et ont un poids égal de 1. Le polymorphisme a été traité comme « uncertainty » (valeur par défaut). Aucune contrainte topologique n'a été appliquée. Les commandes de logiciel données ici ne sont fonctionnelles que si les paramètres par défaut des logiciels n'ont pas été modifiés. Nona 2.0 a été utilisé pour la première série de tests et pour les tests en caractères non-ordonnés de la troisième série. PAUP 4.0b10 a été utilisé pour réitérer certaines analyses de la première série, les analyses de la deuxième série et celles de la troisième série en caractères ordonnés (les buffers de ces analyses sont présentés dans l'annexe 4).

Les comparaisons des différentes analyses se basent sur les consensus stricts des arbres les plus courts. Le retour aux caractères a été fait à l'aide de PAUP 3.1.1 (Swofford, 1991) afin d'éviter certains bugs d'optimisation signalés sur PAUP 4.0b10 et d'obtenir des résultats plus détaillés que sous WinClada 1.00.08 (annexe 4). Les indices de Bremer ont été calculés en utilisant le logiciel TreeRot v3 (Sorenson & Franzosa, 2007) et les valeurs de bootstrap ont été calculés en utilisant PAUP 4.0b10 (voir Figs. 10.2-5).

10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques

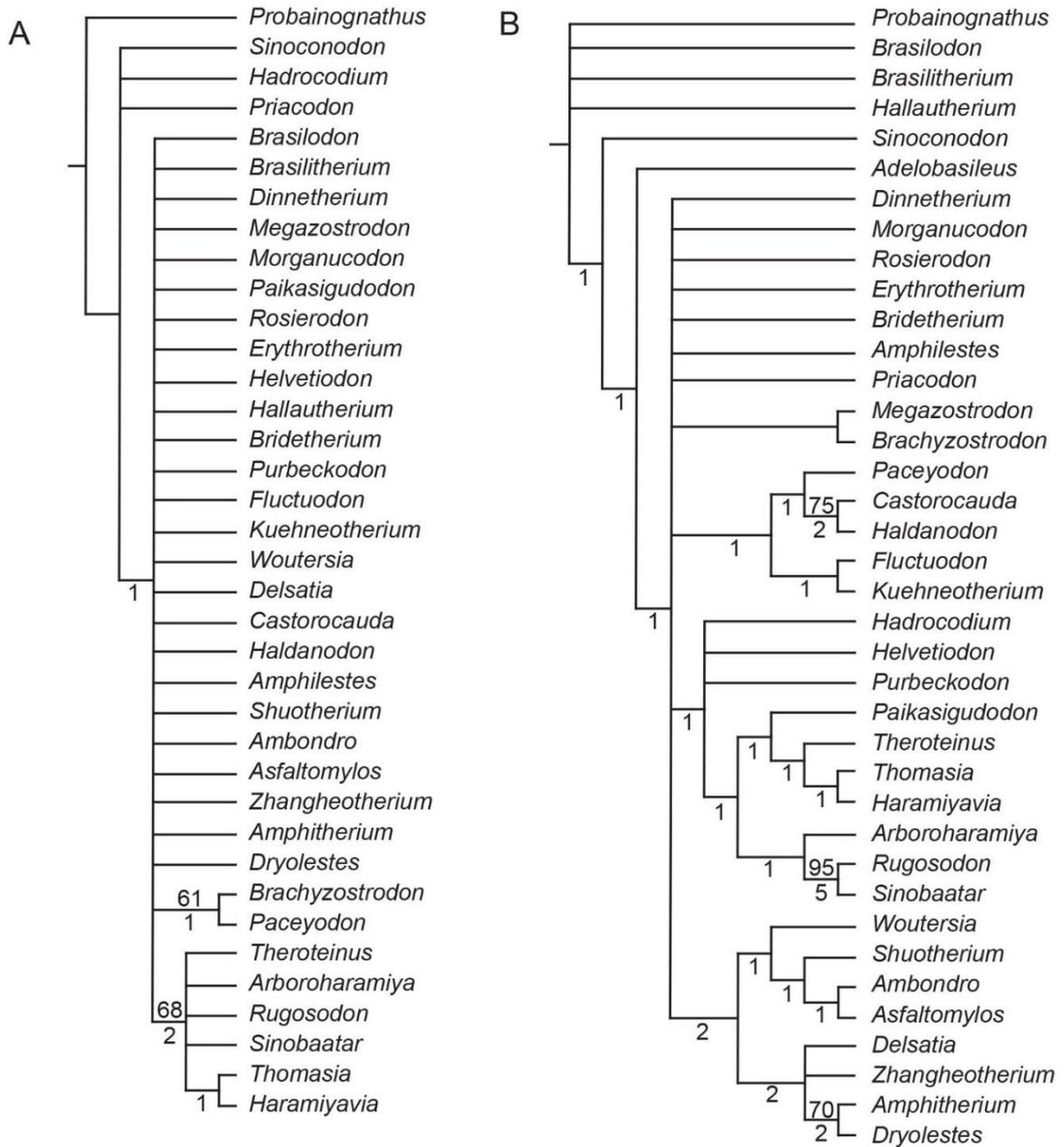


Figure 10. 2. Consensus strict des matrices « molaire » (A) et « totale » (B) avec l'extra-groupe « Base » et les caractères non-ordonnés. Les indices de Bremer sont sous les branches, les valeurs de bootstrap sont sur les branches.

10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques

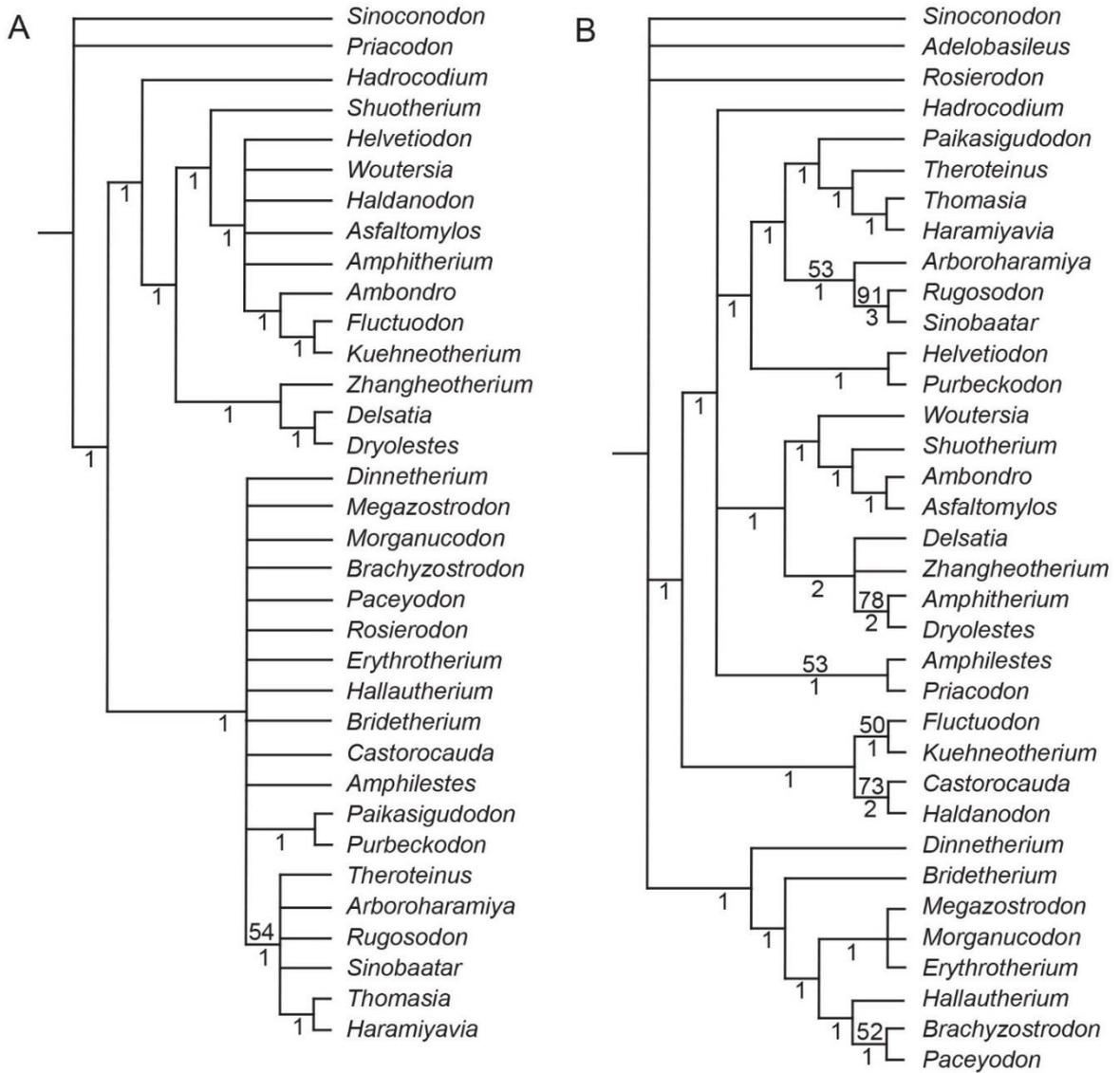


Figure 10. 3. Consensus strict des matrices « molaire » (A) et « totale » (B) avec l'extra-groupe « *Sinoconodon* » et les caractères non-ordonnés. Les indices de Bremer sont sous les branches, les valeurs de bootstrap sont sur les branches.

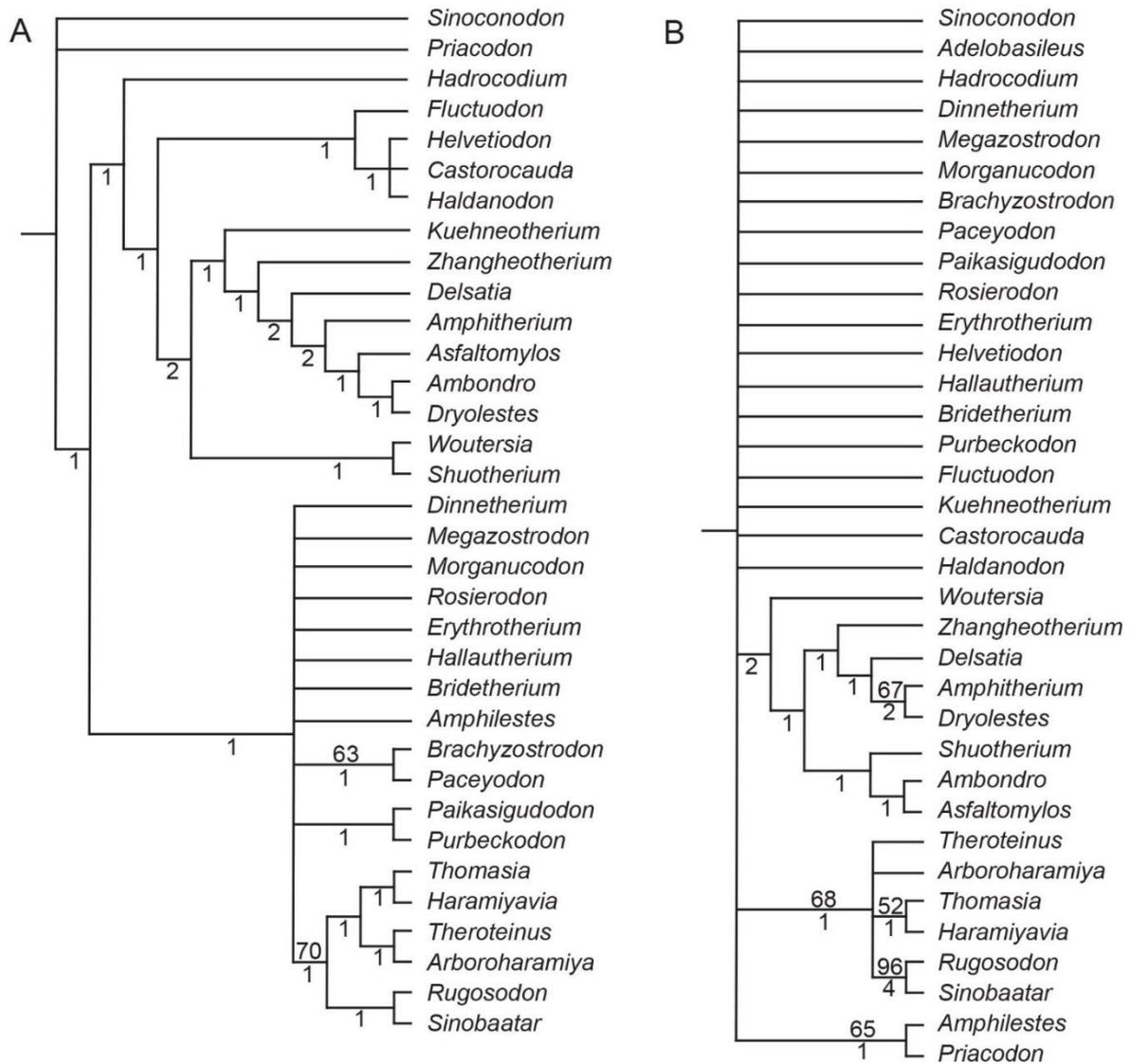


Figure 10. 5. Consensus strict des matrices « molaire » (A) et « totale » (B) avec l'extra-groupe « *Sinoconodon* » et les caractères ordonnés. Les indices de Bremer sont sous les branches, les valeurs de bootstrap sont sur les branches.

10.4. Résultats et discussions

10.4.1. Différences entre les analyses

10.4.1.1. Matrice « molaires » et matrice « totale »

La comparaison des résultats de la matrice « molaire » et de la matrice « totale », autrement dit l'étude des interactions entre caractères de différentes régions morphologiques est une question importante mais qui ne peut être traitée en profondeur ici par manque de temps. La comparaison des topologies obtenues montrent deux ensembles de différences avec les morganucodontes d'une part et les symmétrodontes d'autre part. Premièrement, dans la matrice « molaire », les morganucodontes forment une polytomie rattachée au clade des

allothères (Figs. 10.3A, 10.4A, 10.5A) ou à la base de l'arbre (Fig. 10.2A) ; tandis que dans la matrice « totale », les morganucodontes forment un clade (Fig. 10.3B) ou une polytomie à la base de l'arbre (Figs. 10.2B, 10.4B, 10.5B). Deuxièmement, dans la matrice « molaire », les relations entre les symmétrodontes sont mal résolues et forment des regroupements mélangeant les groupes systématiques (Figs. 10.2A, 10.3A, 10.4A, 10.5A) ; tandis que dans la matrice « totale », les symmétrodontes se rassemblent dans des groupes cohérents avec la systématique avec un relativement bon niveau de résolution (Figs. 10.2B, 10.3B, 10.4B, 10.5B).

10.4.1.2. La question de l'extra-groupe

Les six combinaisons d'extra-groupe ont été testées pour la matrice « molaire » et la matrice « totale ». Les topologies obtenues diffèrent essentiellement par leur niveau de résolution, autrement dit par le nombre de nœuds présents sur le consensus strict (annexe 5).

