Paléobiodiversité, évolution et paléobiogéographie des vertébrés mésozoïques africains et gondwaniens : apport des gisements du Maroc oriental

Maxime Lasseron

▶ **To cite this version:**

Maxime Lasseron. Paléobiodiversité, évolution et paléobiogéographie des vertébrés mésozoïques africains et gondwaniens : apport des gisements du Maroc oriental. Paléontologie. Museum national d'histoire naturelle - MNHN PARIS, 2020. Français. NNT : 2020MNHN0009 . tel-03351905

HAL Id: tel-03351905
https://theses.hal.science/tel-03351905

Submitted on 22 Sep 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

École Doctorale 227
Sciences de la nature et de l'Homme : évolution et écologie

Année 2020

N° attribué par la bibliothèque
|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité : Paléontologie

Présentée et soutenue publiquement par

Maxime Lasseron

Le 3 novembre 2020

Paléobiodiversité, évolution et paléobiogéographie des vertébrés mésozoïques africains et gondwaniens : apport des gisements du Maroc oriental

---

Sous la direction de :

Emmanuel Gheerbrant, Directeur de recherche, CNRS

Nour-Eddine Jalil, Professeur, MNHN

Ronan Allain, Maître de conférences, MNHN

JURY :

M. Thomas Martin	**Professor, Universität Bonn, Allemagne**	**Rapporteur**
M. Guntupalli V. R. Prasad	**Professor, University of Delhi, Inde**	**Rapporteur**
Mme Gloria Cuenca-Bescós	**Professor, Universidad de Zaragoza, Espagne**	**Examinatrice**
M. Michel Laurin	**Directeur de recherche, Centre national de la recherche scientifique, Paris, France**	**Examinateur**
M. Steven C. Sweetman	**Research Associate, University of Portsmouth, Royaume-Uni**	**Examinateur**
M. Emmanuel Gheerbrant	**Directeur de recherche, Centre national de la recherche scientifique, Paris, France**	**Directeur de thèse**
M. Nour-Eddine Jalil	**Professeur, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France**	**Co-directeur de thèse**
M. Ronan Allain	**Maître de conférences, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France**	**Encadrant de thèse**

"Ex Africa semper aliquid novi"

« De l'Afrique vient toujours quelque chose de nouveau »

Pline l'Ancien, *Histoire naturelle*, 8, 17, 42

Remerciements

Ça fait déjà trois ans… Enfin, trois ans et demi même, si on compte aussi le stage de Master 2 sur le même sujet, mais ne soyons pas tatillons. À l'époque, écrire cette page, et toutes celles qui suivent (bon courage pour la lecture parce qu'il y en a un paquet !), paraissait tellement loin. Et pourtant, le temps a défilé à une vitesse incroyable, et nous y voilà. Déjà. Trois ans, ce n'est une fraction de seconde à l'échelle des temps géologiques, et pourtant pendant cette fraction de seconde, j'ai pu côtoyer et rencontrer des personnes qui, chacune à leur façon, m'ont permis de finalement en arriver là, et que je tiens absolument à remercier ici. Préparez-vous, parce que ça fait du monde. Je sais déjà que je vais en oublier, alors si vous en êtes, je vous demande sincèrement pardon.

Je voudrais avant tout dire un immense merci à mes trois encadrants, Emmanuel Gheerbrant, Nour-Eddine Jalil et Ronan Allain, qui ont toujours été présents tout au long de ces trois ans (et demi !), et parce que sans eux, ce manuscrit n'existerait pas. Vous avez toujours été disponibles pour partager votre expérience et m'éviter de me perdre dans les affres de la thèse (par exemple face à un éditeur en chef particulièrement coriace, on s'en souvient). Merci à tous les trois de m'avoir fait confiance et de m'avoir permis de réaliser mon rêve d'enfance : faire une thèse en paléontologie. Merci Emmanuel de m'avoir guidé à travers les obscurs arcanes de l'anatomie dentaire des mammifères (parce que les mammifères ne font jamais rien comme tout le monde !) et de leur taxonomie, de m'avoir appris les secrets de l'attaque acide et des schémas occlusaux à la chambre claire, et pour les nombreux, nombreux conseils, qu'il s'agisse de paléontologie, de méthodologie ou d'administratif. Nour-Eddine, merci d'avoir toujours pris un soin particulier à rechercher le moindre double espace, le moindre s manquant, dans chacun des documents que j'ai pu envoyer pour correction ces trois dernières années, et merci pour les conseils quant à la transcription en caractères latins des noms arabes. Enfin, merci Ronan d'avoir guidé mes premiers pas sur le terrain à la recherche des dinosaures d'Angeac, et de m'avoir permis de renouveler l'expérience chaque été, pour mon plus grand plaisir ! Merci de t'être échiné à observer sous la loupe chacun des spécimens dont j'ignorais l'identification et qui, il faut bien l'avouer, sont un peu loin d'être aussi gros que tes dinosaures habituels… Merci pour ton soutien sans faille depuis toutes ces années et nos discussions parfois sérieuses, parfois moins, au labo comme sur le chantier. Un grand merci à chacun d'entre vous de vous être acharnés à me

renvoyer chaque manuscrit, chaque document, recouvert de commentaires et de précisions, parfois dans des délais impossibles (désolé !), pour m'aider à en faire des objets de science. Merci de m'avoir apporté vos lumières, chacun dans votre spécialité. Merci de m'avoir montré ce que c'est, au fond, que de faire une thèse.

Je voudrais aussi remercier une personne qui aurait dû participer à cette aventure plus longtemps et dont le départ soudain nous a tous profondément attristés. Je veux parler bien sûr de Jean-Claude Rage, qui, avant d'être impliqué dans mon stage de Master 2 puis dans ce projet de thèse, a été mon encadrant de stage de Master 1. Je n'ai pas eu la chance de le connaître aussi longtemps que je l'aurais souhaité, mais il est parvenu à me transmettre, en si peu de temps, sa passion pour les microvertébrés, et plus particulièrement les grenouilles et les lézards, et surtout une partie de son immense savoir. Si je peux écrire ces lignes aujourd'hui, c'est aussi grâce à lui : merci, Jean-Claude.

J'adresse aussi mes remerciements les plus sincères aux membres du jury de cette thèse, Michel Laurin, Thomas Martin, Guntupalli V.R. Prasad, Gloria Cuenca-Bescós et Steven C. Sweetman, qui me font l'honneur de participer à l'évaluation de mon travail. I wish also to present my sincere thanks to the jury members of this thesis. It is an honour for me to have all of you assessing my work. Merci Michel d'avoir accepté de représenter le Muséum dans ce jury, et avant cela d'avoir animé une partie de ma vie scientifique au laboratoire, en tant que responsable de l'équipe 2 « Phylogénie et diversification des Métazoaires » du CR2P. Thomas, thank you very much for your warm welcome when I came to Bonn in 2018 and 2020. Many thanks for your valuable help with the mammals from Guimarota and with the Ksar Metlili dryolestoideans, and for agreeing to act as one of the referees of this thesis. I am looking further to work with you again. Thank you, Prasad, for accepting to be the second referee, I hope the small part of my work dealing with the Kota Formation will arouse your interest. I expect with impatience our discussion for my defense. Thank you, Gloria, I am glad to have the opportunity to benefit from your experience and expertise. Steve, I had the pleasure to discuss with you by email several times during my thesis. It was very constructive, many thanks for that. I think, and I hope, that some aspects of this manuscript should be of interest to you. To all of you, my deepest thanks.

Je tiens aussi à remercier les membres de mon comité de suivi de thèse, Romain Vullo, Jeremy Martin, Antoine Zazzo et Stéphanie Bréhard, qui ont eu la gentillesse de bien vouloir évaluer mes progrès et m'aiguiller sur le chemin à prendre.

Au Maroc, je remercie Hamid Haddoumi et Samir Zouhri, qui ont été partie prenante dans ce projet. Merci pour votre accueil chaleureux, votre enthousiasme et votre aide précieuse sur le terrain. Merci Hamid de m'avoir expliqué la géologie derrière les magnifiques panoramas du synclinal d'Anoual. J'espère avoir à nouveau l'occasion de vous rencontrer et de travailler avec vous. Au Natural History Museum de Londres, je remercie Mike Day et Susannah Maidment : thank you for welcoming me into your collections and for allowing me to study so many specimens in such a short time. I hope to have the opportunity to access your huge collections and to visit your beautiful museum again! Enfin, au Museu Geológico de Lisbonne, je tiens à remercier Jorge Sequeira, José António et Miguel Ramalho : thank you for your warm welcome in your nice city and for your support with the herpetofauna collections from Guimarota. I did not have the time to really visit your museum and it is such a pity, so you should see me there again one day!

Un très grand merci à tout le personnel du laboratoire, dont ce fut un réel plaisir de partager le quotidien pendant ces trois années. Merci à Sylvie de m'avoir accueilli au sein du CR2P, et à toute l'équipe administrative, et plus particulièrement Angelina et Suzy, qui font un travail de titan et qui nous rendent cette chère paperasserie française moins effrayante. Merci aussi à Maria, à l'accueil, pour son sourire toujours présent le matin à mon arrivée au labo. Merci à Grégoire, pour notre collaboration sur l'article dans *Geological Magazine*, et pour m'avoir toujours proposé son aide en cas de besoin. Un immense merci également aux techniciens de l'atelier de préparation et de dégagement que j'ai eu le plaisir de côtoyer pendant mon passage, et sans qui les chercheurs auraient beau chercher, ils n'auraient pas grand-chose à étudier, finalement… Merci donc à Renaud, Yohan, Colas, Jean-Charles, Philippe aussi avant sa retraite, Hélène et Caroline, vous faites un boulot formidable. Un merci tout particulier à ceux d'entre vous que j'ai embêtés avec mes tout petits bouts d'os à recoller (certains diraient d'ailleurs du sable, n'est-ce pas Yohan !). Et d'ailleurs puisque j'en suis là, un merci encore plus particulier à Colas et Yohan, mais aussi à Séverin, à l'atelier de litholamellage, qui m'a fait de magnifiques lames minces dans les sédiments marocains, et à Clément, là-haut dans les étages : merci pour les innombrables discussions sur des sujets divers et variés, pour les fameux jeudis jeu, les repas à la cantine et les nombreuses tranches de rigolade, autant de choses ma foi fort bienvenues pour se couper un peu de la thèse. Merci les gars de m'avoir aidé à garder un semblant de santé mentale. Merci aussi à Constance pour les discussions sur le chemin de nos bureaux respectifs, à Kévin pour ses coups de main en phylogénie et pour les passionnants débats scientifiques des verredredis, à Julien, pour nos discussions lors de mes passages en galerie et pour les conférences,

et à Damien et Maxime pour leurs incursions venant rompre la monotonie de mon bureau, au prétexte de cartographier les collections. Un grand merci à Florent, pour son aide avec la 3D et pour l'installation numérique de la soutenance, qui j'espère ne lui aura pas causé trop de soucis. Enfin, mille mercis aux photographes, Philippe et Lilian, tant pour les photos en optique que les prises de vue au MEB, et sans qui il y aurait bien peu d'illustrations dans les pages qui suivent. Lilian, désolé de t'avoir fait photographier tant de « grains de sable », rassure-toi il en reste encore !

Un énorme merci à tous les fouilleurs et fouilleuses d'Angeac, qui ont rythmé mes étés avant et pendant la thèse et grâce à qui Angeac est un peu comme mon second foyer : Ronan évidemment, Doumé, Gilles, Bill, Thierry, Jean, Félix, Romain (P.), Renaud (B.), Léa, Camille (mon fils ?!), Jordan, Renaud (V.), Yohan, Séverin, Colas (les mêmes qu'à l'atelier), Loïc, Jonathan (bonjour John !), Romain (V.), Auguste, Pierre, Vincent, Romain (C.), Elena, Amandine, Maxime (cher homonyme !), Pierre (Mazan), Charles, Alix, Claire, Yohan (mon stagiaire à jamais !), Erwan, Rachel, Lee, Julien, Roch… J'en oublie forcément plein, mais je pense à vous tous !

De retour à Paris, je veux aussi remercier Alizée, parce que grâce à toi je n'ai plus été le seul à avoir l'impression de vivre dans un monde de géants, et parce que mine de rien, travailler sur des petites bêtes ça crée des liens (bien que les tiennes manquent un peu de vertèbres à mon goût). Marie-Margaux, on se connaît depuis la licence et ça n'est que le début, tu vas encore devoir nous supporter un moment, moi et mes histoires ; merci pour ton écoute et aussi pour nos drôles de délires. Lola, je compte bien encore entendre tes histoires longtemps, parce que moi j'en ai encore plein à te raconter : merci d'être venue discuter ce fameux soir à Angeac, c'est là que tout a commencé.

Je tiens aussi à dire un million de fois merci (au moins !) à une bande d'amis incomparables, les meilleurs dont on puisse rêver, j'ai nommé les SMART.FR : Auréliane, Rémi, Thibault, Florent et Rohan. Merci pour tout. Merci pour tous ces midis où on a bien ri, pour les parties de Dobble endiablées, pour les soirées piscine jusqu'à pas d'heure, pour les escape games (et la revanche, et la revanche de la revanche, et ainsi de suite), pour les parties de skribblio et de petit bac, pour les après-midis salle d'arcade (à refaire, comme tout le reste d'ailleurs !)… Merci pour tous ces moments, pour tous les fous rires, pour tous les souvenirs. Dans cette bande, je veux dire plus particulièrement un gigantesque merci à Auréliane, parce que tu me connais sans doute

mieux que quiconque, parce tu es toujours là, quand ça va comme quand ça ne va pas, parce qu'on partage tellement de choses, parce que c'est toi la meilleure, parce que WAM.

Enfin, et pour conclure cet inventaire à la Prévert, le plus démesuré des mercis à toi, Marie, ma petite grande sœur, et à vous deux, Papa et Maman, pour votre indéfectible soutien au jour le jour, parce que vous m'écoutez inlassablement parler de fossiles depuis près de 20 ans, parce que vous m'avez accompagné partout pour visiter des musées, parce que vous m'avez encouragé à poursuivre mon rêve, parce que c'est grâce à vous si j'en suis là, et parce que sans vous trois, ce manuscrit n'existerait tout simplement pas.

Table des matières

Dénégation d'intention de publication ..... **- 1 -**

Extended abstract ..... **- 3 -**

Introduction générale

1. Rareté des faunes de vertébrés continentaux à la transition Jurassique – Crétacé et intérêt des microfaunes de vertébrés du synclinal d'Anoual ..... **- 13 -**

2. Historique des découvertes et des travaux sur les microvertébrés fossiles du synclinal d'Anoual ..... **- 18 -**

3. Matériel et méthodes ..... **- 21 -**

3.1. Abréviations ..... - 21 -

3.2. Matériel ..... - 21 -

3.3. Préparation des spécimens et méthodes de dénombrement ..... - 22 -

3.4. Analyses statistiques et phylogénétiques ..... - 24 -

Chapitre I - Contexte géologique

1. Cadre géologique et structural ..... **- 29 -**

2. Lithostratigraphie, faciès sédimentaires et âge des formations du synclinal d'Anoual ..... **- 31 -**

Chapitre II - Étude systématique des faunes de vertébrés de Guelb el Ahmar et de Ksar Metlili

1. Introduction à la paléobiodiversité de Guelb el Ahmar et de Ksar Metlili ..... **- 43 -**

2. Taxonomie des vertébrés de Guelb el Ahmar et de Ksar Metlili ..... **- 44 -**

2.1. Chondrichtyens ..... - 44 -

2.2. Actinoptérygiens ..... - 49 -

2.3. Sarcoptérygiens ..... - 60 -

2.4. Amphibiens ..... - 66 -

2.5. Tortues ..... - 96 -

2.6. Lépidosaures ..... - 103 -

2.7. Choristodères ..... - 133 -

2.8. Crocodyliformes ..... - 136 -
2.9. Ptérosaures ..... - 146 -
2.10. Dinosaures ..... - 152 -
2.11. Cynodontes ..... - 170 -
2.12. Mammaliaformes ..... - 183 -
3. Listes fauniques ..... - 288 -

Chapitre III - Taphonomie et paléoécologie

1. Taphonomie descriptive et quantitative : analyse préliminaire ..... - 299 -
1.1. Traitement du matériel et incidences sur sa préservation ..... - 299 -
1.2. Faciès sédimentaires ..... - 300 -
1.3. Taille des restes ..... - 301 -
2. Analyse quantitative des faunes du synclinal d'Anoual ..... - 303 -
3. Analyse de la composition et de la diversité faunique des sites du synclinal d'Anoual : implications paléoécologiques ..... - 309 -
4. Analyses cluster et dendrogrammes de similitude ..... - 314 -
5. Écologie des taxons ..... - 318 -

Chapitre IV - Biostratigraphie

1. L'âge berriasien de la faune de Ksar Metlili : une datation incertaine ..... - 327 -
2. Nouvelles données sur la datation de la faune à microvertébrés de Ksar Metlili : comparaisons fauniques ..... - 328 -
2.1. Comparaison des faunes de Ksar Metlili et de Guelb el Ahmar ..... - 329 -
2.2. Comparaison des faunes de Ksar Metlili et de la Formation Kota ..... - 330 -
2.3. Comparaison des faunes de Ksar Metlili et de la mine de charbon de Berezovsk ..... - 331 -
2.4. Comparaison des faunes de Ksar Metlili et de la Langenberg Quarry ..... - 331 -
2.5. Comparaison des faunes de Ksar Metlili et de la mine de Guimarota ..... - 332 -
2.6. Comparaison des faunes de Ksar Metlili et de la Formation Morrison ..... - 333 -
2.7. Comparaison des faunes de Ksar Metlili et des gisements charentais de Chassiron, Cherves-de-Cognac et Angeac-Charente ..... - 334 -
2.8. Comparaison des faunes de Ksar Metlili et des sites du Purbeck Group ..... - 335 -

3. Autres éléments en faveur d'une révision de la datation de la faune de Ksar Metlili ..... - 336 -

4. Nouvelles données sur la datation du site de Ksar Metlili : conclusions et perspectives concernant la position de la limite Jurassique – Crétacé..... - 337 -

CHAPITRE V - PALÉOBIOGÉOGRAPHIE

1. Cadre paléogéographique global à la transition Jurassique – Crétacé..... - 343 -

2. Affinités et implications paléobiogéographiques des faunes de microvertébrés continentaux du synclinal d'Anoual ..... - 344 -

2.1. Taxons d'affinités gondwaniennes ..... - 344 -

2.2. Taxons d'affinités laurasiatiques ou d'origine pangéenne ou cosmopolite : événements de dispersion trans-téthysiens et héritage pangéen..... - 345 -

2.3. Endémisme et absences remarquables..... - 351 -

2.4. Conclusions sur les relations et implications paléobiogéographiques des faunes de microvertébrés du synclinal d'Anoual ..... - 352 -

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Conclusions et perspectives…….- 357 -

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Références bibliographiques……...- 365 -

ANNEXES

Annexe I – Analyse morphométrique des dents de dinosaures théropodes ..... - 433 -

Annexe II – Phylogénie des « Dryolestoidea » : liste et détail des caractères morphologiques..... - 435 -

Annexe III – Phylogénie des « Dryolestoidea » : matrice de caractères..... - 463 -

Annexe IV – Abondances et diversités spécifiques relatives..... - 477 -

Annexe V – Analyse cluster complémentaire..... - 481 -

Annexe VI – Comparaisons fauniques..... - 483 -

Annexe VII – Articles..... - 493 -

DÉNÉGATION D'INTENTION DE PUBLICATION

Suivant l'article 8.2 du Code International de Nomenclature Zoologique, 4ème édition (International Commission on Zoological Nomenclature, 2000), l'auteur déclare que ce travail n'est pas édité dans un but nomenclatural et n'est donc pas publié au regard du Code. Ainsi, les actes nomenclaturaux présentés dans ce travail ne sont pas disponibles au regard du Code.

EXTENDED ABSTRACT

Continental vertebrate faunas documenting the Jurassic – Cretaceous transition, from the Middle Jurassic to the base of the Cretaceous, are poorly known. This is especially true in the Gondwanan provinces, particularly in Africa. Yet, the Jurassic – Cretaceous transition is a pivotal period. It is marked by major geodynamic events, with the Pangea break-up: the Neo-Tethys Ocean opens up and separates Laurasia in the north from Gondwana in the south. The Central Atlantic Ocean opening, about 200 million years ago, separates Europe from North America. During the Early Cretaceous, the South Atlantic Ocean opening leads to the Gondwana fragmentation. The Jurassic – Cretaceous transition also witnesses the emergence or the first important radiation of some of the major modern terrestrial vertebrate groups, such as lissamphibians, squamates, birds and tribosphenic mammals, along with the radiation of angiosperms.

Fossil discoveries from this time interval are therefore of crucial importance for our still poor understanding of the vertebrate faunal evolution at this time. Vertebrate microremain accumulations, also called microvertebrate sites, are of particular significance: they are an important source of palaeontological information, due to their richness and complementarity with macrovertebrate data. It has been demonstrated that such fossil sites provide a good representation of the local paleocommunity, and they give important data about paleoecosystems, paleoenvironments, paleoecology and paleobiogeography.

Morocco stands as a key area for the understanding of continental vertebrate paleobiogeographical history, because of its location on the North African shores of the Tethys Ocean, at the Laurasia and Gondwana interface. There, in the Anoual syncline (Eastern High Atlas Mountains, Oriental, Morocco), have been discovered the two richest and most diversified continental vertebrate faunas for the Jurassic – Cretaceous transition, shedding new light on this little-known period. The first site, called **Ksar Metlili (KM)**, belongs to the Ksar Metlili Formation, and is supposed ?Berriasian (Lower Cretaceous) in age. It has been discovered in 1983 and then resampled in 1986, 1988, 2010, 2015 and 2018. The second site, **Guelb el Ahmar (GEA)**, has been discovered in 2010 and resampled in 2015 and 2018; it belongs to the underlying Anoual Formation, of a well-constrained Bathonian (Middle Jurassic) age. The whole the Anoual Syncline collections (KM and GEA sites) represent approximately 6 tons of sampled

sediment that have been treated by acid attack and sorted for the recovery of the vertebrate material that is revised and studied here.

The GEA and KM sites belong to the "Red Beds" of the High Atlas, a term used for broadly comparable rocks in North Africa that are capped by a distinctive hard limestone platform of Cenomanian – Turonian age. Due to the absence of reliable chronostratigraphic markers, their age has frequently been debated, and a dating from the Middle Jurassic to the Lower Cretaceous, or even the beginning of the Upper Cretaceous is generally attributed to them. In the Anoual Syncline, the "Red Beds" are divided in three stratigraphic units, from down to top: (1) the Anoual Formation, constituted by a continental lower member and a marine upper member, well-dated from the Bathonian; (2) the overlying, discordant Ksar Metlili Formation, strictly continental and tentatively dated from the ?Berriasian; and finally, (3) the Dekkar Group, discordant with the Ksar Metlili Formation, and which includes three formations, extending from Barremian to Cenomanian. The GEA dating has been well-constrained to the Bathonian, thanks to the brachiopods, ostracods and charophytes included in the microvertebrate lens. The KM dating has been stated as ?Berriasian, on the basis of ostracods found about 5 meters above the microvertebrate lens, but no chronostratigraphic markers or characteristic faunal association have been found in the microvertebrate lens and thus, this age is questionable. These sites are the richest and the most diversified African paleoecosystems of the entire Mesozoic. The KM sedimentary facies, along with its biotic assemblage, indicate a fluviatile-dominated deltaic floodplain deposit environment. At GEA, the sedimentary facies indicate a quieter, more aquatic lacustrine environment.

The two sites from the Anoual Syncline have yielded more than 53,000 identified microvertebrate remains (39,109 at KM, 14,140 at GEA). Here we provide a complete systematic study of these faunas. We described and identified at least 53 species at KM, and at least 27 at GEA. The complete and updated faunal list is provided in **Tables 8-9**. Among the 53 species we identified at KM, 4 "dryolestoidean" mammal species and all the 3 non mammaliaform cynodonts are new, and 1 heterodontosaurid dinosaur and 1 sphenondontian could represent new species. In the GEA updated faunal list, 1 albanerpetontid species could be new.

Some taxa are of peculiar interest. Osteoglossiform teleosts, albanerpetontids amphibians, salamanders, alytid anurans, caecilians, choristodere reptiles, atoposaurid crocodyliforms and boreosphenid mammals are among the oldest representatives of their groups. Others, on the contrary, seem to represent relict lineages in a North African refugium, such as gnathosaurine

pterosaurs, heterodontosaurid dinosaurs, non-mammaliaform cynodonts and haramiyidan mammals. Many of the Anoual Syncline species represent some of the scarce occurrences of their group in the Gondwanan provinces: this is the case for albanerpetontid, caudatan and alytid amphibians, paramacellodid and cf. *Parviraptor* squamates, choristodere reptiles, the crocodyliform cf. *Theriosuchus* and ?gnathosaurine pterosaurs. If only two mammal species have been found in the GEA site, probably because of its more aquatic environment, mammals are particularly well-diversified at KM, with at least 19 species (though this material needs further revision), constituting one of the richest micromammal association from Africa and Gondwana. Among them, "dryolestoideans" are the most abundant and diversified group, but has been paradoxically the less studied, which is why our study of Anoual mammals has focused on them. *Donodon perscriptoris* was the only "dryolestoidean" species previously known in KM: it was described on the basis of 13 isolated molars and a fragment of mandible bearing 2 molars. Here, we describe four new species based on 18 isolated teeth, including a new species of *Donodon*, which will be named in future publications. Their morphology stands in favour of an African single group including the five "dryolestoidean" species of KM. We provide a preliminary phylogenetic analysis of "dryolestoideans", which includes for the first time the five species of KM. Our character matrix is composed of 190 characters for 46 taxa. The results of our cladistics analysis confirm the polyphyletic nature of "Dryolestoidea". They show also that Spalacotheriidae are sister-group of a (Cladotheria, Meridiolestida) clade, instead of Meridiolestida only as it was previously stated. Our main results relative to the Anoual taxa are as follows: (1) the five "dryolestoidean" species of KM belongs to a monophyletic group, confirming the morphological observations, and leading us to include them all in the family Donodontidae, for which we propose an emended diagnosis; and (2), in all our phylogenetic analyses, the KM species are not related to Meridiolestida, as previously suggested based on their dental anatomy, but they are the sister-group of the zatherian mammals, forming a clade supported by 13 non ambiguous synapomorphies. This hypothesis is consistent with the fossil record, as zatherian and stem-zatherian mammals are known in Africa during the Mesozoic, despite a poor fossil record. In the current view, zatherians are considered to be of Laurasian origin. However, their recovered relationship with the KM donodontids significantly renews this question, and may indicate a Pangean or African origin of zatherians during the Middle Jurassic. Two new amphitheriid teeth have been found from GEA, and could likely represent a new species; they will be named and further studied later. With the previously known material from GEA (a mandible fragment), they represent the first and only known amphitheriid ever discovered in Gondwana to this day, and also among the oldest known stem-Zatheria. As a result,

our work highlights both the antiquity and a significant diversity of the zatherian and stem-zatherian Mesozoic fossil record in Africa. It opens up new large-scale perspectives for the understanding of the evolutionary and paleobiogeographical history and of the phylogeny of modern mammals (Theria). In addition, three boreosphenidan mammals have been described at KM: *Hypomylos phelizoni*, *Hypomylos micros* and *Tribotherium africanum*. They are the oldest tribosphenic therian mammals known in Africa and even in Gondwana, and among the oldest known in the world.

Microvertebrate accumulations, despite constituting a taphocœnosis, provide a general overview of the local paleocommunity and significant data on the paleoecosystems and their paleoecology. A statistical analysis of the size frequency distributions of the different loci from KM shows that their differences in faunal composition are not due to a granulometric bias. As sedimentary facies are similar for all loci, indicating a broadly identical environment, the faunal composition differences seem to reflect differences in the sorting of deposited and preserved microremains, linked to local differences of hydrodynamism in the channel. This size frequency distribution analysis remains to be done for the GEA loci.

A quantitative analysis of the microvertebrate faunas from the Anoual Syncline shows a strong disproportion between actinopterygians and tetrapod remains. The GEA and KM faunas are largely dominated by actinopterygians, representing more than 75% of the identified microremains. 95% of the identified microvertebrate elements belong to only four groups in KM (actinopterygians, crocodyliforms, pterosaurs and turtles), and only two in GEA (actinopterygians and crocodyliforms). Thus, most of the diversity (chondrichthyans, non-tetrapod sarcopterygians, lissamphibians, turtles (at GEA), lepidosaurs, choristoderes, dinosaurs, pterosaurs (at GEA) and mammaliaforms, that is to say 39 of 53 species at KM and 20 of 27 species at GEA) of these sites is represented by less than 5% of the identified elements. The marked preponderance of actinopterygians over other taxa can be explained in different, non-exclusive ways. However, it is mainly due to an over-representation of actinopterygians, due to the large number of teeth, spines and scales, easily fossilized, released into the environment during the skeleton disarticulation. The same can be said about crocodyliform osteoderms and teeth. Consequently, we carried out a second quantitative analysis, excluding actinopterygian scales and crocodyliform osteoderms, in order to correct this over-representation bias as much as possible: the KM and GEA faunas are then dominated by crocodyliforms (actinopterygians are still more abundant at GEA than at KM, confirming its more aquatic environment). A clustering analysis shows that the GEA and KM loci faunal compositions are too close to allow the differentiation of stratigraphic groupings in a

similarity dendrogram, highlighting the strong similarity of the two faunas and thus questioning the existence of an important stratigraphic hiatus between them. Another clustering analysis, based on a tetrapod relative frequency matrix, shows that it is the presence or the absence of anurans that makes the distinction between the KM and GEA loci. Their absence in the more aquatic and quieter environment of GEA can be explained by a more important sorting upstream of the lacustrine deposit, during the fluviatile transport, and by a lower post-mortem concentration of skeletal remains compared to KM. We also provide a brief review of the general ecology of the vertebrate taxa represented in the Anoual Syncline.

The dating of the KM site, previously considered as Berriasian, is questioned because of the absence of reliable chronostratigraphic markers and because of important faunal similarities with the underlying and well-constrained Bathonian GEA site. The two sites from the Anoual Syncline share at least 16 taxa, some being generic. This association of shared taxa stands against a major chronostratigraphic gap (i.e., long time span) between the two sites, suggesting an age older than the Berriasian for KM and documenting a relative faunal stability during the Jurassic – Cretaceous transition, or at least during the time span represented between the two localities. Large-scale faunal comparisons with other subcontemporaneous vertebrate sites around the world (Kota Formation, Early – Middle Jurassic, India; Berezovsk Quarry, Bathonian, Russian Federation; Langenberg Quarry, Upper Jurassic Germany; Guimarota coal mine, Kimmeridgian, Portugal; Morrison Formation, Kimmeridgian – Tithonian, USA; Chassiron, Tithonian, France; Cherves-de-Cognac, Berriasian, France; Angeac-Charente, Berriasian, France; Purbeck Group, Tithonian – Berriasian, United Kingdom) also show important faunal association shared between those sites and KM, leading us to consider an alternative possible dating of the KM site to the Upper Jurassic. This hypothesis is also supported by the presence, in the KM fauna, of several possible relict lineages, such as the cf. heterodontosaurid, with plesiomorphic dental features, ?gnathosaurine pterosaurs, non-mammaliaform cynodonts and haramiyidan mammals. The important Pangean component (see below) of the KM fauna are also in favour of a possible Late Jurassic age for KM, showing that it is still temporally close to the vicariant event resulting from the Pangean fragmentation during the Jurassic. Thus, we conclude that KM represents a Purbeckian facies, and propose a corresponding age, comprised between the Tithonian (Upper Jurassic) and the Berriasian (Lower Cretaceous).

Our faunal comparisons also show a relative faunal stability between the Middle Jurassic and the earliest Cretaceous, without any drastic faunal turnover, which stands against the recently resurrected hypothesis of a biological crisis at the Jurassic – Cretaceous boundary. This relative

faunal stability raises the question of the stratigraphic position of the Jurassic – Cretaceous boundary as well. It is currently dated from the Tithonian – Berriasian limit, but there is no reliable marker to identify it, and no GSSP (Global Boundary Stratotype Section and Point) for now. Also, there is apparently no vertebrate nor marine metazoan faunal turnover. On the contrary, the Valanginian base corresponds to a biological crisis, with faunal turnover of several marine metazoan groups. It suggests that the Jurassic – Cretaceous boundary has to be displaced at the Berriasian – Valanginian boundary, as it has been recently discussed, and the fossil data from the Anoual Syncline microvertebrate sites support this hypothesis.