Pour la matrice « molaire », les combinaisons « B&B », « *Brasilitherium* » et « *Brasilodon* » donnent les arbres les moins résolus avec une grande polytomie à la base de l'arbre dont ne ressort que le clade des allothères et un autre nœud pour les deux dernières combinaisons. La combinaison « Base » donne un résultat un peu plus résolu avec un nœud supplémentaire entre la racine et la polytomie et deux nœuds, en plus du clade des allothères, ressortant de la polytomie. La combinaison « *Probainognathus* » donne un résultat légèrement plus résolu que la combinaison précédente avec un deuxième nœud entre la racine et la polytomie. Malgré ces légères différences, ces différentes combinaisons donnent un résultat très mal résolu avec la majorité des taxons terminaux réunis dans une même polytomie. La combinaison « *Sinoconodon* » se détache avec un bien plus grand nombre nœuds et en particulier un clade réunissant les symmétrodontes lui-même relativement bien résolu.

Pour la matrice « totale », les combinaisons « *Brasilitherium* » et « *Brasilodon* » donnent à nouveau les résultats les moins résolus, bien qu'avec quelques nœuds supplémentaires par rapport à la matrice « molaire », mais en retrouvant un clade de symmétrodontes au lieu d'un clade d'allothères. La combinaison « *Brasilodon* » donne un clade de symmétrodontes supplémentaire. La combinaison « Base » donne un résultat plus résolu avec deux clades de symmétrodontes et un clade d'allothères réunis dans une polytomie avec des triconodontes et quelques nœuds entre la racine et la polytomie. La combinaison « *Probainognathus* » donne un résultat similaire mais ajoute un clade de taxons morganucodontes dans la polytomie. La combinaison « B&B » donne un résultat où la

polytomie est en partie résolue mais le groupe morganucodonte devient paraphylétique et se place entre la racine et ce qu'il reste de la polytomie. La combinaison « *Sinoconodon* » donne aussi un résultat avec une résolution partielle de la polytomie mais conserve le clade des morganucodontes trouvé par la combinaison « *Probainognathus* ».

On peut remarquer que les topologies comprenant *Brasilodon* et/ou *Brasilitherium* sont parmi les moins résolues, à une exception près. Quand ils ne sont pas explicitement définis comme extra-groupe, ils montrent même une forte tendance à s'insérer parmi les mammaliaformes au milieu des triconodontes. Il semblerait donc que ces deux taxons apportent un bruit relativement important dans les matrices proposées ici. Deux éléments peuvent fournir un début d'explication. Premièrement, les dents molariformes de ce deux genres sont relativement proches morphologiquement de celles des morganucodontes. Cette ressemblance se retrouve dans le codage des caractères relatifs aux molaires peut expliquer la difficulté que rencontre les logiciels de parcimonie à les distinguer les uns des autres. Deuxièmement, le codage des caractères crâniens et postcrâniens ayant été limité aux caractères communs entre plusieurs listes, *Brasilodon* et *Brasilitherium* ne présentent d'états renseignés que pour, respectivement, 11 et 10 caractères (sur un total de 233). Une proportion aussi importante d'états inconnus permet à ces deux genres de se déplacer à l'intérieur de la topologie tandis que les quelques états renseignés semblent insuffisants pour les « fixer » à un endroit précis de la topologie.

Sinoconodon est considéré comme le meilleur extra-groupe dans le cadre des matrices proposées ici car il est consensuellement reconnu comme très proche du clade Mammaliaformes (*e.g.*, Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004 ; Luo, 2007 ; Rowe, 1992), connu par un matériel relativement complet (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004 et références citées) et il fournit des résultats cohérents présentés plus haut. Dans la suite des analyses, les matrices ont été testées avec la combinaison « Base » et la combinaison « *Sinoconodon* » afin de vérifier l'impact de l'extra-groupe en fonction des changements imposés aux matrices. Ce choix présente un défaut car la combinaison « *Sinoconodon* » ne contient plus qu'un seul taxon supposé être un extra-groupe quand deux taxons sont théoriquement nécessaires et suffisants pour enraciner un arbre de façon optimale.

10.4.1.3. Caractères ordonnés *versus* caractères non-ordonnés.

Le fait d'ordonner les caractères a le même impact général sur la topologie, quel que soit la combinaison d'extra-groupe et de taxons morganucodontes. A nouveau, l'essentiel des

différences observées dans la topologie des arbres se résume à un changement du niveau de résolution, avec une exception notable (Figs. 10.4-5). Pour la matrice « molaire », le fait d'ordonner les caractères entraîne un gain de résolution dans les groupes des allothères et des symmérodontes (Figs. 10.4A, 10.5A). Pour la matrice « totale », cela entraîne au contraire une perte de résolution pour les triconodontes qui forment une polytomie à la base (avec de rares exceptions telles que la matrice « totale » dans la série « minMorg ») (Figs. 10.4B, 10.5B). De plus, le taxon *Woutersia* est particulièrement affecté car si les caractères sont non-ordonnés, il se place généralement en groupe-frère du clade comprenant *Shuotherium*, *Ambondro* et *Asfaltomylos* (Figs. 10.2B, 10.3B) ; tandis que si les caractères sont ordonnés, il descend dans l'arbre en groupe-frère du clade Mammalia (Figs. 10.4B, 10.5B).

La proposition d'ordonner les caractères a un impact très différent en fonction des matrices. Pour la matrice « molaire », le gain de résolution peut s'expliquer par le fait que les caractères concernés aident à différencier les différents symmérodontes par rapport aux triconodontes et allothères et donc à stabiliser cette partie de l'arbre. Pour la matrice « totale », la perte de résolution peut s'expliquer par l'introduction de conflits de caractères entre différentes régions morphologiques en ordonnant les caractères relatifs aux molaires.

10.4.1.4. Ces taxons apportent-ils un bruit ?

Dans les consensus stricts issus des analyses des matrices, certains genres de morganucodontes se rattachent difficilement aux autres morganucodontes, que ces derniers forment un clade ou non. *Helvetiodon*, *Purbeckodon* et *Paikasigudodon* se remarquent par une tendance remarquable à se rapprocher des allothères (Figs. 10.2-5). Dans d'autres cas (matrice « molaires » avec les caractères ordonnés), *Helvetiodon* se rapprochent des docodontes (Figs. 10.4A-5A). La position de *Rosierodon* est aussi relativement ambiguë. S'il n'est pas aussi éloigné des autres morganucodontes dans les topologies, il ne leur est clairement associé que dans deux matrices basées sur les seules molaires où les morganucodontes forment un groupe paraphylétique d'où émergent les allothères et où *Rosierodon* est le plus basal des morganucodontes (Figs. 10.4A-5A) (matrice « molaire » avec caractère ordonnés).

Il a ainsi été décidé de tester l'impact de ces taxons sur la phylogénie en refaisant certaines analyses sans ces taxons. Il est à noter que cela revient à supprimer plusieurs taxons représentés soit uniquement par des molaires inférieures soit uniquement par des molaires supérieures. Les topologies issues de ces analyses sont présentées dans l'annexe 6.

Pour la matrice « molaire », le retrait de ces taxons entraîne une perte de résolution à la base de l'arbre, les morganucodontes formant systématiquement une polytomie. Pour la matrice « totale », le retrait de ces taxons entraîne un gain de résolution, particulièrement entre les grands groupes d'allothères, de symmétrodontes et de triconodontes qui sont aussi reconnus de façon plus constante. Toutefois, le clade des allothères continue à attirer des triconodontes tels que *Hadrocodium*, *Bridetherium* et parfois *Hallautherium* qui viennent se placer près de sa base.

Comme dans le cas des caractères ordonnés, le fait de retirer certains taxons a des effets très différents selon la matrice. Pour la matrice « molaire », la perte de résolution indique que ces taxons, bien que mal codés, contribuent à la structuration de l'arbre. Pour la matrice totale, il semble au contraire qu'ils sont à l'origine d'une part importante des conflits de relations de parenté, que l'extra-groupe soit constitué des quatre taxons ou de seulement *Sinoconodon*, que les caractères soient ordonnés ou non, les arbres obtenus sont presque entièrement résolus et présentent des topologies extrêmement proches les unes des autres quand on les retire.

10.4.2. Un rapide retour aux caractères

La suite de la discussion se focalisera sur huit des analyses réalisées dans les deux premières séries de tests (matrice « molaire » ou « totale », avec extra-groupe « Base » ou « *Sinoconodon* », avec caractères ordonnés ou non) car le temps n'a pas permis d'intégrer les analyses de la troisième série. Le détail de l'optimisation des caractères sur les arbres est présenté dans l'annexe 4 et une synthèse partielle de ces résultats est présentée dans l'annexe 7. Le retour aux caractères se concentrera naturellement sur les caractères des molaires.

La matrice « molaire » comprend une liste de 74 caractères. Parmi ceux-ci, du point de vue des logiciels de parcimonie, dix caractères sont non-informatifs avec deux caractères (n°44 et 63) constants et huit caractères (n°23, 26, 27, 28, 48, 49, 51 et 69) autapomorphiques. Il reste donc 64 caractères potentiellement informatifs au sens de la parcimonie. Parmi ceux-ci, 55 états de caractères sont des synapomorphies non-ambigües (dont la position dans l'arbre ne change pas quel que soit le critère d'optimisation) et six états de caractères (n°2, 29, 46, 54, 66 et 70) sont des synapomorphies ambigües, dans au moins une des huit analyses. Les états de trois caractères (n°9, 47 et 71) ne sont des synapomorphies dans aucune analyse.

10.4.2.1. Caractères n'apportant aucune synapomorphie

Le fait qu'un caractère informatif au sens de la parcimonie n'apporte aucune synapomorphie dans une analyse peut indiquer que ce caractère ne contient tout simplement pas d'information phylogénétique, dans la matrice concernée. Ainsi, des caractères dans cette situation pour huit analyses sont hautement suspects sur ce point. Cependant, cette absence de synapomorphie peut aussi s'expliquer par d'autres circonstances, telles que des conflits de caractères (homoplasie). Il est donc utile de se pencher sur ces caractères.

Le caractère 9 s'intéresse à la compression mésiodistale de la cuspide centrale et des cuspides accessoires sur les molaires inférieures. La plupart des taxons sont codés avec l'état 0 (aucune cuspide comprimée) ; sauf *Arboroharamiya* codé en 1 (les trois cuspides sont comprimées) et *Woutersia* et *Haldanodon* codés en 2 (seule la cuspide 2 est comprimée).

L'absence de synapomorphie du caractère 9 peut s'expliquer par un biais d'échantillonnage statistique. En effet, *Arboroharamiya* est le seul haramiyide qui n'est pas connu au Trias supérieur, tandis que *Haldanodon* est le seul docodonte présent, avec *Castorocauda*. L'ajout d'autres genres de ces groupes pourraient donc amener d'autres taxons partageant ces états de caractères et faire apparaître des synapomorphies dans une nouvelle analyse.

Le caractère 47 s'intéresse à l'inclinaison de la cuspide centrale *I*. La plupart des taxons sont codés en 0 (pas d'inclinaison) ; sauf *Fluctuodon* et *Purbeckodon* codés en 1 (inclinaison distale).

Le caractère 47 est une copie du caractère 129 de Rougier *et al.* (2012) (voir 10.2.2.1.2 La liste des caractères des molariformes, plus haut). Dans la matrice de Rougier *et al.* (2012), l'état 1 est codé pour *Dryolestes*, *Probainognathus*, *Sinoconodon* et *Zhangheotherium* ; tandis qu'ils sont codés avec l'état 0 dans la matrice analysée ici. Il y a ici une contradiction entre les deux codages signalant une erreur de codage ou une différence d'interprétation. Il est à noter que si on applique le codage de Rougier *et al.* (2012) sur les topologies obtenues ici, le caractère 47 devient une synapomorphie possible du clade comprenant *Dryolestes* et *Zhangheotherium*.

Le caractère 71 s'intéresse à la présence de cuspules et/ou de petites crêtes dans le bassin central des molaires supérieures des allothères. Ce caractère est donc inapplicable aux autres taxons. Les taxons allothères sont codés en 0 (absent) ; sauf *Theroteinus* et *Rugosodon* codés en 1 (présent) (voir erreurs de codage pour *Arboroharamiya*).

Ce caractère illustre l'impact potentiel d'une erreur de codage. En effet, *Arboroharamiya* est codé en (0) alors que les descriptions et illustrations de Meng *et al.*

(2014) montrent clairement que ce taxon porte l'état (1). Pour les topologies où *Arboroharamiya* est groupe-frère des multituberculés, corriger cette erreur générerait une synapomorphie supplémentaire au nœud portant *Arboroharamiya* et les multituberculés. Pour les topologies où *Arboroharamiya* est dans une polytomie avec le clade des multituberculés, cet état commun pourrait fixer leur relation. Pour les topologies où *Arboroharamiya* est plus proche des autres haramiyides, cet état commun aurait pu créer une polytomie avec des arbres primaires où il se serait rapproché des multituberculés. Cependant, la réalisation de nouvelles analyses est le seul moyen de vérifier cette hypothèse.

10.4.3. Clades notables et leurs synapomorphies

Cette partie s'intéressera à ce que les analyses cladistiques réalisées peuvent nous apprendre sur les différents groupes abordés dans la partie systématique, nous permettant ainsi de tester certaines hypothèses. Le retour au caractère se concentrera sur les synapomorphies non-ambigües, sauf indication contraire.

10.4.3.1. Morganucodonta

Des grands groupes représentés dans la matrice proposée ici, l'ordre des Morganucodonta est celui qui ressort le moins dans les huit analyses utilisées pour le retour au caractère. La seule analyse à retrouver le clade Morganucodonta est la matrice « totale » avec « *Sinoconodon* » et les caractères non-ordonnés (Fig. 10.3B). Cependant, tous les taxons considérés comme des morganucodontes ne s'intègrent pas dans ce clade avec *Rosierodon* qui s'enracine à la base de l'arbre tandis que *Paikasigudodon*, *Helvetiodon* et *Purbeckodon* se rapprochent des allothères. Les variantes de la matrice « molaire » donnent au mieux un regroupement des morganucodontes dans une polytomie dans laquelle s'enracine aussi le clade des allothères (Figs. 10.3A, 10.4A, 10.5A). Ces topologies donnent le plus large regroupement des taxons morganucodontes car seul *Helvetiodon* s'en écarte pour s'intégrer parmi les symmérodontes (Figs. 10.3A, 10.4A, 10.5A). La matrice « totale » avec « Base » et caractères non-ordonnés les regroupe dans une polytomie où s'enracinent les autres grands groupes (Fig. 10.2B) ; mais plusieurs taxons se distinguent à nouveau comme *Helvetiodon*, *Purbeckodon* et *Paikasigudodon* qui se rapprochent des allothères et *Paceyodon* qui se place en groupe-frère des docodontes (Fig. 10.2B). Il faut cependant noter que les variantes de la matrice « totale » dans la série « minMorg » reconnaissent toutes un clade Morganucodonta dont toutefois les relations internes varient, ce qui est aussi le cas de la matrice « totale » avec « *Probainognathus* » de la première série de test (voir Annexe 6).

Dans le cadre de la matrice « totale » avec « *Sinoconodon* » et les caractères non-ordonnés, deux synapomorphies non-ambigües uniques soutiennent le clade Morganucodonta : l'état 18-1 (division du cingulum lingual au niveau du plan médian) et l'état 62-1 (présence d'un cingulum mésial transverse sur les molaires supérieures). Le nœud est aussi soutenu par deux synapomorphies non-ambigües homoplastiques avec d'autres taxons : l'état 24-1 (présence de la cuspide 6) est partagé avec le clade Docodonta et les taxons terminaux *Woutersia* et *Amphilestes* et l'état 61-1 (présence de la cuspide IV) est partagé avec le nœud portant les allothères et *Paikasigudodon*. Le caractère 24 présente une réversion à l'état 0 (absence de la cuspide 6) à l'intérieur du clade sur un nœud portant *Hallautherium*, *Paceyodon* et *Brachyzostrodon*, ce dernier étant codé avec une polymorphie {01}. Les états 18-1, 61-1 et 62-1 se retrouvent également au nœud supportant les morganucodontes et les allothères dans les arbres issus de la matrice « molaire » avec « *Sinoconodon* ». L'état 18-1 soutient le nœud portant certains morganucodontes et les allothères dans le cadre de la matrice « molaire » avec « Base » et les caractères ordonnés. Cependant, seul l'état 61-1 est effectivement partagé par les morganucodontes et les allothères car le caractère 18 est inapplicable aux allothères, tandis qu'ils sont codés en (0) pour le caractère 24 et en « ? » pour le caractère 62.

Deux commentaires peuvent être formulés sur la reconnaissance de l'ordre Morganucodonta dans ces analyses cladistiques. Premièrement, les différents genres de morganucodontes demeurent relativement proches les uns des autres dans les différentes topologies, bien qu'ils ne forment un clade que dans une seule topologie. Cependant, plusieurs genres montrent une forte tendance à se rapprocher d'autres groupes, en particulier des allothères. Deuxièmement, les synapomorphies issues de ces analyses ne correspondent pas aux caractères généralement considérés comme diagnostiques des morganucodontes. Pour rappel, ces caractères sont, pour la morphologie des molaires, (1) une rangée principale de trois cuspides, (2) habituellement avec une quatrième cuspide cingulaire distale plus petite et (3) des éléments cingulaires sur au moins un côté (*e.g.*, Kermack *et al.*, 1973 ; Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004). Une première explication à ces observations est le fait que les extra-groupes et plusieurs autres taxons dans la matrice sont des taxons de forme triconodonte comme les morganucodontes. Or, le premier point de la diagnose des morganucodontes est la définition même de la forme triconodonte, tandis que les deux autres points sont partagés par la plupart des triconodontes. De tels caractères peuvent donc difficilement devenir des synapomorphies des morganucodontes. Quant aux caractères pouvant effectivement former des synapomorphies des morganucodontes, celles-ci peuvent associer les allothères, bien que

cela découle en partie de l'optimisation des points d'interrogation. Enfin, on peut remarquer que sur l'ensemble des topologies obtenues où le clade Morganucodonta existe, les différents genres ne se structurent pas en deux clades autour de *Morganucodon* et *Megazostrodon*, ce qui justifierait phylogénétiquement le partage de l'ordre entre les familles Morganucodontidae et Megazostrodontidae actuellement admises. De manière générale, ces deux genres sont même très proches l'un de l'autre voire groupe-frère au sein des morganucodontes. Seul l'arbre issu de l'analyse de la matrice « totale » avec « *Sinoconodon* » et les caractères non-ordonnés dans la série « minMorg » présente le cas où chacun est associé à un autre genre dans deux clades différents (voir Annexe 6).

Pour conclure, on peut dire que cette première analyse phylogénétiques des morganucodontes, si elle reconnaît une certaine parenté entre ces genres, ne soutient pas la systématique actuelle de l'ordre tant dans sa définition morphologique que dans sa composition. Elle suggère la nécessité d'une révision d'ensemble du groupe.

10.4.3.2. Kuehneotheriidae

Quatre grandes topologies peuvent être définies. Dans un premier cas, *Fluctuodon* et *Kuehneotherium* n'entretiennent pas de relations particulières (Figs. 10.2A, 10.5B) (matrice « molaire avec « Base » et caractères non-ordonnés, matrice « totale » avec « *Sinoconodon* » et caractères ordonnés). Dans un deuxième cas, *Fluctuodon* et *Kuehneotherium* forment un clade mais celui-ci s'insère dans une grande polytomie (Fig. 10.4B) (matrice « totale » avec « Base » et caractères ordonnés) ou dans un clade de symmérodontes où les autres groupes ne sont pas identifiables (Fig. 10.3A) (matrice « molaire » avec « *Sinoconodon* » et caractères non-ordonnés). Dans un troisième cas, *Fluctuodon* se place en groupe-frère d'un clade contenant les docodontes et *Helvetiodon* tandis que *Kuehneotherium* se rapproche d'un clade de symmérodontes où les autres groupes ne sont pas identifiables (Figs. 10.4A, 10.5A) (matrice « molaire » avec caractères ordonnés). Dans un quatrième cas, *Fluctuodon* et *Kuehneotherium* forment bien un clade qui est le groupe-frère du clade Docodonta (Figs. 10.2B, 10.3B) (matrice « totale » avec caractères non-ordonnés), avec l'intrusion de *Paceyodon* entre les deux pour la matrice avec « Base » (Fig. 10.2B). Il est à noter que le deuxième cas se retrouve aussi dans le cadre de la matrice « molaire » avec caractères ordonnés et le troisième cas dans le cadre de la matrice « totale » dans la série « minMorg ».

Du fait des différences entre les topologies et de la question des relations avec les docodontes, un nombre relativement importants de caractères sont concernés. Cette discussion

se concentrera sur les synapomorphies uniques. L'état 16-5 (orientation mésiolabiale de la crête mésiale de la cuspide 3) est une synapomorphie unique du clade Kuehneotheriidae, sauf pour la matrice « totale » avec « *Sinoconodon* » et caractères non-ordonnés où cet état devient une synapomorphie unique ambiguë du clade (Kuehneotheriidae, Docodonta). L'état 41-2 (flanc labial de la cuspide I plus convexe que le flanc labial des cuspides II et III) est une synapomorphie unique du clade (Kuehneotheriidae, Docodonta), sauf dans les topologies où les Kuehneotheriidae sont séparés des docodontes où cet état est une synapomorphie du clade Kuehneotheriidae partagée avec *Haldanodon*. Pour le caractère 52 (orientation de la crête mésiale de la cuspide III), *Fluctuodon* est codé en 1 (orientation mésio-mésiolinguale) et *Kuehneotherium* en 2 (orientation mésiolinguale). Par conséquent, l'état 52-1 est une synapomorphie unique ambiguë du clade Kuehneotheriidae si le caractère est non-ordonné et une synapomorphie unique non-ambiguë si le caractère est ordonné. L'état 56-1 (cingulum lingual mésial des molaires supérieures concave en vue occlusale) est une synapomorphie unique du clade Kuehneotheriidae mais aussi une synapomorphie unique ambiguë du clade (Kuehneotheriidae, Docodonta) car les docodontes sont codés en état inconnu « ? ».

On peut d'abord constater que le clade Kuehneotheriidae est relativement stable dans cette étude. En effet, quatre analyses sur les huit ne reconnaissent pas ce clade (Figs. 10.2A, 10.4A, 10.5). On peut aussi ajouter que ces quatre analyses mélangent aussi les autres symmétrodontes, sauf la matrice « totale » avec « *Sinoconodon* » et les caractères ordonnés (Fig. 10.5B). En revanche, cette étude contredit certaines études précédentes en plaçant les Kuehneotheriidae en groupe-frère des docodontes, là où on attendait *Woutersia* et *Delsatia* (voir Chapitre 6). Cette relation entre les deux groupes semble aussi relativement stable car dans la moitié des topologies où les Kuehneotheriidae ne sont pas réunis, l'un d'entre eux reste lié aux docodontes (Fig. 10.4A, 10.5A). Ces observations s'expliquent par un petit ensemble de caractères décrivant l'orientation des crêtes des cuspides ainsi que la forme des cuspides et la forme du cingulum lingual qui assurent la monophylie des Kuehneotheriidae et/ou les rapprochent des Docodontes.

En conclusion, cette analyse phylogénétique soutient l'étude systématique des Kuehneotheriidae. En revanche, elle ne soutient pas une proche parenté de *Woutersia* et *Delsatia* avec les docodontes.

10.4.3.3. *Woutersia* et *Delsatia*

Si *Woutersia*, *Delsatia* ne sont pas apparentés aux docodontes dans notre analyse, ces deux genres sont discutés ensembles ici car ils restent relativement proches dans les arbres obtenus. Dans le cadre de la matrice « molaire », les deux genres sont intégrés dans un grand clade de symmétrodontes, quand ce dernier est reconnu, dans lequel les groupes généralement reconnus sont mélangés les uns avec les autres (Figs. 10.3A, 10.4A, 10.5A). Dans le cadre de la matrice « totale », les deux genres montrent chacun deux positions assez constantes. *Delsatia* est toujours intégré au clade des Trechnotheria mais soit dans une polytomie avec *Zhangheotherium* et le clade Cladotheria si les caractères sont non-ordonnés (Figs. 10.2B, 10.3B), soit en groupe-frère du clade Cladotheria si les caractères sont ordonnés (Figs. 10.4B, 5B). *Woutersia* est positionné soit en groupe-frère du clade (*Shuotherium*, Australosphenida) si les caractères sont non-ordonnés (Figs. 10.2B, 10.3B) soit en groupe frère du clade Mammalia si les caractères sont ordonnés (Figs. 10.4B, 10.5B). Il est à noter que les résultats sont identiques dans les analyses de la série « minMorg ».

Discuter les caractères soutenant ces topologies de façon simple et concise est difficile ici car bien que les différences topologiques soient relativement peu importantes, l'optimisation des synapomorphies montre au contraire des changements relativement importants pour les caractères. Par exemple, parmi les trois synapomorphies non-ambigües soutenant le nœud portant *Delsatia* quand les caractères sont non-ordonnés, les états 42-0 (aucune cuspide comprimée labiolingualement sur les molaires supérieures) et 58-0 (absence de cingulum labial sur les molaires supérieures) deviennent ambigües tandis que l'état 53-0 (absence du cingulum lingual sur les molaires supérieures) est situé au nœud portant Trechnotheria quand les caractères sont ordonnés. Ainsi, une nouvelle synapomorphie 40-1 (base de la cuspide *II* au même niveau que la base de la cuspide *III*) soutient le nœud portant *Delsatia* quand les caractères sont ordonnés, ce qui s'explique par le déplacement de *Woutersia* dont la position reste soutenue par la synapomorphie 40-0 (base de la cuspide *II* plus basse que la base de la cuspide *III*). De la même manière, les synapomorphies 33-1 (cuspides 2 et 3 de taille subégale sur la première molaire inférieure), 39-1 (cuspide *II* plus labiale que la cuspide *III*) et 64-1 (absence de la cuspide *VI*) soutiennent le nœud portant *Woutersia* de façon non-ambigües en caractères non-ordonnés mais deviennent ambigües en caractères ordonnés ; tandis que les nouvelles synapomorphies non-ambigües 3-1 (cuspide 2 mésio-mésiolinguale à la cuspide *I*) et 14-4 (orientation linguo-distolinguale de la crête distale de la cuspide 2) soutiennent le nœud portant *Woutersia*.

Les relations phylogénétiques des genres *Woutersia* et *Delsatia* sont parmi les résultats les plus remarquables de cette analyse, même si elle reste préliminaire. Tous deux s'intègrent avec constance à l'intérieur du clade Mammalia ou en groupe-frère de celui-ci. Ce résultat fait de *Woutersia* et *Delsatia* les deux plus anciens mammifères, au sens strict, et ramène l'âge de la diversification du « crown-group » Mammalia au Trias supérieur. Autre nouveauté, alors qu'une relation de parenté était proposée entre *Delsatia* et *Shuotherium*, *Woutersia* s'est avéré être le plus proche de ce dernier, au moins dans certaines analyses ; tandis que *Delsatia* est systématiquement rapproché des Trechnotheria.

10.4.3.4. Haramiyida

Les allothères forment le groupe le plus stable de cette analyse cladistique puisqu'un clade Allotheria est reconnu dans toutes les topologies, de même que le clade (*Thomasia*, *Haramiyavia*). La seule exception est apportée par la matrice « totale » avec les caractères non-ordonnés où *Paikasigudodon* s'insère à l'intérieur du clade en groupe-frère des haramiyides du Trias (Figs. 10.2B, 10.3B). Le clade Multituberculata est aussi particulièrement constant dans les topologies en n'étant absent que dans le cadre de la matrice « molaire » avec les caractères non-ordonnés (Figs. 10.2A, 10.3A). Un clade Haramiyida n'est reconnu que dans le cadre de la matrice « molaire » avec les caractères ordonnés (Figs. 10.4A, 10.5A), tandis que *Arboroharamiya* se place en groupe-frère du clade Multituberculata dans le cadre de la matrice « totale » avec les caractères non-ordonnés (Figs. 10.2B, 10.3B). Dans les autres topologies, les différents taxons allothères forment une polytomie.

Du fait de l'importante variabilité des relations entre les différents allothères, une discussion simple et concise de leurs synapomorphies est difficile. Cette discussion se concentre ainsi sur certaines synapomorphies parmi les plus constantes. Le clade (*Thomasia*, *Haramiyavia*) est toujours soutenu par deux synapomorphies, partagées avec un certain nombre d'autres taxons terminaux : 53-0 (absence de cingulum lingual sur les molaires supérieures) et 59-0 (absence de la cuspidé V). Le clade Haramiyida, quand il est reconnu, n'est soutenu que par une seule synapomorphie non-ambigüe 13-1 (orientation mésio-mésiolinguale de la crête mésiale de la cuspidé I) qui est cependant partagée par un clade regroupant des symmérodontes. *Arboroharamiya* est rapproché de Multituberculata par deux synapomorphies 35-1 (2 rangées principales sur les molaires supérieures) et 58-0 (absence de cingulum lingual sur les molaires supérieures), la première étant partagée avec *Thomasia* et synapomorphie unique du clade Allotheria dans d'autres topologies et la deuxième étant

partagée avec le clade Trechnotheria. Le clade Multituberculata est soutenu, entre autres, par une combinaison variable de 3 synapomorphies uniques : (i) 1-2 ce qui montre une erreur de codage le caractère 1 n'ayant pas d'état 2 (voir 10.2.4. Erreurs de codage), (ii) 45-1 (cuspidé *II* subégales ou plus grande que la cuspidé *I*), et (iii) 72-1 (cuspidés *I* et *III* subégales sur la première molaire). Parmi les synapomorphies uniques les plus récurrentes du clade Allotheria, on retrouve, entre autres, les état 1-1 (2 rangées principales sur les molaires inférieures), 32-0 (absence de la cuspidé 2 sur la première molaire inférieure) et 74-3 (la dernière molaire supérieure est la plus grande) (sachant que *Haramiyavia* est codé en 2 (la pénultième molaire est la plus grande) et les autres haramiyides du Trias en état inconnu « ? »).

La reconnaissance du clade Allotheria est l'un des résultats les plus forts de cette analyse cladistique, le clade étant représenté dans presque toutes les topologies obtenues. Cependant, les relations entre les allothères sont nettement plus floues. Dans notre analyse, les Haramiyida forment soit un clade, soit un groupe paraphylétique dans lequel s'enracine les Multituberculata, et *Arboroharamiya* se rapproche des haramiyides du Trias ou des multituberculés. Cela soulève la question de savoir si *Arboroharamiya* appartient bien au même groupe que les haramiyides du Trias (voir Chapitre 7). Cette analyse exclut les allothères du clade Mammalia à la différence des précédentes hypothèses phylogénétiques.