Continental microvertebrate faunas from the Anoual Syncline are of a complex paleobiogeographical composition. Their Gondwanan affinities are paradoxically scarce. Conversely, they have a strong Laurasian character, which implies one or more trans-Tethyan dispersal events between the Middle Jurassic and the early Lower Cretaceous. A large part of these two faunas also consists in a Pangean vicariant inheritage; this is particularly important for the KM fauna, whose large proportion of Pangean taxa implies that it remains temporally close to the vicariant event caused by the Pangea fragmentation in the Jurassic, and therefore could date back to the Upper Jurassic at least. Finally, some rare endemic taxa suggest an independent evolution in a context of African or intra-African provincialism within Gondwana from the Middle Jurassic onwards. This hypothesis is supported by the scarcity of taxa with Gondwanan affinities in the KM fauna. Another possibility is that the virtual absence of Gondwanan taxa and the apparent abundance of Laurasian affinities is due to a major incompleteness of the fossil record from Gondwana: taxa originally known only in Laurasia may have been present elsewhere in Gondwana but not found there yet. This would imply a significant Pangean paleobiogeographical context persisting at the Jurassic – Cretaceous transition, consistent with the presence of possible relict taxa that we have highlighted.

This thesis confirms the importance of vertebrate microremains faunas, which are too often neglected, in order to complete or even revise data provided by macrofauna, which, alone, provides a partial view of the paleocommunities. The Anoual syncline sites in particular, by their exceptional richness and diversity, open an unrivalled window on African and Gondwana ecosystems of the Jurassic – Cretaceous transition, helping to fill in the gaps of the fossil record from this period and represent a major contribution to the understanding of the evolution of continental vertebrate faunas during the Jurassic – Cretaceous transition. Some of the questions presented here need to be developed, particularly the taphonomy of the sites, for which a study of

abrasion and weathering, for example, could provide results that could clarify the preliminary analyses carried out in the framework of this thesis. The phylogeny of the "Dryolestoidea" also deserves to be further studied, in order to better understand and support the relationships between the KM donodontids, and to further test the hypothesis of their relationships with zatherians. The generic characters of *Donodon* that we coded in our matrix need to be redefined, and other characters that are not taken into account in this preliminary analysis deserve to be included in our matrix (e.g., dominance of the median stylar cusp (C cusp) over the stylocone in *Donodon*). On the other hand, several lines of research will allow to establish a large-scale vision of the evolution of Mesozoic vertebrate faunas in Gondwanan ecosystems:

1) Field research and exploration of new Jurassic and Cretaceous microvertebrate sites in Morocco;

2) The development of the study of the KM mammals, necessary for several groups such as hahnodontid haramiyidans and boreosphenidans;

3) The development of faunal comparisons, particularly with the faunas from the Bathonian of England (Kirtlington, Forest Marble Formation) and from the Kota Formation of India.

Introduction générale

1. Rareté des faunes de vertébrés continentaux à la transition Jurassique – Crétacé et intérêt des microfaunes de vertébrés du synclinal d'Anoual

Si certaines découvertes, surtout en Laurasie, ont pu apporter quelques jalons à notre compréhension de l'évolution des faunes entre le Jurassique moyen (Bathonien, -165 Ma) et le Crétacé basal (fin du Berriasien, -140 Ma), celle-ci reste cependant mal connue. Il s'agit pourtant d'une période pivot d'une extrême importance tant sur le plan géodynamique que d'un point de vue évolutif. La fin du Jurassique est ainsi le théâtre d'événements géologiques majeurs entraînant la fragmentation de la Pangée : l'ouverture de la Néo-Téthys, commencée au Permien, conduit à la séparation du Gondwana, au sud, de la Laurasie, au nord (Gheerbrant & Rage, 2006 ; Pouech, 2008 ; Tennant, 2017). Dès le Jurassique moyen, la Laurasie se fragmente en plusieurs provinces séparées par des mers épicontinentales (Upchurch *et al.*, 2002). L'ouverture de l'océan Atlantique Central, débutée il y a 200 millions d'années, sépare l'Europe de l'Amérique du Nord, puis l'ouverture de l'océan Atlantique Sud au Crétacé inférieur provoque le morcellement du Gondwana (Li & Powell, 2001 ; Stampfli & Borel, 2002 ; Blakey, 2008 ; Tennant, 2017). Ces événements paléogéographiques n'ont pas été sans conséquence sur l'évolution de la flore et des faunes de vertébrés entre le Jurassique moyen et le Crétacé inférieur. Cette période voit ainsi l'émergence ou la première diversification de la plupart des grands groupes modernes de vertébrés terrestres. Les lissamphibiens (Marjanović & Laurin, 2007) tout comme les dinosaures, aujourd'hui représentés par les oiseaux, se diversifient il y a environ 165 millions d'années, probablement suite à l'extinction de masse du Pliensbachien – Toarcien (Allain & Aquesbi, 2008 ; Allain & Läng, 2009). Les oiseaux, eux, apparaissent il y a environ 150 millions d'années (Ostrom, 1976 ; Zhou, 2004). Le premier mammifère tribosphénique, *Juramaia*, est daté du début du Jurassique supérieur, il y a 160 millions d'années (Ji *et al.*, 2002 ; Luo *et al.*, 2003, 2011), juste avant l'apparition du groupe apical des Mammalia (Luo, 2007 ; Allain & Läng, 2009). À l'exception de *Megachirella wachtleri*, découvert dans le Trias moyen d'Italie (Renesto & Posenato, 2003 ; Renesto & Bernardi, 2014) et récemment identifié comme un squamate souche (Simões *et al.*, 2018), les représentants basaux des grands groupes de squamates n'apparaissent dans le registre fossile qu'au Jurassique moyen (Nessov, 1988 ; Fedorov & Nessov, 1992 ; Evans, 1994, 1998 ; Clark *et al.*, 2006 ; Martin *et al.*, 2006 ; Evans & Jones, 2010), il y a environ 160 millions d'années. Plus tard, c'est au tour des plantes à fleurs, les angiospermes, de connaître leur première radiation, il y a 125 à 130 millions d'années (Heimhofer *et al.*, 2005 ; Hochuli *et al.*,

2006 ; Berendse et Scheffer, 2009). Les contours des écosystèmes actuels sont donc déjà visibles à la transition Jurassique – Crétacé.

Si les faunes de vertébrés continentaux du Jurassique supérieur de Laurasie font partie des mieux connues au monde, celles du Gondwana restent rares et mal connues entre le Jurassique moyen et le Crétacé inférieur, malgré l'importance de cette période (Cifelli *et al.*, 1999 ; Clemens *et al.*, 2007 ; Tennant, Mannion & Upchurch, 2016a ; Tennant, 2017 ; **Fig. 1**). Cela est encore plus vrai pour l'Afrique (Sigogneau-Russell *et al.*, 1998 ; Rauhut & López-Arbarello, 2009). Chaque découverte est donc d'une importance cruciale pour compléter nos connaissances et nous aider à mieux comprendre l'évolution de la biodiversité dans cet intervalle de temps. C'est là tout l'intérêt de l'étude des gisements à microrestes de vertébrés, encore appelés microsites ou sites à microvertébrés. Ces accumulations de restes de petite taille, centimétriques ou millimétriques (plus de 75% des fossiles y ont une taille inférieure ou égale à 5 cm ; Eberth *et al.*, 2007 ; Moran, 2011), souvent désarticulés et fragmentaires de taxons variés sont le plus souvent dominées par des dents isolées et des écailles. Ces microrestes se concentrent la plupart du temps dans des chenaux, des crevasses ou des bassins fluviatiles (Jamniczky *et al.*, 2003; Rogers & Brady, 2010 ; Cullen *et al.*, 2016). Les microfaunes sont une importante source d'information paléontologique : en effet, dans un même volume de sédiment, le nombre de spécimens sera plus grand dans un site à microvertébrés que dans un gisement à macrorestes ; la taille de l'échantillonnage augmente ainsi considérablement la probabilité d'y trouver une grande diversité et/ou des espèces rares (Sankey & Baszio, 2008). De plus, les fossiles de certains groupes (lissamphibiens, mammifères, etc.) ne peuvent souvent être observés que parmi les microrestes du fait de la taille des espèces : les restes de microvertébrés viennent donc compléter les informations issues des macrorestes (Jamniczky *et al.*, 2003). Il a été démontré que ces sites à microvertébrés, même s'ils constituent une taphocénose et ne reflètent pas exactement la paléocommunauté, sont des échantillons plutôt représentatifs de la paléobiodiversité locale. En en donnant un aperçu général, ils permettent de mettre en évidence le lien entre les changements environnementaux à grande échelle et les changements fauniques et fournissent des données importantes sur les paléoécosystèmes, les paléoenvironnements, la paléoécologie et la paléobiogéographie (Rogers & Brady, 2010 ; Cullen *et al.*, 2016).

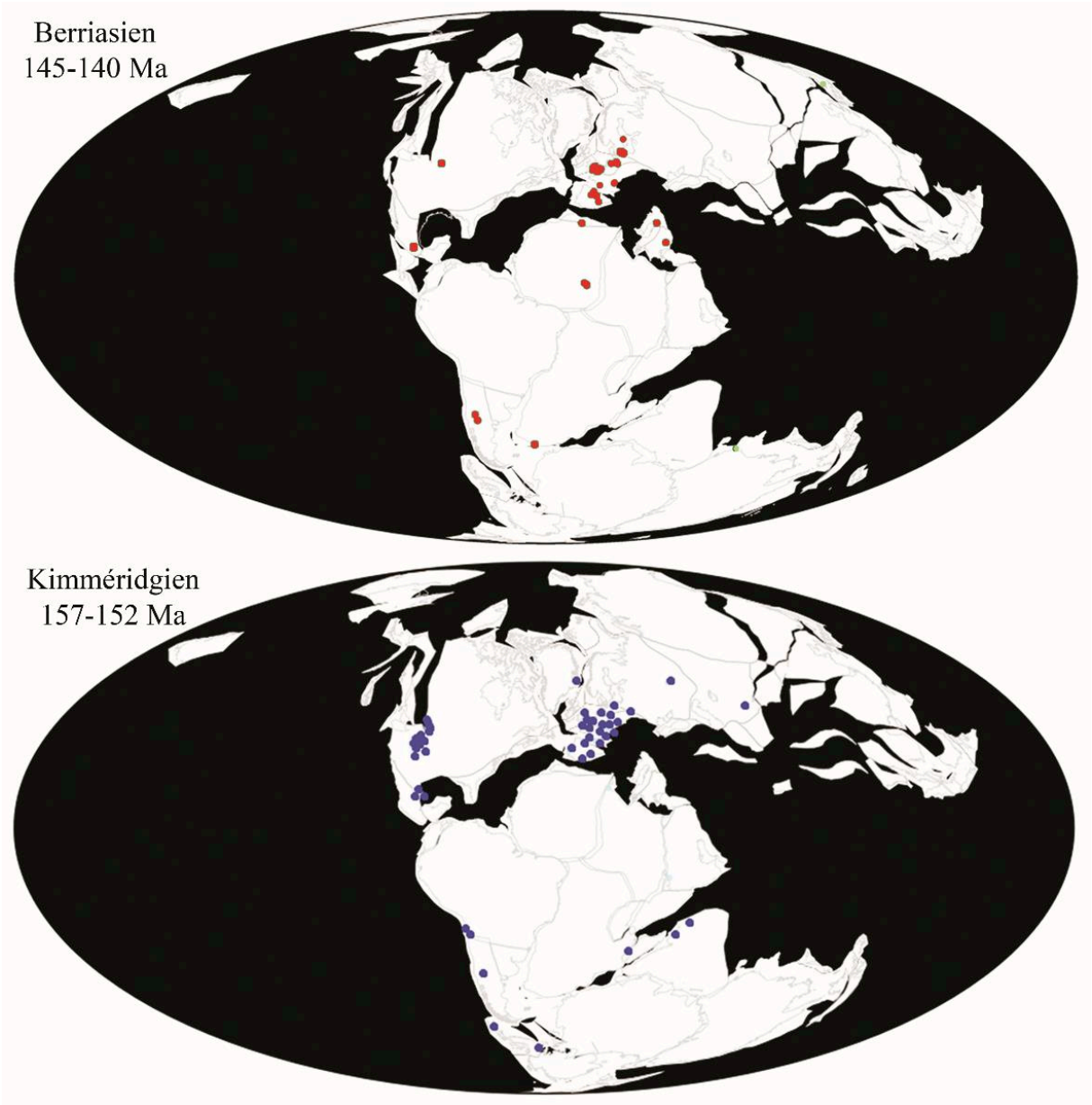


Figure 1. Localités à vertébrés continentaux connues au Jurassique supérieur (Kimméridgien, en bas) et au Crétacé inférieur (Berriasien, en haut). Chaque point représente une localité. Modifié d'après paleobiodb.org (The Paleobiology Database Contributors, 2019).

Le Maroc constitue une région clef pour comprendre l'histoire paléobiogéographique des vertébrés continentaux, du fait de sa position sur les rives nord-africaines de la Téthys (Sigogneau-Russell *et al.*, 1998 ; Gheerbrant & Rage, 2006 ; Haddoumi *et al.*, 2016), à l'interface entre la Laurasie et le Gondwana. C'est là, dans les montagnes du Haut Atlas oriental, qu'a été découverte en 1983 une faune remarquablement riche et diverse de microvertébrés continentaux, dans une lentille de grès calcaire non loin du village d'Anoual et du fort de Ksar Metlili (Sigogneau-Russell *et al.*, 1998). Ce site, connu à l'origine sous le nom de « site d'Anoual », est

situé dans le synclinal d'Anoual. Il appartient à la Formation de Ksar Metlili (Sigogneau-Russell *et al.*, 1998 ; Haddoumi *et al.*, 2008 **; Fig. 2**). À l'époque de sa découverte, il fut daté du Berriasien (Crétacé inférieur, -140 Ma), sur la base de nannofossiles calcaires (Sigogneau-Russell *et al.*, 1990), avec une certaine incertitude toutefois. Il a été échantillonné à plusieurs reprises dans les années 1980 et a livré un grand nombre de taxons. L'assemblage faunique comprend ainsi, en abondance, des restes de mammifères, de dinosaures, de ptérosaures, de crocodyliformes, de tortues, de squamates, de rhynchocéphales, de lissamphibiens, de dipneustes, de cœlacanthes, d'actinoptérygiens et de chondrichtyens (Duffin & Sigogneau-Russell, 1993 ; Sigogneau-Russell *et al.*, 1998). En 2010, une expédition internationale composée de chercheurs français, suisses et marocains a découvert un nouveau site à accumulation de microvertébrés dans la Formation d'Anoual sous-jacente, datée, elle, du Bathonien (Jurassique moyen, -165 Ma), **le site de Guelb el Ahmar (GEA)**, près de la localité du même nom (**Fig. 2**). Le site originel d'Anoual a été rééchantillonné au cours de la même mission, puis en 2015, ainsi que ses alentours immédiats où d'autres locus à microrestes de vertébrés ont été mises au jour (Haddoumi *et al.*, 2016). Ces nouveaux locus ainsi que le site historique d'Anoual forment, tous ensemble, ce que l'on appelle aujourd'hui **le site de Ksar Metlili (KM)** (**Fig. 2**).

Le synclinal d'Anoual est la seule et unique région d'Afrique où est connue une succession d'assemblages de microvertébrés datant du Jurassique moyen et possiblement du Crétacé inférieur. Les sites de Guelb el Ahmar et de Ksar Metlili ont livré les faunes les plus riches et les plus diversifiées non seulement d'Afrique mais aussi du Gondwana pour la transition Jurassique – Crétacé (Sigogneau-Russell *et al.*, 1998 ; Haddoumi *et al.*, 2016). Ces faunes sont parmi les mieux connues de tous les paléoécosystèmes africains du Mésozoïque répertoriés (Haddoumi *et al.*, 2016).

Le travail de thèse présenté ici a pour ambition d'apporter un nouvel éclairage à la compréhension encore parcellaire que nous avons de l'évolution de la paléobiodiversité des vertébrés lors de cette période pivot que constitue la transition Jurassique – Crétacé, à la lumière des données nouvelles apportées par les gisements à microvertébrés du synclinal d'Anoual. À cette fin, ce mémoire s'organise en cinq chapitres. Le premier chapitre propose une remise en contexte des spécimens qui vont être décrits ensuite, en abordant les aspects géologiques des gisements de Ksar Metlili et de Guelb el Ahmar, mais aussi la question de leur datation. Le deuxième chapitre constitue la colonne vertébrale de ce travail, autour de laquelle s'articulent les chapitres suivants. Il consiste en une étude taxonomique complète du matériel issu de Ksar Metlili et de Guelb el Ahmar. Son premier objectif est de donner une vision complète de leur

biodiversité illustrée par les microrestes et d'en mettre à jour la liste faunique : cela passe par une révision du matériel déjà connu et publié, et par la description de spécimens inédits et souvent remarquables dont une partie a fait l'objet de publications dans le cadre de cette thèse (Lasseron, 2019 ; Lasseron *et al.*, 2020). Son second objectif est de proposer une analyse phylogénétique préliminaire de l'un des groupes les plus diversifiés de cette faune, à savoir les mammifères « dryolestoïdes », la première incluant les espèces décrites à Ksar Metlili. Le troisième chapitre propose, après une analyse taphonomique préliminaire des sites du synclinal d'Anoual, de tirer les implications paléoécologiques issues de cette nouvelle liste faunique. Le quatrième chapitre discute de la question, débattue, de l'âge du site de Ksar Metlili et en propose une nouvelle datation, sur la base des éléments nouveaux tirés de l'étude systématique et de comparaisons à grande échelle avec des sites datés du Jurassique moyen au Crétacé inférieur. À partir de cette nouvelle datation, il met en question l'hypothèse d'une crise de la biodiversité à la limite Jurassique – Crétacé, et propose une nouvelle interprétation et un déplacement de la limite Jurassique – Crétacé. Enfin, le cinquième et dernier chapitre examine les conditions paléobiogéographiques de la mise en place des faunes de vertébrés du Maroc oriental et discute de l'hypothèse d'un provincialisme africain ou intra-africain avant même l'isolement de l'Afrique à partir de l'Aptien – Albien et jusqu'au Miocène.

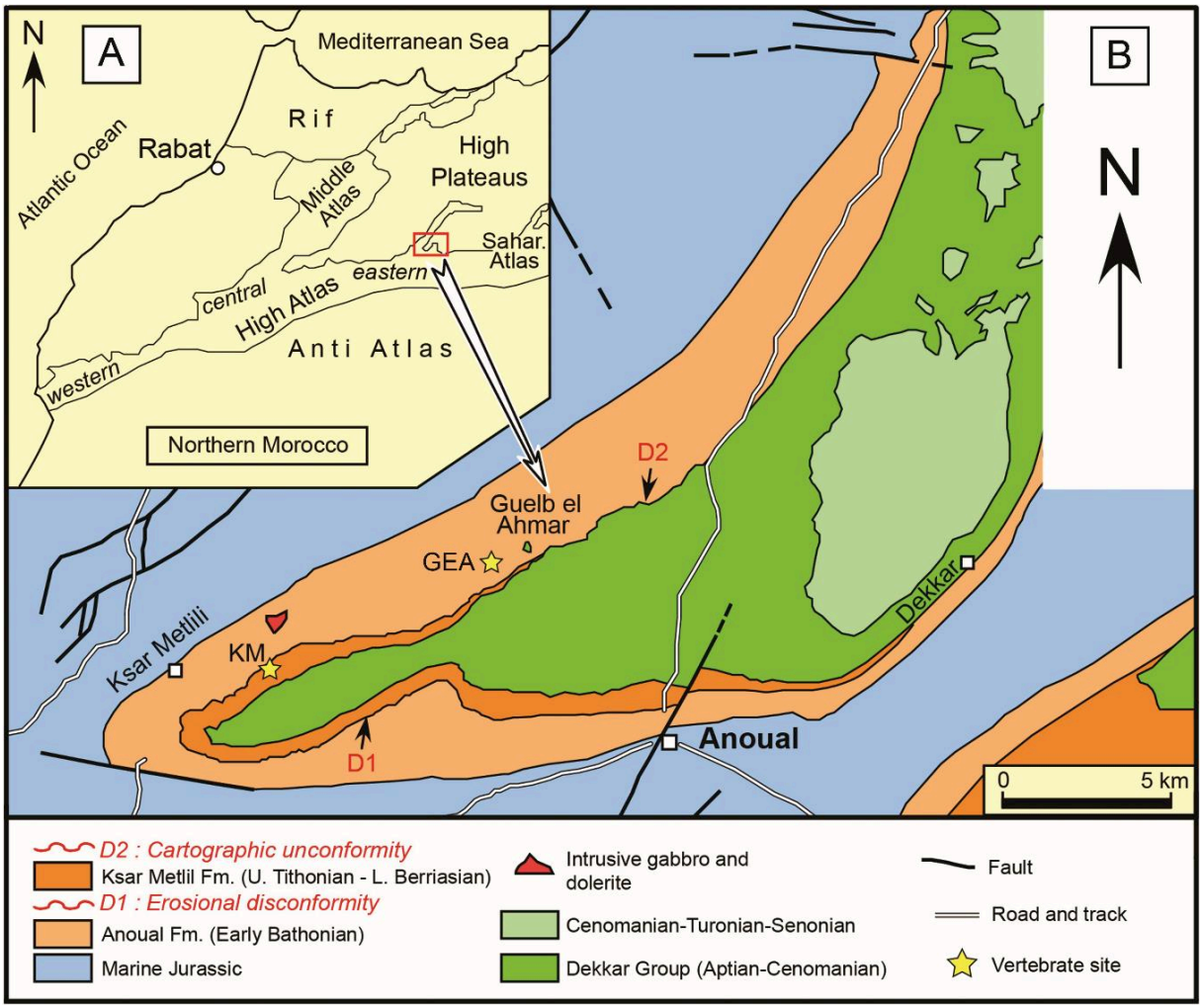


Figure 2. Situation géographique et géologique du synclinal d'Anoual (Oriental, Maroc). **A.** Situation géographique de la zone d'étude. **B.** Carte géologique simplifiée du synclinal d'Anoual, indiquant les sites à microvertébrés de Ksar Metlili (KM ; Tithonien – Berriasien) et de Guelb el Ahmar (GEA ; Bathonien). Fm = Formation. D'après Haddoumi *et al.*, 2016.

2. Historique des découvertes et des travaux sur les microvertébrés fossiles du synclinal d'Anoual

En 1983, le géologue suisse Michel Monbaron découvre, suite à une prospection intensive dans les montagnes du Haut Atlas oriental, un nouveau site prometteur dans le synclinal d'Anoual, à l'est du Maroc, non loin de la frontière algérienne. Il fait alors appel à Denise Sigogneau-Russell et Donald E. Russell pour réaliser une première campagne de fouilles. Le traitement des 30 premiers kilogrammes de sédiments calcaires ramenés de cette lentille a livré deux dents isolées de mammifères. À cette époque, les faunes de mammifères mésozoïques des deux Amériques et d'Asie sont relativement bien connues, mais c'est loin d'être le cas pour

l'Afrique. Le Jurassique inférieur africain a bien fourni deux squelettes de triconodontes (Crompton, 1964 ; Crompton & Jenkins, 1968), mais on ne connaissait ensuite, jusqu'au Paléocène, qu'une mandibule édentée datée du Jurassique supérieur (Dietrich, 1927). Ainsi, les deux dents de mammifères découvertes à Anoual sont, dans les années 1980, les premières à être connues dans un intervalle de 130 Ma (Sigogneau-Russell *et al.*, 1988). Le site fait l'objet de deux nouvelles expéditions, en 1986 puis en 1988, qui ramènent un total de 700 kg de sédiments. La richesse en fossiles de ces sédiments est telle que 24 articles sont publiés entre 1988 et 2009 (Sigogneau-Russell *et al.*, 1988, 1990, 1998 ; Sigogneau-Russell, 1989, 1991a, 1991b, 1991c, 1992, 1995a, 1995b ; 1999, 2003a ; Duffin & Sigogneau-Russell, 1993 ; Sigogneau-Russell & Ensom, 1994, 1998 ; Gmira, 1995 ; Broschinski & Sigogneau-Russell, 1996 ; Evans & Sigogneau-Russell, 1997, 2001 ; Knoll, 2000 ; Gardner *et al.*, 2003 ; Hahn & Hahn, 2003 ; Jones *et al.*, 2003 ; Knoll & Ruiz-Omeñaca, 2009). Parmi les taxons publiés, si les sélaciens, les amphibiens albanerpétontidés, les lépidosaures et les mammifères ont fait l'objet d'une étude complète et précise, celle des amphibiens anoures, des tortues, des ptérosaures et des théropodes demande à être précisée et/ou révisée. Les actinoptérygiens, les crocodyliformes et les dinosaures non théropodes n'ont quant à eux pas été étudiés.

Après ces nombreux travaux publiés dans les années 1990 et 2000, le matériel ramené du site historique d'Anoual a longtemps dormi dans les tiroirs des collections du Muséum national d'Histoire naturelle, sans plus être étudié malgré les nombreuses possibilités qu'il offrait encore. Cependant, la diversité déjà découverte dans ce gisement appelait à de nouvelles prospections et prélèvements pour enrichir les collections et les connaissances, la plupart du matériel décrit étant basé sur un petit nombre de spécimens. C'est pourquoi deux autres missions eurent lieu récemment dans le synclinal d'Anoual, en 2010 et en 2015, suivies d'une mission de prospection dans le cadre de cette thèse en 2018. Elles ont ramené respectivement 3 200, 2 400 et 260 kg de sédiments.

Chacune de ces missions a échantillonné différents locus dans le synclinal d'Anoual. Le site historique échantillonné dans les années 1980, connu sous le nom de « site d'Anoual » dans les publications, est nommé ici avec l'abréviation KM-ASH (pour « Anoual Site Historique). Les locus découverts à proximité du site historique et du fort de Ksar Metlili et qui ont fait l'objet de collectes en 2010, 2015 et 2018 portent les abréviations KM-A1, KM-A2, KM-B', KM-C, KM-D1 et KM-D2. Avec KM-ASH, tous ces locus forment le site de Ksar Metlili (**Fig. 3**). Quant aux locus à microrestes échantillonnées à Guelb el Ahmar en 2010, 2015 et 2018, ils portent les abréviations GEA 1, GEA 2, GEA 3, GEA 6 et GEA 7 (**Fig. 4**).

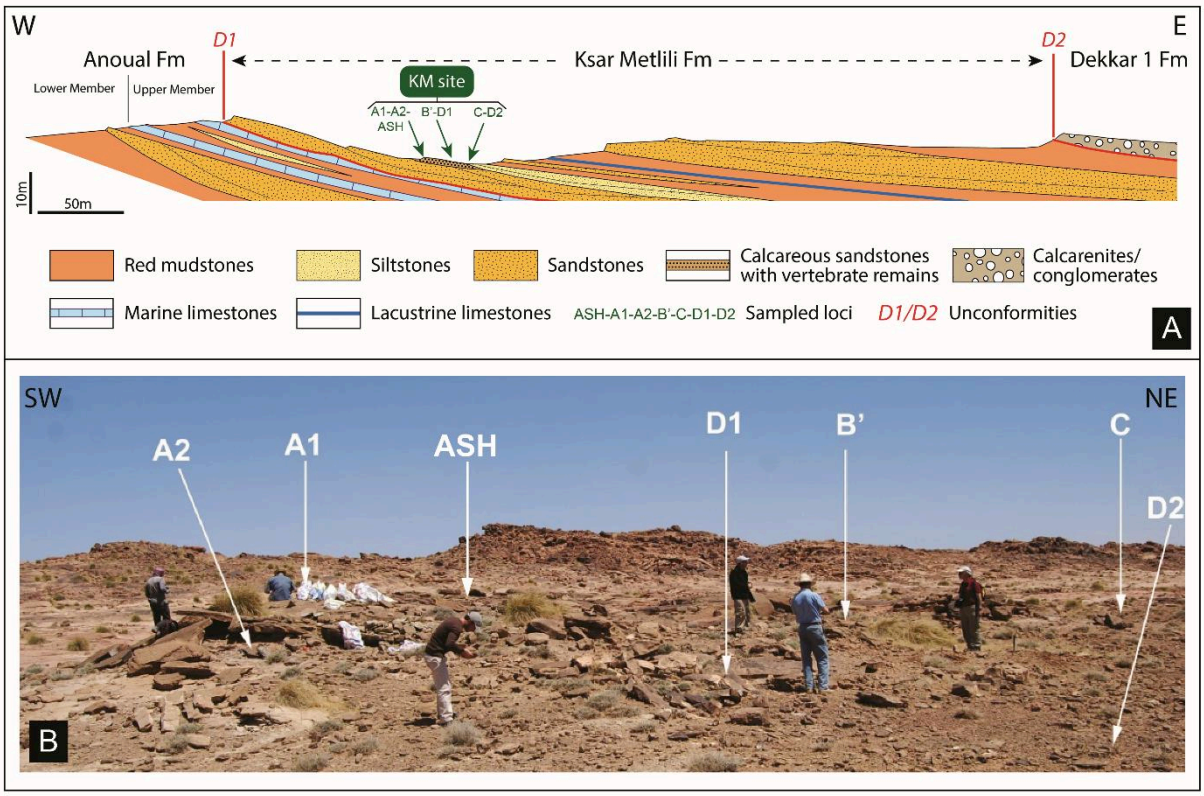


Figure 3. Localisation des différents locus du site de Ksar Metlili (KM ; Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. **A.** Coupe géologique de la Formation de Ksar Metlili. **B.** Localisation des locus échantillonnés du site de KM (campagne 2010, photographie R. Allain) : KM-ASH, KM-A1, KM-A2, KM-B', KM-C, KM-D1 et KM-D2. Les locus ne sont espacés que de quelques mètres (10 – 20 m maximum). Modifié d'après Lasseron et al., 2020.

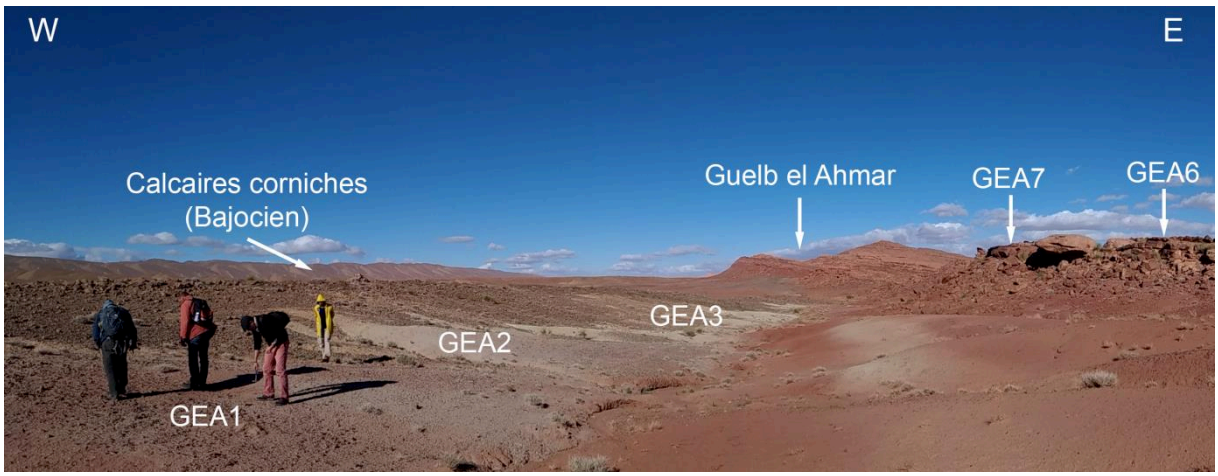


Figure 4. Localisation des locus échantillonnés du site de Guelb el Ahmar (GEA ; Oriental, Maroc), Bathonien (campagne 2018) : GEA1, GEA2 ; GEA3, GEA6 et GEA7.