Les résultats de cette analyse cladistique concernant les allothères peuvent être relativisés en raison de deux points importants. Premièrement, les Tritylodontidae sont absents de la matrice, or il s'agit d'un grand groupe proche des mammaliaformes et dont la morphologie des molaires est proche des haramiyides et des multituberculés. Deuxièmement, comme il a été présenté dans la sélection des caractères, les allothères ont été codés dans cette matrice en suivant certaines hypothèses d'homologie, parmi d'autres possibles. Ces hypothèses ne font l'objet d'aucun consensus et les alternatives devront être testées.

10.4.3.5. Autres clades notables

Si les différents groupes qui viennent d'être discutés sont la cible principale de cette étude cladistique, la matrice analysée contient des représentants d'autres groupes qui permettent aussi un test de la matrice.

Ainsi que noté dans la discussion sur *Woutersia* et *Delsatia*, le clade Mammalia, qui est défini par les groupes actuels, est retrouvé avec une relative constance dans nos analyses. Dans ces topologies, ce clade est divisé en deux avec d'un côté *Shuotherium* en groupe-frère des Australosphenida *Ambondro* et *Asfaltomylos* et de l'autre côté *Zhangheotherium* en

groupe-frère des Cladotheria *Dryolestes* et *Amphitherium*. On pourrait critiquer le fait de parler directement du clade Mammalia en l'absence d'aucun représentant actuel, ou même cénozoïque, dans la matrice pour le reconnaître. L'hypothèse ici formulée est que les relations des taxons suscités avec d'une part les monotrèmes et d'autre part les thériens, telles qu'elles sont présentées dans d'autres études (*e.g.*, Luo, 2007), sont fiables. Cette analyse diffère néanmoins des études précédentes par l'enracinement hors du clade Mammalia des eutriconodontes (relations aussi mises en avant par Rougier *et al.* (2012)) et des multituberculés.

Les clades Multituberculata, Docodonta et Eutriconodonta sont eux aussi reconnus dans les différentes topologies bien qu'avec des fréquences variables. Cela a été discuté pour les Multituberculata et Docodonta dans les paragraphes précédents. Le clade Eutriconodonta n'est reconnu que dans le cadre de la matrice « totale » avec « Sinoconodon » (Figs. 10.3B, 10.5B). La topologie interne de ces clades ne peut être abordée, chacun n'étant représenté que par deux taxons.

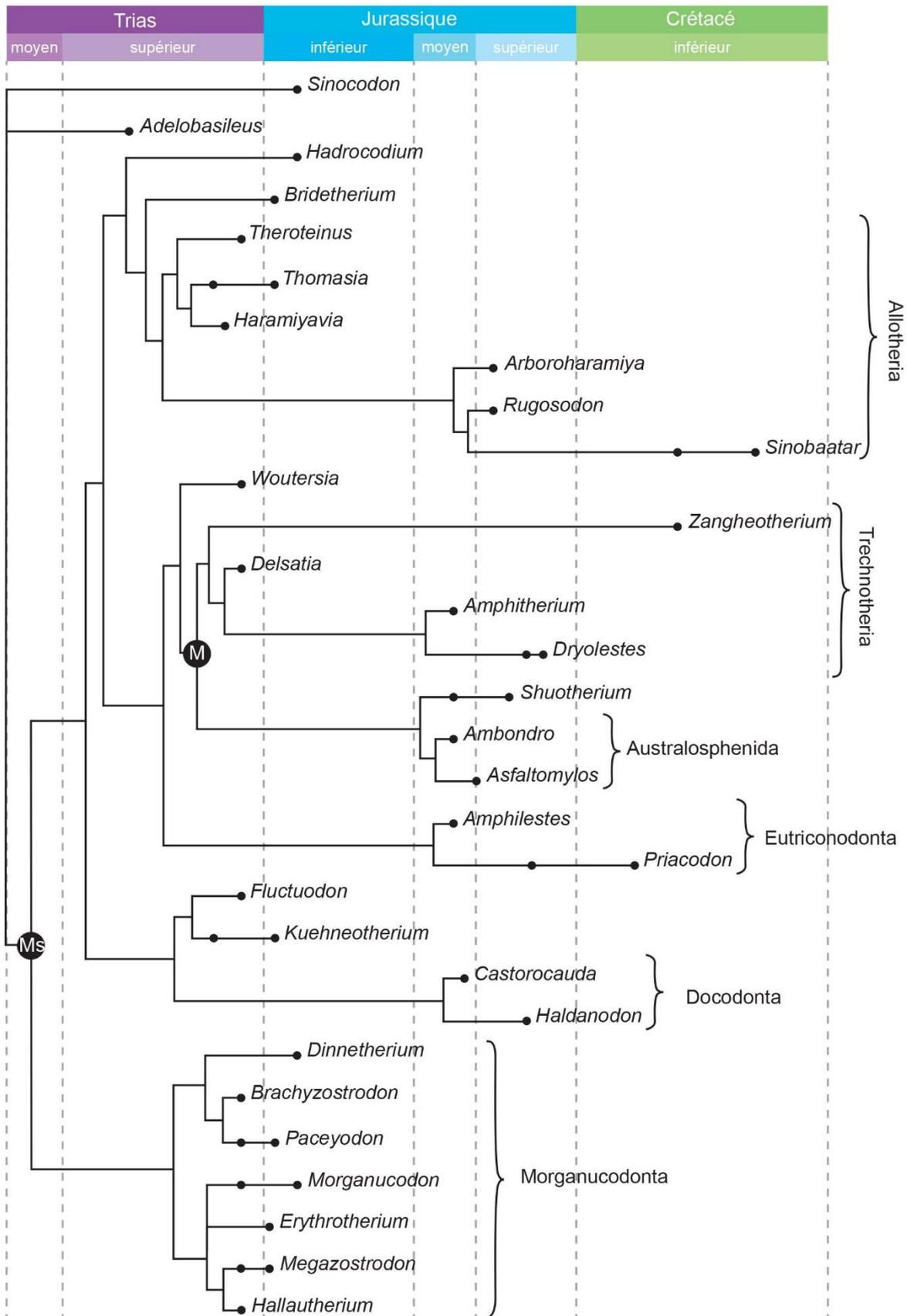
Un autre point important concerne les relations entre les grands groupes représentés dans cette matrice. Cependant, ces groupes ne sont pas toujours retrouvés (*supra*) et leurs relations restent mal résolues. En effet, plusieurs topologies insèrent ces groupes dans des polytomies plus ou moins importantes (Figs. 10.2B, 10.3B, 10.5B).

10.5. Conclusions

Bien que préliminaire, cette première étude cladistique des mammaliaformes du Trias supérieur aboutit à plusieurs résultats intéressants qui sont illustrés par la figure 10.6. Premièrement, la matrice livre des arbres relativement stables. En effet, malgré les multiples variations testées du point de vue de la composition de la matrice et du comportement des caractères, les topologies obtenues diffèrent essentiellement par l'importance des polytomies dans les consensus stricts. Deuxièmement, les arbres obtenus sont relativement proches des phylogénies consensuelles de plusieurs grands clades bien reconnus, mais ils apportent aussi une nouvelle lumière sur quelques points importants tels que la définition et l'homogénéité de l'ordre des morganucodontes et la réévaluation du clade Mammalia. Troisièmement, elle a permis un premier retour aux caractères important pour la compréhension de l'évolution des mammaliaformes.

(Page suivante) **Figure 10. 6.** Arbre phylogénétique basé sur le consensus strict de la matrice « totale » en « minMorg » avec « *Sinoconodon* » et les caractères ordonnés. Ms, Mammaliaformes ; M, Mammalia.

10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques



10. Première étude cladistique des mammaliaformes triasiques

L'étude doit être étendue et affinée sur plusieurs points. D'abord, l'échantillonnage taxonomique doit être complété et plusieurs questions encore ouvertes sur les caractères (*e.g.*, hypothèses d'homologie, définition des états,...) doivent être examinées plus avant. Ensuite, le retour aux caractères doit être complété afin de permettre d'une part une réévaluation des caractères et d'autre part une discussion approfondie des relations phylogénétiques reconnues. Enfin, la matrice peut encore être amendée sur plusieurs points. Par exemple, un nombre relativement élevé de caractères est utilisé pour décrire la disposition relative de trois cuspidés, ce qui peut mener à une surpondération mal connue dans l'analyse.

10.6. Extended abstract

Introduction

This cladistic analysis is the first focusing on the Triassic mammaliaformes. It addresses several questions raised in previous phylogenetic analyses and in the previous chapters. However, the study remains preliminary in a number of ways, with several questions that need to be further investigated and developed.

Presentation of the matrix and cladistics analysis

The analysed matrix includes a large number of Triassic mammaliaformes, and several out-groups and representatives of major Jurassic mammaliaforms groups (Tab. 10.1). A list of 74 characters of molariforms was made after revision of previously published characters (Tab. 10.2). The hypotheses of primary homology of these characters were examined and reformulated (Fig. 10.1). Other characters of the dentition, and cranial and postcranial anatomy were selected from Yuan *et al.* (2013), without modification.

The matrix was analysed following different ways: (i) only characters of molariforms or all characters; (ii) different combinations of out-groups; (iii) ordered or unordered characters; (iv) different combinations of in-group taxa (removal of some taxa).

Results and discussion

In summary, the topology of the resulting trees from the different analyses is relatively stable (Figs. 10.2-5). The main differences are in the degree of resolution. Even if results are preliminary, several interesting points on the taxa studied in this thesis can be discussed.

Morganucodonta is the least constant group. Morganucodonts form a clade in very few analyses (Fig. 10.3B). In other analyses, morganucodonts are rooted relatively close to each other, but in a paraphyletic groups. Moreover, in all analyses, some taxa considered as morganucodonts do not have close position to other morganucodonts. This result indicates the need for an exhaustive revision of morganucodonts. When present, the clade Morganucodonta is supported by two unambiguous unique synapomorphies: the medial division of the lingual cingulum on lower molariforms and the presence of the transversal mesial cingulum on upper molariforms.

Kuehneotheriidae forms usually a clade (Figs. 10.2B, 10.3A-B, 10.4B). Surprisingly, they are often sister-group of Docodonta (even when Kuehneotheriidae do not form a clade, one of

them is close to Docodonta). Several characters can be synapomorphies of the clade Kuehneotheriidae or of the clade (Kuehneotheriidae, Docodonta): mesiolabial orientation of the mesial crest of the cusp 3, labial flank of the cusp *I* more convex than labial flank of cusps *II* and *III*, mesio-mesiolingual orientation of the mesial crest of the cusp *III*, and mesial lingual cingulum of the upper molariforms concave in occlusal view.

Delsatia is systematically rooted within Trechnotheria, while *Woutersia* is either sister-group of the clade (*Shuotherium*, Australosphenida) (Figs. 10.2B, 10.3B) or sister-group of the clade Mammalia (Figs. 10.4B, 10.5B). The position of *Delsatia* is sometimes supported by the absence of labiolingual compression of cusps on upper molariforms and the absence of labial cingulum on upper molariforms. The position of *Woutersia* is sometimes supported by cusps 2 and 3 subequal in size in first lower molariform, cusp *II* more labial than cusp *III*, and absence of cusp *VI*; or by cusp 2 mesio-mesiolingual to cusp *I* and linguo-distolingual orientation of the distal crest of the cusp 2.

The clade Allotheria is present in all topologies. It is also true for the clade (*Thomasia*, *Haramiyavia*). The clade Multituberculata is almost systematically present, with two exceptions (Figs. 10.2A, 10.3A). The clade Haramiyida is present in two topologies (Figs. 10.4A, 10.5A), while *Arboroharamiya* is the sister-group of Allotheria in two other topologies (Figs. 10.2B, 10.3B). Moreover, the clade Allotheria is always rooted outside the clade Mammalia. Because of the number of taxa and resulting topologies, synapomorphies are much more variable than for other groups.

Although somewhat preliminary, these results shed some new lights on the early evolution of mammaliaforms. The most striking points are the rooting of two Triassic taxa inside the clade Mammalia, indicating an origin of this group during the Upper Triassic, and the consistent presence of the clade Allotheria.

Partie IV

Conclusion et perspectives

IV. Conclusions et perspectives

Le gisement de Saint-Nicolas-de-Port a livré une faune de mammaliaformes du Trias supérieur exceptionnelle tant dans l'abondance du matériel, qui comprend un millier de dents isolées, que dans sa diversité, avec une dizaine d'espèces précédemment décrites représentant la totalité des grands groupes connus à cette époque (morganucodontes, « symmétrodontes » et haramiyides).

Cette thèse fait la description détaillée de 463 dents molariformes. Un grand nombre de dents incisiformes, caniniformes et prémolariformes restent inédites. Ces descriptions ont permis la révision des taxons déjà décrits à Saint-Nicolas-de-Port, l'identification de 3 espèces décrites dans d'autres sites et l'érection de 6 nouvelles espèces. La faune de Saint-Nicolas-de-Port comprend désormais un minimum de 19 espèces, listées ci-dessous :

Ordre Morganucodonta

Famille Morganucodontidae

Morganucodon peyeri

Famille *incertae sedis*

Megazostrodon chenali sp. nov.

Brachyzostrodon coupatezi

Brachyzostrodon cf. *coupatezi*

Brachyzostrodon maior

Brachyzostrodon cf. *maior*

Rosierodon anceps gen. et sp. nov.

Paceyodon davidi

Paikasigudodon cf. *yadagirii*

Morganucodonta indet. 1

Morganucodonta indet. 2

Ordre Haramiyida

Famille Haramiyidae

Thomasia antiqua

?*Thomasia* sp.

Famille Theroteinidae

Theroteinus nikolai

Theroteinus n. sp.

Ordre *incertae sedis*

Famille Kuehneotheriidae

IV. Conclusions et perspectives

Kuehneotherium oligokonos sp. nov.

Kuehneotherium cf. *oligokonos* sp. nov.

Kuehneotherium stanislavi sp. nov.

Kuehneotherium cf. *stanislavi* sp. nov.

Fluctuodon necmergo gen. et sp. nov.

Famille Woutersiidae

Woutersia mirabilis

Woutersia butleri

Famille *incertae sedis*

Delsatia rhupotopi

L'étude systématique montre la nécessité d'une révision des diagnoses des familles de morganucodontes et, pour cela, d'une réévaluation de l'ensemble des morganucodontes dans un cadre phylogénétique. Ceci inclut la révision du genre *Morganucodon* et de ses différentes espèces. Cette étude confirme que les formes symmétrodontes ne peuvent pas être réunies dans un même taxon. Elle remet en cause la systématique actuelle des haramiyides, en particulier les diagnoses des espèces de *Thomasia* qui ne fonctionnent pas avec le matériel de Saint-Nicolas-de-Port, bien qu'en partie basées sur ce même matériel. Cela implique une révision d'ensemble des fossiles attribués à *Thomasia*, mais aussi une comparaison détaillée entre haramiyides du Trias et du Jurassique pour tester leur appartenance au même groupe.

Cette thèse fait la première analyse phylogénétique des mammaliaformes triasiques. La matrice analysée intègre de nouveaux caractères et des caractères issus de matrices précédentes plus ou moins modifiés sur la base des résultats de l'étude morphologique. Bien que préliminaire, l'analyse livre plusieurs résultats intéressants. D'abord, elle confirme le problème de définition des morganucodontes dont les genres présents ne se regroupent pas dans un clade. Ensuite, elle place les Kuehneotheriidae en groupe-frère des docodontes et les genres *Woutersia* et *Delsatia* à l'intérieur du clade Mammalia. Enfin, les haramiyides sont groupés avec les multituberculés dans un clade Allotheria, en-dehors du clade Mammalia, mais les relations entre les haramiyides sont instables. Cette analyse, qui reste à développer, montre l'intérêt des taxons du Trias supérieur et ouvre la voie à une réévaluation nécessaire des caractères phylogénétiques à la base de l'arbre des mammaliaformes.