3. Matériel et méthodes

3.1. Abréviations

ASH : Anoual Site Historique (le site découvert par M. Monbaron en 1983), Formation de Ksar Metlili, Purbeckien (Tithonien – Berriasien), Haut Atlas oriental, Province de Figuig, Oriental, Maroc ;
CR2P : Centre de Recherche en Paléontologie – Paris (UMR 7207, Muséum national d'Histoire Naturelle – Sorbonne Université – Centre national de la Recherche scientifique) ;
GEA : site de Guelb el Ahmar, Formation d'Anoual, Bathonien, Jurassique moyen, Haut Atlas oriental, Province de Figuig, Oriental, Maroc ;
ISEM : Institut des Sciences de l'Évolution – Montpellier, Montpellier, France ;
KM : site de Ksar Metlili (incluant ASH et les locus échantillonnés dans les années 2010), Formation de Ksar Metlili, Purbeckien (Tithonien – Berriasien), Haut Atlas oriental, Province de Figuig, Oriental, Maroc ;
MCM : Maroc Mésozoïque – Collections de fossiles marocains du Mésozoïque d'Anoual, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France ;
MNHN : Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France ;
NHMUK : Natural History Museum, Londres, Royaume-Uni ;
SA : Synclinal d'Anoual.

3.2. Matériel

La grande majorité des fossiles de microvertébrés des assemblages de KM et de GEA a une taille comprise entre 0,5 et 30 mm (le site de GEA a également livré quelques macrorestes plus imposants), et la plupart des éléments parmi eux sont de taille millimétrique. À l'exception des restes de ptérosaures et de dinosaures (Knoll, 2000 ; Knoll & Ruiz-Omeñaca, 2009) qui ont été sortis du MNHN et perdus, les collections originelles de KM faites par Sigogneau-Russell et ses collègues dans les années 1980 sont hébergées au MNHN. Le nouveau matériel collecté en 2010, 2015 et 2018 sera hébergé après étude à la Faculté des Sciences Aïn Chock de l'Université Hassan II, à Casablanca (Maroc), avec le préfixe FSAC-KM et FSAC-GEA. Prises dans leur globalité, ces collections représentent environ 6 tonnes de sédiments traités et triés.

Les prises de vue MEB ont été réalisées au sein de l'UMR 7207/CR2P (MEB JEOL JCM 600 et MEB Hitachi FlexSEM 1000 II). Les acquisitions en microtomographie RX ont été faites au plateau MRI (Montpellier Ressources Imagerie) de l'ISEM, à l'aide d'un microtomographe EasyTom 150, avec un voltage de 90 kV, une intensité de 53 µA et une résolution finale de 5 µm. La reconstruction 3D s'est faite à l'aide des logiciels de la suite Materialise Mimics Innovation Suite (Mimics Research v. 21.0 et 3-matic Research v. 3.0) à la plateforme d'imagerie 3D du CR2P.

3.3. Préparation des spécimens et méthodes de dénombrement

Les nouveaux blocs de grès calcaire collectés lors des dernières missions et contenant les microrestes ont été soumis à attaque acide en utilisant de l'acide formique dilué à 7% et saturé en phosphate tricalcium. Le carbonate de calcium, principal composant de la matrice, a ainsi été en grande partie dissous. La saturation en phosphate tricalcium permet de limiter autant que possible la fragmentation et la fragilisation des restes fossiles (voir Chapitre III.1.1). Le refus lithoclastique et bioclastique récupéré à l'issue de l'attaque acide a ensuite été reconcentré dans des bains de peroxyde d'hydrogène, permettant de dissoudre l'argile résiduelle de la matrice provenant de la décalcification et donc le volume de matériel à trier pour isoler les fossiles. Dans les cas où la fraction de gypse était très importante, une dissolution à l'aide de dithionite a parfois été nécessaire. Le résidu de traitement ainsi reconcentré a ensuite été fractionné à l'aide de tamis aux mailles de 5, 2, 1 et 0,5 mm, puis trié sous loupe binoculaire, avec l'aide de M. Forissier, E. Gheerbrant, J. Marchand, A. Phelizon et V. Prugneaux.

Les microrestes de vertébrés identifiés ont fait l'objet d'un comptage exhaustif. Celui-ci s'est fait à la main dans les cas où la quantité de spécimens était relativement faible. En revanche, lorsque les pièces étaient trop nombreuses pour être comptées rapidement et sans erreur, il s'est fait à l'aide du script 'Count Image Elements' (**Fig. 5**), codé en Python et spécialement développé par Auréliane Gailliègue (comm. pers., Avril 2017). Ce script est basé sur le principe de la segmentation d'image : cela consiste en la division d'une image en plusieurs classes en regroupant les pixels avec des attributs similaires. Les microrestes, répartis de façon à ce qu'ils ne se touchent pas, sont photographiés sur un fond uniforme blanc ; puis, l'image est importée dans le script qui l'analyse et associe les pixels voisins ayant le même niveau de gris. Un seuil de

niveau de gris est alors calculé, l'utilisateur ayant alors le choix entre deux méthodes de calcul. Ce seuil permet de définir deux classes de pixels :

- Une classe C1 regroupant les pixels dont le niveau de gris est supérieur à la valeur seuil, auxquels on attribue la couleur noire et qui constituent donc les fossiles ; le nombre de groupes de pixels dans cette première classe correspond ainsi au nombre de fossiles ;
- Une classe C2 regroupant les pixels dont le niveau de gris est inférieur à la valeur seuil, auxquels on attribue la couleur blanche et qui constituent donc le fond.

Les deux méthodes proposées pour la définition de la valeur seuil sont les suivantes. La première repose sur le seuillage global : un algorithme, suivant la méthode d'Otsu (voir Sezgin & Sankur, 2004 pour plus de détails), définit une valeur seuil optimale pour l'intégralité de l'image en maximisant la variance entre les deux classes de pixels. La seconde repose sur le principe du seuillage adaptatif : dans ce cas, la valeur seuil séparant les deux classes de pixels n'est plus unique pour la totalité de l'image mais varie de façon dynamique selon les régions de l'image (voir Sezgin & Sankur, 2004 pour plus de détails). Ainsi, pour chaque pixel de l'image, on construit une zone Z de n pixels de côté, centrée sur le pixel considéré, n étant un nombre entier choisi par l'utilisateur à l'aide d'un curseur. Pour chaque zone, une valeur seuil correspondant à la moyenne de la distribution des valeurs d'intensité des pixels environnants contenus dans la zone Z considérée est calculée. Puis, de la même façon qu'avec la précédente méthode, le pixel central est attribué à l'une ou l'autre classe selon que sa valeur de niveau de gris est supérieure ou inférieure à la valeur seuil dynamique calculée pour sa zone. Cette seconde méthode permet d'obtenir de meilleurs résultats que la première dans les cas où le fond de l'image n'est pas tout à fait uniforme (s'il y a des ombres par exemple). Pour chacune des deux méthodes, un second curseur permet d'affiner au mieux le résultat.

Afin de vérifier la fiabilité du script, il a d'abord été testé sur 30 lots de taille croissante dont le nombre de spécimens avait auparavant été déterminé manuellement, contenant de 10 à 400 spécimens. Pour chacun de ces lots de taille connue, le script 'Count Image Elements' a donné soit le nombre exact de spécimens, y compris pour certains des lots les plus grands, soit un résultat différent de moins de 5% du nombre exact. La marge d'erreur n'étant pas statistiquement significative, le script a été jugé suffisamment fiable pour permettre le dénombrement exhaustif, rapide et précis des lots comprenant un grand nombre de microrestes (parfois près de 3 000) dont le dénombrement manuel aurait été trop chronophage et sujet à erreurs. Il a été utilisé à plusieurs reprises (Lasseron *et al.*, 2020 ; Allain *et al.*, in prep.) et a toujours donné des résultats satisfaisants.

Les collections du synclinal d'Anoual sont ainsi constituées de 53 649 éléments identifiés, dont 39 109 pour KM et 14 540 pour GEA (**Tab. 1**).

3.4. Analyses statistiques et phylogénétiques

Les analyses morphométriques sur les dents de théropodes (voir Chapitre II.2.10) ont été réalisées à l'aide du logiciel PAST (version 3.25 ; Hammer *et al.*, 2001). Elles s'appuient sur les travaux d'Hendrickx *et al*. (2015a), eux-mêmes basés sur la méthodologie développée par Smith (2005) et Smith *et al*. (2005). Cette méthodologie a également été utilisée à plusieurs reprises par d'autres auteurs, avec quelques adaptations, pour aider à l'identification de dents isolées de théropodes (Smith & Dalla Vecchia, 2006 ; Smith & Lamanna, 2006 ; Kear *et al.*, 2013 ; Larson & Currie, 2013 ; U. Richter *et al.*, 2013 ; Hendrickx & Mateus, 2014 ; Serrano-Martínez, Ortega *et al.*, 2015 ; Serrano-Martínez, Vidal *et al*., 2015 ; Gerke & Wings, 2016 ; Malafaia *et al.*, 2017). Les analyses de clustering menées sur les matrices de présence – absence et sur les fréquences relatives des taxons du synclinal d'Anoual (voir Chapitre III) ont également été menées sous PAST3.

Les analyses phylogénétiques menées sur les « Dryolestoidea » (voir Chapitre II.2.12) ont été réalisées sous PAUP*4 (version 4.0a, build 168 ; Swofford, 2003) et TNT (version 1.5 ; Goloboff & Catalano, 2016). La matrice a été construite en utilisant Mesquite (version 3.61, build 927 ; Maddison & Maddison, 2019).

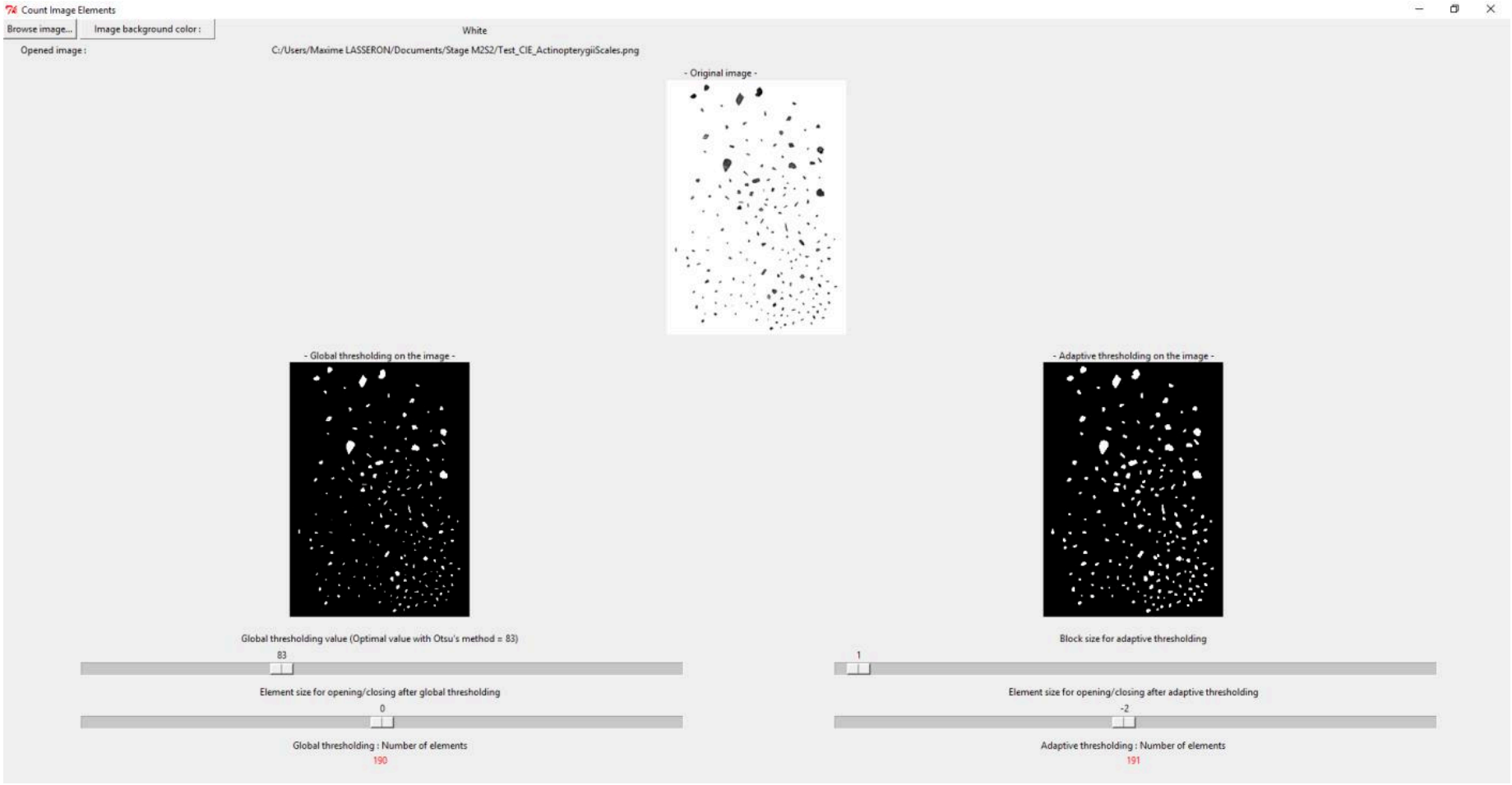


Figure 5. Exemple de résultats donnés par le script 'Count Image Elements' pour un échantillon d'écailles d'actinoptérygiens. En haut, la photographie originale ; à gauche, le comptage par seuillage global (valeur seuil = 83, N = 190) ; à droite, le comptage par seuillage adaptatif (taille du bloc = 1 pixel, N = 191).

Tableau 1. Nombre d'éléments identifiés par taxon parmi les microrestes livrés par les sites de Guelb el Ahmar (Bathonien) et de Ksar Metlili (Tithonien – Berriasien), Oriental, Maroc. MNE = nombre minimal d'éléments.

	Guelb el Ahmar		**Ksar Metlili**	
	MNE	Proportion (%)	MNE	Proportion (%)
Chondrichthyes	0	0	62	0,16
Actinopterygii indet.	10 049	69,12	18 282	46,74
Holostei indet.	4	0,03	72	0,18
Ginglymodi indet.	963	6,62	11 442	29,26
Ionoscopiformes	1	< 0,01	0	0
Pycnodontiformes	4	0,03	104	0,27
Osteoglossiformes	21	0,14	382	0,98
Actinistia	3	0,02	22	0,06
Dipnoi	45	0,31	186	0,48
Albanerpetontidae	2	0,01	38	0,1
Caudata	1	< 0,01	0	0
Anura	33	0,23	190	0,49
Gymnophiona	0	0	2	< 0,01
Testudinata	85	0,58	452	1,16
Rhynchocephalia	17	0,12	24	0,06
Squamata	24	0,17	119	0,3
Choristodera	5	0,03	42	0,11
Crocodyliformes indet.	904	6,22	2 023	5,17
Atoposauridae	2 193	15,08	4 299	10,99
Teleosauridae	15	0,1	89	0,23
Pterosauria	51	0,35	689	1,76
Theropoda	62	0,43	107	0,27
Ornithischia	4	0,02	1	< 0,01
Cynodontia	0	0	8	0,02
Mammalia	5	0,03	195	0,5
Tetrapoda indet.	45	0,31	50	0,13
Vertebrata indet.	4	0,03	229	0,59
Total	14 540	100	39 109	100

Chapitre I

Contexte géologique

1. Cadre géologique et structural

Les sites de Guelb el Ahmar et de Ksar Metlili étudiés ici se situent sur la bordure Nord des montagnes du Haut Atlas oriental, au Nord-Est du Maroc. Le site de Guelb el Ahmar se trouve à environ 7 km au Nord-Nord-Ouest de la ville d'Anoual, dans la Province de Figuig, dans la région de l'Oriental. Celui de Ksar Metlili se trouve lui à 12 km à l'Ouest-Nord-Ouest de cette même ville (**Fig. 2**). La paléogéographie jurassique du Maroc est caractérisée par la prééminence de deux sillons subsidents, l'un à l'emplacement du Moyen Atlas et l'autre dans les parties centrales et orientales du Haut Atlas, constituant des diverticules du domaine téthysien situé au Nord-Est (du Dresnay, 1976 ; Haddoumi *et al.*, 2008). Dans ces régions, la sédimentation marine s'achève avec les calcaires corniches du Bajocien suivis d'une série de marno-calcaires à *Pholadomyes* du Bajocien supérieur - ?Bathonien inférieur (Haddoumi *et al.*, 2008 ; **Fig. 6**), et ne reprend qu'avec les dépôts de la transgression marine crétacée de l'Aptien ou du Cénomanien (Aptien dans le Moyen Atlas et le Haut Atlas central, Cénomanien dans le Haut Atlas oriental) (Choubert & Faure-Muret, 1960-1962 ; du Dresnay, 1979 ; Charrière, 1992, 1996 ; Charrière & Haddoumi, 2016). Pendant cet intervalle de temps, soit pendant 43,3 à 67,8 Ma, la sédimentation marine reste limitée à la bordure atlantique (Haut Atlas occidental) et sud-téthysienne (avant-pays rifain au Nord-Est du Moyen Atlas) (Choubert & Faure-Muret, 1960-1962 ; Dercourt *et al.*, 2000 ; Haddoumi *et al.*, 2008). Entre ces deux séries marines se développent les « Couches rouges » (**Fig. 6**), aussi appelées « Continental Intercalaire » dans les anciens travaux de géologues français (Kilian, 1931) : il s'agit d'une série de dépôts détritiques à dominante continentale très largement répandus dans le domaine atlasique marocain et en Afrique du Nord (Haddoumi *et al.*, 1998, 2008, 2016 ; Allain & Aquesbi, 2008 ; Charrière & Haddoumi, 2016) et classiquement interprétée comme marquant le comblement des sillons atlasiques (du Dresnay, 1979). Ces « Couches rouges » se retrouvent ainsi dans de nombreuses cuvettes synclinales, avec des épaisseurs allant de quelques centaines de mètres à environ 2000 mètres (Haddoumi *et al.*, 2008). Dans la région d'Anoual, ces bancs sont modérément affectés par la tectonique et présentent une épaisseur d'environ 500 m (Haddoumi *et al.*, 2008).

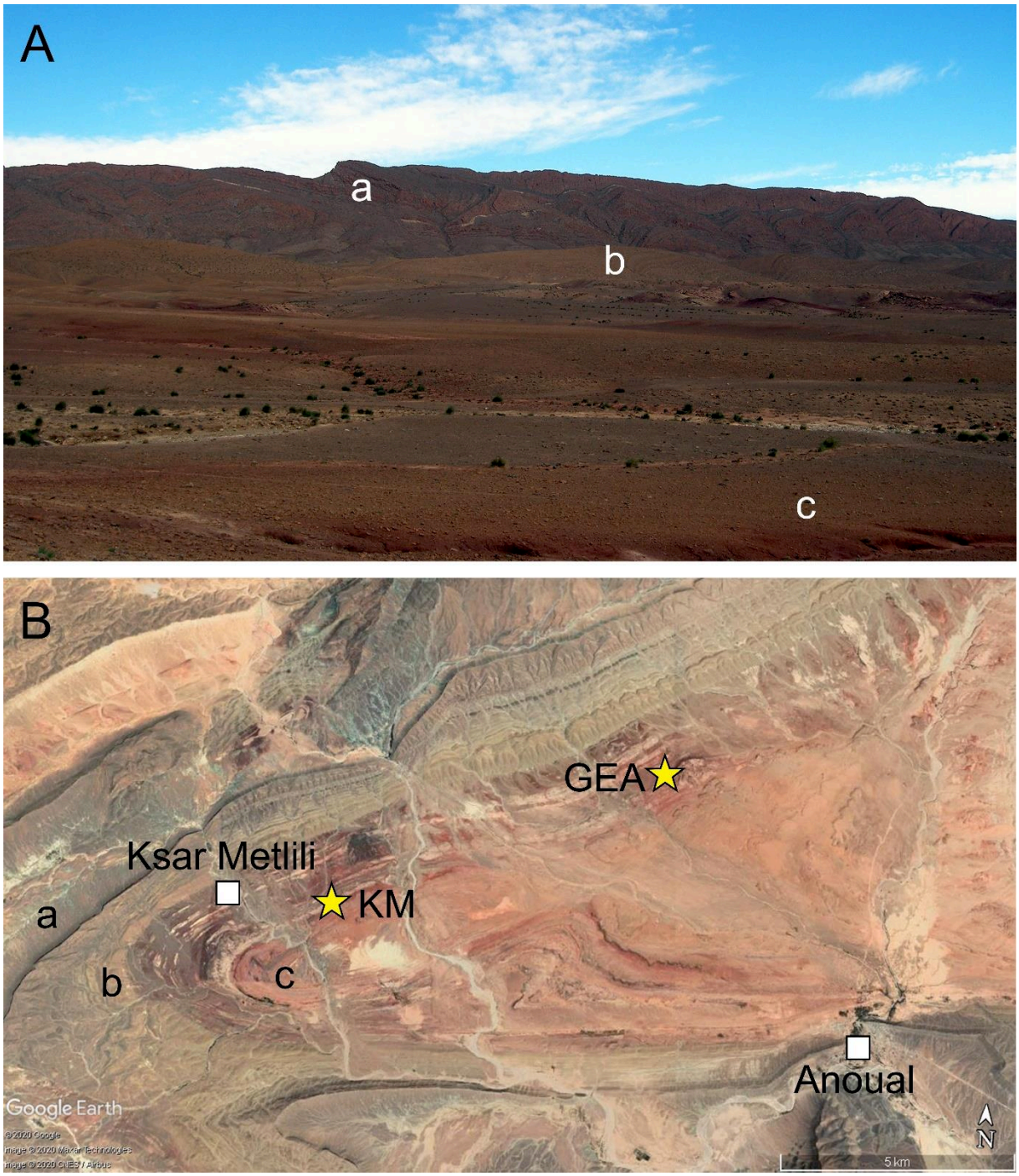


Figure 6. Succession des faciès dans le synclinal d'Anoual (Oriental, Maroc), en bordure de la terminaison périclinale. **A.** Vue panoramique. **B.** Vue satellite. a, calcaire corniche du Bajocien ; b, marno-calcaires à *Pholadomyes* du Bajocien – ?Bathonien ; c, « Couches rouges » (Bathonien – Cénomanien). GEA = Guelbel Ahmar ; KM = Ksar Metlili.

2. Lithostratigraphie, faciès sédimentaires et âge des formations du synclinal d'Anoual

L'âge des terrains continentaux regroupés sous le nom de « Couches rouges », très rarement fossilifères, a été très débattu, du fait de l'absence de marqueurs chronostratigraphiques fiables (Monbaron, 1988 ; Sigogneau-Russell *et al.*, 1990 ; Haddoumi *et al.*, 1998, 2008 ; Charrière & Haddoumi, 2016). Un âge compris entre le Jurassique moyen et le Crétacé inférieur, voire le début du Crétacé supérieur, leur est généralement attribué (Sigogneau-Russell *et al.*, 1990 ; Zouhri *et al.*, 2017). Les interprétations divergent cependant quant à l'interprétation temporelle de cette séquence. Dans le Haut Atlas oriental, ces couches ont été, par le passé, divisées en deux complexes (Choubert, 1939) séparés par une discordance « infra-crétacée » (D2) (du Dresnay, 1956, 1969, 1976 ; Choubert & Faure-Muret, 1960-1962). Le complexe supérieur a été unanimement rapporté à l'infracénomanien par ces auteurs, mais le complexe inférieur a fait l'objet d'attributions diverses et parfois contradictoires : Jurassique supérieur (Choubert, 1938, 1939 ; du Dresnay, 1956), Bathonien supérieur (du Dresnay, 1963) et enfin Bathonien-?Callovien (du Dresnay, 1976). Plus tard, la découverte dans le membre inférieur d'un niveau marin attribué au Jurassique supérieur et de nannofossiles calcaires rapportés au Berriasien (?) quelques mètres au-dessus du site de Ksar Metlili par Sigogneau-Russell *et al*. (1990), ainsi que la présence des mêmes minéraux index (micas, feldspaths potassiques et kaolinite) de part et d'autre de la discordance « infra-crétacée » D2, ont conduit ces auteurs à exclure la présence d'un hiatus majeur dans la séquence et à considérer que les « Couches rouges » d'Anoual constituaient une série continue du Bathonien au Cénomanien. Toutefois, étant donnée l'importance de l'intervalle de temps considéré (*ca.* 68 Ma), une sédimentation continue (et donc l'absence d'une lacune stratigraphique importante) impliquerait des taux de sédimentation très faibles, ce qui semble peu probable dans ce contexte géodynamique et suggère l'existence de nombreux hiatus (du Dresnay, 1969 ; Monbaron, 1988 ; Haddoumi *et al.*, 2016 ; Lasseron *et al.*, 2020).

Ainsi, de nouveaux travaux menés dans le synclinal d'Anoual (Haddoumi *et al.*, 1998, 2008 ; Charrière & Haddoumi, 2016) ont conduit à un nouveau découpage lithostratigraphique des « Couches rouges » du synclinal d'Anoual. En effet, la base du « complexe supérieur » surmonte en concordance apparente le membre supérieur marin du « complexe inférieur », mais lorsque l'on suit ce contact précis sur plusieurs kilomètres, on constate que la base ravinante, souvent ferrugineuse, de ce « complexe supérieur » incise plus ou moins profondément les différents niveaux du membre marin du « complexe inférieur » et atteint même par endroits les

terrains continentaux de ce complexe (Charrière & Haddoumi, 2016 ; **Fig. 7**). La découverte de cette discordance de ravinement, nommée D1 (**Figs. 7, 8**) et séparant des niveaux de différentes lithologies et de différents paléoenvironnements, conduit ainsi à distinguer non plus deux, mais trois unités lithostratigraphiques dans les « Couches rouges » de la région d'Anoual, du bas vers le haut (**Fig. 8**) : la Formation d'Anoual, correspondant à l'ancien « complexe inférieur » et constituée d'un membre inférieur continental et d'un membre supérieur marin, la Formation de Ksar Metlili, continentale et délimitée à sa base par la discordance de ravinement D1 et à son sommet par la discordance « infracrétacée » D2 de du Dresnay (1956), en fait une discordance cartographique, et le Groupe de Dekkar sus-jacent.

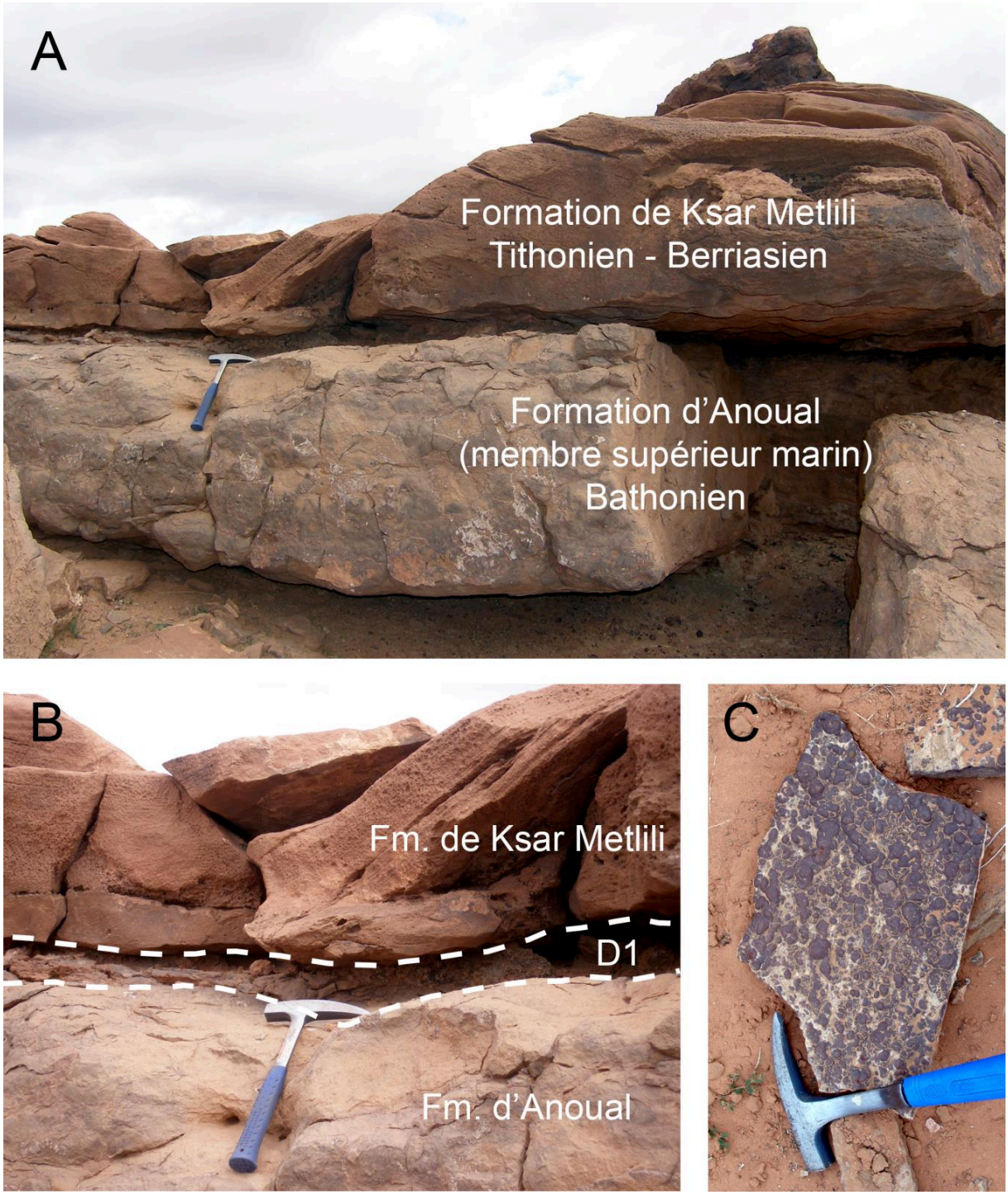
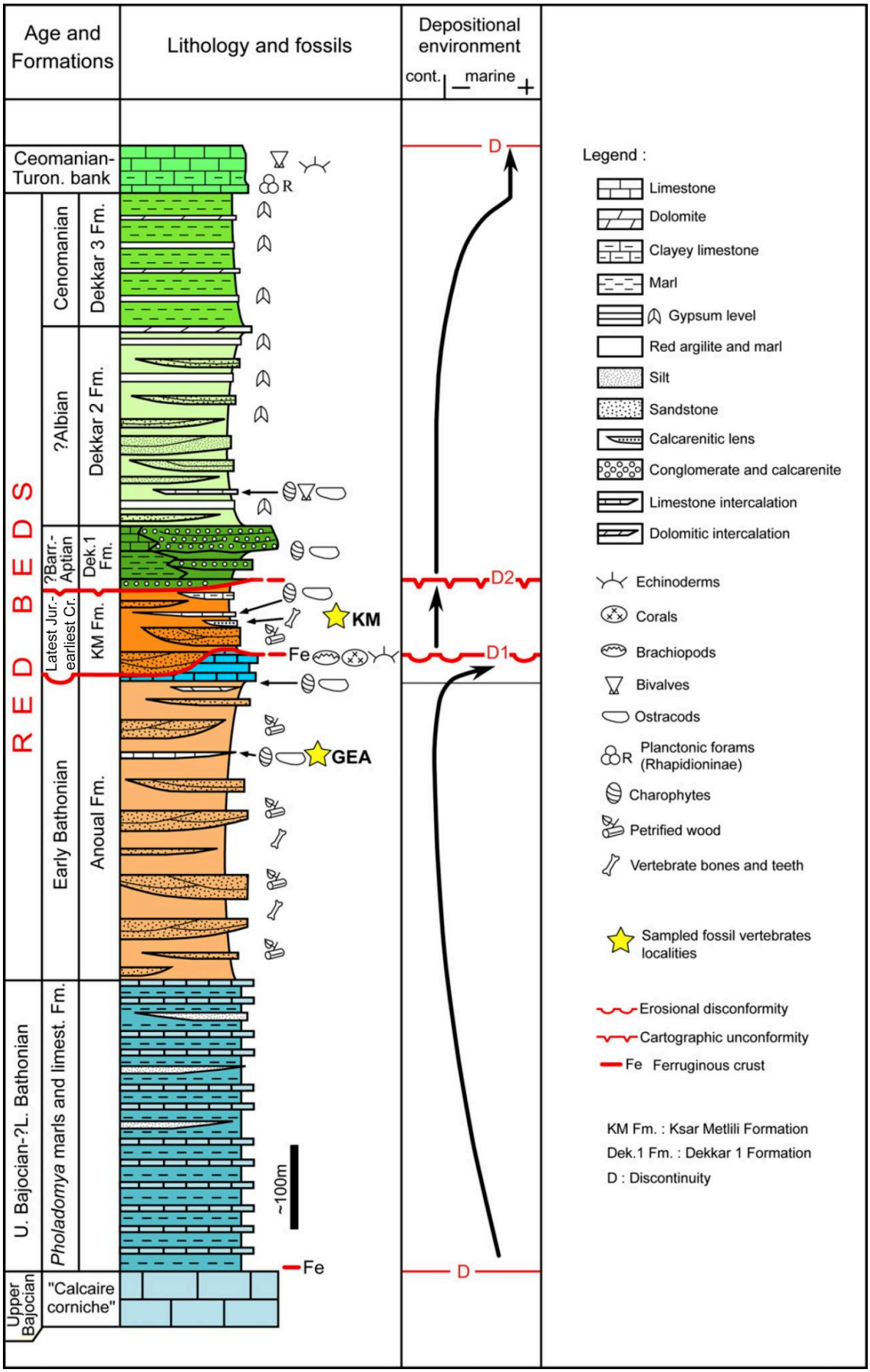


Figure 7. Discordance de ravinement D1 entre les Formations d'Anoual et de Ksar Metlili (Oriental, Maroc). **A.** Zone de contact entre le membre supérieur marin de la Formation d'Anoual (Bathonien) et la Formation de Ksar Metlili (Tithonien – Berriasien), continentale. La discordance entre les deux formations (entre 12 et 25 millions d'années) est matérialisée par une discordance de ravinement nommée D1. **B.** Vue de détail de la discordanceD1. **C.** Bloc prélevé dans la zone de discordance ; on distingue aisément les concrétions ferrugineuses, typiques de cette discordance.


Age and Formations
Lithology and fossils
Depositional environment
cont.
marine
Ceomanian-Turon. bank
RED BEDS
Cenomanian
Dekkar 3 Fm.
?Albian
Dekkar 2 Fm.
?Barr.-Aptian
Dek.1 Fm.
Latest Jur.-earliest Cr.
KM Fm.
Early Bathonian
Anoual Fm.
U. Bajocian-?L. Bathonian
Pholadomya marls and limest. Fm.
Upper Bajocian
"Calcaire corniche"
KM
GEA
Fe
D
D2
D1
~100m
Legend :
Limestone
Dolomite
Clayey limestone
Marl
Gypsum level
Red argilite and marl
Silt
Sandstone
Calcarenitic lens
Conglomerate and calcarenite
Limestone intercalation
Dolomitic intercalation
Echinoderms
Corals
Brachiopods
Bivalves
Ostracods
Planctonic forams (Rhapidioninae)
Charophytes
Petrified wood
Vertebrate bones and teeth
Sampled fossil vertebrates localities
Erosional disconformity
Cartographic unconformity
Ferruginous crust
KM Fm. : Ksar Metlili Formation
Dek.1 Fm. : Dekkar 1 Formation
D : Discontinuity

◄ **Figure 8.** Log stratigraphique et évolution séquentielle des « Couches rouges » exposées dans le synclinal d'Anoual (Oriental, Maroc), avec indication de la position stratigraphique des sites de Ksar Metlili (KM) et de Guelb el Ahmar (GEA). Barr = Barrémien ; Cr = Crétacé ; Fm = Formation ; Jur = Jurassique ; limest = limestones (calcaires) ; Turon = Turonien. Modifié d'après Haddoumi *et al.*, 2016.

La Formation d'Anoual (**Fig. 8**), épaisse de 350 à 500 mètres, recouvre les marno-calcaires à *Pholadomyes* ayant livré l'espèce *Thambites planus* de la zone à *Parkinsoni* du Bajocien terminal (du Dresnay, 1971 ; Enay *et al.*, 1987 ; Haddoumi *et al.*, 1998, 2008). La quasi-totalité de la formation est constituée par un membre inférieur essentiellement détritique continental. Il est formé par des argilites et pélites rouges et brunes d'épaisseur plurimétrique, et entrecoupées de barres gréseuses chenalisées, formant ainsi une succession de séquences gréseuses à la base et argilo-pélitiques au sommet, avec quelques intercalations lenticulaires de calcaire dans la partie supérieure. C'est dans ces lentilles calcaires que se situent les différents locus du site de Guelb el Ahmar (**Fig. 4**). Les barres de grès, d'épaisseur métrique et d'extension hectométrique à kilométrique, se présentent en corps tabulaires et présentent des faisceaux à stratification oblique arquée, générés par des mégarides tridimensionnelles correspondant au comblement de chenaux isolés par des sables fins et moyens (Haddoumi *et al.*, 2008). Des rides de courant sont parfois visibles au sommet des barres (Haddoumi *et al.*, 2008). Ces dépôts continentaux traduisent une dynamique fluviatile de chenaux multilatéraux en tresse. La lithologie et les structures sédimentaires du membre inférieur, tout comme la présence de nombreux troncs fossiles de grande taille (**Fig. 9**), indiquent un environnement de type deltaïque ou de plaine d'inondation (Haddoumi *et al.*, 2016), avec une incursion épisodique des eaux marines dans la plaine deltaïque (Haddoumi *et al.*, 1998). Les intercalations de lentilles calcaires dans lesquelles ont été trouvés les microrestes de vertébrés, dans la partie supérieure du membre continental, correspondent à des dépôts lacustres, ce qui est confirmé par leur microflore (oogones de charophytes) et leur contenu palynologique, qui suggèrent un dépôt en milieu lacustre dans un environnement d'eau douce (Haddoumi *et al.*, 1998, 2016). Au-dessus se trouve un membre supérieur marin, calcaire et marno-calcaire, épais d'une dizaine de mètres, qui correspond à la dernière récurrence marine jurassique enregistrée dans la région (Charrière & Haddoumi, 2016). La faune de brachiopodes (*Burmirhynchia* gr. *termeriae-aethiensis* et *Kallirhynchia oranensis*) et, dans une moindre mesure, les ostracodes et les charophytes trouvés dans le membre marin supérieur de la Formation d'Anoual, contraignent l'âge minimum des locus de GEA au Bathonien inférieur (Haddoumi *et al.*, 1998, 2016).

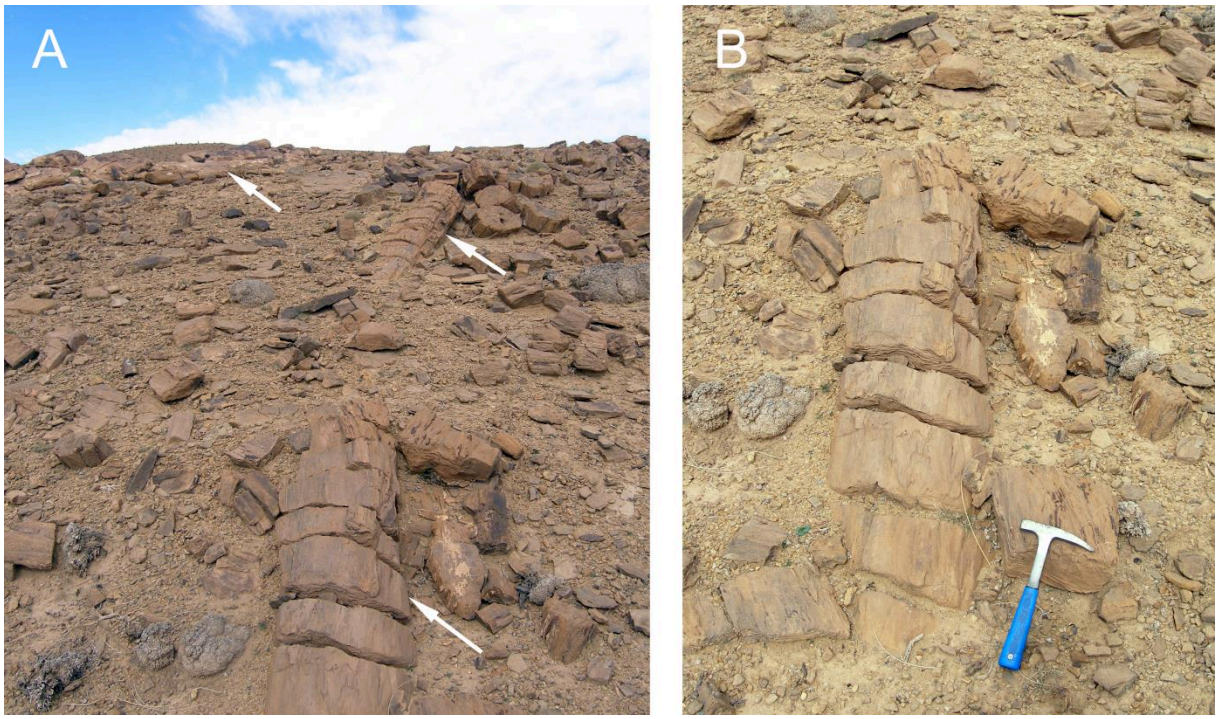


Figure 9. Aperçu de la flore de la Formation d'Anoual (Bathonien). **A.** En certaines localités, la Formation d'Anoual est riche en troncs fossiles de gymnospermes conifères (flèches), appartenant probablement à la famille des Cheirolepidiaceae, puisque des pollens du genre *Classopollis* ont été identifiés dans les marnes du locus GEA2. Le bois pourrait être rapporté au genre *Agathoxylon*. **B.** Vue de détail sur un tronc.

La Formation de Ksar Metlili (**Fig. 8**) est un deuxième ensemble détritique continental, formant un dépôt lenticulaire d'une épaisseur d'environ 80 m (Haddoumi *et al.*, 2008). Sa lithologie est analogue à celle du membre inférieur de la Formation d'Anoual et correspond également à des dépôts de plaine deltaïque à prédominance fluviale, associée à des lacs d'interfluves épisodiques à sédimentation carbonatée. Son extension est limitée aux axes des synclinaux d'Anoual et de Ksar Jilali. Contrairement à GEA, dont l'âge Bathonien inférieur est bien contraint, celui de KM n'est pas connu avec certitude. La découverte, dans un horizon marneux situé juste sous la lentille à microvertébrés, de nannofossiles calcaires proches des genres *Polycostella* (Tithonien – Berriasien inférieur), *Microcantholithus* (Berriasien – Aptien) et *Nannoconus* (Tithonien supérieur – Barrémien), a initialement suggéré un âge berriasien pour la Formation de KM et ses locus à microvertébrés. La présence d'une espèce de requin parmi les microrestes a également été utilisée comme un argument en faveur d'un âge berriasien, mais cet argument est largement discutable (voir III.2.1 ci-dessous). Cinq à sept mètres au-dessus de la lentille à microvertébrés, ce sont des gyrogonites de Porocharaceae (charophytes) de l'espèce *Porochara maxima* qui ont été identifiées (Haddoumi *et al.*, 2008 ; Mojon *et al.*, 2009). L'extension stratigraphique de cette espèce, restreinte au Tithonien terminal et au début du

Berriasien, suggère que la partie supérieure de la Formation de KM s'est déposée dans un intervalle Tithonien – Berriasien. Le Berriasien a été retenu dans les travaux précédents. Toutefois, ces datations (nannofossiles calcaires, charophytes et faune de requins) ne sont basées que sur la présence d'espèces isolées et non sur des associations fauniques. Elles ne permettent donc pas d'établir un âge avec précision et certitude, alors que des associations fauniques auraient été plus à même de livrer des informations fiables et précises sur l'âge de la Formation de KM, comme cela a été reconnu par Sigogneau-Russell *et al*. (1990). Cette absence de marqueurs chronostratigraphiques fiables, ainsi que de nouvelles interprétations basées sur notre étude des microvertébrés de KM, nous conduisent à remettre en question l'âge berriasien supposé de la Formation de KM et de considérer qu'il s'agit en fait d'un faciès purbeckien, c'est-à-dire d'un âge compris entre le Jurassique terminal (Tithonien) et le Crétacé basal (Berriasien), comme c'est le cas pour les faciès purbeckiens européens (Cuny *et al.*, 1991 ; Callomon & Cope, 1995 ; Deconinck *et al.*, 2000 ; Riboulleau *et al.*, 2007 ; Vullo *et al.*, 2014 ; Brigaud *et al.*, 2018). Nous discutons cela au chapitre IV.

Les faciès sédimentaires de cette formation sont similaires à ceux observés dans le membre inférieur continental de la Formation d'Anoual sous-jacente ; marnes et argiles entrecoupées de bancs de grès calcaires fins à moyens, stratifications obliques (**Fig. 10**) parfois déformées, laminations arquées, manchons racinaires (Haddoumi *et al.*, 2008). La lentille à microvertébrés de KM est intercalée entre deux horizons marins (Sigogneau-Russell *et al.*, 1990, 1998) : il y a un mélange d'éléments provenant de milieux continentaux (bois, mammifères, dinosaures, etc.), saumâtres (bivalves) et indiscutablement marins (échinodermes, coraux, brachiopodes, etc.). La Formation de KM s'est donc vraisemblablement déposée dans une plaine deltaïque à dominance fluviatile, près de la mer et probablement influencée par les variations eustatiques (Sigogneau-Russell *et al.*, 1990, 1998 ; Haddoumi *et al.*, 2008). Tous les bancs à microvertébrés échantillonnés dans les différents locus de KM (**Fig. 3**) présentent ce type de faciès de transition.

Figure 10. Stratifications obliques dans la Formation de Ksar Metlili (Tithonien – Berriasien).

Le Groupe de Dekkar (**Figs. 8, 11**) sus-jacent est quant à lui composé de trois formations. La première, la Formation de Dekkar 1 (30 à 60 m d'épaisseur), est un ensemble détritique de conglomérats à éléments calcaires et de calcarénites à ciment carbonaté, séparés par des grès fins à moyens et des siltites. Elle repose en discordance (D2) sur les formations sous-jacentes (**Fig. 11**). La nature polygénique de ses éléments constitutifs indique un remaniement de différentes assises calcaires du Dogger et du Lias. L'épaisseur de la formation conglomératique diminue du Sud vers le Nord : elle est maximale au voisinage de la faille nord-atlasique et passe latéralement au « calcaire lacustre d'Aïn Melouk » (Caïa, 1972) au Nord. Cette formation correspond à des dépôts de piémont (cônes de déjection) associés à un système fluviatile en tresse. Les faunes de charophytes et d'ostracodes ont permis sa datation au ?Barrémo-Aptien. La seconde formation, la Formation de Dekkar 2, épaisse de quelques centaines de mètres, est formée de dépôts fluvio-lacustres évoluant vers le haut en des dépôts argileux de plaine évaporitique. Cette formation est caractérisée par une prédominance de faciès terrigènes très fins et se divise en trois ensembles. La partie inférieure de la Formation de Dekkar 2 est constituée de faciès argileux à intercalations de niveaux gréseux, avec localement quelques niveaux calcaires fossilifères ayant livré quelques charophytes indéterminables, ostracodes et lamellibranches. La partie moyenne de la formation est formée de barres gréseuses et silteuses, parfois séparées par des argiles rouges ; les chenalisations et stratifications obliques sont fréquentes dans cette partie de la formation. La partie supérieure de la formation, quant à elle, est dominée par des marnes rouges et gris-vert, avec des intercalations de gypse et de dolomie centimétriques. L'âge de la Formation de Dekkar 2, imprécis, a été établi par encadrement stratigraphique à l'Albien ou à l'Albo-Cénomanien.

Enfin, la Formation de Dekkar 3, d'une épaisseur constante d'environ 150 m, est constituée de marnes à gypses typiques d'un dépôt supratidal de sebkha évaporitique (Haddoumi *et al.*, 2008). Elle s'organise en séquences plurimétriques dominées à la base par des marnes brun-rouge ou gris-vert, non fossilifères et à intercalations de gypse, et au sommet par des bancs de gypse et parfois de dolomie (Haddoumi *et al.*, 2008). Elle est surmontée par les calcaires marins associés à la transgression du Cénomanien supérieur – Turonien inférieur : on parle de « barre cénomano-turonienne » (Charrière & Haddoumi, 2016), qui marque la fin de la sédimentation continentale. L'âge cénomanien de la Formation de Dekkar 3 est ainsi déduit de sa position au-dessous de cette barre cénomano-turonienne.

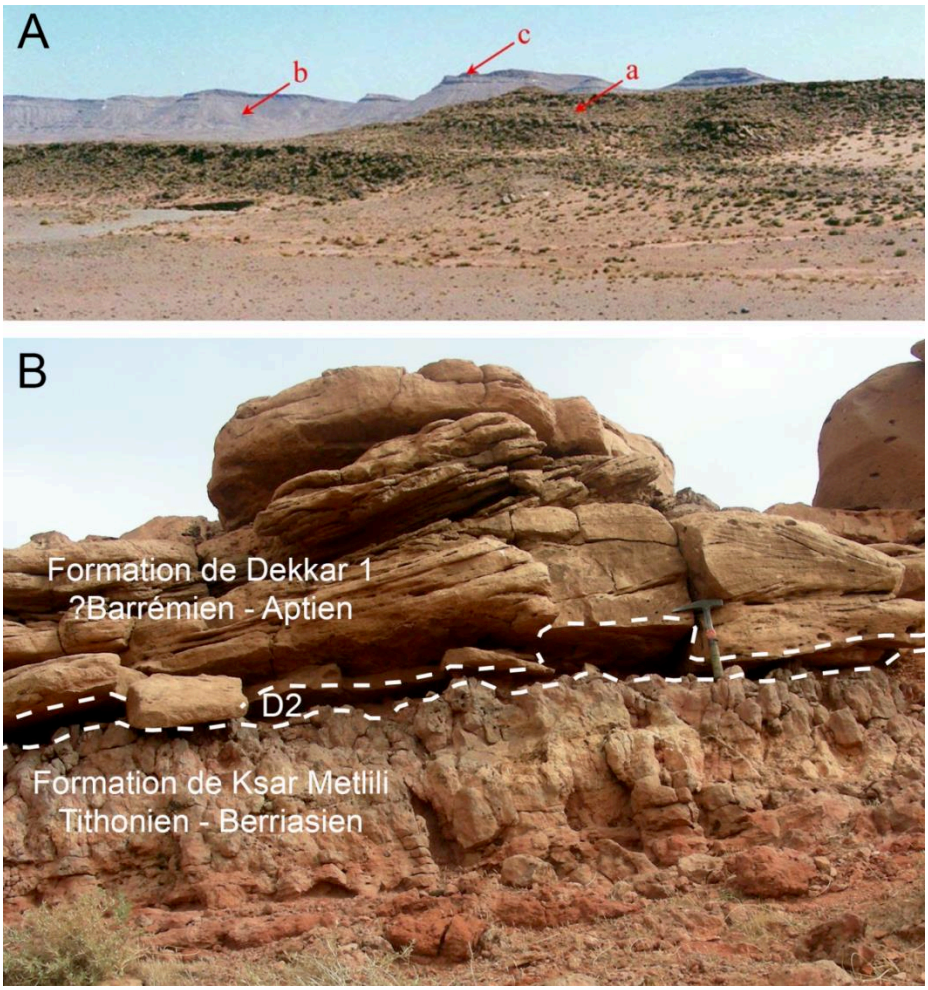


Figure 11. Groupe de Dekkar (Oriental, Maroc). **A.** Vue panoramique du Groupe du Dekkar, montrant les barres conglomératiques de la Formation de Dekkar 1 (?Barrémien – Aptien) (a), la Formation de Dekkar 3 (Cénomanien) (b) et la barre cénomano-turonienne (c) (d'après Haddoumi *et al.*, 2008). **B.** Discordance cartographique D2 entre les Formations de Ksar Metlili (Tithonien – Berriasien) et de Dekkar 1 (?Barrémien – Aptien).

Chapitre II

Étude systématique des faunes de vertébrés de Guelb el Ahmar et de Ksar Metlili

1. Introduction à la paléobiodiversité de Guelb el Ahmar et de Ksar Metlili

Dès sa découverte en 1983 et les missions qui ont suivi en 1986 et en 1988, la faune du site de KM apparaît comme d'une richesse et d'une diversité exceptionnelle (Sigogneau-Russell *et al.*, 1990, 1998). Au fil des identifications et des publications, la faune de KM se dessine comme l'une des faunes les plus riches et diversifiées du Mésozoïque africain et gondwanien, et d'une importance capitale pour appréhender la transition Jurassique – Crétacé, dont très peu de sites sont connus dans le Gondwana. Ce sont ainsi pas moins de 39 espèces (morphologiquement définies) qui sont isolées (bien que toutes n'aient pas été formellement identifiées et décrites) dans les récoltes des années 1980, dont 22 étaient alors nouvelles et décrites pour la première fois (Lasseron *et al.*, 2020). Antérieurement à ce travail, ce sont donc deux espèces de requins (dont une nouvelle ; Duffin & Sigogneau-Russell, 1993) qui sont mises en évidence à KM, quatre espèces au moins d'actinoptérygiens (Sigogneau-Russell *et al.*, 1990, 1998), deux espèces de sarcoptérygiens (actinistiens et dipneustes) non tétrapodes (Sigogneau-Russell *et al.*, 1990, 1998), quatre espèces d'amphibiens (dont trois nouvelles ; Evans & Sigogneau-Russell, 2001 ; Gardner *et al.*, 2003 ; Jones *et al.*, 2003), deux espèces de tortues (Gmira, 1995), quatre espèces de lépidosaures (dont au moins trois nouvelles ; Richter, 1994 ; Broschinski & Sigogneau-Russell, 1996 ; Evans & Sigogneau-Russell, 1997) et cinq espèces d'archosauromorphes (Sigogneau-Russell *et al.*, 1990, 1998 ; Knoll, 2000 ; Knoll & Ruiz-Omeñaca, 2009). La recherche de mammifères a fait l'objet d'un soin tout particulier : seize espèces de mammifères (dont au moins quinze nouvelles) ont ainsi été dénombrées à KM (Sigogneau-Russell *et al.*, 1988, 1990, 1998 ; Sigogneau-Russell, 1989, 1991a, 1991b, 1991c, 1992, 1995a, 1995b ; 1999, 2003a ; Sigogneau-Russell & Ensom, 1994, 1998 ; Hahn & Hahn, 2003). Toutefois, jusqu'aux travaux publiés dans le cadre de cette thèse (Lasseron, 2019 ; Lasseron *et al.*, 2020) et jusqu'à la présente étude, les actinoptérygiens, les sarcoptérygiens non tétrapodes, les crocodyliformes et les dinosaures non théropodes, présents dans les collections du MNHN depuis près de 40 ans, n'ont jamais été étudiés. La richesse et l'importance de la faune de KM a conduit à de nouvelles collectes sur le site, en 2010, 2015 et 2018, au sein desquelles de nouvelles espèces sont mises en évidence (Lasseron, 2019 ; Lasseron *et al.*, 2020). La mission de 2010 a également permis la découverte du site de Guelb el Ahmar, rééchantillonné lors des missions suivantes et où au moins 29 espèces de vertébrés ont été distinguées (Haddoumi *et al.*, 2016).

La partie qui suit a pour objet l'étude et l'identification du nouveau matériel rapporté des sites du synclinal d'Anoual lors des dernières missions, mais aussi l'étude du matériel ancien

encore inédit et la révision de l'ensemble du matériel déjà publié. Cette étude systématique a permis de mettre en évidence la présence de nouvelles espèces, y compris au sein des mammifères, et de réviser l'identification de plusieurs taxons. Les diagnoses sont émendées quand cela est nécessaire, soit sur la base d'observations personnelles faites au cours de la thèse et non précisées dans les diagnoses existantes, (*Lonchidion marocensis*, *Anoualerpeton unicus*, *Aygroua anoualensis*, *Tarratosaurus anoualensis*), soit pour en ôter des caractères jugés incertains car établis sur du matériel fragmentaire (e.g., le nombre de dents sur le dentaire de *Paramacellodus marocensis*), ou encore pour concilier des diagnoses présentées dans des publications distinctes mais différentes et incomplètes (*Atlasodon monbaroni*, *Microderson laaroussii*).

2. Taxonomie des vertébrés de Guelb el Ahmar et de Ksar Metlili

2.1. Chondrichtyens

Une centaine de dents ou fragments de dents de requins ont été identifiés dans les microrestes du synclinal d'Anoual. Elles ont été rapportées à deux familles d'Hybodontiformes, les Hybodontidae et les Lonchidiidae (Duffin & Sigogneau-Russell, 1993 ; Sigogneau-Russell *et al.*, 1998 ; Rees & Underwood, 2002 ; Zouhri *et al.*, 2017 ; Lasseron *et al.*, 2020). Toutes proviennent du site de Ksar Metlili, aucun spécimen n'ayant pour l'heure été retrouvé dans les sédiments bathoniens de Guelb el Ahmar. Ces dents représentent environ 0,16% du total des éléments identifiés à Ksar Metlili (**Tab. 1**), la présence des chondrichtyens dans cette localité est donc marginale. Cela est cohérent avec le cachet terrestre marqué du site de Ksar Metlili, contrairement à Guelb el Ahmar où l'environnement était de nature plus aquatique. L'environnement plus aquatique de Guelb el Ahmar aurait dû, en principe, être plus propice à la présence de chondrichtyens, or, ils en sont totalement absents. Cette absence s'explique vraisemblablement par la nature lacustre des dépôts de GEA (voir Chapitre III.3).

Chondrichthyes Huxley, 1880

Elasmobranchii Bonaparte, 1838

Euselachii Hay, 1902

Hybodontiformes Patterson, 1966

Famille Hybodontidae Owen, 1846

Hybodontidae gen. et sp. indet.

Fig. 12A-B

Egertonodus basanus Duffin & Sigogneau-Russell (1993 : p. 182-184, fig. 5)

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH, KM-A1, KM-A2.

Matériel rapporté : 39 dents ou fragments de dents (MCM 110, MCM 112, MCM 114, MCM 115, KM-A1-44 (**Fig. 12A**), KM-A1-45 (**Fig. 12B**), KM-A2-26, KM-D2-25).

Description : Cette espèce, présente dans les anciennes et nouvelles récoltes, n'est représentée que par des dents dont la racine n'est jamais préservée. Les couronnes, selon qu'elles sont complètes ou non, ont une hauteur maximale conservée comprise entre 0,7 et 4 mm. Leur morphologie est typique des sélaciens hybodontiformes : elles sont multicuspides, avec une cuspide principale haute et bien développée (**Fig. 12A**) entourée mésialement et distalement par une à trois paires de cuspides marginales (**Fig. 12B**). La cuspide principale est de forme grossièrement conique (**Fig. 12A2-3, B2-3**). La crête apicale est développée et forme des arêtes coupantes latérales sur la cuspide centrale (**Fig. 12A1**). Comme indiqué par Duffin & Sigogneau-Russell (1993), la cuspide principale montre une légère inclinaison linguale (**Fig. 12A1, B1**). Il faut également noter la présence d'une ornementation constituée de rides verticales relativement épaisses et régulièrement espacées sur toute la surface de la cuspide principale et des cuspides latérales, quand elles sont présentes (**Fig. 12A-B**). Ces rides naissent à la base de la couronne et s'étendent au moins jusqu'à la moitié de la hauteur de la couronne (**Fig. 12A2**), et se terminent parfois juste en dessous de l'apex, sur la cuspide principale (**Fig. 12B2**) ; sur certains spécimens, elles atteignent parfois la crête apicale sur les cuspides latérales (**Fig. 12B2**).

Discussion : Les dents retrouvées dans le matériel des campagnes de 2010 et de 2015 sont identiques à celles décrites par Duffin & Sigogneau-Russell (1993) dans les collections des

années 1980 et rapportées à l'espèce *Egertonodus basanus*. Il faut toutefois signaler que l'érection du genre *Egertonodus* par Maisey (1987) pour établir une distinction générique entre *Hybodus basanus* et *Hybodus reticulatus* (espèce-type du genre *Hybodus*) s'est faite sur la base de l'anatomie crânienne et de l'anatomie des écailles placoïdes. Or, comme le signalent eux-mêmes Duffin & Sigogneau-Russell (1993) mais aussi Vullo (2007), les dents d'*E. basanus* sont très similaires à celles de nombreuses espèces des genres *Hybodus* et *Polyacrodus*. L'attribution à ce genre sur la base d'un matériel uniquement dentaire doit donc être considérée avec prudence, les deux genres ne pouvant pas, en l'état actuel des connaissances, être distingués sur la base de caractères dentaires. Si Duffin & Sigogneau-Russell (1993) ont mis en évidence plusieurs caractères dentaires (hauteur, extension et espacement des rides verticales, largeur de la base de la cuspide centrale, absence d'une cuspide accessoire labiale à la base de la cuspide centrale, présence de cuspides latérales) permettant de distinguer *E. basanus* d'un certain nombre d'espèces d'*Hybodus* (*H. ensis, H. parvidens, H. grossiconus, H. butleri, H. cloacinus, H. raricostatus, H. delabechei, H. medius, H. reticulatus, H. montanensis, H. wyomingensis* et 4 espèces non nommées), ceux-ci n'excluent pas pour autant la totalité des très nombreuses espèces du genre, et les auteurs n'avancent aucun argument permettant de faire la distinction entre *E. basanus* et *Polyacrodus* : une attribution aux genres *Hybodus* et *Polyacrodus* reste donc possible. De plus, le matériel dont nous disposons est très fragmentaire. Ainsi, rien ne permet de certifier une attribution de ces spécimens et de ceux décrits par Duffin & Sigogneau-Russell (1993) à *E. basanus*, c'est pourquoi nous privilégions, en toute rigueur, une identification comme Hybodontidae gen. et sp. indet. pour l'ensemble de ces spécimens.

L'extension stratigraphique d'*E. basanus* (Valanginien – Aptien ; Biddle & Landemaine, 1988 ; Duffin & Sigogneau-Russell, 1993 ; Frederickson *et al.*, 2018) avait été utilisée comme un argument en faveur d'un âge crétacé pour le site de Ksar Metlili, bien qu'elle ne corrobore pas complètement l'âge berriasien qui avait été proposé (Duffin & Sigogneau-Russell, 1993 ; Haddoumi *et al.*, 2016 ; Lasseron *et al.*, 2020). Toutefois, la description récente (Rees & Underwood, 2008) dans le Jurassique moyen (Bathonien) d'Angleterre d'une nouvelle espèce très proche d'*E. basanus*, *E. duffini*, remet en question cet argument du fait d'une possible synonymie des deux espèces ; si le genre *Egertonodus* avait été effectivement présent à Ksar Metlili, il n'aurait de toute façon aucunement permis d'apporter une quelconque précision sur l'âge du site (Haddoumi *et al.*, 2016; Lasseron *et al.*, 2020). Notre préférence pour une identification de ce matériel comme Hybodontidae gen. et sp. indet., induite par la morphologie, se justifie ainsi également par un souci d'éviter toute confusion autour de l'âge géologique du site de Ksar

Metlili, dans le cadre de la révision de cet âge que nous proposons dans cette thèse (voir Chapitre IV).

Famille Lonchidiidae Herman, 1977

Genre *Lonchidion* Estes, 1964

Lonchidion marocensis Duffin & Sigogneau-Russell, 1993

Fig. 12C-D

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH, KM-A1, KM-A2.

Holotype : MCM 108 (**Fig. 12C**).

Matériel rapporté : 32 dents ou fragments de dents (MCM 101, MCM 102, MCM 103, MCM 104, MCM 105, MCM 106, MCM 107, MCM 109, MCM 110, MCM 111, KM-A1-54 (**Fig. 12D**), KM-A2-26).

Diagnose émendée (d'après Duffin & Sigogneau-Russell, 1993) : espèce du genre *Lonchidion* se caractérisant par des dents présentant une cuspide centrale modérément développée, entourée mésialement et distalement par une à deux paires de cuspides latérales. Les cuspides sont reliées par une crête apicale acérée. Il y a un bouton labial surmonté par une ride verticale sans cuspide accessoire. Une ornementation constituée de rides verticales descendant le long de la couronne depuis l'apex de la cuspide centrale et des cuspides latérales est parfois visible. Certains spécimens présentent un processus lingual dont la surface est orientée vers le haut et porte une cuspide accessoire. *Addendum M. Lasseron* – La racine est séparée de la couronne par une forte constriction. Sa face labiale est convexe. Sa face labiale est concave dans ses deux tiers inférieurs et concave dans son tiers supérieur. Les deux faces sont percées de foramens, qui s'organisent en deux rangées sur la face labiale.