Par le grand nombre de spécimens et de taxons décrits, Saint-Nicolas-de-Port fait figure de « Konzentrat-Lagerstätte » en comparaison des autres localités du Trias supérieur (essentiellement européennes), dont aucune n'a livré plus de 55 spécimens. Cette particularité rend la comparaison des gisements délicate. La taphonomie différente des localités du

IV. Conclusions et perspectives

Jurassique inférieur biaise également leurs comparaisons. Il est cependant possible de proposer des interprétations sur les premières faunes mammaliennes et leur évolution.

La grande majorité des gisements du Trias datent du Rhétien. Une lecture directe des collections issues de ces gisements montre des variations dans les abondances relatives des principaux groupes. Une correction par le nombre moyen de molariformes dans la série dentaire montre qu'au contraire tous les gisements présentent la même structure avec des formes allothères sensiblement plus nombreuses ou aussi abondantes que les formes triconodontes, tandis que les formes symmétrodontes sont les moins représentées. Sur l'ensemble de ces gisements, les morganucodontes sont les plus diversifiés avec un minimum de 10 espèces, loin devant les kuehneotheriidés représentés par 6 espèces, les haramiyides représentés par un minimum de 4 espèces et la poignée d'autres espèces dispersées dans des groupes plus restreints.

Si les faunes du Rhétien montrent une structure relativement constante, cela n'implique pas qu'elles forment un ensemble homogène. La distribution des différentes espèces du genre *Kuehneotherium* indique la possibilité d'un provincialisme avec deux assemblages spécifiques de part et d'autre du massif Londres-Brabant.

A l'exception de deux sites, au Texas et en Inde, la totalité des fossiles de mammaliaformes du Trias supérieur viennent d'Europe centrale, de Grande Bretagne et de la côte est du Groenland, autrement dit de la côte ouest de la Téthys. Différents biais taphonomiques peuvent être invoqués pour expliquer ce registre fossile, mais si on l'accepte comme reflétant effectivement la distribution des mammaliaformes de l'époque, il indique que cette zone géographique a été le centre de la diversification initiale des mammaliaformes d'où ils se sont ensuite dispersés pour acquérir la distribution pangéenne qu'on leur connaît au Jurassique inférieur.

Le simple décompte des genres de mammaliaformes de part et d'autre de la limite Trias-Jurassique donne l'image d'une importante crise d'extinction pour le groupe avec la disparition de 11 genres sur les 18 décrits. Il faut cependant noter que la très grande majorité des genres connus dans plusieurs gisements passent la limite. Les deux exceptions sont *Woutersia* connus dans deux localités voisines et *Hallautherium* connu en Suisse et en Pologne. L'hypothèse favorisée ici est que les différences taphonomiques entre les gisements du Trias supérieur et du Jurassique inférieur expliquent l'essentiel des différences dans les assemblages fauniques et donc que les événements de la limite Trias-Jurassique n'ont pas entraîné un épisode d'extinction massive pour les mammaliaformes. Une observation à l'appui de cette interprétation est que les rares sites présentant des contextes taphonomiques

IV. Conclusions et perspectives

similaires, et qui sont aussi très proches géographiquement, (Trias d'Angleterre et Jurassique du Pays de Galles) présentent des assemblages très proches. Par contre, les événements de la limite Trias-Jurassique pourraient avoir eu un rôle moteur dans la vague de dispersion observée dès la base du Jurassique inférieur.

Concernant la répartition stratigraphique des fossiles de mammaliaformes, les registres fossiles des trois étages du Trias supérieur apparaissent très différents. Le Carnien n'a livré que trois fossiles qui ont été interprétés comme appartenant à des taxons mammaliens. Le Norien a livré une poignée d'espèces qui représentent les trois grandes morphologies dentaires connues des premiers mammaliaformes (triconodontes, symmétrodontes et allothères). Le Rhétien a livré un grand nombre d'espèces représentant les trois mêmes morphologies, bien qu'avec quelques variations entre certaines familles. Le patron qui peut être dégagé de ce registre fossile présente trois temps: (1) apparition, (2) mise en place de plusieurs modèles morpho-fonctionnels et (3) diversification de chacun des modèles. Ce patron est connu sous le nom de « Early High Disparity » (« grande disparité précoce »), décrit en premier par Gould (1989). Pour expliquer ce patron, Gould (1989) (voir aussi Hughes *et al.*, 2013 et références citées) a proposé le modèle « empty ecospace » (« espace écologique vide », « tonneau écologique » dans la version française du livre de Gould (1989)) qui prévoit qu'un clade se diversifiera, morphologiquement et taxonomiquement, plus rapidement si il colonise un nouvel environnement. L'accès à ce nouvel environnement peut s'expliquer par la disparition des occupants précédents qui a libéré l'espace ou par l'acquisition d'une « adaptation-clé » qui a ouvert l'accès à un nouvel espace. Si on se fie au registre fossile, le moteur initial de l'apparition et de la diversification initiale des mammaliaformes serait donc à rechercher soit dans une crise de la biodiversité qui serait survenue au début du Trias supérieur, soit dans l'acquisition d'un ou plusieurs caractères morphologiques clefs ayant donné aux premiers mammaliaformes un avantage écologique.

Les différentes hypothèses proposées ici pourront être testées à travers la réalisation de plusieurs projets :

- La description de nouveau matériel dans le Trias supérieur et le Jurassique inférieur permettra d'étendre les comparaisons. De nouvelles campagnes de fouilles ont livré leurs premiers résultats avec de nouveaux gisements dans l'est de la France, en Pologne (Świło *et al.*, 2014) et au Groenland (Niedźwiedzki, pers. com.).

- Parmi les révisions systématiques proposées plus haut, deux sont particulièrement importantes. L'ensemble du matériel rapporté à *Morganucodon* doit être redécrit pour redéfinir le genre et ses espèces. Ce travail sera la pierre angulaire d'une révision d'ensemble

IV. Conclusions et perspectives

des Morganucodonta. La même étude doit être réalisée sur *Thomasia*. La comparaison des haramiyides du Trais supérieur avec les haramiyides du Jurassique moyen et supérieur doit permettre de clarifier les relations entre ces deux groupes et avec les multituberculés. Ce travail s'appuiera entre autres sur l'étude morpho-fonctionnelle présentée ci-après et sur la description détaillée des individus découverts en Chine pour le pattern de la série dentaire et les variations ontogénétiques et individuelles.

- La matrice phylogénétique proposée ici doit être développée sur plusieurs aspects : (i) compléter l'échantillonnage taxonomique en ajoutant les taxons manquants ici et en rediscutant la question de l'extra-groupe, (ii) poursuivre la redéfinition des caractères phylogénétiques, (iii) adapter l'échantillonnage taxonomique au rang spécifique suite aux révisions systématiques, et (iv) tester les hypothèses d'homologie alternatives.

- Dans la suite des descriptions morphologiques de ce travail, une étude morpho-fonctionnelle de la dentition des premiers mammaliaformes doit permettre une caractérisation de leur patron occlusal, leurs fonctions et mouvements de mastication, et leur régime alimentaire. Cette étude se basera sur l'emploi du logiciel OFA qui permet de simuler la dynamique de la mastication et des contacts occlusaux en 3D. Elle se développera sur deux volets. D'une part, les traces d'usure décrites en détail ici chez les mammaliaformes de Saint-Nicolas-de-Port serviront de base à une étude à l'échelle de la population qui mettra en perspective les différences taxonomiques par la description des variations ontogénétiques et individuelles. D'autre part, l'étude d'individus présentant des séries dentaires inférieures et supérieures permettra de décrire le fonctionnement de la mâchoire dans son ensemble avec plus de précision que ne le peuvent des dents isolées. Le matériel intéressant pour cette étude comprend des spécimens de *Morganucodon*, les deux crânes de *Megazostrodon* et les holotypes de *Dinnetherium*, *Erythrotherium* et *Haramiyavia*.

- Enfin, une comparaison poussée des mammaliaformes avec leurs proches cousins cynodontes, dans un cadre phylogénétique adéquat, permettra de mieux comprendre le tempo de l'apparition des mammaliaformes et de mettre en lumière les caractères de leur morphotype ancestral.

Bibliographie

- Abdala F & Giannini NP** (2003) Chiniquodontid cynodonts: systematic and morphometric considerations, *Palaeontology*, **45** (6) : 1151-1170.
- Al Khatib R** (1976) *Le Rhétien de la bordure orientale du Bassin de Paris et le « Calcaire à Gryphées » de la région de Nancy*, PhD thesis, Université de Nancy I, Nancy, 278 pp.
- Ameghino F** (1891) Nuevos restos demamíferos fósiles descubiertos por Carlos Ameghino en el Eoceno inferior de la Patagonia austral. Especies nuevas, adiciones y correcciones, *Revista argentina de historia natural*, **1** :289–328.
- Anantharaman S, Wilson GP, Das Sarma DC & Clemens WA** (2006) A possible Late Cretaceous “Haramiyidan” from India, *Journal of Vertebrate Paleontology*, **26** (2) : 488-490.
- Anderson PSL, Gill PG & Rayfield EJ** (2011) Modeling the effects of cingula structure on strain patterns and potential fracture in tooth enamel, *Journal of Morphology*, **272** (1) : 50-65.
- Averianov AO** (2002) Early Cretaceous “symmetrodont” mammal *Gobiotheriodon* from Mongolia and the classification of “Symmetrodonta”, *Acta Palaeontologica Polonica*, **47** (4) : 705-716.
- Averianov AO, Lopatin AV & Krasnolutskii SA** (2011) The first Haramiyid (Mammalia, Allotheria) from the Jurassic of Russia, *Doklady Biological Sciences*, **437** (3) : 103-106.
- Averianov AO, Martin T & Lopatin AV** (2013) A new phylogeny for basal Trechnotheria and Cladotheria and affinities of South American endemic Late Cretaceous mammals, *Naturwissenschaften*, **100** (4) : 311-326.
- Averianov AO, Lopatin AV, Krasnolutskii SA & Ivantsov SV** (2010) New docodontans from the Middle Jurassic of Siberia and reanalysis of Docodonta interrelationships, *Proceedings of the Zoological Institute*, **314** : 121-148.
- Benton MJ** (1994) Late Triassic to Middle Jurassic extinctions among continental tetrapods: testing the pattern, 366-397 In : Fraser NC & Sues H-D (eds) *In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods*, Cambridge University Press, Cambridge.

- Bi S, Wang Y, Guan J, Sheng X & Meng J** (2014) Three new Jurassic euharamiyidan species reinforce early divergence of mammals, *Nature*, **514** (7524), 579-584.
- Blakey R** (2013) *Coloradeau Plateau Geosystems Inc.*. Updated at: <http://cpgeosystems.com/index.html>, accessed 22 July 2013.
- Bonaparte JF** (1990) New Late Cretaceous mammals from the Los Alamos Formation, northern Patagonia, *National Geographic Research*, **6** : 63–93.
- Bonaparte JF, Martinelli AG & Schultz CL** (2005) New information on *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Cynodontia, Probainognathia) from the Late Triassic of southern Brazil, *Revista Brasileira de Paleontologia*, **8** (1) : 25-46.
- Bonaparte JF, Martinelli AG, Schultz CL & Rubert R** (2003) The sister-group of mammals: small cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil, *Revista Brasileira de Paleontologia*, **5** (1) : 5-27.
- Bordy EM, Hancox PJ & Rubidge BS** (2004) Provenance study of the Late Triassic - Early Jurassic Elliot Formation, main Karoo Basin, South Africa, *South African Journal of geology*, **107** (4) : 587-602.
- Broderip WJ** (1828) Observations on the jaw fossil mammiferous animal found in the Stonefield Slate, *Zoological Journal of London*, **3** : 408-412.
- Buffetaut E & Wouters G** (1986) Amphibian and reptile remains from the Upper Triassic of Saint-Nicolas-de-Port (Eastern France) and their biostratigraphic significance, *Modern Geology*, **10** : 133-145.
- Butler PM** (1939) Studies of the mammalian dentition – Differentiation of the postcanine dentition, *Proceedings of the Zoological Society of London*, **B109** (1) : 1-36.
- Butler PM** (1997) An alternative hypothesis on the origin of docodont molar teeth, *Journal of Vertebrate Paleontology*, **17** (2) : 435-439.
- Butler PM** (2000) Review of the early allotherian mammals, *Acta Palaeontologica Polonica*, **45** (4) : 317-342.
- Butler PM & Clemens WA** (2001) Dental morphology of the Jurassic holotherian mammal *Amphitherium*, with a discussion of the evolution of mammalian post-canine dental formulae, *Palaeontology*, **44** (1) : 1-20.

phylo

- Butler PM & Hooker JJ** (2005) New teeth of allotherian mammals from the English Bathonian, including the earliest multituberculates, *Acta Palaeontologica Polonica*, **50** (2) : 185-207.
- Butler PM & MacIntyre GT** (1994) Review of the British Haramiyidae (?Mammalia, Allotheria), their molar occlusion and relationships, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, series B*, **345** (1314) : 433-458.
- Butler PM, Sigogneau-Russell D & Ensom PC** (2012) Possible persistence of the morganucodontans in the Lower Cretaceous Purbeck Limestone Group (Dorset, England), *Cretaceous Research*, **33** (1) : 135-145.
- Chow M & Rich THV** (1982) *Shuotherium dongi*, n. gen. and sp., a therian with pseudo-tribosphenic molars from the Jurassic of Sichuan, China, *Australian Mammalogy*, **5** : 127-142.
- Cifelli RL & Madsen SK** (1999) Spalacotheriid symmetrodonts (Mammalia) from the medial Cretaceous (Upper Albian or Lower Cenomanian) Mussentuchit local fauna, Cedar Mountain Formation, Utah, USA, *Geodiversitas*, **21** (2) : 167-214.
- Clemens WA** (1979) A problem in morganucodontid taxonomy, *Zoological Journal of the Linnean Society*, **66** (1) : 1-14
- Clemens WA** (1980) Rhaeto-Liassic mammals from Switzerland and West Germany, *Zitteliana*, **5** : 51-92.
- Clemens WA** (1980) New morganucodontans from an Early Jurassic fissure filling in Wales (United Kingdom), *Palaeontology*, **54** (5) : 1139-1156.
- Clemens WA** (2007) Early Jurassic allotherians from South Wales (United Kingdom), *Fossil Record*, **10** (1) : 50-59.
- Clemens WA** (2011) New morganucodontans from an Early Jurassic fissure filling in Wales (United Kingdom), *Palaeontology*, **54** (5) : 1139-1156.
- Clemens WA & Lillegraven JA** (1986) New Late Cretaceous, North American advanced therian mammals that fit neither the marsupial nor eutherian molds, *Contribution to Geology, University of Wyoming, Special Paper*, **3** : 55-85.