Description : Un deuxième morphotype de dents de chondrichtyens a été isolé à Ksar Metlili. Il présente tous les caractères diagnostiques de l'espèce *Lonchidion marocensis* (Duffin & Sigogneau-Russell, 1993) et se retrouve dans les anciennes comme dans les nouvelles collections. D'une longueur comprise entre 1,6 et 4,5 mm, il s'agit là encore de dents multicuspides, avec une cuspide centrale relativement basse par rapport à *E. basanus* décrit ci-dessus, entourée

mésialement et distalement par jusqu'à deux paires de cuspides marginales de taille équivalente à la cuspide centrale ou moins développées (**Fig. 12C-D**). Une crête apicale est observable sur tous les spécimens (**Fig. 12C1, D1**). Elle semble crénelée sur certains spécimens dont les carènes latérales sont très peu développées La couronne présente, au milieu de la face labiale, un renflement en bouton plus ou moins développé (**Fig. 12C1-2, D1-2**) et s'étendant parfois vers la face basale selon les spécimens. Il est surmonté par une légère ride verticale. La base de la cuspide principale est parfois très élargie lingualement, formant un processus pouvant être de taille équivalente à celle du bouton labial (**Fig. 12C3, D3**). La racine, quand elle est préservée, est approximativement de même hauteur que la couronne (abstraction faite de la hauteur de la cuspide centrale) mais légèrement moins longue, et est séparée de la couronne par une nette constriction sur tout le pourtour de la dent. Elle est percée de foramens, plus nombreux et organisés en deux rangées sur la face labiale (**Fig. 12D2**). La face labiale de la racine est convexe (**Fig. 12C2, D2**), tout comme le tiers supérieur de sa face linguale (**Fig. 12C3, D3**). En revanche, la partie inférieure de cette face linguale est concave et porte des foramens plus larges que la partie supérieure (**Fig. 12C3, D3**). La racine est légèrement convexe labiolingualement en vue basale.

Discussion : Comme le requin précédent, cette n'espèce n'a été découverte que dans le site historique KM-ASH et dans les deux locus les plus proches, KM-A1 et KM-A2. La présence de ces deux espèces dans ces locus, mais pas dans les autres pourtant éloignés d'à peine quelques mètres, pourrait s'expliquer par des variations locales de profondeur et/ou d'hydrodynamisme du chenal. Comme pour l'Hybodontidae gen. et sp. indet. décrit plus haut et anciennement attribué à *Egertonodus basanus*, la présence de ce requin ne permet pas de préciser la biostratigraphie du site : l'espèce est en effet endémique du site de Ksar Metlili, et le genre a une extension stratigraphique trop large (Trias supérieur – Crétacé supérieur) pour servir de marqueur.

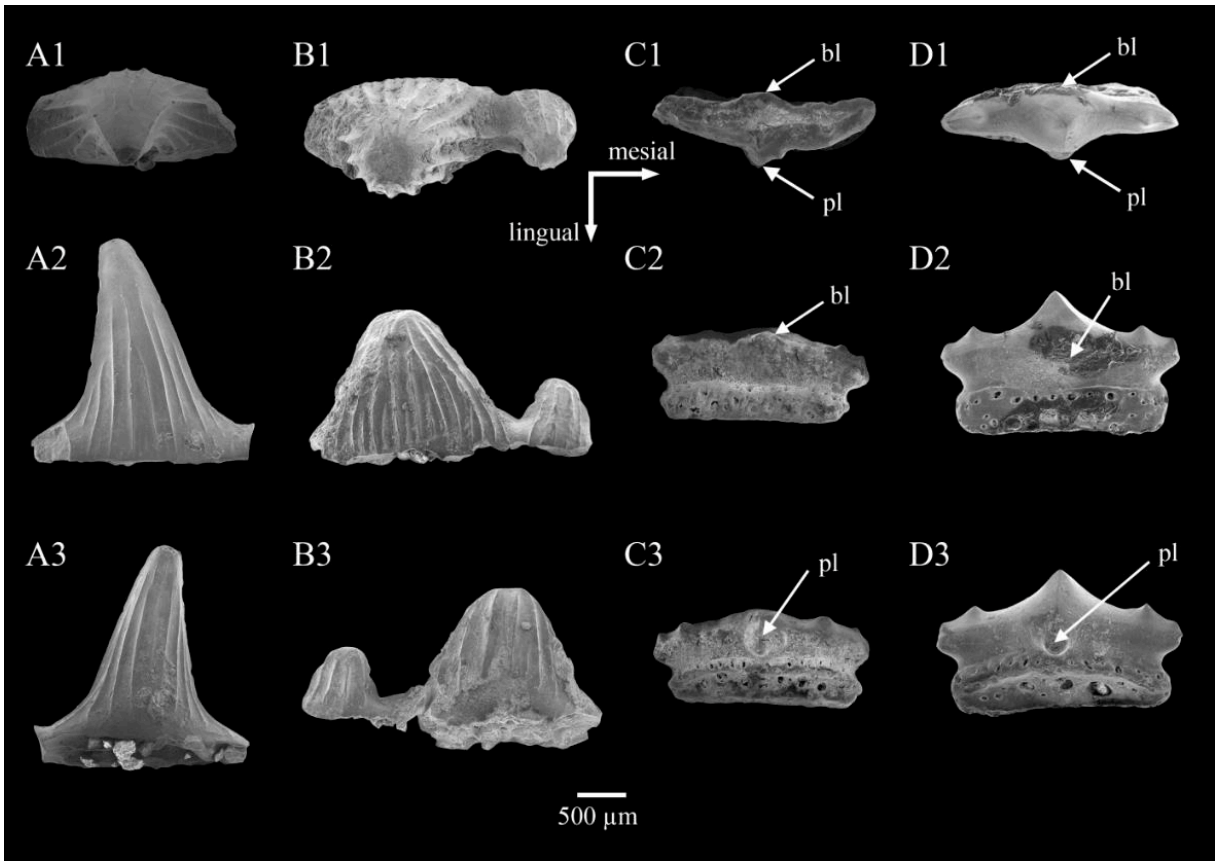


Figure 12. Chondrichtyens de Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. **A, B.** Dents sans leur racine d'un Hybodontidae gen. et sp. indet. (A : KM-A1-44 ; B : KM-A1-45). **C, D.** Dents de *Lonchidion marocensis* Duffin & Sigogneau-Russell, 1993 (C : MCM 108, holotype ; D : KM-A1-54). Vues occlusale (1), labiale (2) et linguale (3). bl = bouton labial ; pl = processus lingual.

2.2. Actinoptérygiens

Les restes d'actinoptérygiens sont présents en grand nombre dans le synclinal d'Anoual. Ils représentent respectivement 77,43% et 75,95% du nombre total des éléments identifiés à Ksar Metlili et à Guelb el Ahmar (21,44% et 25,02% sans considérer les écailles, à l'origine d'une surreprésentation des actinoptérygiens ; voir Chapitre III). Bien que les spécimens de Ksar Metlili n'aient jamais fait l'objet d'une étude complète jusqu'à aujourd'hui, plusieurs groupes ont toutefois été évoqués dans les publications antérieures : pycnodontiformes, sémionotiformes, ?lépisostéiformes, ?cypriniformes, ostéoglossiformes et ionoscopiformes (Sigogneau-Russell *et al.*, 1990 ; Duffin & Sigogneau-Russell, 1993 ; Broschinski & Sigogneau-Russell, 1996 ; Evans & Sigogneau-Russell, 1997 ; Knoll, 2000 ; Zouhri *et al.*, 2017). À Guelb el Ahmar, ce sont des lépisostéiformes, ostéoglossiformes et cf. ionoscopiformes qui ont été signalés (Haddoumi *et al.*, 2016). La révision de ce matériel nous conduit à identifier six groupes d'actinoptérygiens dans le

synclinal d'Anoual : des holostéens, des ginglymodes, de possibles ionoscopiformes, des pycnodontiformes, des ostéoglossiformes et de possibles cypriniformes (Lasseron *et al.*, 2020).

Osteichthyes Huxley, 1880
Actinopterygii Cope, 1887 *sensu* Rosen *et al*., 1981
Neopterygii Regan, 1923 *sensu* Rosen *et al*., 1981
Holostei Müller, 1846 *sensu* Grande, 2010
Famille indéterminée

Holostei gen. et sp. indet.
Figs. 13, 14

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH, KM-A1, KM-B', KM-D1.

Matériel rapporté : 72 pinnules (rayons ou épines, rassemblés sous les numéros KM-A1-40 (**Fig. 13A**), KM-B'-57 (**Fig. 13B-D**), et KM-D-19 et MCM 663).

Description : On trouve dans le matériel du site de Ksar Metlili des os en forme d'épine, allongés et plats, identifiés comme des pinnules de nageoires d'actinoptérygiens. Les spécimens les plus complets mesurent de 3,4 à 9,8 mm dans leur plus grande longueur préservée. Sur ces os isolés, il est aisé de distinguer l'extrémité proximale, ou basale, de l'extrémité distale, mais il est difficile de déterminer une orientation antéro-postérieure ou dorsoventrale. Pour des raisons pratiques et pour faciliter la description, nous appelons ici « face antérieure » la face la plus plate et « face postérieure » celle qui présente une légère concavité à proximité de l'extrémité basale ; il est toutefois possible que cela ne reflète aucune réalité anatomique.

L'extrémité distale se termine en pointe, tandis que l'extrémité proximale est renflée en une sorte de tête portant six processus alignés dans le sens antéro-postérieur, trois sur chaque face latérale, probablement des facettes articulaires (**Fig. 13**). Les facettes les plus antérieures et les plus postérieures peuvent être très déportées sur les faces correspondantes (**Fig. 13A-B, D**) ou au contraire faire saillie latéralement (**Fig. 13C**). En avant de ces facettes, vers la partie la plus proximale, on observe un processus osseux tubulaire et creux (**Fig. 13A5**), parfois rempli de matrice (**Fig. 13B5, C5, D5**). Des coupes histologiques ont été réalisées selon trois niveaux, perpendiculairement à l'axe de l'épine (**Fig. 14A**) : au niveau du corps de l'épine (**Fig. 14B**), du renflement proximal (**Fig. 14C**) et du processus tubulaire (**Fig. 14D**). Ces coupes mettent en

évidence de l'os cellulaire, avec des ostéoblastes et des ostéocytes (ob, oc : **Fig. 14B**), de l'os lamellaire (primaire) (ol : **Fig. 14B1, B3, C2-3, D3**), des canalicules de Williamson (cw : **Fig. 14B3, C2-3, D2-3**) et des fibres de Sharpey (fs : **Fig. 14C2-3, D2-3**). On observe parfois également un peu d'os secondaire (os : **Fig. 14C2, D2-3**) dans la cavité médullaire. Il n'y a ni dentine ni ganoïne.

Discussion : L'attribution de ces os est incertaine. Leur morphologie générale fait penser à une pinnule de nageoire dorsale de polyptériforme (voir par exemple Daget *et al.*, 2001 ; Gayet *et al.*, 2002) ou de siluriforme (voir par exemple Argyriou *et al.*, 2015 ; Kovalchuk & Ferraris, 2016 ; Vallone *et al.*, 2017). À ce jour, la plus vieille occurrence fossile connue des siluriformes remonte entre 72 (Gayet & Meunier, 2003) et 88,6 Ma (Patterson, 1993 ; Gayet & Otero, 1999) et celle des polyptériformes au Cénomanien, il y a environ 94 à 100 Ma (Gayet *et al.*, 2002). Ainsi, si l'une de ces attributions était confirmée, les spécimens de KM seraient alors les plus anciens représentants du groupe, repoussant la plus ancienne occurrence fossile d'au moins 45 Ma. C'est cette identification que nous avions proposée initialement (Lasseron *et al.*, 2020). Cependant, après analyse des coupes histologiques, certaines particularités anatomiques ne permettent pas de confirmer cette attribution. Chez ces deux groupes en effet, les pinnules ont un foramen basal, juste en arrière des facettes articulaires, sur la face postérieure (Gayet & Meunier, 1996, 1998 ; Gayet *et al.*, 1997), ce qui n'est pas le cas ici. Les épines pectorales des siluriformes n'ont pas de foramen basal, mais leur morphologie est asymétrique et très différente de ce qui est observé chez ces spécimens (voir par exemple Gayet & Van Neer, 1990). La présence d'os cellulaire va à l'encontre d'une attribution à un téléostéen dérivé, et donc potentiellement à un siluriforme. D'autre part, l'absence de ganoïne et de dentine rend improbable une identification comme pinnule de polyptériformes, lesquels présentent normalement ces structures (Meunier, 1980 ; Gayet *et al.*, 1988). Les canalicules de Williamson, quant à eux, font penser à un holostéen au sens large. Finalement, au vu des différences anatomiques et compte tenu de l'ampleur de la lignée fantôme qu'une attribution aux siluriformes ou aux polyptériformes impliquerait, nous jugeons préférable ici de rapporter ces spécimens à un Holostei indet.

Les ichthyofaunes africaines, et donc par extension les faunes d'holostéens, sont peu recherchées et généralement peu étudiées, surtout comparées aux faunes d'holostéens d'Europe de la même période qui, elles, sont relativement bien connues (López-Arbarello, 2004 ; López-Arbarello *et al.*, 2008). Ainsi, si l'on se fie aux données de la Paleobiology Database (The Paleobiology Database Contributors, 2019), on ne connaît que huit sites ayant livré des restes d'holostéens entre le début du Bathonien et la fin du Jurassique en Afrique (exception faite de

Madagascar) : Oued El Mers et Guelb el Ahmar dans le Bathonien du Maroc, Ksar Ezzahra dans le Bathonien de Tunisie, Tiguidit dans le Bathonien-Callovien du Niger, deux sites de la Mugher Mudstone Formation tithonienne en Éthiopie, Tendaguru dans le Tithonien de Tanzanie et Ksar Metlili, dans le Jurassique terminal-Crétacé basal du Maroc. Dans la totalité de ces sites, le matériel est souvent constitué non pas de restes osseux comme ici mais de dents, lesquelles sont alors rapportées aux ginglymodes (voir paragraphe ci-dessous). Leurs identifications ne vont pas plus loin que le genre (*Lepidotes* sp. ou *Scheenstia* sp.), et la plupart des taxons sont identifiés au niveau de l'ordre (Lepisosteiformes, Semionotiformes). Il est donc difficile de déterminer si les spécimens de KM appartiennent ou non aux ginglymodes et d'en proposer une identification plus fine sur la base de la présence de telle ou telle espèce dans des niveaux comparables en termes de géographie et de stratigraphie. C'est pourquoi nous préférons ici les considérer comme appartenant à un Holostei indet.

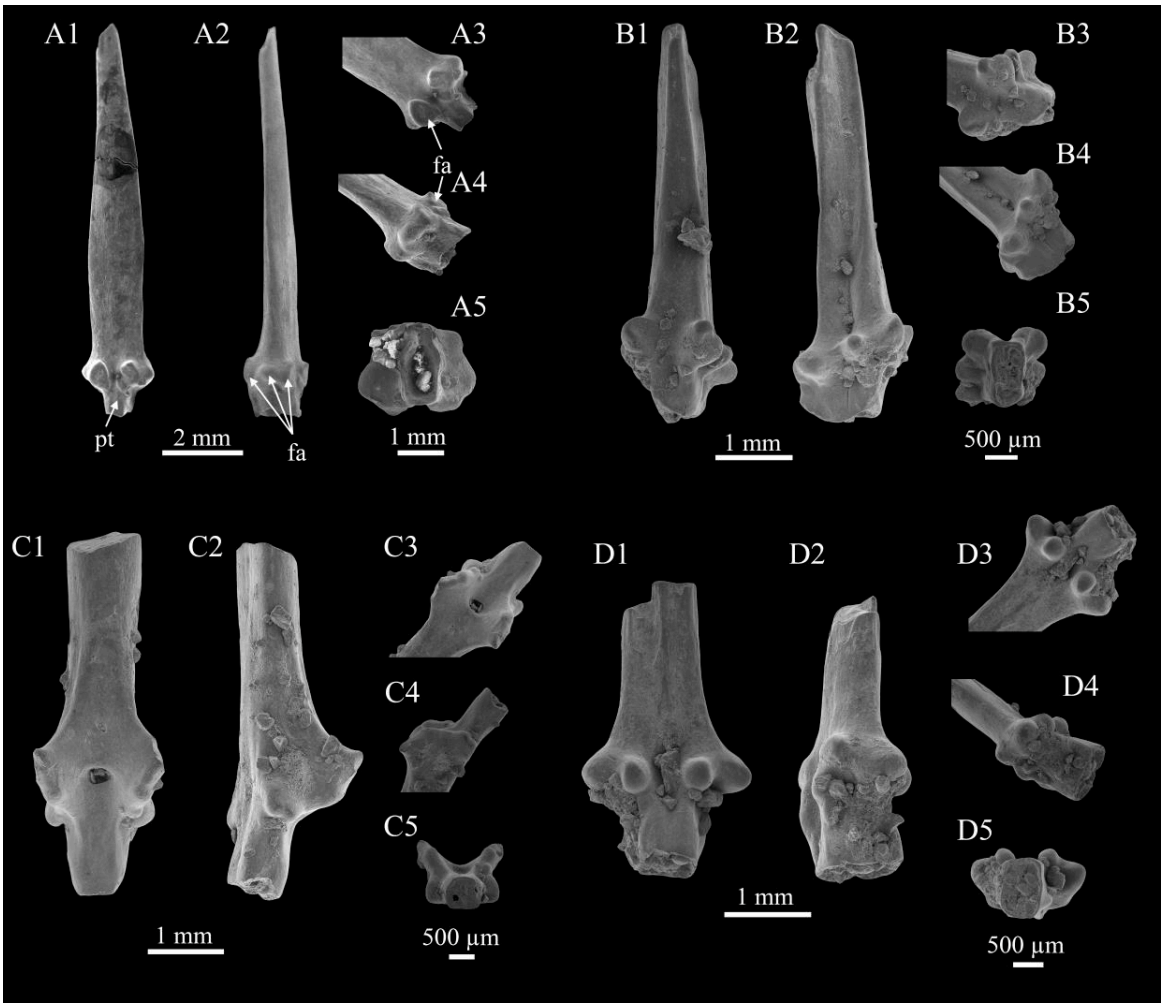


Figure 13. Pinnules d'Holostei gen. et sp. indet., de Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. **A.** KM-A1'-40. **B.** KM-B'-57 [1]. **C.** KM-B'-57 [2]. **D.** KM-B'-57 [3]. Vues antérieure (1) et latérale (2), détails de l'extrémité proximale en vues dorsale (3) et latérale (4) et vue proximale (5). fa = facette articulaire ; pt = processus tubulaire.

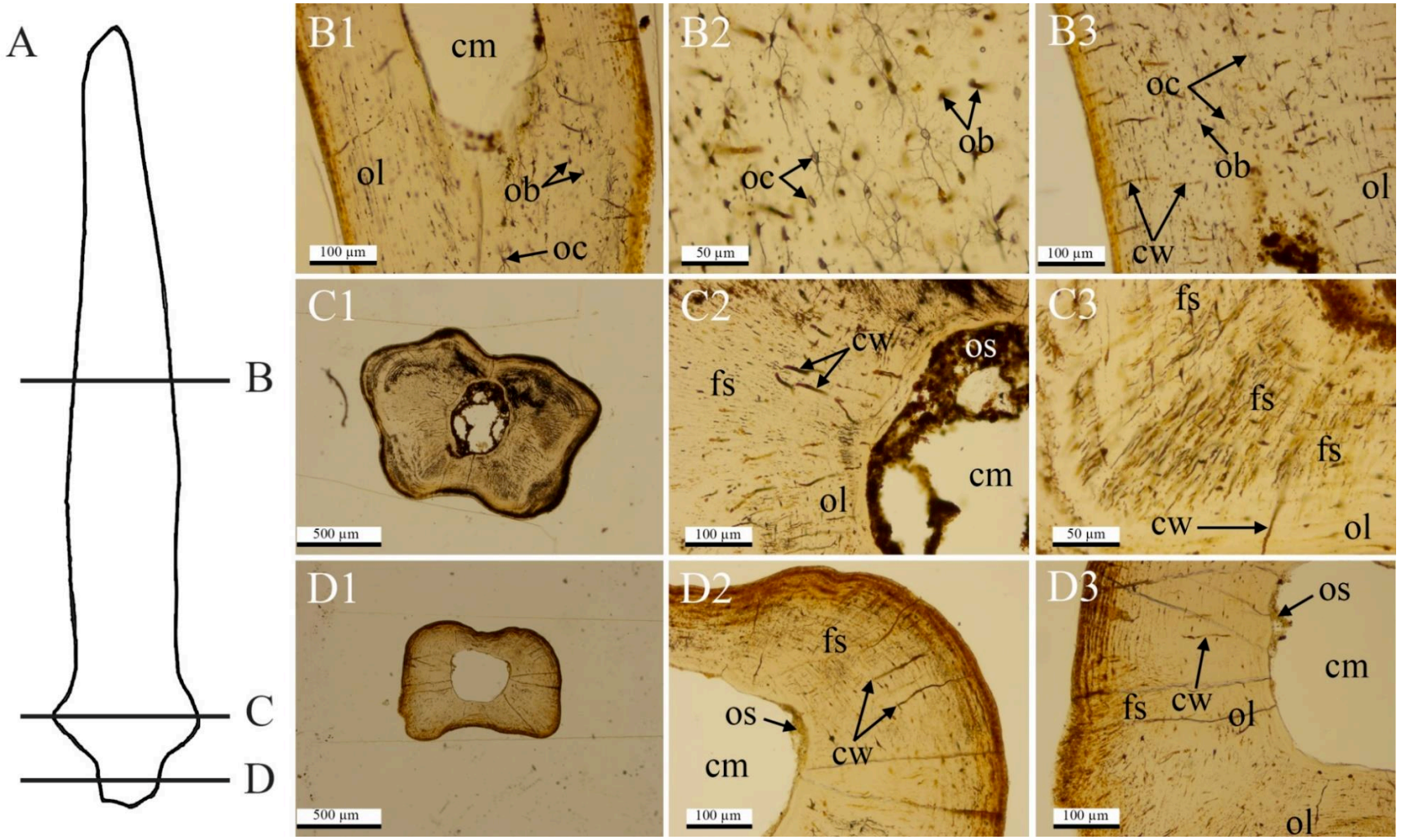


Figure 14. Pinnules d'Holostei gen. et sp. indet., de Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien, coupes histologiques. **A.** Localisation des trois plans de coupe. **B.** Coupe réalisée dans le corps de la pinnule. **C.** Coupe réalisée dans le renflement proximal. **D.** Coupe réalisée dans le processus tubulaire. Vues d'ensemble (1) et de détail (2, 3). cm = cavité médullaire ; cw = canalicule de Williamson ; fs = fibres de Sharpey ; ob = ostéoblastes ; oc = ostéocytes ; ol = os lamellaire ; os = os secondaire.

Ginglymodi Cope, 1871a *sensu* Grande, 2010

Famille indéterminée

Ginglymodi gen. et sp. indet.

Fig. 15

Provenance : Ensemble des locus de Guelb el Ahmar et Ksar Metlili.

Matériel rapporté : Ksar Metlili – 10 017 écailles et ichtyolithes (**Fig. 15A-B**), 1425 dents (**Fig. 15I-K**) ; Guelb el Ahmar – 59 écailles et ichtyolithes (**Fig. 15C-D**), 849 dents (**Fig. 15E-H**).

Description : Le matériel d'actinoptérygiens est présent en très grande quantité parmi les fossiles collectés dans les sites de Guelb el Ahmar et de Ksar Metlili. Ils représentent ainsi plus de 75% des éléments identifiés, sous formes principalement d'écailles et de dents isolées, mais aussi de squamules et d'ichtyolithes. Une partie de ce matériel est attribuable à la classe des ginglymodes, avec des écailles ganoïdes (**Fig. 15A-D**) dont très peu sont complètes ainsi que des dents de plusieurs types (**Fig. 15E-K**) : broyeuses (en bouton), cylindriques ou falciformes. Les écailles ganoïdes sont très communes dans les sédiments du synclinal d'Anoual et ont des tailles très variées, comprises entre 0,5 et 12 mm environ. Leur émail, qui a disparu sur certains spécimens (**Fig. 15A**), est lisse et sans ornementation et couvre leur surface externe (**Fig. 15B-D**). Elles sont rhomboédriques et relativement épaisses en vue latérale. Des écailles similaires ont été décrites dans le Jurassique moyen de la République Démocratique du Congo sous le *nomen dubium* *Lepidotus* (= *Lepidotes*) *congolensis* (Leriche, 1911 ; Hussakof, 1917 ; Leriche, 1920), mais aussi dans le Bathonien d'El-Mers, au Maroc, sous le nom *Lepidotes* sp. (Lapparent, 1955). Cependant, des travaux récents (López-Arbarello, 2012) ont montré que le genre *Lepidotes* était restreint au Jurassique inférieur et que les espèces attribuées à ce genre mais d'âge différent devaient être rapportées au genre *Scheenstia*. Ainsi, les écailles récoltées à Anoual pourraient donc être rapprochées d'un représentant très tardif du genre *Lepidotes* s.s. ou bien rattachées au genre *Scheenstia*, les espèces valides de ces genres étant connues au Jurassique inférieur et au Jurassique supérieur-Crétacé inférieur, respectivement (López-Arbarello, 2012 ; Haddoumi *et al.*, 2016). Quant aux dents, quelle que soit leur morphologie, elles présentent toujours un capuchon d'acrodine translucide, lequel est renflé et particulièrement notable sur les dents en bouton ou cylindriques (**Fig. 15E, I-K**). Les dents en bouton (**Fig. 15E-F, I**) sont basses, globuleuses et arrondies, avec une section transverse subcirculaire. Elles ne présentent ni ornementation ni

carène. Ces dents sont très communes dans les assemblages d'actinoptérygiens du Jurassique et du Crétacé d'Europe occidentale et sont souvent identifiées comme des dents orales ou pharyngiennes du genre *Lepidotes* (Estes & Sanchíz, 1982 ; Cuny *et al.*, 1991 ; Murdoch & Thies, 1996 ; Thies & Mudroch, 1996 ; Kriwet *et al.*, 1997 ; Buscalioni *et al.*, 2008 ; Pouech *et al.*, 2015). Celui-ci a maintenant été divisé en plusieurs genres, à savoir *Isanichthys* (Cavin & Suteethorn, 2006), *Scheenstia* (López-Arbarello & Sferco, 2011), *Macrosemimimus* (Schröder *et al.*, 2012), *Callipurbeckia* (López-Arbarello, 2012) et *Thaiichthys* (Cavin *et al.*, 2013). Les dents en bouton présentes dans le matériel du synclinal d'Anoual pourraient se rapprocher de celles décrites chez *Scheenstia* (López-Arbarello, 2012). Les deux autres types de dents sont de section arrondie, avec un apex plus ou moins courbé, les deux morphologies se différenciant par un renflement basal très prononcé pour les dents falciformes (**Fig. 15H**), mais absent pour les dents cylindriques (**Fig. 15G, J-K**). Les dents de ce type pourraient également se rapprocher de celles du genre *Scheenstia*.

Discussion : Du fait de la simplicité morphologique des dents d'actinoptérygiens, qui ne portent souvent que peu voire pas de caractères diagnostiques, leur identification à un bas niveau taxonomique est difficile. Ainsi, les morphologies dentaires décrites ici sont retrouvées à la fois chez les Lepisosteiformes (voir aussi par exemple Deesri *et al.*, 2014) et chez les Semionotiformes (voir aussi par exemple Gibson, 2013). C'est également le cas pour les écailles ganoïdes, qui constituent un état de caractère primitif par rapport aux écailles élasmoïdes des téléostéens (Sire, 1990) et que l'on retrouve chez de nombreux groupes (e. g., Lepisosteiformes, Semionotiformes, Ionoscopiformes), et dont l'état de préservation n'est pas suffisant pour permettre sans ambiguïté une attribution à l'un de ces groupes. C'est pourquoi, bien qu'une possible affinité avec le genre *Scheenstia* soit discutée ci-dessus, nous conservons, par prudence, une attribution au clade Ginglymodi plutôt que de privilégier une attribution à l'un ou l'autre groupe ou à un genre particulier, comme l'ont fait avant nous Romano *et al.* (2019).

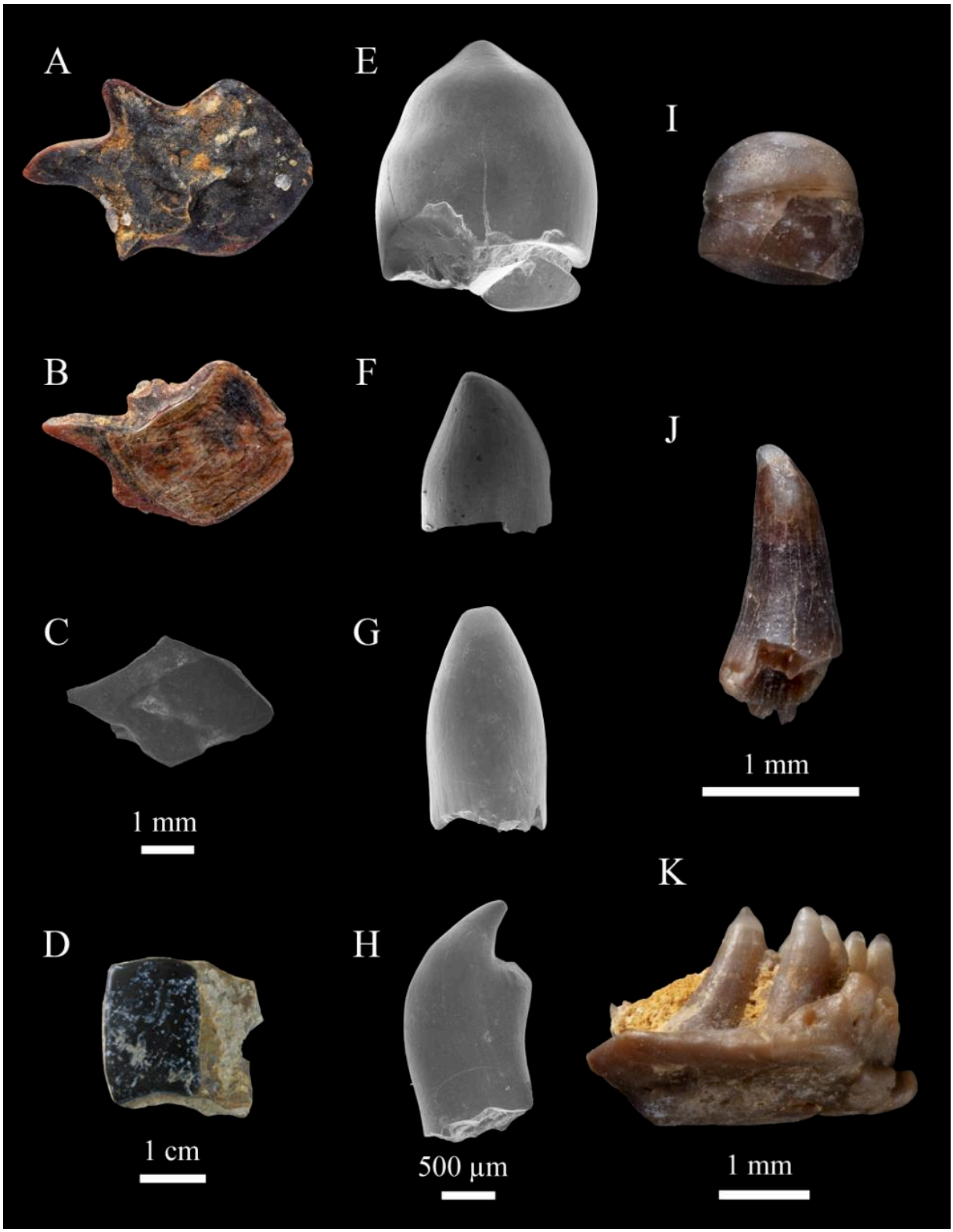


Figure 15. Ginglymodi gen. et sp. indet. de Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien, et de Guelb el Ahmar (Oriental, Maroc), Bathonien supérieur. **A – D.** Écailles (A : KM-B'-84 [1] ; B : KM-B'-84 [2] ; C : GEA2-55 ; D : GEA3-1). **E – J.** Dents orales (E – G, I – J) et pharyngiennes (H) en vue latérale (E : GEA7 -1 ; F : GEA2-14 ; G, H : GEA2-56 ; I : KM-A2-30 [1] ; J : KM-A2-30 [2]). **K.** plateau dentaire (KM-A2-30 [3]) en vue latérale. (D, F : d'après Haddoumi *et al.*, 2016).

Halecomorphi Cope, 1871a

cf. Ionoscopiformes Grande & Bemis, 1998

Famille indéterminée

cf. Ionoscopiformes gen. et sp. indet.

Fig. 16A

Provenance : Guelb el Ahmar, locus GEA 2.

Matériel rapporté : Écailles.

Description : Parmi les éléments les plus abondants dans le locus GEA 2, on trouve de petites écailles ganoïdes, longues de 2 à 3 mm, la plupart étant fines et rhomboédriques. La surface externe, émaillée, est lisse et la marge postérieure montre de fines indentations (**Fig. 16A**). Ce type d'écailles se retrouve chez les actinoptérygiens ionoscopiformes. Haddoumi *et al.* (2016) les ont provisoirement attribuées aux Ophiopsidae, une famille très répandue et déjà connue dans le Jurassique moyen d'Afrique (République Démocratique du Congo ; Saint-Seine & Casier, 1962 ; López-Arbarello *et al.*, 2008).

Pycnodontiformes Berg, 1937 *sensu* Lehman, 1966

Famille indéterminée

Pycnodontiformes gen. et sp. indet.

Fig. 16B-D

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH, KM-A1, KM-A2, KM-D1. Guelb el Ahmar, locus GEA 2, GEA 7.

Matériel rapporté : 104 dents.

Description : Les pycnodontiformes sont représentés dans le synclinal d'Anoual uniquement par des dents, mesurant de 1,4 à 5 mm dans leur plus grande longueur. Les dents de pycnodontiformes, au moins les dents broyeuses comme ici, sont aisément reconnaissables à leur apparence molariforme ; elles sont rondes, ovoïdes ou réniformes en vue occlusale et très basses

en vue latérale (Kriwet, 2002 ; Pouech *et al.*, 2015 ; **Fig. 16B-D**). La surface occlusale présente chez certains spécimens une arête peu marquée, souvent excentrée vers la face linguale, et dont partent perpendiculairement 10 à 15 rides (**Fig. 16B-C**), mais elle est généralement lisse (**Fig. 16D**). La face occlusale est convexe, ce qui leur donne une forme de bouton caractéristique (Kriwet, 2005).

Discussion : Les dents de pycnodontiformes présentent une grande variabilité morphologique (Cuny *et al.*, 1991 ; Kriwet, 2005 ; Buscalioni *et al.*, 2008 ; Pouech *et al.*, 2015) et ne portent que peu de caractères diagnostiques (Poyato-Ariza & Wenz, 2002). Selon Poyato-Ariza & Wenz (2002) et Vullo (2007), de telles dents molariformes sont souvent rapportées aux genres *Coelodus*, *Ocloedus* ou *Anomoeodus*, dans le Jurassique de France et le Crétacé d'Europe, d'Amérique du Nord et du Sud, d'Afrique du Nord et d'Inde.

Teleostei Müller, 1846

Osteoglossiformes Berg, 1940

Famille indéterminée

Osteoglossiformes gen. et sp. indet.

Fig. 16E, F

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH, KM-B'. Guelb el Ahmar, locus GEA 2, GEA 3, GEA 6.

Matériel rapporté : Ksar Metlili – 285 squamules (**Fig. 16E**) ; Guelb el Ahmar – 2 squamules (**Fig. 5F**).

Description : On trouve parmi les fossiles du synclinal d'Anoual des plaques polygonales, souvent quadrangulaires ou subrectangulaires et de petite taille (1 à 3,2 mm de long), possédant une face plane, parfois lisse par suite d'une usure, mais portant parfois de petits reliefs de type denticules, granules ou tubercules, très serrés, tous orientés dans la même direction et couvrant toute la plaque (**Fig. 16E, F**). L'autre face est toujours creuse, cette cavité donnant à la plaque l'aspect d'une petite boîte. Elles ne peuvent être distinguées des squamules des écailles d'Osteoglossiformes crétacés et paléogènes (Gayet & Meunier, 1983 ; Prasad, 1987 ; Gayet & Brito, 1989 ; Werner, 1994a ; Taverne *et al.*, 2007) et sont donc identifiées comme telles.

Discussion : Comme l'ont précisé Haddoumi *et al*. (2016), des squamules similaires ont été décrites dans un assemblage de microvertébrés de la Formation Morrison, dans le Jurassique supérieur du Wyoming (localité Mile 175), mais ont été identifiées comme des écailles d'Actinopterygii indet. (Foster & Heckert, 2011, fig. 4). Les ostéoglossiformes du synclinal d'Anoual, et notamment ceux de de GEA, sont la plus ancienne occurrence connue de cet ordre de téléostéens, juste avant *Aokiichthys, Wakinoichthys* et *Yungkangichthys* dans le Néocomien du Japon et de Corée du Sud (Yabumoto, 1994 ; Yabumoto & Yang, 2000). Une analyse de phylogénie moléculaire ayant proposé une origine paléozoïque de cet ordre (Kumazawa & Nishida, 2000), les spécimens d'Anoual réduisent l'intervalle entre les preuves fossiles et moléculaires. Cela est également cohérent avec l'âge estimé d'émergence du groupe-couronne des téléostéens (Permien, 279,8 Ma) à partir d'analyses morphologiques, ce qui implique donc un fort biais d'échantillonnage (Friedman *et al.*, 2014). Toutefois, ce groupe est bien représenté dans le registre fossile (Hilton & Lavoué, 2018) : une telle différence entre sa première occurrence fossile et la datation moléculaire de son origine semble donc exagérée, cette dernière est donc à considérer avec prudence.

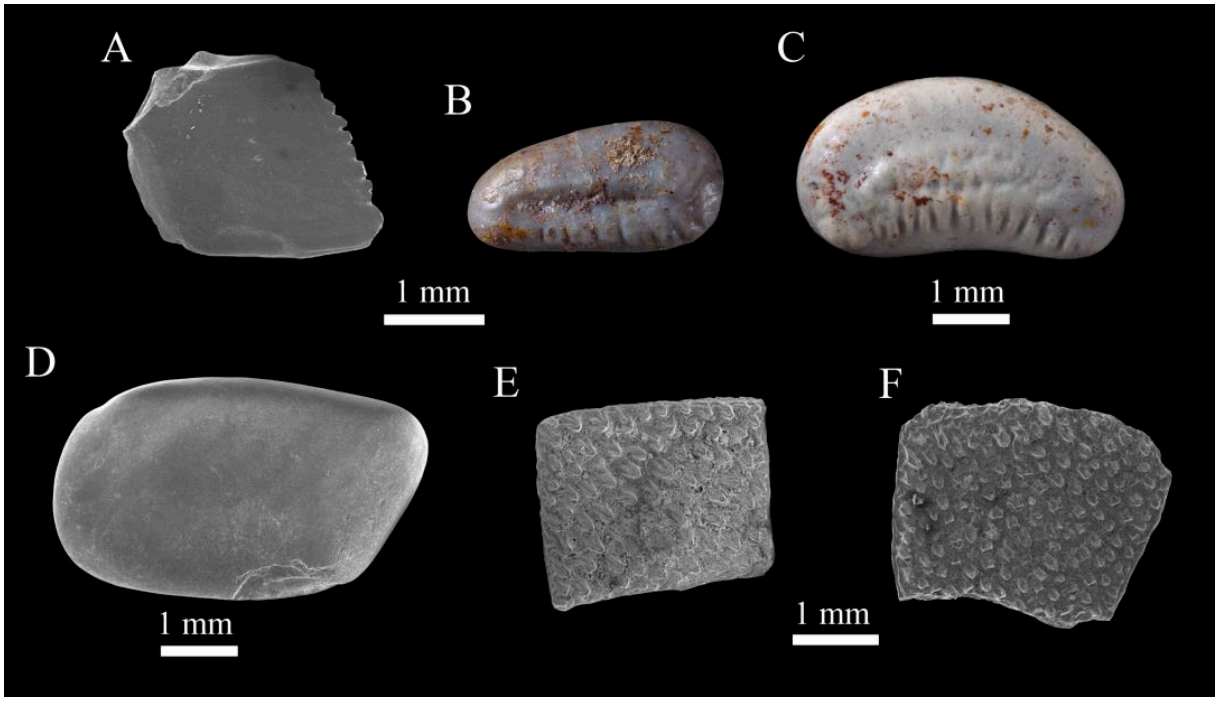


Figure 16. Autres ostéichtyens de Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien, et de Guelb el Ahmar (Oriental, Maroc), Bathonien supérieur. **A.** GEA2-17, squamule d'Ionoscopiformes (d'après Haddoumi *et al.*, 2016). **B – D.** Dents de Pycnodontiformes (B : KM-A1-48 [1] ; C : KM-A1-48 [2] ; D : GEA7 -2) en vue occlusale. **E, F.** Squamules d'Osteoglossiformes (E : MCM 664 ; F : GEA2-16). (G : d'après Haddoumi *et al.*, 2016).

?Cypriniformes Bleeker, 1859

Famille indéterminée

?Cypriniformes gen. et sp. indet.

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH.

Discussion : Des restes de possibles cypriniformes ont été évoqués dans les publications antérieures à ce travail (Sigogneau-Russell *et al.*, 1990 ; Duffin & Sigogneau-Russell, 1993 ; Sigogneau-Russell *et al.*, 1998 ; Zouhri *et al.*, 2017 ; Lasseron *et al.*, 2020), mais sans jamais avoir été décrits, figurés ou répertoriés. De plus, leur identification n'a jamais été confirmée, et ces restes sont aujourd'hui introuvables. Ce groupe d'actinoptérygiens est donc listé ici pour tenir compte des travaux précédents, mais sa présence dans le synclinal d'Anoual est incertaine.

2.3. Sarcoptérygiens

Les sarcoptérygiens non tétrapodes sont relativement rares en proportions dans les récoltes de microrestes du synclinal d'Anoual, puisqu'ils représentent 0,54% et 0,33% du total des éléments identifiés à Ksar Metlili et à Guelb el Ahmar respectivement, toutes récoltes confondues (ils sont toutefois fréquents parmi les mésorestes). Ils sont représentés par des lépidotriches, des plaques dentaires et des éléments crâniens. À Ksar Metlili, des dipneustes ptychocératodontidés et des cœlacanthes ont été signalés dans les travaux antérieurs (Sigogneau-Russell *et al.*, 1990 ; Duffin & Sigogneau-Russell, 1993 ; Broschinski & Sigogneau-Russell, 1996 ; Evans & Sigogneau-Russell, 1997 ; Zouhri *et al.*, 2017), sans jamais faire l'objet d'une étude spécifique. La révision du matériel a permis de mettre en évidence la présence d'au moins deux taxons (Lasseron *et al.*, 2020) : la famille des Mawsoniidae pour les cœlacanthes (auxquels vient s'ajouter un actinistien indéterminé) et celle des Ptychoceratodontidae pour les dipneustes. À Guelb el Ahmar, les cœlacanthes sont également représentés par les Mawsoniidae, et les dipneustes par le genre *Arganodus* (Haddoumi *et al.*, 2016 ; Lasseron *et al.*, 2020). La rareté des dipneustes et l'absence de préservation d'éléments anatomiques autres que des plaques dentaires peuvent s'expliquer par leur squelette cartilagineux, rarement fossilisé.

Sarcopterygii Romer, 1955

Actinistia Cope, 1871b

Famille indéterminée

Actinistia gen. et sp. indet.

Fig. 17

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH.

Matériel rapporté : 21 lépidotriches à épines.

Description : Les restes d'actinistiens sont rares à Ksar Metlili. Ce taxon n'y est représenté que par de petits éléments en forme de gouttière, longs de 2 à 5 mm et constitués d'un ou plusieurs segments (jusqu'à 5 sur les spécimens disponibles) fusionnés (**Fig. 17**). Pour les mieux préservés, chaque segment porte sur sa face convexe une épine courbe, large et ovoïde à sa base et s'affinant en une pointe (**Fig. 17**). Les épines ne dépassent pas en longueur celle du segment qui les porte et ne s'imbriquent donc pas avec l'épine du segment suivant. Ces éléments rappellent des segments distaux de lépidotriches, tels qu'on peut en observer chez certains cœlacanthes précoces comme *Diplocercides* (Jessen, 1973), *Gavinia* (Long, 1999), *Miguashaia* (Cloutier, 1996) et *Shoshonia* (Friedman *et al.*, 2007). Ils sont donc attribués à un actinistien indéterminé.

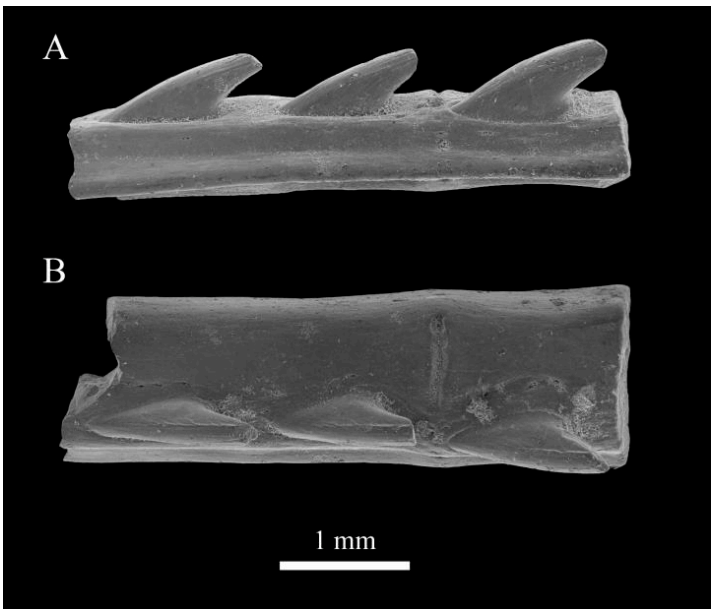


Figure 17. Actinistia gen. et sp. indet. de Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. MCM664, segment distal de lépidotriche en vues supérieure (A) et latérale (B).

Cœlacanthiformes Berg, 1937

Latimerioidei Schultze, 1993

Famille Mawsoniidae Schultze, 1993

Mawsoniidae gen. et sp. indet.

Fig. 18

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-A2 – Guelb el Ahmar, locus GEA 3.

Matériel rapporté : Complexe post-pariétal gauche (KM-A2-11 ; **Fig. 18A**), parasphénoïde (GEA 3-3 ; **Fig. 18B**) et deux éléments crâniens indéterminés (GEA 3-4, GEA 3-5 ; **Fig. 18C-D**).

Description : Le spécimen KM-A2-11 correspond à un assemblage d'os crâniens en connexion, long de 26 mm et épais de 4,6 mm. Il montre une ornementation constituée de creux subcirculaires et de gouttières bien marquées, subparallèles et parfois bifides (**Fig. 18A1**). Cette ornementation se retrouve sur les pariétaux, les angulaires et les operculaires des cœlacanthes mawsoniidés (Carvalho & Maisey, 2008 ; Haddoumi *et al.*, 2016), auxquels nous attribuons donc ces éléments. Pour le spécimen KM-A2-11, la présence d'un canal sur la bordure externe correspondant vraisemblablement au canal otique (co : **Fig. 18A2**) permet d'identifier cette pièce comme un complexe post-pariétal (os post-pariétal + supra-temporal) gauche de Mawsoniidae (G. Clément, comm. pers., Avril 2017). De plus, une plaque dentaire de parasphénoïde d'un Mawsoniidae (GEA 3-3, **Fig. 18B**) a été découverte dans le matériel de Guelb el Ahmar et est similaire à celle décrite par Cavin & Forey (2004, fig. 5b) dans le Cénomanien des Kem Kem du Maroc. L'ornementation de rides subparallèles observée sur le spécimen KM-A2-11 se retrouve sur certains éléments crâniens non identifiés et rapportés aux Mawsoniidae dans le matériel de Guelb el Ahmar (GEA 3-4, GEA 3-5 ; **Fig. 18C-D**).

Discussion : À l'exception des spécimens découverts dans le synclinal d'Anoual et décrits ici, les Mawsoniidae ne sont connus en Afrique que par le genre *Lualabaea*, dans le Jurassique moyen de Lualaba (République Démocratique du Congo ; López-Arbarello *et al.*, 2008), et par le genre *Mawsonia* dans le Crétacé inférieur de Gadoufaoua (Niger ; Taquet, 1967), de Jannawan (Lybie ; El-Zouki, 1980), de la Gara Samani (Algérie ; de Broin *et al.*, 1971), de Ksar Krerachfa (Schlüter & Schwarzhans, 1978) et d'El Mra (Tunisie ; Fanti, Cau *et al.*, 2016), et dans le Crétacé supérieur de la Hamada du Guir (Buffetaut, 1989) et de la Gara Sbaa (Maroc ; Lavocat, 1951; Sereno *et al.*,

1996). On peut également citer le genre *Axelrodichthys*, dans le Crétacé supérieur de la Formation Ifezouane des Kem Kem du Maroc (Cavin & Forey, 2004 ; Cavin *et al.*, 2015).

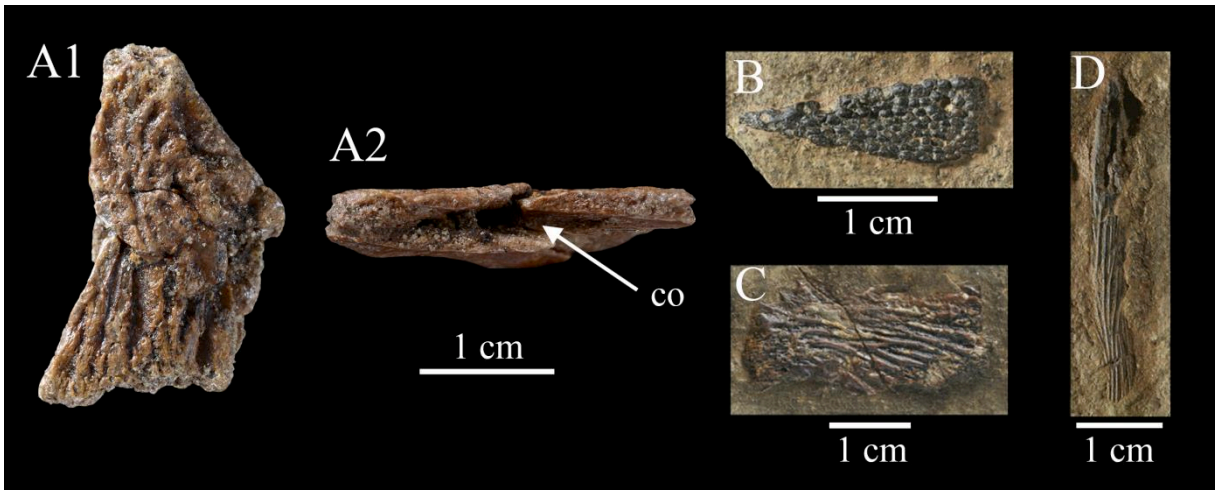


Figure 18. Mawsoniidae gen. et sp. indet. de Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. **A.** KM-A2-11, complexe post-pariétal gauche en vues dorsale (A1) et latérale gauche (A2). **B.** GEA3-3, plaque dentaire du parasphénoïde. **C, D.** Éléments crâniens indéterminés (GEA3-4, GEA3-5). co = canal otique. (B – D : d'après Haddoumi *et al.*, 2016).

Dipnoi Müller, 1845

Famille Ptychoceratodontidae Martin, 1982

Ptychoceratodontidae gen. et sp. indet.

Fig. 19A-B

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH, KM-A1, KM-A2, KM-B', KM-D1, KM-D2.

Matériel rapporté : 186 plaques dentaires (KM-A1-43, KM-A2-28, KM-B'-56, KM-D1-20 (**Fig. 19A**), KM-D2-22, KM-D2-24 et MCM 666 (**Fig. 19B**)).

Description : Des plaques dentaires typiques des dipneustes, avec leurs rayons développés en éventail, sont relativement fréquentes dans le matériel de Ksar Metlili. Toutes présentent la même morphologie générale et semblent donc conspécifiques, mais il existe une grande variation de taille entre les spécimens (2 à 8 mm de long), ce qui indique la présence de plusieurs classes d'âge. Elles ont un contour de forme triangulaire en vue occlusale et portent plusieurs crêtes de boutons de dentine et rayonnant depuis l'angle mésiolingual (**Fig. 19A-B**). Sur les spécimens les

mieux préservés, les boutons de dentine peuvent être très développés, formant de véritables cuspides (**Fig. 19B**). L'angle formé par les rayons avec l'axe antéro-postérieur diminue dans le sens mésiodistal, le rayon mésial étant quasiment à angle droit par rapport à l'axe mésiodistal ou légèrement obtus et le rayon le plus distal lui étant subparallèle. Les plaques isolées (sans l'os qui les porte) montrent de multiples perforations sans organisation apparente sur la face inférieure. Les rayons les plus distaux sont souvent manquants, mais les spécimens les plus complets présentent jusqu'à 6 rayons. Le premier rayon mésial est légèrement courbé, tous les rayons qui lui sont postérieurs sont droits. La crête la plus linguale est en partie fusionnée aux autres rayons à sa base.

Discussion : Dans les publications précédentes (Sigogneau-Russell *et al.*, 1990 ; Duffin & Sigogneau-Russell, 1993 ; Sigogneau-Russell *et al.*, 1998 ; Lasseron *et al.*, 2020), les dipneustes du site de Ksar Metlili ont toujours été présentés comme appartenant à la famille des Ptychoceratodontidae, sur la base d'une identification de S. Wenz mais sans jamais détailler les caractères qui permettaient cette attribution. Les caractères présentés ci-dessus rapprochent ces spécimens à la fois des Ptychoceratodontidae et du genre *Arganodus*, lequel qui plus est a été identifié dans le site voisin de Guelb el Ahmar (Haddoumi *et al.*, 2016 ; voir ci-dessous). Toutefois, le genre *Arganodus* est caractérisé par la présence de sept rayons (Skrzycki *et al.*, 2018), ce qui n'est jamais observé sur les spécimens de Ksar Metlili, y compris sur les spécimens complets, c'est pourquoi nous conservons ici une attribution aux Ptychoceratodontidae.

Famille Arganodontidae Martin, 1982

Genre cf. *Arganodus* Martin, 1979

cf. *Arganodus* sp.

Fig. 19C-E

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-D2. Guelb el Ahmar, locus GEA 1, GEA 2, GEA 3, GEA 6, GEA 7.

Matériel rapporté : Ksar Metlili – 1 plaque dentaire (KM-D2-22 ; **Fig. 19C**) ; Guelb el Ahmar – 45 plaques dentaires (GEA 3-6, GEA 3-7 et non numérotées ; **Fig. 19D-E**).

Description : Les plaques dentaires de dipneustes collectées à Guelb el Ahmar (**Fig. 19D-E**), ainsi qu'une des plaques collectées à Ksar Metlili (**Fig. 19C**), sont presque en tous points identiques à celles décrites ci-dessus : elles sont de forme triangulaire en vue occlusale, présentent des crêtes rayonnant depuis l'angle mésiolingual et portant des boutons de dentines parfois très développés ; l'angle de ces rayons diminue dans le sens mésiodistal, le premier rayon étant placé à 90° ou un peu plus par rapport à l'axe mésiodistal, le dernier rayon étant lui subparallèle à cet axe et fusionné avec les autres à sa base. Là encore, le rayon le plus mésial est légèrement courbé, mais les autres rayons sont droits. On retrouve un grand nombre de classes de tailles (de 5 à 46 mm), ce qui suggère là encore la présence de plusieurs classes d'âge.

Discussion : Du fait de leur ressemblance avec les plaques décrites plus haut, ces plaques pourraient être rattachées aux Ptychoceratontidae, comme les précédentes ; toutefois, la présence d'un septième rayon favorise une attribution au genre *Arganodus*, dont elle est caractéristique (Skrzycki *et al.*, 2018). Certains auteurs (Kemp, 1998 ; Castro *et al*., 2004 ; Agnolin, 2010 ; Fanti, Larocca Conte *et al*., 2016) considèrent *Arganodus* comme un synonyme plus récent de *Asiatoceratodus* (Vorobiyeva, 1967). Cette hypothèse est parfois débattue, notamment par Cavin *et al*. (2007) et Soto & Perea (2010) selon qui la mise en synonymie de ces deux genres ou non dépend de l'interprétation que l'on fait de la série des os médians du crâne. Les occurrences de ces genres des deux côtés de l'Atlantique étant uniquement basées sur des plaques dentaires isolées, comme c'est aussi le cas dans le synclinal d'Anoual, il convient d'attendre la découverte de matériel crânien pour confirmer ou non cette synonymie (Cavin *et al*., 2007). Dans l'attente, ils ne reconnaissent pas la synonymie d'*Arganodus* et d'*Asiatoceratodus*, opinion que nous suivons ici. Le genre *Arganodus* est bien représenté dans les sédiments mésozoïques d'Afrique du Nord avec deux espèces : *A. atlantis* dans le Trias du Maroc et d'Algérie, et *A. tiguidiensis* dans le Jurassique supérieur – Crétacé inférieur d'Algérie, d'Éthiopie et du Niger (Martin, 1979, 1984 ; Goodwin *et al.*, 1999 ; Soto & Perea, 2010) et dans le Crétacé supérieur des Kem Kem du Maroc (Cavin *et al*., 2015). Il est également présent dans le Cénomanien du Brésil (Castro *et al.*, 2004 ; Sousa, 2006) et dans le Cénomanien-Turonien du Brésil et d'Uruguay (Soto & Perea, 2010 ; Alves *et al.*, 2013). Toutefois, le seul caractère de la présence d'un septième rayon pour caractériser les plaques dentaires d'*Arganodus* invite à considérer cette attribution avec prudence. En l'absence de matériel crânien, il est difficile de confirmer l'attribution de ces plaques dentaires au genre *Arganodus*, et plus encore à l'une de ses espèces, *A. tiguidiensis* et *A. atlantis*, qui sont morphologiquement impossible à distinguer l'une de l'autre en ce qui concerne les plaques

dentaires (Martin, 1980, 1981), qui ne diffèrent que par le degré d'ouverture de l'angle interne (un peu plus obtus chez *A. tiguidiensis* ; Martin, 1982).

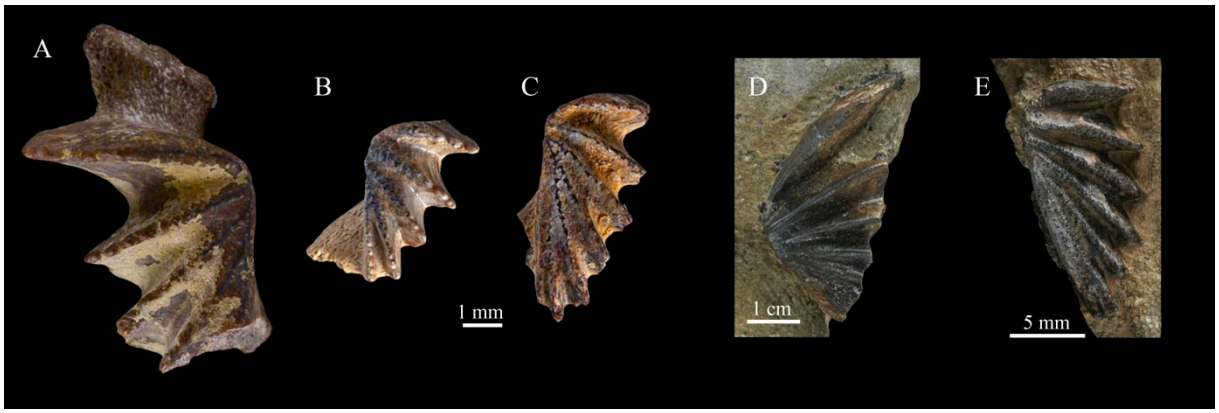


Figure 19. Dipneustes de Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien, et de Guelb el Ahmar (Oriental, Maroc), Bathonien supérieur. **A, B.** Plaques dentaires de Ptychoceratodontidae gen. et sp. indet. (A : KM-D1-20 ; B : MCM 666) en vue occlusale. **C – E.** Plaques dentaires d'*Arganodus* sp. (C : KM-D2-22 ; D : GEA3-6 ; E : GEA3-7) en vue occlusale. (D, E : d'après Haddoumi *et al.*, 2016).

2.4. Amphibiens

Les sites du synclinal d'Anoual sont d'un intérêt particulier pour la compréhension de l'évolution des lissamphibiens. Malgré leur rareté (ils représentent 0,25% des éléments identifiés à GEA et ,059% à KM), ils y sont très diversifiés, puisque l'intégralité des grands groupes y est représentée (Zouhri *et al.*, 2017 ; Lasseron *et al.*, 2020). On y trouve le plus ancien gymnophione gondwanien, qui est aussi le second plus ancien au monde, *Rubricacaecilia monbaroni* (Evans & Sigogneau-Russell, 2001), les seuls représentants gondwaniens des Albanerpetontidae connus à ce jour, avec *Anoualerpeton unicus* à KM (Gardner *et al.*, 2003) et une autre espèce potentiellement nouvelle à GEA (Haddoumi *et al.*, 2016), la plus ancienne salamandre d'Afrique et l'une des plus anciennes au monde (Haddoumi *et al.*, 2016), ainsi que deux à trois espèces d'anoures, dont les plus anciens Alytidae du Gondwana (Jones *et al.*, 2003). Ils comptent de plus parmi les taxons dont on connaît la plus grande diversité d'éléments anatomiques dans les assemblages d'Anoual. La présence d'amphibiens confirme la nature dulçaquicole de l'environnement des sites du synclinal d'Anoual.

Amphibia Linnæus, 1758

Lissamphibia Hæckel, 1866

Allocaudata Fox & Naylor, 1982

Famille Albanerpetontidae Fox & Naylor, 1982

Genre *Anoualerpeton* Gardner *et al*., 2003

Anoualerpeton unicus Gardner *et al*., 2003

Figs. 20 – 23

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH, KM-A1, KM-A2, KM-B', KM-D2.

Holotype : MCM 187, prémaxillaire droit (**Fig. 20A**).

Matériel rapporté : 5 prémaxillaires (MCM 188, MCM 198–200, MCM 667 ; **Fig. 20B**) ; 9 maxillaires (MCM 13, MCM 189, MCM 201–203, KM-A2-31, MCM 668–670 ; **Figs. 21, 22A-E**) ; 54 dentaires (MCM 4, MCM 5, MCM 19–34, MCM 41–48, MCM 192–197, MCM 204, MCM 205, MCM 707–723, KM-B'-12, KM-B'-13, KM-B'-100, KM-D2-28 ; **Fig. 22F**) ; 5 frontaux (MCM 11, MCM 190, MCM 191, MCM 671, KM-A2-7 ; **Fig. 23A-B**) ; 1 pariétal (MCM 12) ; 1 articulaire (MCM 6) ; 22 vertèbres dorsales (MCM 8, MCM 9, MCM 35–40, MCM 49–55, MCM 672, MCM 724–729 ; **Fig. 23C**) ; 4 vertèbres caudales (MCM 10, MCM 17, MCM 18, MCM 673 ; **Fig. 23D**) ; 1 atlas (MCM 674 ; **Fig. 23E**) 7 humérus (MCM 7, MCM 14–16, MCM 675, MCM 730-731 ; **Fig. 23F**).

Diagnose émendée (d'après Gardner *et al.*, 2003) : Espèce d'*Anoualerpeton* caractérisée par un orifice suprapalatal du prémaxillaire situé juste médialement à la marge de l'ouverture des narines externes, et donc plus médialement sur la *pars dorsalis* que chez *A. priscus*. L'orifice suprapalatal du prémaxillaire est aligné avec la 4e ou la 5e dent depuis l'extrémité médiale de la rangée dentaire. L'ouverture dorsale du foramen palatal du prémaxillaire se fait sous ou à la base de l'orifice suprapalatal. Le processus internasal des frontaux est plus court que chez *A. priscus* (sa longueur médiane est subégale à la largeur de la base des frontaux) et pointe distalement. Les processus antérolatéraux des frontaux pointent distalement et sont distincts du corps de l'os. Les crêtes ventrolatérales des frontaux sont ventralement convexes ou biseautées en vue transversale. *Addendum M. Lasseron* – Sur le maxillaire, il n'y a pas de lame osseuse pour le contact avec le prémaxillaire sur la partie dorsale de la *pars palatinum* adjacente au processus nasal.