- Clemens WA & Martin T** (2014) Review of the non-tritylodontid synapsids from bone beds in the Rhaetic Sandstone, southern Germany, *Paläontologische Zeitschrift*, **88** (4) : 461-479.
- Clemens WA, Mills JRE** (1971) Review of *Peramus tenuirostris* Owen (Eupantotheria, Mammalia). *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology*, **20** (3) : 89-113
- Clemens WA, Lillegraven JA, Lindsay EH & Simpson GG** (1979) Where, when, and what: a survey of known Mesozoic mammal distribution, 7-58 In : Lillegraven JA, Kielan-Jaworowska Z & Clemens WA (eds) *Mesozoic Mammals: The first Two-thirds of Mammalian History*, University of California Press, Berkeley.
- Corroy G** (1928) Les vertébrés du Trias de Lorraine et le Trias lorrain, *Annales de Paléontologie*, **17** : 11-56.
- Crompton AW** (1964) A preliminary description of a new mammal from the Upper Triassic of South Africa, *Proceedings of the Zoological Society of London*, **142** (3) : 441-452.
- Crompton AW** (1971) The origin of the tribosphenic molar, 65-87 In : Kermack DM & Kermack KA (eds) Early Mammals, *Zoological Journal of the Linnean Society*, **50** (Supp. 1).
- Crompton AW** (1974) The dentitions and relationships of Southern African Triassic mammals, *Erythrotherium parringtoni* and *Megazostrodon rudnerae*, *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology*, **24** (7) : 397-437.
- Crompton AW & Jenkins Jr FA** (1967) American Jurassic symmetrodonts and Rhaetic "pantotheres", *Science*, **155** (3765) : 1006-1009.
- Crompton AW & Jenkins Jr FA** (1968) Molar occlusion in Late Triassic mammals, *Biological Reviews*, **43** : 427-458.
- Crompton AW & Luo Z-X** (1993) Relationships of the Liassic Mammals *Sinoconodon*, *Morganucodon oehleri* and *Dinnetherium*, 31-44 In : SZalay FS, Novacek MJ & McKenna MC (eds) *Mammal Phylogeny: Mesozoic Differentiation, Multituberculates, Monotremes, Early Therians and Marsupials*, Springer-Verlag, New York City.
- Cope ED** (1884) The Tertiary Marsupialia, *The American Naturalist*, **18** : 686-697.

- Cuny G** (1993a) Discovery of mammals in the Upper Triassic of the Jura, 95-99 In : Lucas SG & Morales M (eds) *The nonmarine Triassic, New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, **3**.
- Cuny G** (1993b) *Evolution des faunes de vertébrés à la limite Trias-Jurassique en France et au Luxembourg: implications à l'Europe occidentale*, PhD thesis, Université Pierre et Marie Curie, Paris, 234 pp.
- Cuny G** (1995) Evolution des faunes de vertébrés à la limite Trias-Jurassique: apport de la Lorraine, *Bulletin de la Société Belge de Géologie*, **104** (1-2) : 55-65.
- Cuny G, Godefroit P & Martin M** (1995) Micro-restes de vertébrés dans le Trias supérieur du Rinkeberg (Medernach, G-D Luxembourg), *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **196** (1) : 45-67.
- Darwin CR** (1859) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*, John Murray, London, 502 pp.
- Datta PM** (1981) The first Jurassic Mammal from India, *Zoological Journal of the Linnean Society*, **73** (4) : 307-312.
- Datta PM** (2005) Earliest mammal with transversely expanded upper molar from the Late Triassic (Carnian) Tiki Formation, South Rewa Gondwana Basin, India, *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25** (1) : 200-207.
- Datta PM & Das DP** (1996) Discovery of the oldest fossil mammal from India, *India Minerals*, **50** : 217-222.
- Datta PM & Das DP** (2001) *Indozostrodon simpsoni*, gen. et sp. nov., an Early Jurassic megazostrodonid mammal from India, *Journal of Vertebrate Paleontology*, **21** (3) : 528-534.
- Datta PM, Yadagiri P & Jagannatha Rao BR** (1978) Discovery of Early Jurassic micromammals from Upper Gondwana sequence of Pranhitai Godavari Valley, India, *Journal of the Geological Society of India*, **19** : 64-68.
- Dawkins WB** (1864) On the Rhaetics Beds and White Lias of Western and Central Somerset; and on the discovery of a new fossil mammal in the Grey Marlstones beneath the Bone-Bed, *The Quarterly Journal of the Geological Society of London*, **20** : 396-412.

- Delsate D** (1994) Première dent de mammifère (*Thomasia*, Haramiyidae) du gisement d'Attert (Rhétien, Belgique), *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, sciences de la Terre*, **64** : 219-223.
- Delsate D** (1995) Une nouvelle dent d'Haramiyidae (*Thomasia woutersi* Butler & Macintyre 1994, Mammalia; Allotheria) du Rhétien d'Habay-la-Vieille (Lorraine belge), *Bulletin de la Société belge de Géologie*, **104** (1-2) : 23-34.
- Deutsche Stratigraphische Kommission, ed.** (2005) Stratigraphie von Deutschland. IV-Keuper, *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **253** : 1-293.
- Duffin CJ** (1993) Late Triassic sharks teeth (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from Saint-Nicolas-de-Port (north-east France), 7-32 In : Herman H & van Waes H (eds) Elasmobranches et Stratigraphie, *Belgian Geological Survey. Professional Paper*, **264**.
- Duffin CJ & Delsate D** (1993) The age of the Upper Triassic vertebrate fauna from Attert (Province of Luxembourg, Belgium), 33-44 In : Herman H & van Waes H (eds) Elasmobranches et Stratigraphie, *Belgian Geological Survey. Professional Paper*, **264**.
- Evans SE & Kermack KA** (1994) Assemblages of small tetrapods from the Early Jurassic of Britain, 271-283 In : Fraser NC & Sues H-D (eds) *In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Fischer J, Voigt S, Franz M, Schneider JW, Joachimski MM, Tichomirova M, Götze J & Furrer H** (2012) Palaeoenvironments of the Late Triassic Rhaetian Sea: Implications from oxygen and strontium isotopes of hybodont shark teeth, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **353-355** : 60-72.
- Flynn JJ, Parrish JM, Rakotosamimanana B, Simpson WF & Wyss AR** (1999) A Middle Jurassic mammal from Madagascar, *Nature*, **401** (6748) : 57-60.
- Fox RC** (1985) Upper molar structure in the Late Cretaceous symmetrodont *Symmetrodontoides* Fox, and a classification of the Symmetrodonta (Mammalia), *Journal of Paleontology*, **59** (1) : 21-26.
- Frank RM, Sigogneau-Russell D & Voegel JC** (1984) Tooth ultrastructure of Late Triassic Haramiyidae, *Journal of Dental Research*, **63** (5) : 661-664.

- Fraser NC & Sues H-D** (1994) Comments on Benton's "Late Triassic to Middle Jurassic extinctions among continental tetrapods", 398-400 In : Fraser NC & Sues H-D (eds) *In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Fraser NC, Walkden GM & Stewart V** (1985) The first pre-Rhaetic therian mammal, *Nature*, **314** (6007) : 161-163.
- Freeman E** (1979) A Middle Jurassic mammal bed from Oxfordshire, *Palaeontology*, **22** (1) : 135-166.
- Geoffroy Saint Hilaire E** (1818) Philosophie anatomique des organes respiratoires sous le rapport de la détermination et de l'identité de leurs pièces osseuses, *Mémoires de l'Académie des Sciences de Paris*, Paris, 517 pp.
- Gill PG** (1974) Resorption of premolars in the early mammal *Kuehneotherium praecursoris*, *Archives of Oral Biology*, **19** : 327-328.
- Gill PG** (2004) *Kuehneotherium* from the Mesozoic fissure fillings of South Wales, PhD thesis, University of Bristol, Bristol, 165 pp.
- Gill PG, Purnell MA, Crumpton N, Brown KR, Gostling NJ, Stampanoni M & Rayfield EJ** (2014) Dietary specializations and diversity in feeding ecology of the earliest stem mammals, *Nature*, **512** (7514) : 303-305.
- Godefroit P** (1997) Reptilian, therapsid and mammalian teeth from the Upper Triassic from Varangéville (northeastern France), *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, **67** : 83-102.
- Godefroit P & Battail B** (1997) Late Triassic cynodonts from Saint-Nicolas-de-Port, *Geodiversitas*, **19** (3), 567-631.
- Godefroit P & Cuny G** (1997) Archosauriform teeth from the Upper Triassic of Saint-Nicolas-de-Port (Northeastern France), *Palaeovertebrata*, **26** : 1-34.
- Godefroit P & Sigogneau-Russell D** (1999) Kuehneotheriids from Saint-Nicolas-de-Port (Late Triassic of France), *Geologica Belgica*, **2** (3-4) : 181-196.
- Godefroit P, Cuny G, Delsate D & Roche M** (1998) Late Triassic vertebrates from Syren (Luxembourg), *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **210** (3) : 305-343.

- Goloboff P** (1999) *NONA (NO NAME)*, Version 2, published by the author, Tucumán, Argentina.
- Gould SJ** (1989) *Wonderful Life*, W. W. Norton & Co., New York City, 347 pp.
- Gow CE** (1986) A new skull of *Megazostrodon* (Mammalia, Triconodonta) from the Elliot Formation (Lower Jurassic) of southern Africa, *Palaeontologia Africana*, **26** (2) : 13-23.
- Hahn G** (1969) Beiträge zur Fauna der Grube Guimarota nr. 3. Die Multituberculata, *Palaeontographica, Abteilung A*, **133** : 1–100.
- Hahn G** (1973) Neue Zähne von Haramiyiden aus der Deutschen Ober-Trias und ihre Beziehungen zu den Multituberculaten, *Palaeontographica, Abteilung A*, **142** : 1-15.
- Hahn G & Hahn R** (2006) Evolutionary tendencies and systematic arrangement in the Haramiyida (Mammalia), *Geologica et Palaeontologica*, **40** : 173-193.
- Hahn G, Lepage J-C & Wouters G** (1987) Ein multituberculaten-zahn aus der Ober-Trias von Gaume (S-Belgien), *Bulletin de la Société belge de Géologie*, **96** (1) : 39-47.
- Hahn G, Sigogneau-Russell D & Godefroit P** (1991) New data on *Brachyostrodon* (Mammalia, Upper Triassic), *Geologica et Palaeontologica*, **25** : 237-249.
- Hahn G, Sigogneau-Russell D & Wouters G** (1989) New data on Theroteinidae: their relations with Paulchoffatiidae and Haramiyidae, *Geologica et Palaeontologica*, **23** : 205-215.
- Heinrich WD** (1999) First haramiyid (Mammalia, Allotheria) from the Mesozoic of Gondwana, *Mitteilungen des Museum für Naturkunde, Berlin, Geowissenschaften Reihe*, **2** : 159-170.
- Heinrich WD** (2001) New records of *Staffia aenigmatica* (Mammalia, Allotheria, Haramiyida) from the Upper Jurassic of Tendaguru in southeastern Tanzania, East Africa, *Mitteilungen des Museum für Naturkunde, Berlin, Geowissenschaften Reihe*, **4** : 239-255.
- Heinrich WD** (2004) *Allostaffia*, a new genus name for *Staffia* Heinrich, 1999 (Allotheria, Haramiyida) preoccupied by *Staffia* Schubert, 1911 (Protista, Foraminifera), *Fossil Record – Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde*, **7** : 153.

- Hilly J, Allouc J & Marchal C** (1977) Carte géologique de la France à 1/50 000: Bayon (feuille 268), *Bureau de Recherches Géologiques et Minières*, Orléans.
- Hopson JA** (1994) Synapsid evolution and the radiation of non-eutherian mammals, 190-219 In : Spencer RS (ed) *Major features of vertebrate evolution*, The Paleontological Society, Knoxville.
- Hopson JA** (1997) Is cusp C of the upper molars of *Kuehneotherium* with the metacone of *Peramus* and tribosphenic mammals?, *Journal of Vertebrate Paleontology*, **17** (Supp. 3) : 53A.
- Hopson JA & Crompton AW** (1969) Origin of mammals, 15-72 In : Dobzhansky T, Hecht MK & Steere WC (eds.) *Evolutionary Biology, Volume 3*, Appleton-Century-Crofts, New York City.
- Hu Y & Wang Y** (2002) *Sinobaatar* gen. nov.: First multituberculate from the Jehol Biota of Liaoning, Northeast China, *Chinese Science Bulletin*, **47** (11) : 933-939.
- Hu Y-M, Meng J & Clark JM** (2007) A new Late Jurassic docodont (Mammalia) from northeastern Xinjiang, China, *Vertebrata Palasiatica*, **45** (3) : 173-194.
- Hu Y-M, Wang Y-Q, Li C-K & Luo Z-X** (1998) Morphology of dentition and forelimb of *Zhangheotherium*, *Vertebrata Palasiatica*, **36** (2) : 102-125.
- Hu Y-M, Wang Y-Q, Luo Z-X & Li C-K** (1997) A new symmetrodont mammal from China and its implications for mammalian evolution, *Nature*, **390** (6656) : 137-142.
- Huene E von** (1933) Zur Kenntnis des württembergischen Rhätbonebeds mit Zahnfunden neuer Säuger and säugerähnlicher Reptilien, *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde Württemberg*. **84** : 65-128.
- Hughes M, Gerber S & Wills MA** (2013) Clades reach highest morphological disparity early in their evolution, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **110** (34) : 13875-13879.
- Jenkins Jr FA & Crompton AW** (1979) Triconodonta, 74-90 In : Lillegraven JA, Kielan-Jaworowska Z & Clemens WA (eds) *Mesozoic Mammals: The first Two-thirds of Mammalian History*, University of California Press, Berkeley.

- Jenkins Jr FA & Parrington FR** (1976) The postcranial skeletons of the Triassic mammals *Eozostrodon*, *Megazostrodon* and *Erythrotherium*, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, series B*, **273** (926) : 387-431.
- Jenkins Jr FA, Crompton AW & Downs WR** (1983) Mesozoic Mammals from Arizona: new evidence on mammalian evolution, *Science*, **222** (4629) : 1233-1235.
- Jenkins Jr FA, Gatesy SM, Shubin NH & Amaral WW** (1997) Haramiyids and Triassic mammalian evolution, *Nature*, **385** (6618) : 715-718.
- Jenkins Jr FA, Shubin NH, Amaral WW, Gatesy SM, Schaff CR, Clemmensen LB, Downs WR, Davidson AR, Bonde N & Osbaeck F** (1994) Late Triassic continental vertebrates and depositional environments of the Fleming Fjord Formation, Jameson Land, East Greenland, *Meddelelser om Grønland*, **32** : 3-25.
- Jernvall J** (2000) Linking development with generation of novelty in mammalian teeth, *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, **97** (6) : 2641-2645.
- Ji Q, Luo Z-X, Yuan C-X & Tabrum AR** (2006) A swimming mammaliaform from the Middle Jurassic and ecomorphological diversification of early mammals, *Science*, **311** (5764) : 1123-1127.
- Kermack KA** (1967) Molar evolution in Mesozoic mammals, *Journal of Dental Research*, **46** : 792-795.
- Kermarck KA & Musset F** (1958) The jaw articulation of the Docodonta and the classification of Mesozoic mammals, *Proceedings of the Royal Society of London B*, **149** (935) : 204-215.
- Kermarck KA & Musset F** (1959a) The first mammals, *Discovery*, **20** : 144-151.
- Kermarck KA & Musset F** (1959b) The jaw articulation in Mesozoic mammals, *XVth International Congress of Zoology, Sect. V* : 442-443.
- Kermack DM, Kermack KA & Musset F** (1968) The Welsh pantothere *Kuehneotherium praecursoris*, *Journal of the Linnean Society (Zoology)*, **47** (312) : 407-423.
- Kermack KA, Lees PM & Musset F** (1956) New Mesozoic mammals from South Wales, *Proceedings of the Geological Society of London*, **1533** : 31-32.