Description : Le matériel d'Albanerpetontidae est représenté à Ksar Metlili par une grande diversité d'ossements. Certains caractères diagnostiques permettent de les attribuer sans doute possible à cette famille : (1) l'articulation interdigitée en tenon et mortaise de la symphyse des dentaires (Fox & Naylor, 1982 ; Milner, 1988 ; McGowan & Evans, 1995 ; McGowan, 1998, 2002 ; Gardner, 1999a, 1999b, 2000 ; Gardner *et al.*, 2003 ; Sweetman & Gardner, 2013 ; Matsumoto & Evans, 2018 ; **Fig. 22F4**) comportant, chez les spécimens de KM, deux digitations ; (2) les dents fortement pleurodontes, attachées par au moins la moitié basale de leur surface labiale au mur lingual du dentaire, du maxillaire ou du prémaxillaire (**Fig. 22**) ; non pédicellées et régulièrement espacées, compressées labiolingualement et portant trois petits cuspules alignés mésiodistalement (Fox & Naylor, 1982 ; Gardner, 1999a, 1999b, 2000 ; McGowan & Evans, 1995 ; Sweetman & Gardner, 2013 ; Matsumoto & Evans, 2018) ; et (3) les foramens disposés en ligne sur la face externe du dentaire (Fox & Naylor, 1982 ; Gardner, 2000 ; **Fig.22F3**).

Une grande partie du matériel ayant déjà été décrite par Gardner *et al*. (2003), nous nous attacherons ici à décrire et identifier le matériel ancien et nouveau encore inédit. Toutefois, en l'absence de prémaxillaire inédit, l'holotype MCM 187 est brièvement redécrit ici.

Prémaxillaire – L'holotype MCM 187 (**Fig. 20A**) est un prémaxillaire droit d'environ 1,9 mm de haut, assez robuste. La *pars dorsalis* est entièrement préservée, mais il manque la partie la plus linguale de la *pars palatinum* et l'extrémité latérale de la *pars dentalis*. Trois dents cassées sont conservées, ainsi que cinq emplacements dentaires. Sa face médiale présente une gouttière allongée, indiquant qu'il y avait deux prémaxillaires suturés chez cette espèce. La *pars dorsalis* est courte et large, sa face dorsale porte de légères marques de sutures pour le contact avec le nasal et le lacrimal. En vue labiale (**Fig. 20A2**), le tiers le plus dorsal de la *pars dorsalis* présente une petite bosse ornementée par des petites cupules irrégulières et peu profondes, délimitées par des crêtes basses et larges. Le reste de la face labiale est lisse et percée de petits foramens nourriciers. L'orifice suprapalatal du prémaxillaire s'ouvre, en vue linguale, dans la moitié latérale de la *pars dorsalis*, médialement à la marge de la narine externe et dorsalement à la *pars palatinum*, au niveau de la cinquième position dentaire (en partant de l'extrémité médiale de la rangée dentaire ; **Fig. 20A1**). Il est petit, de contour ovale et s'ouvre antérolingualement (**Fig. 20A1**). La face linguale de la *pars dorsalis* est lisse, à l'exception de quelques minuscules foramens dans sa partie latérale. La *pars palatinum*, bien qu'incomplète, formait un large plateau lingual, comme chez les autres Albanerpetontidae, d'après ce qui en est préservé (**Fig. 20A1**).

Bien que le prémaxillaire soit un des éléments les plus diagnostiques, avec les frontaux, pour distinguer entre eux les différents genres et espèces d'Albanerpetontidae (Fox & Naylor,

1982 ; McGowan & Evans, 1995 ; Gardner, 2000, 2002 ; McGowan, 2002 ; Gardner *et al.*, 2003 ; Venczel & Gardner, 2005 ; Sweetman & Gardner, 2013 ; Matsumoto & Evans, 2018), aucun prémaxillaire n'est connu en dehors de ceux déjà décrits antérieurement. Le spécimen MCM 667 (**Fig. 20B**), dans les anciennes récoltes, a bien été étiqueté comme tel lors du tri initial dans les années 1980, mais l'implantation des dents est thécodonte (**Fig. 20B1**), et non pleurodonte comme c'est le cas chez tous les Albanerpetontidae ; une telle implantation exclut donc une attribution aux Albanerpetontidae ou à n'importe quel autre amphibien. Il s'agit plutôt vraisemblablement d'un petit archosaure indéterminé.

Maxillaire – Mis à part les maxillaires déjà décrits par Gardner *et al*. (2003), dont le spécimen MCM 189 illustré ici (**Fig. 21**), 4 fragments de maxillaires inédits ont été découverts dans le matériel de KM, toutes collections confondues. Ensemble, ces quatre fragments documentent la quasi-totalité de l'os, à l'exception de son extrémité la plus postérieure. L'os dans son entier devait mesurer environ 3 mm de long. Le spécimen MCM 668 (**Fig. 22A**) correspond à la partie antérieure d'un maxillaire droit : les processus prémaxillaires latéral et dorsal sont préservés, tout comme la partie antérieure du processus nasal et de la *pars palatinum*. Le spécimen MCM 669 (**Fig. 22B**) correspond à la partie médiale d'un maxillaire droit d'un animal plus grand : l'extrémité postérieure est manquante et l'os est cassé en avant du processus nasal, dont seule reste la partie postérieure. Enfin, les spécimens KM-A2-31 (**Fig. 22C**) et MCM 670 (**Fig. 22D**) sont des fragments médiaux de maxillaires gauches, et ne présentent plus que la partie comprise entre le processus nasal, manquant, et la partie antérieure de la *pars palatinum*. Les spécimens MCM 669 et KM-A2-31 sont édentés et portent respectivement 6 et 7 locus (**Fig. 22B, C**). Le spécimen MCM 668 porte encore les première, quatrième, cinquième et septième dents (**Fig. 22A**).

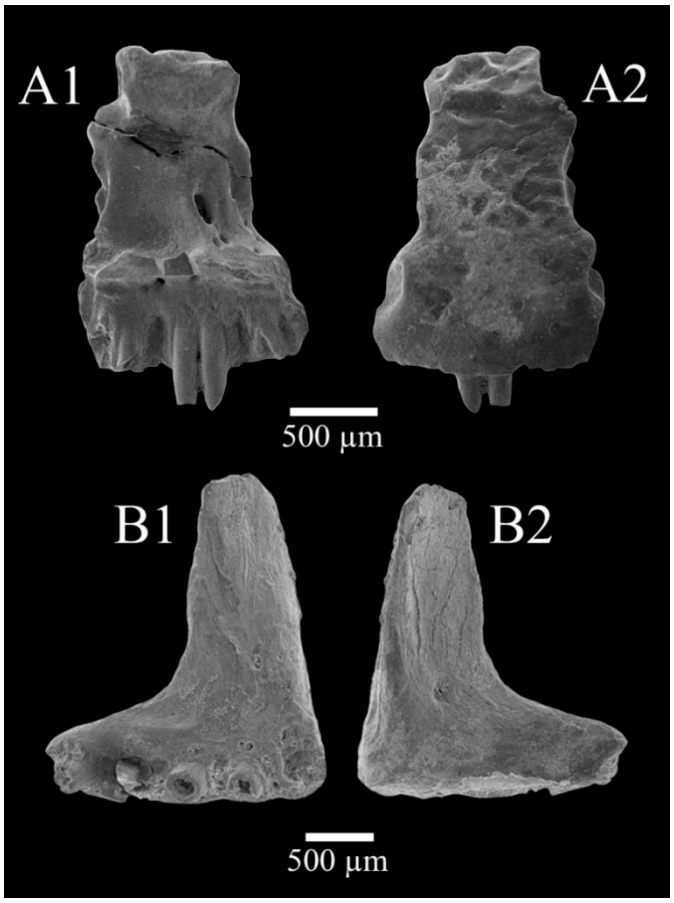


Figure 20. Prémaxillaires attribués à *Anoualerpeton unicus* Gardner *et al.*, 2003, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. **A.** MCM 187 (holotype), prémaxillaire droit d'*Anoualerpeton unicus*, en vues linguale (1) et labiale (2). **B.** MCM 667, prémaxillaire gauche attribué par erreur à *Anoualerpeton unicus* dans les années 1980, mais appartenant vraisemblablement à un archosaure indéterminé, en vues ventrale (1) et dorsale (2).

Comme chez les autres Albanerpetontidae, le processus nasal se projette dorsalement (MCM 668, MCM 669 ; **Fig. 22A, B**), a un contour triangulaire (MCM 668 ; **Fig. 22A**) et sa partie postérieure est biseautée (MCM 669 ; **Fig. 22B1**) pour permettre l'articulation avec le lacrimal. Les processus prémaxillaires latéral et dorsal sont proéminents (MCM 668), le premier formant une sorte d'ailette se projetant antérieurement, le second formant un plateau lingual antéroventralement au processus nasal. La *pars palatinum* forme elle aussi un plateau lingual qui se réduit postérieurement, avec une bordure linguale indentée antérieurement par la marge concave de la narine antérieure (MCM 668). La face externe du maxillaire est lisse et non ornementée, à l'exception de quelques foramens nourriciers épars sur la partie la plus antérieure (**Fig. 22A2**). Le processus prémaxillaire latéral est plus long que haut et il est arrondi distalement. Contrairement à la plupart des maxillaires d'Albanerpetontidae, y compris *Anoualerpeton priscus*, mais comme *Anoualerpeton unicus*, la partie dorsale de la *pars palatinum* adjacente au

processus nasal ne présente pas de petite lame osseuse servant au contact avec le lacrimal. Comme chez *A. unicus*, la face ventrale du processus prémaxillaire dorsal ne porte pas la ride transversale qui, du vivant de l'animal, était adossée à l'extrémité latérale du processus maxillaire du prémaxillaire. L'extrémité antérieure de la rangée dentaire porte plusieurs locus antérieurs au processus nasal (**Fig. 22A**). Tous ces caractères sont identiques à ceux décrits chez *Anoualerpeton unicus* (Gardner *et al.*, 2003), découvert dans le site historique d'Anoual. Ces fragments de maxillaires sont par conséquent attribués à cette espèce.

Dentaire – Les dentaires étudiés ici sont typiques des Albanerpetontidae : ils présentent une convexité de l'arête occlusale du parapet dentaire en vue labiale ou linguale (**Fig. 22F1, F3**) ; l'os montre une nette courbure vers l'intérieur en vue dorsale (**Fig. 22F2**) ; le plateau dentaire est très large et peu haut ; la face labiale est lisse, mais présente une rangée de 5 à 6 foramens nourriciers dans la moitié la plus antérieure de l'os (**Fig. 22F3**) ; cette rangée marque la bordure supérieure d'une crête d'insertion musculaire qui s'étend antéropostérieurement le long des surfaces latéroventrale et ventrale de l'os, là où venait s'attacher le muscle intermandibulaire (cim : **Fig. 22F3**) ; un autre foramen s'ouvre juste sous la symphyse ; la face antérieure de la symphyse est verticale ; un peu plus postérieurement, la symphyse porte deux digitations symphysaires qui s'articulaient avec leurs équivalents sur l'autre mandibule, formant une jointure de type tenon-mortaise (**Fig. 22F4**) ; enfin, l'ouverture du canal de Meckel s'étend antérieurement jusque sous le premier quart de la rangée dentaire, mais il est fermé lingualement au-delà (cM : **Fig. 22F1**).

Les dents situées à environ un tiers de distance de l'extrémité distale de la rangée dentaire sont nettement plus grandes que les dents voisines (**Fig. 22F1**). Cette hétérodontie et la courbure des marges occlusales ne sont communes qu'à *Albanerpeton nexuosus* du Crétacé supérieur d'Amérique du Nord et au genre *Anoualerpeton*. Elles différencient les spécimens de Ksar Metlili des autres espèces d'*Albanerpeton*, des genres *Celtedens* et *Wesserpeton* et d'un Albanerpetontidae encore indéterminé du site d'Angeac-Charente (Allain *et al.*, in prep.). Parmi les dentaires inédits, le spécimen KM-B'-12, un dentaire gauche, est celui qui est le plus complet : long de 5,6 mm, il ne manque que la partie la plus postérieure (**Fig. 22F**). Bien que les dents ne soient pas toutes préservées, la rangée dentaire est complète : le spécimen présente 21 dents (plus ou moins bien conservées), auxquelles il faut ajouter 14 locus, soit 35 dents en tout. Sur tous les spécimens, l'apex de la convexité de l'arête occlusale du parapet dentaire se situe aux alentours des dents 8 à 10, là où les dents sont les plus grandes (**Fig. 22F1, F3**), ce qui permet de les rapprocher d'*Anoualerpeton unicus* (Gardner *et al.*, 2003).

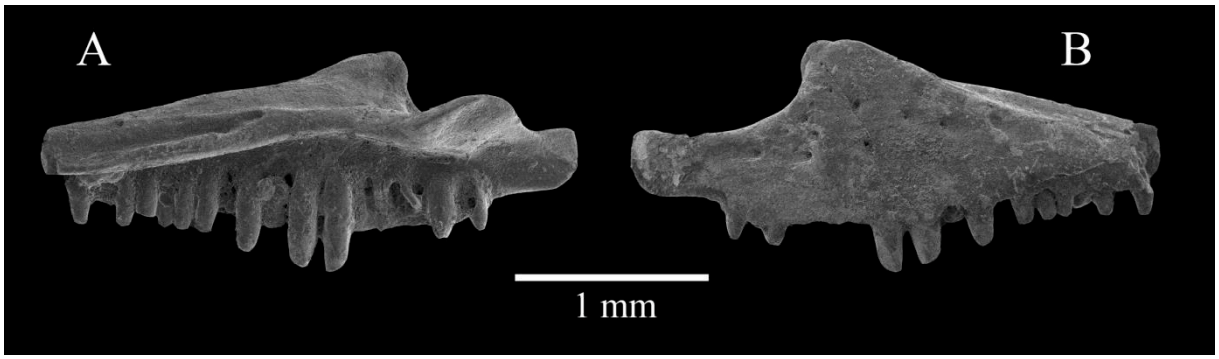
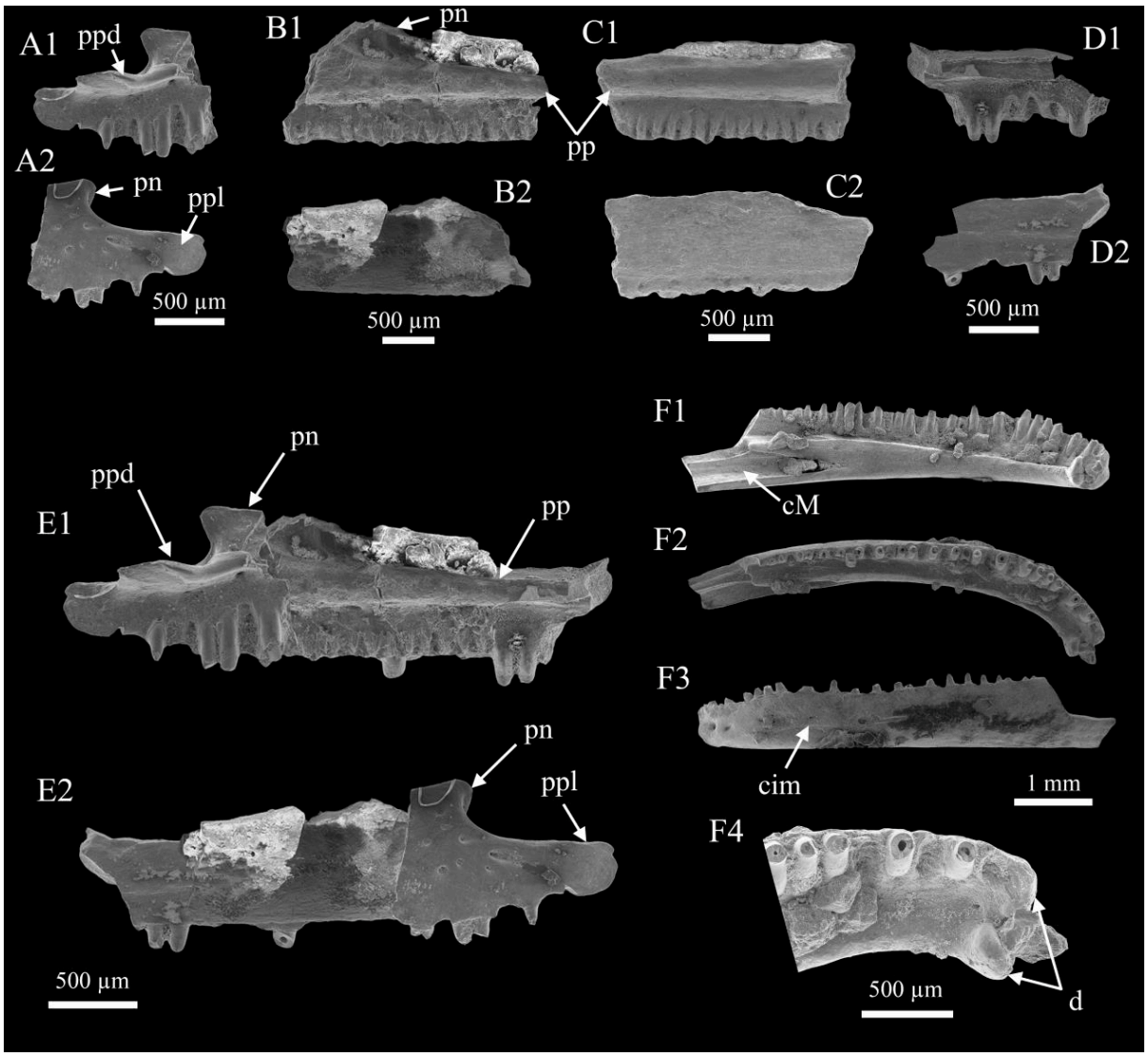


Figure 21. *Anoualerpeton unicus* Gardner *et al.*, 2003, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. MCM 189, maxillaire gauche. **A.** Vue linguale. **B.** Vue labiale.



.

Frontaux – Au-delà des trois frontaux étudiés par Gardner *et al*. (2003), deux autres sont encore inédits dans le matériel de Ksar Metlili. Le spécimen KM-A2-7 (**Fig. 23A**) est presque complet (2,85 mm de longueur préservée et 2,47 mm de largeur préservée à la base ; le spécimen complet aurait sans doute mesuré 4 mm de long et 3 mm de large environ), il ne lui manque que le processus internasal, les parties distales des processus antérolatéraux et la partie la plus postérieure de la crête ventrolatérale gauche. Le spécimen MCM 671 (**Fig. 23B**), d'une taille équivalente (2,7 mm de long pour 2,55 mm de large à la base, pour ce qui est préservé ; le spécimen complet aurait pu mesurer 4,5 mm de long et 3,7 mm de large environ), est également très bien conservé, mais il lui manque le processus internasal et une plus grande partie postérieure de la crête ventrolatérale droite. Les processus antérolatéraux sont distincts du corps de l'os et pointent distalement (**Fig. 23B**). Les bords latéraux présentent, entre le processus antérolatéral et la marge orbitaire, une gouttière dans laquelle venait s'insérer l'extrémité postérieure du préfrontal (**Fig. 23A3, B3**). Ces spécimens ressemblent à ce que l'on peut observer chez *Anoualerpeton* et *Celtedens*, mais se différencient des frontaux d'*Albanerpeton* par leur contour rectangulaire ou en cloche en vues dorsale et ventrale (**Fig. 23A, B** ; Gardner *et al.*, 2003). Les frontaux fusionnés sont relativement allongés, avec une longueur médiale supérieure ou égale à 1,2 fois la largeur postérieure, comme chez *Celtedens* et *Anoualerpeton*, mais contrairement à *Albanerpeton* (Gardner *et al.*, 2003). La face dorsale est ornementée de cupules d'érosion, formant des cellules peu profondes et de forme approximativement polygonale, délimitées par un réseau de rides basses, mais marquées (**Fig. 23A1, B1**). Comme chez *Anoualerpeton unicus* (Gardner *et al.*, 2003), la face ventrale présente des crêtes ventrolatérales convexes ventralement ou biseautées en vue transversale (**Fig. 23A2, B2**). Ces crêtes sont relativement fines, puisque leur largeur à l'extrémité antérieure de la marge orbitaire (délimitée par l'extrémité postérieure de la gouttière recevant le préfrontal) vaut 0,4 fois celle de la bordure postérieure de l'os, entre les faces médiales des crêtes.

◀ **Figure 22.** *Anoualerpeton unicus* Gardner *et al.*, 2003, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. **A.** MCM 668, fragment antérieur de maxillaire droit en vues linguale (1) et labiale (2). **B.** MCM 669, fragment de maxillaire droit en vues linguale (1) et labiale (2). **C – D.** Fragments de maxillaires (C : KM-A2-31 ; D : MCM 670) en vues linguale (1) et labiale (2). **E.** Tentative de reconstitution (composite) d'un maxillaire droit d'*A. unicus* sur la base des fragments MCM 668, MCM 669 et MCM 670 (symétrisé). **F.** KM-B'-12, dentaire gauche, en vues linguale (1), occlusale (2) et labiale (3) et détail de la zone symphysaire en vue linguale (4). cim = crête d'insertion musculaire ; cM = canal de Meckel ; d = digitation de la symphyse ; pn = processus nasal ; pp = *pars palatinum* ; ppd = processus prémaxillaire dorsal ; ppl = processus prémaxillaire latéral.

Postérieurement, la face médiale de chaque crête comporte une indentation pour recevoir un processus complémentaire du pariétal (**Fig. 23A2, B2**). Comme chez *A. unicus* encore, l'extrémité antérieure de la marge orbitaire est approximativement alignée avec le centre de l'axe antéropostérieur.

Autres éléments – Gardner *et* al. (2003) signalent la présence, dans les anciennes collections de Ksar Metlili, d'un pariétal, d'un articulaire, de quatre humérus, de 15 vertèbres dorsales, et de trois vertèbres caudales. Aucun de ces éléments n'a été figuré ni précisément décrit par Gardner *et al*. (2003), pour qui ils sont typiques des Albanerpetontidae et ne diffèrent pas significativement des autres spécimens connus. Ces spécimens sont aujourd'hui introuvables. Cependant, la révision du matériel des anciennes récoltes a permis d'isoler trois autres humérus, sept vertèbres dorsales, une vertèbre caudale ainsi qu'un atlas, qui sont décrits ci-après.

Les vertèbres dorsales (**Fig. 23C**) sont amphicœles. En vue ventrale, leur centrum a une forme de sablier, proche de ce qui est connu chez les salamandres (McGowan, 2002 ; Sweetman & Gardner, 2013 ; **Fig. 23C**), dont elles se différencient par des processus costaux à une seule tête, et non doubles comme chez les urodèles (Fox & Naylor, 1982 ; McGowan, 2002 ; **Fig. 23C**). Long de 0,8 à 1 mm, le centrum est étroitement resserré en son centre, les cotyles ont un contour circulaire et des bordures épaisses et le canal notochordal est continu antéropostérieurement (Sweetman & Gardner, 2013). Les vertèbres caudales (**Fig. 23D**) ont une morphologie sensiblement identique, si ce n'est qu'elles sont plus graciles et plus allongées dans le sens antéropostérieur.

Les anciennes collections comprennent aussi un atlas encore inédit dont seul l'arc neural est manquant (**Fig. 23E**). Le centrum mesure environ 1,4 mm de long pour 2 mm de large. Sa face antérieure, très similaire à celle des atlas de salamandres, porte un processus odontoïde (ou tubercule interglénoïde médian pour certains auteurs ; McGowan, 1998 ; Gardner, 1999b ; **Fig. 23E1**) et deux cotyles antérieurs, permettant l'articulation avec le crâne et son mouvement dans le plan dorso-ventral. Il diffère toutefois de ce qu'on observe chez les salamandres par sa face postérieure, qui porte un cotyle postérieur (**Fig. 23E2, E3**) pour l'articulation avec l'axis, lequel ne possède pas d'arc neural. Ce complexe atlas-axis, unique chez les amphibiens, est caractéristique des Albanerpetontidae (McGowan, 1998), ce qui nous permet d'attribuer sans aucun doute possible ce spécimen à cette famille. Ce spécimen ressemble aussi à l'atlas des autres Albanerpetontidae par les caractéristiques suivantes (Seiffert, 1969 ; Estes & Hoffstetter, 1976 ; Estes, 1981 ; Estes & Sanchíz, 1982 ; Fox & Naylor, 1982 ; McGowan, 1996, 1998 ; Gardner, 1999b ; Sweetman & Gardner, 2013) : un centrum court, plus large que long ; une surface articulaire en contact avec le crâne s'étendant des cotyles antérieurs jusque sur la surface ventrale

du processus odontoïde ; des cotyles antérieurs au contour réniforme en vue antérieure et à la face antérieure faiblement concave, presque plate ; un processus odontoïde en forme de gouttière en vue antérieure, large et aux bords latéraux rejoignant les marges dorsales des cotyles antérieurs ; une encoche sur la face ventrale du processus odontoïde séparant les bordures médiales des cotyles antérieurs ; et des marges dorsale et ventrale du cotyle postérieur très fortement creusées antérieurement. Comme pour tous les atlas connus d'Albanerpetontidae à l'exception d'une forme indéterminée du Jurassique moyen de France (Gardner, 1999b), aucun orifice notochordal n'est visible. Contrairement à *Albanerpeton arthridion* (Gardner, 1999b), aucun foramen n'est visible sur la face postérieure des cotyles antérieurs. Comme chez *A. arthridion* (Gardner, 1999b), *Celtedens* (S. E. Evans, obs. pers. ; Gardner *et al.*, 2003) et *Wesserpeton* (Sweetman & Gardner, 2013), on observe de profondes et fines gouttières transversales situées à la base des pédicelles de l'arc neural et immédiatement postérieurement à la marge dorsale des cotyles antérieurs, destinées à accueillir les premiers nerfs spinaux. Cela a également été observé chez *Anoualerpeton priscus* dans le Bathonien d'Angleterre (Gardner *et al.*, 2003) : on peut donc faire l'hypothèse que son espèce-sœur décrite à Ksar Metlili possédait la même caractéristique et donc attribuer cet atlas à *Anoualerpeton unicus*.

Le condyle distal de l'humérus (**Fig. 23F**) est sphérique, complètement ossifié et plus gros que l'épicondyle radial qui lui est adjacent (Sweetman & Gardner, 2013 ; **Fig. 23F**). Sous ce condyle se trouve une fosse cubitale de forme triangulaire et bien définie (**Fig. 23F**). Aucun foramen n'est observable à l'extrémité distale de cette fosse, contrairement à ce qui est connu chez d'autres espèces, notamment *Albanerpeton inexpectatum* (Estes & Hoffstetter, 1976), *Wesserpeton evansae* (Sweetman & Gardner, 2013) et un Albanerpetontidae indéterminé d'Angeac-Charente (Allain *et al.*, in prep.). Le spécimen le mieux préservé et illustré ici mesure 2 mm de long, ce qui représente probablement un peu moins de la moitié de la longueur totale de l'os.

Discussion : Ces éléments ayant été trouvés isolés, la question de l'appartenance d'une partie de ces spécimens à une autre espèce qu'*Anoualerpeton unicus* peut se poser. Toutefois, tous ces éléments présentent des caractéristiques déjà signalées par Gardner *et* al. (2003) dans leur description des éléments rapportés à *A. unicus*. L'association des spécimens d'Albanerpetontidae décrits ici au sein d'une seule et même espèce, *A. unicus*, se justifie aussi par le fait qu'ils ont tous été collectés dans une même lentille fossilifère, d'extension restreinte (environ 200 m² ; Sigogneau-Russell *et al.*, 1998). Enfin, il n'y a pas d'argument morphologique justifiant qu'une partie de ce matériel puisse représenter une autre espèce : la taille des différents éléments est

relativement homogène et la forte différence de taille des dents de la région antérieure du dentaire par rapport aux autres se retrouve sur le maxillaire (Gardner *et al.*, 2003). Quant aux variations de proportions, de robustesse et de forme entre les différents prémaxillaires et frontaux, elles se situent dans les limites de la variation intraspécifique attendue chez les Albanerpetontidae, d'après les comparaisons menées précédemment avec d'autres espèces (en particulier celles du genre *Albanerpeton* ; Gardner *et al.*, 2003).

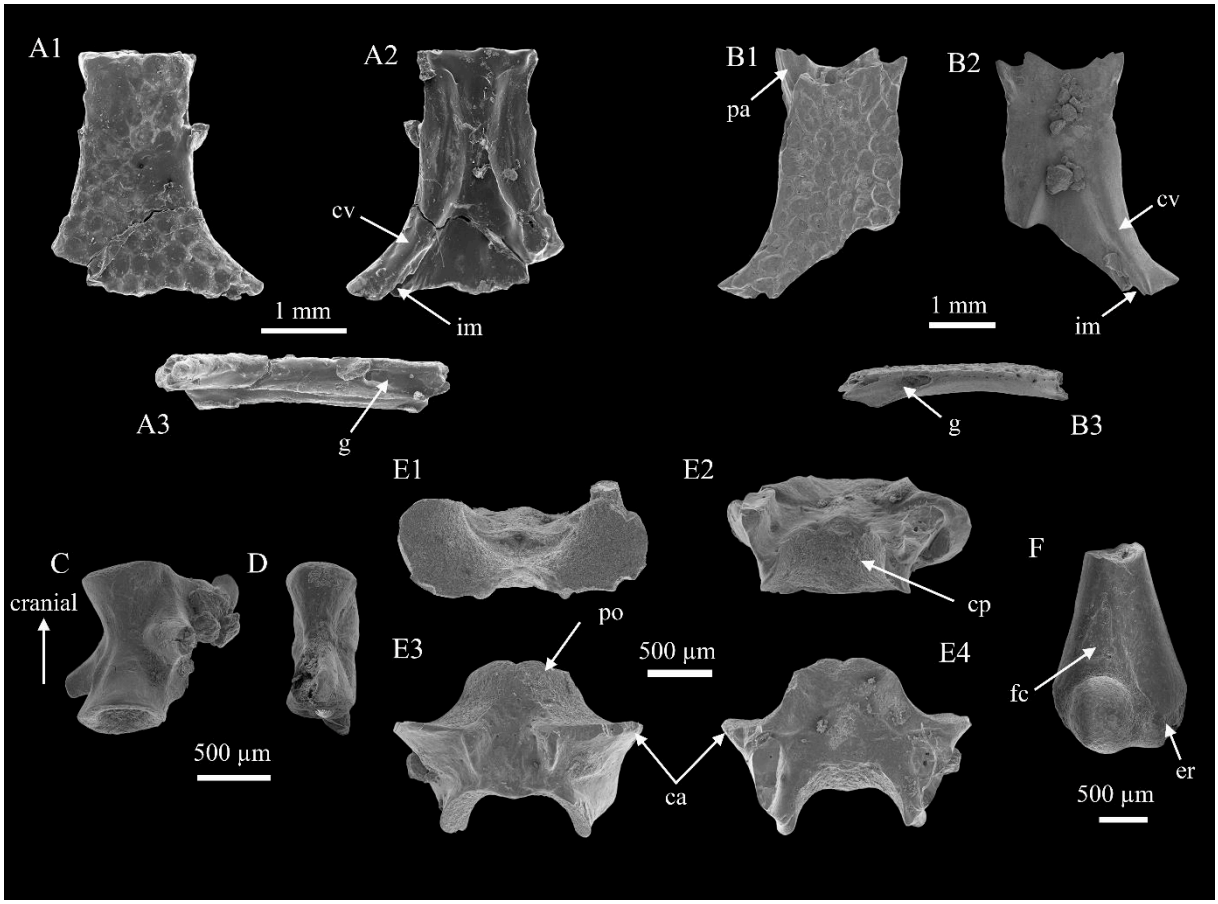


Figure 23. *Anoualerpeton unicus* Gardner *et al.*, 2003, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. **A, B.** Frontaux (A : KM-A2-7 ; B : MCM 671) en vues dorsale (1), ventrale (2) et latérale droite (A3) et gauche (B3). **C.** MCM 672, vertèbre dorsale en vue ventrolatérale. **D.** MCM 673, vertèbre caudale en vue ventrale. **E.** MCM 674, atlas, en vues antérieure (1), postérieure (2), ventrale (3) et dorsale (4). **F.** MCM 675, extrémité distale d'humérus droit en vue médiale. ca = cotyle antérieur ; cp = cotyle postérieur ; cv = crête ventrolatérale ; er = épicondyle radial ; fc = fosse cubitale ; g = gouttière ; im = indentation médiale ; pa = processus antérolatéral ; po = processus odontoïde.