- Kermack KA, Lees PM & Musset F** (1965) *Aegialodon dawsoni*, a new trituberculosectorial tooth from the Lower Wealden, *Proceedings of the Royal Society of London B*, **162** (989) : 535-554.
- Kermack KA, Musset F & Rigney HW** (1973) The lower jaw of *Morganucodon*, *Zoological Journal of the Linnean Society*, **53** (2) : 87-175.
- Kermack KA, Musset F & Rigney HW** (1981) The skull of *Morganucodon*, *Zoological Journal of the Linnean Society*, **71** (1) : 1-158.
- Kermack KA, Kermack DM, Lees PM & Mills JRE** (1998) New multituberculate-like teeth from the Middle Jurassic of England, *Acta Palaeontologica Polonica*, **43** (4) : 581-606.
- Kermack KA, Lee AJ, Lees PM & Musset F** (1987) A new docodont from the Forest Marble, *Zoological Journal of the Linnean Society*, **89** (1) : 1-39.
- Kielan-Jaworowska Z** (1992) Interrelationships of Mesozoic mammals, *Historical Biology*, **6** : 185-202.
- Kielan-Jaworowska Z, Cifelli RL & Luo Z-X** (2004) *Mammals from the Age of dinosaurs: Origins, Evolution and Structure*, Columbia University Press, New York City, 630 pp.
- Koenigswald W von, Anders U, Engels S, Schultz JA & Kullmer O** (2013) Jaw movement in fossil mammals: analysis, description and visualization, *Paläontologische Zeitschrift*, **87** (1) : 141-159.
- Krause, DW, Hoffmann S, Wible JR, Kirk EC, Schultz JA, Koenigswald W von, Groenke JR, Rossie JB, O'Connor PM, Seiffert ER, Dumont ER, Holloway WL, Rogers RR, Rahantarisoa LJ, Kemp AD & Andriamialison H** (2014) First cranial remains of a gondwanatherian mammal reveal remarkable mosaicism, *Nature*, **515** (7528) : 512-517.
- Krause AH** (1917) Hexapodologische Notizen (IV:52-68), *Archiv für Naturgeschichte, Abteilung A*, **83** (6) : 49-55.
- Kretzoi M** (1960) Zur Benennung des ältesten Symmetrodonten, *Vertebrata Hungarici*, **2** : 307-309.

- Krusat G** (1991) Functional morphology of *Haldanodon expectatus* (Mammalia, Docodonta) from the Upper Jurassic of Portugal, 37-38 In: Kielan-Jaworowska Z, Heintz N & Nakrem HA (Eds), *Fifth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystem and Biota*, Contributions from the Paleontological Museum, University of Oslo, Oslo.
- Kühne WG** (1947) The geology of the fissure-filling “Holwell 2”; the age determination of the mammalian teeth therein; and a report on the technique employed when collecting the teeth of *Eozostrodon* and Microcleptidae, *Proceedings of the Zoological Society of London*, **116** (3-4) : 729-733.
- Kühne WG** (1949) On a triconodont tooth of a new pattern from a fissure-filling in South Glamorgan, *Proceedings of the Zoological Society of London*, **119** (2) : 345-350.
- Kühne WG** (1950) A symmetrodont tooth from the Rhaeto-Liassic, *Nature*, **166** (4225) : 696-697.
- Kühne WG** (1958) Rhaetische Triconodonten aus Glamorgan ihre Stellung zwischen den Klassen Reptilia und Mammalia und ihre Bedeutung für die Reichert’sche Theorie, *Paläontologische Zeitschrift*, **32** : 197-235.
- Kühne WG & Krusat G** (1972) Legalisierung des taxon *Haldanodon* (Mammalia, Docodonta), *Neues Jahrbuch für Geologie, Paläontologie und Mineralogie, Monatshefte*, **5** : 300–302.
- Kusuhashi N, Hu Y, Wang Y-Q, Setoguchi T & Matsuoka H** (2009) Two Eobaatarid (Multituberculata; Mammalia) genera from the Lower Cretaceous Shihai and Fuxin Formations, northeastern China, *Journal of Vertebrate Paleontology*, **29** (4) : 1264-1288.
- Laugier R** (1971) Le Lias inférieur et moyen du Nord Est de la France, *Sciences de la Terre, Mémoires*, **21** : 1-300.
- Levallois J** (1851) Aperçu de la constitution géologique du département de la Meurthe, *Annales des Mines*, **19** : 635-667.
- Levallois J** (1862) Aperçu de la constitution géologique du département de la Meurthe, *Mémoires de l’Académie Stanislas*, **1862** : 246-301.
- Lopatin AV & Averianov AO** (2005) A new docodont (Docodonta, Mammalia) from the Middle Jurassic of Siberia, *Doklady Biological Sciences*, **405** (2) : 434-436.

- Lucas SG & Hunt AP** (1990) The oldest mammal, *New Mexico Journal of Science*, **30** : 41-49.
- Lucas SG & Luo Z-X** (1993) *Adelobasileus* from the Upper Triassic of West Texas: The oldest mammal, *Journal of Vertebrate Paleontology*, **13** (3) : 309-334.
- Luo Z-X** (2007) Transformation and diversification in early mammal evolution, *Nature*, **450** (7172) : 1011-1019.
- Luo Z-X & Martin T** (2007) Analysis of molar structure and phylogeny of docodont genera, *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History*, **39** : 27-47.
- Luo Z-X & Wu X-C** (1994) The small tetrapods of the lower Lufeng Formation, Yunnan, China, 251-270 In : Fraser NC & Sues H-D (eds) *In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Luo Z-X, Cifelli RL & Kielan-Jaworowska Z** (2001) Dual origin of tribosphenic mammals, *Nature*, **409** (6816) : 53-57.
- Luo Z-X, Crompton AW & Sun A-L** (2001) A new mammaliaform from the Early Jurassic of China and evolution of mammalian characteristics, *Science*, **292** (5521) : 1535-1540.
- Luo Z-X, Kielan-Jaworowska Z & Cifelli RL** (2002) In quest for a phylogeny of Mesozoic mammals, *Acta Palaeontologica Polonica*, **47** (1) : 1-78.
- Luo Z-X, Kielan-Jaworowska Z & Cifelli RL** (2004) Evolution of dental replacement in mammals, *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History*, **36** : 159-175.
- Luo Z-X, Chen P, Li G & Chen M** (2007) A new eutriconodont mammal and evolutionary development in early mammals, *Nature*, **446** (7133) : 288-293.
- Luo Z-X, Yuan C-X, Meng Q-J & Ji Q** (2011) A Jurassic eutherian mammal and divergence of marsupials and placentals, *Nature*, **476** (7361) : 442-445.
- Luo Z-X, Meng Q-J, Qiang J, Di L, Zhang Y-G & Neander AI** (2015) Evolutionary development in basal mammaliaforms as revealed by a docodontan, *Science*, **347** (6223), 760-765.

- Luttrell PR** (1993) Basinwide sedimentation and the continuum of paleoflow in an ancient river system: Kayenta Formation (Lower Jurassic), central portion Colorado Plateau, 411-434 In : Fielding CR (ed) Current research in Fluvial Sedimentology, *Sedimentary Geology*, **85**.
- Marsh OC** (1879) Additional remains of Jurassic mammals, *American Journal of Science and Arts, series 3*, **18** : 215-216.
- Marsh OC** (1880) Notice of new Jurassic mammals representing two new orders, *American Journal of Science, series 3*, **20** : 235-239.
- Marsh OC** (1881) Notice of new Jurassic mammals Notice of new Jurassic mammals, *American Journal of Science, series 3*, **21** : 511-513.
- Marsh OC** (1887) American Jurassic mammals, *American Journal of Science, series 3*, **33** : 326-348.
- Martin M, Sigogneau-Russell D, Coupatez P & Wouters G** (1981) Les cératodontidés (Dipnoi) du Rhétien de Saint-Nicolas-de-Port (Meurthe-et-Moselle), *Géobios*, **14** (6) : 773-791.
- Martin T, Averianov AO & Pfretschner HU** (2010) Mammals from the Late Jurassic Qigu Formation in the Southern Junggar Basin, Xinjiang, Northwest China, *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, **90** (3) : 295-319.
- Martinelli AG & Bonaparte JF** (2011) Postcanine replacement in *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Cynodontia, Probainognathia) and its bearing in cynodont evolution, 176-186 In: Calvo J, Porfiri J, González Riga B & Dos Santos D (eds) *Dinosaurios y Paleontología desde América Latina. Anales del III Congreso Latinoamericano de Paleontología*, Editorial de la Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza.
- McKenna MC** (1975) Toward a phylogenetic classification of the Mammalia, 21-46 In : Luckett WP & Szalay FS (eds) *Phylogeny of the primates*, Plenum Press, New York City.
- McKenna MC & Bell SK** (1997) *Classification of mammals above the species level*, Columbia University Press, New York City, 631 pp.
- Meng J** (2014) Mesozoic mammals of China: implications for phylogeny and early evolution of mammals, *National Science Review*, **1** (4) : 521-542.

- Meng J, Bi S, Wang Y, Zheng X & Wang X** (2014) Dental and mandibular morphologies of *Arboroharamiya* (Haramiyida, Mammalia): a comparison with other haramiyidans and *Megaconus* and implications for mammalian evolution, *PloS One*, **9** (12) : e113847.
- Meng QJ, Ji Q, Zhang YG, Lui D, Grossnickle DM & Luo Z-X** (2015) An arboreal docodont from the Jurassic and mammaliaform ecological diversification, *Science*, **347** (6223) :764-768.
- Mills JRE** (1971) The dentition of *Morganucodon*, 29-63 In : Kermack DM & Kermack KA (eds) Early Mammals, *Zoological Journal of the Linnean Society*, **50** (Supp. 1).
- Mills JRE** (1984) The molar dentition of a Welsh pantothere, *Zoological Journal of the Linnean Society*, **82** (1-2) : 189-205.
- Moss ML & Kermack KA** (1967) Enamel structure of two Triassic mammals, *Journal of Dental Research*, **46** : 745-747.
- Nixon KC** (2002) *WinClada, Version 1.00.08*, published by the author, Ithaca, New York.
- Ogg JG** (2012) Triassic, 681-730 In : Gradstein FM, Ogg JG, Schmitz MD & Ogg GM (eds) *The Geologic Time Scale 2012*, Elsevier B. V., Oxford, Amsterdam, Waltham.
- Osborn HF** (1888) On the structure and classification of the Mesozoic Mammalia, *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **9** : 186-265.
- Owen R** (1854) On some fossil reptilian and mammalian remains from the Purbecks, *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, **10** : 420-433.
- Owen R** (1871) Monograph of the fossil Mammalia of the Mesozoic formations, *Palaeontological Society Monographs*, **24** : 115 pp.
- Pacey D** (1978) *On a tetrapod assemblage from a Mesozoic fissure fill, South Wales*, PhD thesis, University College of London, London, 273 pp.
- Parker TJ & Haswell WA** (1897) *A Text-Book of Zoology, Volume II*, MacMillan and Company, London.
- Parrington FR** (1941) On two mammalian teeth from the Lower Rhaetic of Somerset, *Annals and Magazine of Natural History, Series 11*, **8** : 140-144.
- Parrington FR** (1947) On a collection of Rhaetic mammalian teeth, *Proceedings of the Zoological Society of London*, **116** (3-4) : 707-728.

- Parrington FR** (1967) The origins of mammals, *Advancements in Science, London*, **24** : 165-173.
- Parrington FR** (1971) On the Upper Triassic mammals, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*, **261** (838) : 231-272.
- Parrington FR** (1973) The dentitions of the earliest mammals, *Zoological Journal of the Linnean Society*, **52** (1) : 85-95.
- Parrington FR** (1978) A further account of the Triassic mammals, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **282** (989) : 177-204.
- Patterson B & Olsen EC** (1961) A triconodontid mammal from the Triassic of Yunnan, 129-191 In : Vanderboek G (Ed), *International Colloquium on the Evolution of Lower and Non-specialized Mammals*, Vlaamse Academie voor Wetenschappen, Letteren en Schone Kunsten van Belgie, Brussels.
- Peyer B** (1956) Über Zähne von Haramiyden, von Triconodonten und von wahrscheinlich synapsiden Reptilien aus dem Rhät von Hallau, Kt. Schaffhausen, Schweiz, *Schweizerische paläontologische Abhandlungen*, **72** (3) : 1-72.
- Plieninger W** (1847) *Microlestes antiquus* und *Sargodon tomicus* in der Grenzbrecie von Degerloch, *Jahreshefte der Vereins Vaterländische Naturkunde Württemberg*, **3** : 164-167.
- Poche F** (1908) Einige notwendige Änderungen in der mammalogischen Nomenklatur, *Zoologischen Annalen*, **2** : 269-272.
- Poinsot D** (2005) *R pour les statophobes*. Updated at: http://www.info.univ-angers.fr/~gh/tuteurs/r_pour_les_statophobes.pdf, accessed 15 October 2012.
- Prasad GVR & Manhas BK** (1997) A new symmetrodont from the Lower Jurassic Kota Formation, Pranhita-Godavari Valley, India, *Geobios*, **30** (4) : 563-572.
- Prasad GVR & Manhas BK** (2002) Triconodont mammals from the Jurassic Kota Formation of India, *Geodiversitas*, **24** (2) : 445-464.
- Prasad GVR & Manhas BK** (2007) A new docodont mammal from the Jurassic Kota Formation of India, *Palaeontologia Electronica*, **10** (20) : 7A.

- Prothero DR** (1981) New Jurassic mammals from Como Bluff, Wyoming, and the interrelationships of non-tribosphenic Theria, *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **167** : 277-326.
- R Development Core Team** (2015) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rauhut OWM, Martin T, Ortiz-Jaureguizar E & Puerta P** (2002) A Jurassic mammal from South America, *Nature*, **416** (6877) : 165-168.
- Raup DM & Sepkoski Jr JJ** (1982) Mass extinctions in the marine fossil record, *Science*, **215** (4539) : 1501-1503.
- Rigney HW** (1963) A specimen of *Morganucodon* from Yunnan, *Nature*, **197** (4872) : 1122-1123.
- Robinson PL** (1971) A problem of faunal replacement on Permo-Triassic continents, *Palaeontology*, **14** : 131-153.
- Rogers RR, Arcucci AB, Abdala F, Sereno PC, Forster CA & May CL** (2001) Paleoenvironment and taphonomy of the Chañares Formation Tetrapod Assemblage (Middle Triassic), northwestern Argentina: spectacular preservation in volcanic concretions, *Palaios*, **16** (5) : 461-4681.
- Romer AS** (1970) The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VI. A chiniquodontid cynodont with an incipient squamosal–dentary articulation, *Breviora*, **344**, 1-18.
- Rougier GW, Apesteguía S & Gaetano LC** (2011) Highly specialized mammalian skulls from the Late Cretaceous of South America, *Nature*, **479** (7371) : 98-102.
- Rougier GW, Ji Q & Novacek MJ** (2003a) A new symmetrodont mammal with fur impressions from the Mesozoic of China, *Acta Geologica Sinica*, **77** (1) : 7-14.
- Rougier GW, Spurlin BK & Kik PK** (2003b) A new specimen of *Eurylambda aequicrurius* and considerations on “Symmetrodont” dentition and relationships, *American Museum Novitates*, **3398** : 1-15.
- Rougier GW, Martinelli, AG, Forasiepi, AM & Novacek MJ** (2007) New Jurassic mammals from Patagonia, Argentina: a reappraisal of australosphenidan morphology and interrelationships, *American Museum Novitates*, **3566** : 1–54.

- Rougier GW, Wible JR, Beck RMD & Apesteguia S** (2012) The Miocene mammal *Necrolestes* demonstrates the survival of a Mesozoic nontherian lineage into the late Cenozoic of South America, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **109** (49) : 20053-20058.
- Rowe TB** (1988) Definition, diagnosis and origin of Mammalia, *Journal of Vertebrate Paleontology*, **8** (3) : 241-264.
- Rowe TB & Gauthier J** (1992) Ancestry, paleontology and definition of the name Mammalia, *Systematic Biology*, **41** (3) : 372-378.
- Russell D, Russell D & Wouters G** (1976) Une dent d'aspect mammalien en provenance du Rhétien français, *Geobios*, **9** (4) : 377-392.
- Ruta M, Botha-Brink J, Mitchell SA & Benton MJ** (2013) The radiation of cynodonts and the ground plan of mammalian morphological diversity, *Proceedings of the Royal Society B*, **280** (1769) : 21031865.
- Salazar-Ciudad I & Jernvall, J** (2010) A computational model of teeth and the developmental origins of morphological variation, *Nature*, **464** (7288) : 583-586.
- Schultz JA & Martin T** (2011) Wear pattern and functional morphology of dryolestoid molars (Mammalia, Cladotheria), *Paläontologische Zeitschrift*, **85** (3) : 269-285.
- Schultz JA & Martin T** (2014) Function of pretribosphenic and tribosphenic mammalian molars inferred from 3D animation, *Paläontologische Zeitschrift*, **101** (10) : 771-781.
- Sereno PC** (2007) Logical basis for morphological characters in phylogenetics, *Cladistics*, **23** (6) : 565-587.
- Sigogneau-Russell D.** (1978) Découverte de mammifères rhétiens (Trias supérieur) dans l'Est de la France, *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, **287** (4) : 991-993.
- Sigogneau-Russell D.** (1983a) A new therian mammal from the Rhaetic locality of Saint-Nicolas-de-Port (France), *Zoological Journal of the Linnean Society*, **78** (2) : 175-186.
- Sigogneau-Russell D.** (1983b) Nouveaux taxons de mammifères rhétiens, *Acta Palaeontologica Polonica*, **28** (1-2) : 233-249.
- Sigogneau-Russell D.** (1989a) Haramiyidae (Mammalia, Allotheria) en provenance du Trias supérieur de Lorraine (France), *Palaeontographica, Abteilung A*, **206** : 137-198.

- Sigogneau-Russell D.** (1989b) Découverte du premier Symmétronte (Mammalia) du continent africain, *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, série II*, **309** : 921-926.
- Sigogneau-Russell D** (1990) Reconnaissance formelle d'une nouvelle espèce d'*Haramiya* dans l'hypodigme français des Haramiyidae (Mammalia, Allotheria), *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, 4^o série, section C*, **12** (1) : 85-88.
- Sigogneau-Russell D** (1998) Discovery of a Late Jurassic Chinese mammal in the Upper Bathonian of England, *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, série IIa*, **327** : 571-576.
- Sigogneau-Russell D** (2001) Docodont nature of *Cyrtlatherium*, an upper Bathonian mammal from England, *Acta Palaeontologica Polonica*, **46** (3) : 427-430.
- Sigogneau-Russell D** (2003) Docodonts from the British Mesozoic, *Acta Palaeontologica Polonica*, **48** (3) : 357-374.
- Sigogneau-Russell D & Godefroit P** (1997) A primitive docodont (Mammalia) from the Upper Triassic of France and the possible Therian affinities of the order, *Comptes rendus de l'Académie des Sciences, série IIa*, **324** : 135-140.
- Sigogneau-Russell D & Hahn G** (1994) Late Triassic microvertebrates from Central Europe, 197-213 In : Fraser NC & Sues H-D (eds) *In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Sigogneau-Russell D & Hahn R** (1995) Reassessment of the Late Triassic symmetrodont mammal *Woutersia*, *Acta Palaeontologica Polonica*, **40** (3) : 245-260.
- Sigogneau-Russell D, Frank RM & Hemmerlé J** (1984) Enamel and dentine ultrastructure in the early Jurassic therian *Kuehneotherium*, *Zoological Journal of the Linnean Society*, **82** (1-2) : 207-215.
- Sigogneau-Russell D, Frank RM & Hemmerlé J** (1986) A new family of mammals from the lower part of the French Rhaetic, 99-108 In : Padian K (ed) *The beginning of the Age of Dinosaurs*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Simpson GG** (1925a) Mesozoic Mammalia. II. Tinodon and its allies, *American Journal of Science, series 5*, **10** : 451-470.

- Simpson GG** (1925b) Mesozoic Mammalia. III. Preliminary comparison of Jurassic mammals except multituberculates, *American Journal of Science, series 5*, **10** : 559-569.
- Simpson GG** (1928) *A Catalogue of the Mesozoic Mammalia in the Geological Department of the British Museum*, Trustees of the British Museum, London, 215 pp.
- Simpson GG** (1947) *Haramiya*, new name, replacing *Microcleptes* Simpson, 1928, *Journal of Paleontology*, **21** (5) : 497.
- Smith AJ, Gill PG, Rayfield E, Ruta M & Hooker J** (2010) The taxonomic diversity of the stem mammal *Morganucodon* (Morganucodonta: Morganucodontidae) from the Late Triassic–Early Jurassic fissure deposits of Glamorganshire, Wales, UK, *Journal of Vertebrate Paleontology*, **30** (Supp. 2) : 167A.
- Sorenson MD & Franzosa EA** (2007) *TreeRot, Version 3*, Boston University, Boston, Massachusetts.
- Sues H-D & Fraser NC** (2010) *Triassic Life on Land: the Great Transition*, Columbia University Press, New York City, 236 pp.
- Świło M, Niedźwiedzki G & Sule T** (2014) Mammal-like tooth from the Upper Triassic of Poland, *Acta Palaeontologica Polonica*, **59** (4) : 815-820.
- Swofford DL** (1984) *PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Version 2.3*, Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.
- Swofford DL** (1991) *PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Version 3.1*, Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.
- Swofford DL** (2002) *PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 40b10*, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Trofimov BA** (1980) Multituberculata and Symmetrodonta from the Lower Cretaceous of Mongolia [in Russian], *Doklady Akademii Nauk SSSR*, **251** : 209–212.
- Trofimov BA** (1997) A new generic name *Gobiotheriodon* for a symmetrodont mammal *Gobiodon* Trofimov, 1980, *Acta Palaeontologica Polonica*, **42** (4) : 496.
- Vincent PL, Dabonville J-P, Le Roux J, Rucquoi D & Thomas A** (1978) Carte géologique de la France à 1/50 000: Nancy (feuille 230), 2° edition, *Bureau de Recherches Géologiques et Minières*, Orléans.

- Waldman M & Savage RJG** (1972) The first Jurassic mammal from Scotland, *Journal of the Geological Society*, **128** (2) : 119-125.
- Wang Y-Q, Clemens WA, Hu Y-M & Li C-K** (1998) A probable pseudo-tribosphenic upper molar from the Late Jurassic of China and the early radiation of the Holotheria, *Journal of Vertebrate Paleontology*, **18** (4) : 777-787.
- Whiteside DI & Marshall JEA** (2008) The age, fauna and palaeoenvironment of the Late Triassic fissure deposits of Tytherington, South Gloucestershire, UK, *Geological Magazine*, **145**, 105-147.
- Wible JR, Rougier GW, Novacek MJ & Asher RJ** (2007) Cretaceous eutherians and Laurasian origin for placental mammals near the K-T boundary, *Nature*, **447** (7147) : 1003–1006.
- Wible JR, Rougier GW, Novacek MJ & Asher RJ** (2009) The eutherian mammal *Maelestes gobiensis* from the Late Cretaceous of Mongolia and the phylogeny of Cretaceous eutherians. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **327** : 1–123.
- Wible JR, Rougier GW, Novacek MJ, McKenna MC & Dashzeveg D** (1995) A mammalian petrosal from the Early Cretaceous of Mongolia: implication for the evolution of the ear region and mammalian relationships, *American Museum Novitates*, **3149**, 1-19.
- Wouters G, Sigogneau-Russell D & Lepage J-C** (1985a) Découverte d'une dent d'haramiyide (Mammalia) dans les niveaux rhétiens de la Gaume (en Lorraine belge), *Bulletin de la Société belge de Géologie*, **93** (4) : 351-355.
- Wouters G, Lepage J-C & Delsate D** (1985b) Nouveau gisement de thérapsides et mammifères dans le Trias supérieur d'Attert, en Lorraine belge, *Bulletin de la Société belge de Géologie*, **94** : 251-253.
- Yadagiri P** (1984) New symmetrodonts from the Kota Formation, *Journal of the Geological Society of India*, **25** : 512–521.
- Yuan C-X, Ji Q, Meng Q-J, Tabrum AR & Luo Z-X** (2013) Earliest evolution of multituberculate mammals revealed by a new Jurassic fossil, *Science*, **341** (6147) : 779-783.
- Young CC** (1978) New material of *Eozostrodon*, *Vertebrata Palasiatica*, **16** : 1-3.

Bibliographie

- Zhang F, Crompton, AW, Luo Z-X & Schaff CR** (1998) Pattern of dental replacement of *Sinoconodon* and its implication for evolution of mammals, *Vertebrata Palasiatica*, **36**(3) : 197-217.
- Zheng X, Bi S, Wang X & Meng J** (2013) A new arboreal haramiyid shows the diversity of crown mammals in the Jurassic period, *Nature*, **500** (7461) : 199-202.
- Zhou C-F, Wu S, Martin T. & Luo Z-X** (2013) A Jurassic mammaliaform and the earliest mammalian evolutionary adaptations, *Nature*, **500** (7461) : 163-167.

“et Pangloss disait quelquefois à Candide :
Tous les événements sont enchaînés dans le meilleur des mondes possibles ;
car enfin si vous n’aviez pas été chassé d’un beau château à grands coups de pied dans le
derrière pour l’amour de mademoiselle Cunégonde,
si vous n’aviez pas été mis à l’inquisition,
si vous n’aviez pas couru l’Amérique à pied,
si vous n’aviez pas donné un bon coup d’épée au baron,
si vous n’aviez pas perdu tous vos moutons du bon pays d’Eldorado,
vous ne mangeriez pas ici des cédrats confits et des pistaches.
Cela est bien dit, répondit Candide,
mais il faut cultiver notre jardin.”
Candide, chapitre 30, Voltaire

Abstract

The first chapter of the evolutionary history of mammals is poorly documented and poorly understood. The relationships of the first mammaliaforms and their cynodont relatives, the evolutionary mechanisms of their appearance and first diversification and the impact of the Triassic-Jurassic biotic crisis are still debated. The locality of Saint-Nicolas-de-Port (Upper Triassic, France) yielded the most important collection of mammaliaforms for this period by its abundance, with a thousand isolated teeth, and by its diversity, with representatives of all clads. However, most of this material remains undescribed. The purposes of this thesis is to provide a full revision of the Saint-Nicolas-de-Port mammalian fauna and to develop the first phylogenetic analysis of Triassic mammaliaforms.

In the systematic study 463 molariforms teeth are described and identified as 19 species. Among morganucodonts, taxa known in other sites are recognized (*Morganucodon*, *Paceyodon*, *Paikasigudodon*). Two new species are described (*Megazostrodon chenali* sp. nov. et *Rosierodon anceps* gen. et sp. nov.). Upper and lower molariforms of *Brachyzostrodon* are associated for the first time. Among “symmetrodonts”, two new species of *Kuehneotherium* and a new genus of Kuehneotheriidae are described. *Woutersia* is revised. Upper molariforms of *Delsatia* are identified; they do not share derived characters with upper molars of docodonts. Among haramiyids, the description of the material referred to *Thomasia* demonstrates the need of an exhaustive revision of this genus. *Theroteinus* is revised.

The cladistics study is based on a new matrix including a large number of Triassic mammaliaforms, analysed with different taxonomical samples and treatment of characters. Although preliminary, several new results are emphasized. The morganucodonts rarely form a clade, which indicates the heterogeneity of the group. Kuehneotheriidae are the sister-group of Docodonta. Haramiyids and multituberculates form the clade Allotheria, which roots outside the clade Mammalia. *Delsatia* stands among Trechnotheria, while *Woutersia* is either sister-group of Mammalia or sister-group of Australosphenida, which indicates a diversification of the Mammalia as soon as Upper Triassic.

Key-words: Teeth, Occlusion, Triassic-Jurassic Transition, Phylogeny, Origin of mammals

Résumé

Le premier chapitre de l'histoire évolutive des mammifères reste mal compris et mal documenté. Les relations de parenté entre les premiers mammaliaformes et leurs proches cousins cynodontes, les mécanismes évolutifs de leur apparition et leur première diversification, ou même l'impact d'une crise biologique à la transition Trias-Jurassique sont autant de débats en cours. Le gisement de Saint-Nicolas-de-Port (Trias supérieur, Lorraine, France) a livré la plus importante collection de mammaliaformes de cette période par son abondance, avec un millier de dents isolées, et par sa diversité, avec des représentants de tous les clades connus. Toutefois, une part importante de ce matériel est inédit. L'objectif de cette thèse est de proposer une révision globale de cette faune mammalienne et de proposer la première analyse phylogénétique des mammaliaformes triasiques.

L'étude systématique décrit 463 dents molariformes, représentant au moins 19 espèces. Parmi les morganucodontes, des taxons connus dans d'autres gisements sont reconnus (*Morganucodon*, *Paceyodon*, *Paikasigudodon*). Deux nouvelles espèces sont décrites (*Megazostrodon chenali* sp. nov. et *Rosierodon anceps* gen. et sp. nov.). Les dents inférieures et supérieures de *Brachyzostrodon* sont associées pour la première fois. Parmi les « symmétrodontes », deux nouvelles espèces de *Kuehneotherium* et un nouveau genre de Kuehneotheriidae sont décrits. Le genre *Woutersia* est révisé. Les molariformes supérieures de *Delsatia* sont reconnues pour la première fois, montrant que ce genre ne partage pas de caractères avec les docodontes. Parmi les haramiyides, le matériel rapporté à *Thomasia* est redécrit, et le genre *Theroteinus* est réévalué, montrant la nécessité d'une révision d'ensemble du genre *Thomasia*.

L'étude cladistique est fondée sur une matrice inédite incluant un grand nombre de mammaliaformes triasiques, analysée avec plusieurs variations de l'échantillonnage taxonomique et du traitement des caractères. Bien que préliminaires, plusieurs résultats sont intéressants. Les morganucodontes forment rarement un clade, indiquant l'hétérogénéité du groupe. Les Kuehneotheriidae se rapprochent du clade Docodonta. Les haramiyides et les multituberculés se rassemblent dans le clade Allotheria, qui s'enracine hors du clade Mammalia. *Delsatia* s'insère parmi les Trechnotheria, tandis que *Woutersia* est le groupe-frère soit des Mammalia, soit des Australosphenida ; cela indique une diversification précoce des Mammalia dès le Trias supérieur.

Mots-clés : Dents, Occlusion, Limite Trias-Jurassique, Phylogénie, Origine des mammifères