Si *Anoualerpeton unicus* n'est pas le tétrapode le plus représenté d'un point de vue quantitatif dans la faune du synclinal d'Anoual, c'est l'un des mieux représentés en termes de diversité des éléments anatomiques, si ce n'est le mieux représenté. En effet, beaucoup d'autres taxons de tétrapodes, au premier rang desquels les crocodyliformes, sont représentés par un

nombre bien plus important de spécimens, mais ne présentent qu'une faible diversité de pièces anatomiques et ne sont le plus souvent représentés que par des dents (crocodyliformes, ptérosaures, dinosaures, mammifères, etc.) et/ou des structures dermiques (ostéodermes de crocodyliformes, plaques de tortues, etc.). À l'inverse, *A. unicus* est représenté par une diversité d'éléments crâniens et axiaux. La bonne représentation de cette espèce pourrait s'expliquer par sa présence en proportion importante dans la paléocommunauté : ainsi, même si les os d'amphibiens sont sujets à une destruction plus importante et à un transport plus important du fait de leur fragilité et de leur faible densité, leur présence initiale en grande quantité favoriserait la préservation d'une plus grande diversité d'éléments anatomiques. Cela est de plus cohérent avec le milieu d'eau douce de Ksar Metlili, qui favorise de fait l'abondance et donc la préservation des espèces dulçaquicoles. Enfin, il est probable que ces animaux n'aient été que peu ou pas sujet au transport, ce qui se vérifie par l'absence d'érosion des fossiles. Cette espèce serait ainsi subautochtone, ce qui expliquerait sa présence plus importante, quand les autres seraient parautochtones.

Cette espèce est endémique à Ksar Metlili. En revanche, il faut noter que le genre comprend une autre espèce, *An. priscus*, dans le Jurassique moyen (Bathonien) d'Angleterre. L'extension stratigraphique du genre ne permet pas d'apporter des précisions sur l'âge du site, mais sa présence en Angleterre est intéressante d'un point de vue paléobiogéographique puisqu'elle suppose un événement de dispersion trans-téthysien ou un héritage pangéen vicariant, comme nous le verrons dans le Chapitre V.

Albanerpetontidae gen. et sp. indet.
Fig. 24A-B

Provenance : Guelb el Ahmar, locus GEA 2.
Matériel rapporté : GEA 2-21, frontal incomplet (**Fig. 24A**) ; GEA 2-22, prémaxillaire incomplet (**Fig. 24B**).

Description : Ces spécimens ont été signalés et décrits par Haddoumi *et al*. (2016). Le spécimen GEA 2-21 (**Fig. 24A**) correspond à la partie postérieure d'un frontal dont les bordures postérieure et gauche sont endommagées. Sa largeur postérieure est de 2,7 mm et sa longueur médiale préservée est de 1,47 mm. Comme chez tous les Albanerpetontidae, il s'agit d'un os unique qui s'étrécit vers l'avant. Sa face dorsale (**Fig. 24A1**), plate, porte une ornementation constituée de cupules d'érosion, de forme approximativement polygonale, irrégulières et délimitées par des

rides basses, mais bien définies ; le fond des cupules est plat et montre de petites perforations. Ces cupules sont plus grandes que ce que l'on peut observer chez toutes les autres espèces de la famille. Cette ornementation ne se distingue qu'en lumière rasante, du fait de la faible hauteur des rides délimitant les cupules. Sur la face ventrale (**Fig. 24**), on observe une fine et basse ride sagittale qui s'étend sur toute la longueur du spécimen, ainsi que de larges crêtes ventrolatérales.

Le prémaxillaire GEA 2-22 (**Fig. 24B**) est incomplet, mais la partie ventrale de la *pars dorsalis* et la partie médiane de la *pars dentalis* sont préservées (**Fig. 24B1**). Il mesure 1,04 mm dans plus grande largeur pour 0,93 mm de longueur médiale. Il n'y a pas de trace de suture sagittale. La face labiale (**Fig. 24B2**) présente quelques foramens nutritifs, mais pas d'ornementation. En face linguale (**Fig. 24B1**), la *pars palatinum* est discernable, mais sa marge est brisée. Un épais pilier interne vertical est notable sur la face linguale de la *pars dorsalis* et sépare deux dépressions, l'une remplie de sédiment à gauche et un orifice suprapalatal de forme elliptique, presque circulaire, à droite. Cet orifice suprapalatal est situé contre la ride sagittale et contre la *pars palatinum* et s'ouvre postéro-ventralement. Les bases de dents, seules parties préservées de la denture, montrent que les dents étaient pleurodontes, fines et étroitement espacées.

Discussion : Haddoumi *et al*. (2016) ont rapproché le prémaxillaire GEA 2-22 du « type gracile » proposé par Gardner (2002) dans son étude des relations phylogénétiques à l'intérieur du genre *Albanerpeton*. Cependant, la seule synapomorphie qui soutient ce clade d'*Albanerpeton* du type « gracile » selon Gardner (2002), c'est le contour triangulaire ou en forme de fente de l'orifice suprapalatal. La forme elliptique de cet orifice sur le spécimen de Guelb el Ahmar va donc à l'encontre d'un rapprochement avec ce « type gracile ». Chez les Albanerpetontidae, les os les plus diagnostiques aussi bien au niveau générique que spécifique sont les frontaux et les prémaxillaires (Fox & Naylor, 1982 ; McGowan & Evans, 1995 ; Gardner, 2000, 2002 ; McGowan, 2002 ; Gardner *et al.*, 2003 ; Venczel & Gardner, 2005 ; Sweetman & Gardner, 2013 ; Matsumoto & Evans, 2018), dont nous disposons ici. La comparaison avec les deux espèces d'*Anoualerpeton*, *A. unicus* dans le Jurassique-Crétacé de Ksar Metlili (voir ci-dessus) et *A. priscus* dans le Jurassique moyen d'Angleterre (Gardner *et al.*, 2003), présente un intérêt particulier, l'une des deux espèces ayant été découverte dans une localité proche et l'autre étant de même âge que le spécimen étudié ici. L'ornementation du frontal, la position de l'orifice suprapalatal du prémaxillaire, la plus grande largeur des frontaux, mais aussi la nature impaire du prémaxillaire (déduite de l'absence de suture sagittale), permettent de distinguer le spécimen GEA 2-22 de ces deux espèces. De plus, l'ornementation des frontaux et la position de l'orifice

suprapalatal du prémaxillaire distinguent aussi ce spécimen de tous les autres Albanerpetontidae connus. Haddoumi *et al*. (2016) ont donc fait l'hypothèse que l'Albanerpetontidae de Guelb el Ahmar puisse représenter une nouvelle espèce. Toutefois, le peu de matériel disponible ne permet ni de le nommer ni de le placer dans une analyse phylogénétique. Il est l'un des plus anciens albanerpétontidés connus, avec *Anoualerpeton priscus* en Grande-Bretagne et une espèce indéterminée de France (Gardner & Böhme, 2008), et l'une des deux seules espèces gondwaniennes du clade, avec *A. unicus*.

La présence d'une espèce d'Albanerpetontidae dans le Bathonien de GEA, site géographiquement proche de celui de KM, soulève la question d'une éventuelle appartenance à un même clade des espèces de KM et de GEA. L'occurrence d'une espèce d'Albanerpetontidae à GEA indique que cette famille était déjà présente en Afrique dès le Jurassique moyen au moins. Or, on connaît dans le Bathonien d'Angleterre l'espèce *Anoualerpeton priscus*, espèce sœur de celle du Jurassique – Crétacé de KM, *Anoualerpeton unicus*, laquelle est morphologiquement très proche des espèces d'Albanerpetontidae laurasiatiques. On peut donc imaginer que l'espèce de GEA et *A. priscus* aient évolué, par vicariance, à partir d'un ancêtre commun établi en Europe et en Afrique avant le Jurassique moyen, ou ayant migré en Afrique depuis l'Europe, et que l'espèce *A. unicus* soit un représentant plus tardif de ce clade.

?Caudata Scopoli, 1777

Famille indéterminée

?Caudata gen. et sp. indet.

Fig. 24C

Provenance : Guelb el Ahmar, locus GEA 2.

Matériel rapporté : GEA 2-29, fragment de dentaire (**Fig. 24C**).

Description : Les Caudata ne sont connus que par un seul spécimen dans le synclinal d'Anoual, signalé par Haddoumi *et al*. (2016). Il s'agit d'un petit fragment (1,88 mm de long pour 1,64 mm de haut) de la portion antérieure d'un dentaire (**Fig. 24C**), en arrière de la symphyse mais en avant de l'extrémité antérieure du canal de Meckel. La face labiale est convexe et ornementée de petites dépressions circulaires, à l'exception de la *pars dentalis*, complètement lisse (**Fig. 24C1**). Celle-ci représente environ un tiers de la hauteur totale de l'os en vue linguale. Aucune dent

complète n'est préservée, mais la base de trois d'entre elles montre qu'elles étaient pleurodontes et cylindriques (**Fig. 24C2**). Le plateau sous-dentaire est large et concave dorsalement (**Fig. 24C3**). Ventralement à ce plateau, la surface médiale du dentaire est légèrement inclinée vers la face labiale, sans trace de gouttière ou de canal (**Fig. 24C3**).

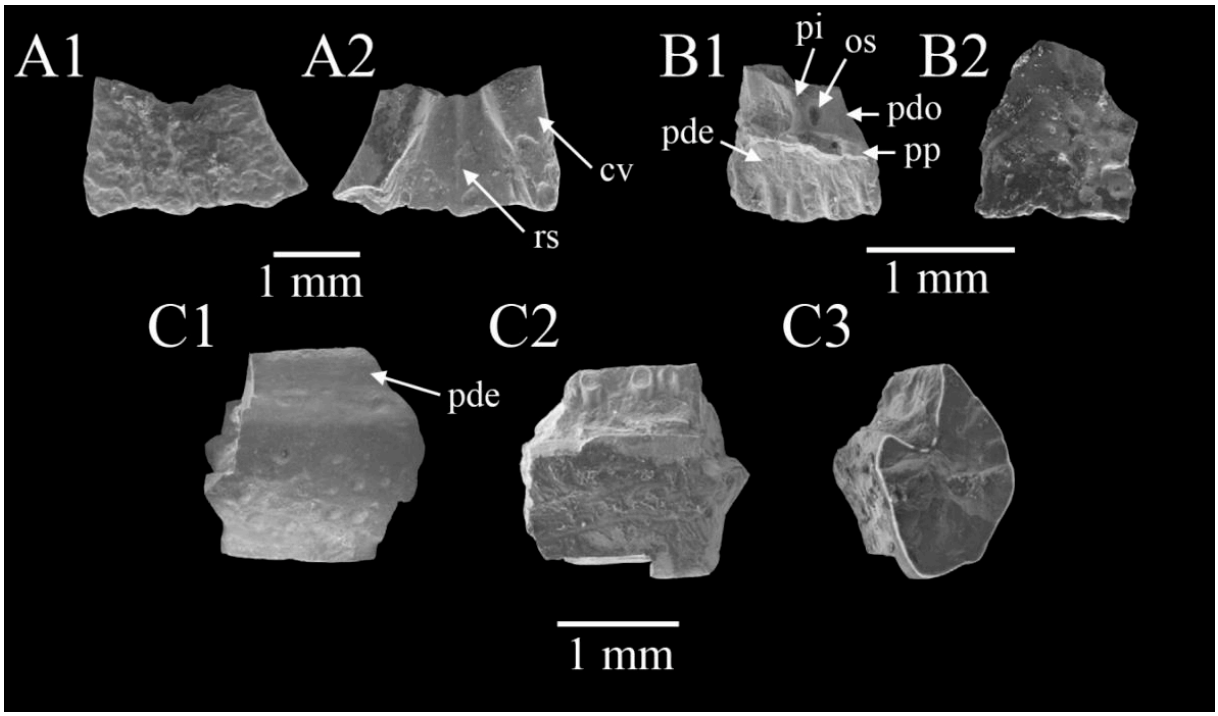


Figure 24. Albanerpetontidae et ?Caudata de Guelb el Ahmar (Oriental, Maroc), Bathonien supérieur. **A.** GEA2-21, frontal d'Albanerpetontidae gen. et sp. indet. en vues dorsale (1) et ventrale (2). **B.** GEA2-22, prémaxillaire d'Albanerpetontidae gen. et sp. indet. en vues linguale (1) et labiale (2). **C.** GEA2-29, fragment de dentaire de ?Caudata gen. et sp. indet. en vues labiale (1) et linguale (2) et contour de la section (3). Modifié d'après Haddoumi *et al.*, 2016. cv = crête ventrolatérale ; os = orifice suprapalatal ; pde = *pars dentalis* ; pdo = *pars dorsalis* ; pi = pilier interne ; pp = *pars palatinum* ; rs = ride sagittale.

Discussion : La robustesse de la section transverse, la faible hauteur de la *pars dentalis* en regard de la hauteur totale de l'os et le large plateau sous-dentaire sont des caractéristiques que l'on retrouve dans la région post-symphysaire du dentaire des salamandres basales telles qu'*Urupia*, dans le Bathonien de Sibérie occidentale (Skutschas *et al.*, 2005 ; Skutschas & Krasnolutskii, 2011), et chez les cryptobranchoïdes (?Bathonien – Présent, Vasilyan *et al.*, 2013), comme l'ont déjà souligné Haddoumi *et al.* (2016). Chez les cryptobranchoïdes, l'os est spongieux et présente des cavités, ce qui n'est pas le cas chez *Urupia* et chez le spécimen de GEA, où aucune cavité n'est présente en section transverse.

On ne connaît que très peu de fossiles de salamandres au Jurassique, et tout particulièrement dans le Gondwana où aucun fossile de Caudata n'est rapporté avant le Crétacé. Deux autres dentaires de Caudata sont connus dans le Bathonien, *Marmorerpeton* en Grande-Bretagne (Evans *et al.*, 1988) et *Kokartus* au Kirghizistan (Skutschas & Martin, 2011). Le spécimen GEA 2-29 diffère de *Marmorerpeton* par sa *pars dentalis* nettement moins haute et par l'absence de gouttière horizontale sur la face labiale du dentaire. Il diffère également de *Kokartus* par l'étendue du canal de Meckel, qui atteint la symphyse chez *Kokartus* mais pas chez GEA 2-29, et par l'ornementation en rides parallèles sur la face labiale de *Kokartus*.

Ces similitudes avec *Urupia* et les cryptobranchoïdes suggèrent une attribution du spécimen aux Caudata. Toutefois, la nature fragmentaire du spécimen nécessite de considérer cette attribution comme provisoire. S'il s'agit réellement d'une salamandre, alors GEA 2-29 est l'un des plus anciens représentants du groupe, ainsi que la plus ancienne salamandre d'Afrique et l'unique salamandre gondwanienne connue au Jurassique.

Anura Fischer von Waldheim, 1813

Famille Alytidae Fitzinger, 1843 (= Discoglossidae Günther, 1859)

Genre aff. *Enneabatrachus* Evans & Milner, 1993

aff. *Enneabatrachus* sp. Evans & Milner, 1993

Fig. 25

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH.

Matériel rapporté : 13 ilions (MCM 59, 60, 676 et spécimens non répertoriés ; **Fig. 25A, B**) ; 2 prémaxillaires (MCM 62, 63) ; 3 maxillaires (MCM 64, 65, 66) ; 2 atlas (MCM 79, 80) ; 5 vertèbres sacrées (MCM 83, 84, 677–679 ; **Fig. 25C**) ; 8 vertèbres présacrées (MCM 78, 87, 206, 207, 680 ; **Fig. 25D**) ; 2 scapulas (MCM 93, 94).

Description : Jones *et al.* (2003) ont décrit, dans l'ancien matériel de Ksar Metlili, des ilions d'anoures très semblables à ceux des Alytidae (= Discoglossidae) tels que caractérisés par Estes & Sanchíz (1982) et Sanchíz (1998), par la présence d'un large tubercule dorsal ovoïde et d'un processus ascendant développé. Ils les ont rapprochés de genres connus au Jurassique et au Crétacé (*Enneabatrachus*, *Eodiscoglossus*, *Paradiscoglossus, Wealdenbatrachus Scotiophryne* et une forme japonaise non nommée). Selon Jones *et al*. (2003), les spécimens de Ksar Metlili

seraient très proches de ce qui est connu chez *Enneabatrachus hechti*, dans le Jurassique supérieur de la Formation Morrison (Evans & Milner, 1993), par la forme générale en lame, la position et la taille du tubercule supérieur, l'absence de fosse supra-acétabulaire, la forme arrondie de l'acétabulum et l'extension du bord ventral de l'acétabulum. Certaines différences, à savoir l'absence de tubérosité interiliaque chez *E. hechti*, le plus grand degré d'extension de la bordure ventrale de son acétabulum et une plus grande extension dorsale du tubercule supérieur, formant une proéminence dorsale distincte qui ne se retrouve pas sur les spécimens d'Anoual, empêchent toutefois de certifier l'attribution de ces derniers à cette espèce en particulier, d'où une identification en nomenclature ouverte comme aff. *Enneabatrachus* sp. Certains spécimens issus des récoltes des années 1980 encore inédits et pouvant être rattachés à ce taxon sont décrits ci-après.

Ilions – En sus des spécimens déjà décrits par Jones *et al*. (2003) (MCM 59, MCM 60 ; **Fig. 25A**), le matériel inédit des années 1980 comprend un ilion droit incomplet (MCM 676 ; 3,6 mm de long ; **Fig. 25B**) dont manquent l'extrémité antérieure et une partie du processus ascendant. La présence d'un tubercule dorsal bien développé (**Fig. 25B**), dont la base est bien distincte de la crête dorsale, permet de faire le rapprochement avec les Alytidae. La crête dorsale (cd, **Fig. 25B1**) est peu marquée et il n'y a pas de fosse supra-acétabulaire. L'acétabulum est peu profond, le processus descendant semble avoir été développé (**Fig. 25B2**). Tout au long de sa longueur, la lame iliaque est toujours au moins aussi large que la moitié de la largeur basale, entre les parties restantes des processus ascendants et descendants. Elle est de section ovoïde. Ces caractères, tout comme la forme en lame de l'os, la forme arrondie de l'acétabulum, la grande extension de la bordure ventrale de l'acétabulum et le tubercule supérieur proéminent, rappellent fortement les spécimens décrits par Jones *et al*. (2003) discutés ci-dessus. Le processus ascendant n'atteint pas l'extension décrite par ces auteurs mais il reste bien développé. Le tubercule interiliaque n'est pas clairement visible, il est probablement manquant ou très peu développé, ce qui pourrait encore plus rapprocher ce spécimen inédit d'*Enneabatrachus hechti*. Le tubercule dorsal est également plus marqué encore que chez les spécimens décrits précédemment, il s'étend au-delà de la marge dorsale de l'os et forme une proéminence dorsale distincte, ce qui rapproche également ce spécimen d'*E. hechti*. Toutefois, la nature fragmentaire de cet ilion et l'absence d'autres spécimens incitent à conserver l'identification en nomenclature ouverte, aff. *Enneabatrachus* sp.

Vertèbres sacrées – Un fragment d'arc neural (MCM 679), court, large et robuste (2 mm de long pour 4 mm de largeur préservée ; **Fig. 25C**) est prudemment identifié comme appartenant à une vertèbre sacrée, du fait de sa lamine dorsale épaisse mais peu développée en hauteur et du

processus transverse cylindrique robuste et orienté postérieurement qu'il porte. La nature fragmentaire de ce spécimen ne permet pas de s'appuyer sur des caractères tels que la forme et le nombre des condyles antérieurs et postérieurs ou la taille des prézygapophyses, mais la forme générale rappelle la vertèbre sacrée du « Type 1 », c'est-à-dire aff. *Enneabatrachus* sp., figurée par Jones *et al*. (2003, fig. 6A-D), c'est pourquoi nous proposons cette attribution pour ce spécimen, qui doit toutefois être considérée avec prudence. Le spécimen KM-A2-29 (non figuré), bien que plus petit, présente la même morphologie, avec le même type de processus transverse et la même lamine dorsale épaisse, mais peu développée. Là encore, le spécimen est trop fragmentaire pour observer les condyles ou les zygapophyses, mais la forme générale, identique à celle du spécimen précédent, suggèrent une identification prudente au taxon aff. *Enneabatrachus* sp. Deux autres fragments d'arc neuraux issus des anciennes collections, portant chacun une large prézygapophyse et la partie proximale d'un processus transverse cylindrique et orienté postérieurement, sont également rapportés à ce taxon.

Vertèbres présacrées – Trois centra amphicœles, plus larges que longs (environ 1,5 mm de long pour 1,8 mm de large) avec des lamines neurales courtes et plates (**Fig. 25D**) montrent une grande ressemblance avec les spécimens figurés par Jones *et al*. (2003, fig. 7A-F) et identifiées comme aff. *Enneabatrachus* sp.

Discussion : Les vertèbres sacrées et présacrées discutées ici sont déterminées aff. *Enneabatrachus* sp. par similitude avec les spécimens figurés par Jones *et al*. (2003). Cependant, l'identification de ces auteurs était déjà provisoire et spéculative pour ces éléments, et la nature fragmentaire des éléments présentés ci-dessus ne permettent pas de repérer les caractères nécessaires à l'identification taxonomique ; seule la morphologie générale suggère cette possible attribution.

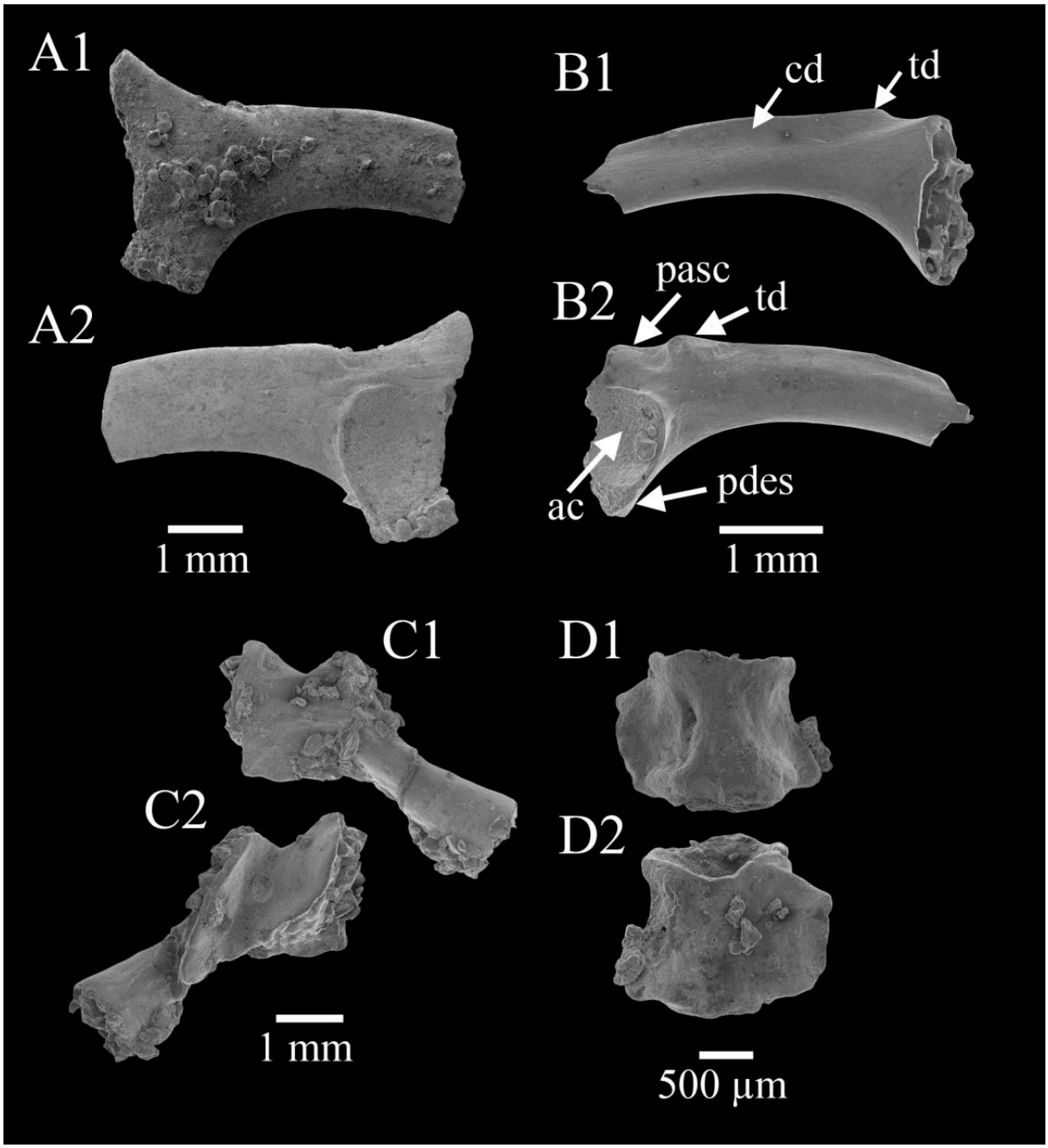


Figure 25. aff. *Enneabatrachus* sp., Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. **A.** MCM60, ilion gauche, en vues médiale (1) et latérale (2). **B.** MCM 676, ilion droit, en vues médiale (1) et latérale (2). **C.** MCM 679, vertèbre sacrée, en vues dorsale (1) et ventrale (2). **D.** MCM 680, vertèbre présacrée, en vues ventrale (1) et dorsale (2). ac = acétabulum ; cd = crête dorsale ; pasc = processus ascendant ; pdes = processus descendant ; td = tuberculedorsal.

cf. Alytidae gen. et sp. indet.

Fig. 26

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-B'.

Matériel rapporté : KM-B'-18, 15 vertèbres présacrées (**Fig. 26A**) ; KM-D1-25 [5], 3 vertèbres présacrées (**Fig. 26B**).

Description : 18 vertèbres incomplètes sont rapprochées des Alytidae. Malgré leur mauvaise préservation, cette attribution se base sur leur nature opisthocœle, sur leur morphologie basse, plus large que longue, et surtout sur la présence de processus transverses robustes, orientés vers l'arrière, relativement courts et s'élargissant distalement (**Fig. 26**), ce qui rappelle les Alytidae. Toutefois, cette identification doit être considérée avec prudence, c'est pourquoi nous préférons ici une nomenclature ouverte.

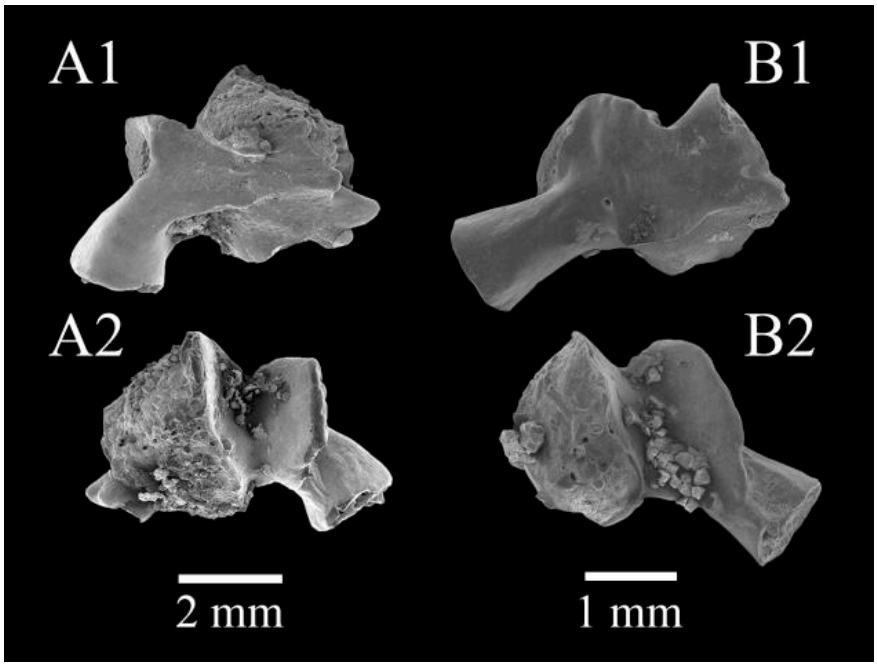


Figure 26. cf. Alytidae de Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. Vertèbres présacrées. **A.** KM-B'-18. **B.** KM-D1-25 [5]. Vues dorsale (1) et ventrale (2).

Mesobatrachia Laurent, 1979

Famille indéterminée

Genre *Aygroua* Jones *et al*., 2003

Aygroua anoualensis Jones *et al*., 2003

Fig. 27

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH.

Holotype : MCM 183, extrémité proximale d'ilion droit (**Fig. 27A**).

Matériel rapporté : 1 vertèbre sacrée (MCM 85 ; **Fig. 27B**) ; 5 vertèbres présacrées (MCM 77, 86, MCM 208-210) ; 2 atlas (MCM 81, 82) ; 2 scapulas (MCM 95, 96) ; 10 ilions (MCM 57, 681, 8 non numérotés ; KM-B'-15 ; **Fig. 27C, D**) ; 1 prémaxillaire (MCM 61) ; 3 maxillaires (MCM 67-69).

Diagnose émendée : Anoure de petite taille dont l'ilion présente les caractéristiques suivantes : une lame iliaque avec une crête dorsale très développée ; une proéminence dorsale développée, mais qui ne se distingue pas de la crête dorsale par un petit bourrelet osseux à sa base et ne formant donc pas un tubercule ; acétabulum asymétrique, avec une bordure ventrale évasée, visible en vue médiale et masquant latéralement le processus descendant ; une tubérosité interiliaque renforcé par un contrefort médial ; *Addendum M. Lasseron* – lame iliaque séparée de la région acétabulaire par une constriction nette et marquée.

Description : La plupart de ces spécimens, à l'exception des spécimens MCM 681 et KM-B'-15, ont déjà été décrits et discutés pas Jones *et al*. (2003). L'holotype MCM 183 (**Fig. 27A**) ainsi qu'une vertèbre sacrée (MCM 85 ; **Fig. 27B**) sont refigurés, mais nous ne décrivons donc ici que les deux spécimens encore inédits. Le premier spécimen inédit, MCM 681, est un ilion droit incomplet (**Fig. 27C**), issu des anciennes récoltes, de petite taille (4, 7 mm de longueur préservée) et dont manquent l'extrémité antérieure et le processus descendant. À l'extrémité postérieure, la face médiale est manquante au niveau où se trouve l'acétabulum sur l'autre face. La crête dorsale de la lame iliaque est très prononcée (**Fig. 27C1**). Une proéminence dorsale relativement prononcée est présente sur la crête dorsale, mais ne forme pas de réelle tubérosité à la base bien distincte de la crête dorsale, contrairement au spécimen d'aff. *Enneabatrachus* sp. décrit plus

haut. La partie antérieure d'un contrefort relativement marqué est visible en vue médiale ; incomplet, il aurait pu porter sur sa partie postéroventrale la tubérosité interiliaque. L'acétabulum, bien qu'incomplet, semble avoir été asymétrique, avec une partie dorsale relativement aplatie ; l'orientation de ce qu'il reste de sa bordure ventrale laisse supposer qu'elle aurait pu s'évaser et masquer le processus descendant (**Fig. 27C2**). Le processus ascendant est proéminent, mais peu étendu. Ces caractères rappellent *Aygroua anoualensis*, tel qu'il a été décrit par Jones *et al*. (2003), et nous rattachons donc cet ilion à cette espèce.

Le second spécimen inédit est un ilion gauche incomplet (KM-B'-15 ; **Fig. 27D**), plus gros (7 mm de long) dont manquent la partie antérieure de la lame iliaque, le processus ascendant et une partie du processus descendant. Comme précédemment, la crête dorsale est très prononcée (**Fig. 27D1**). La proéminence dorsale est cassée, mais sa base laisse supposer qu'il s'agissait d'une structure bien prononcée ; cette base ne se distingue pas du reste de la crête dorsale par une tubérosité, ce qui laisse penser qu'il n'y avait pas de véritable tubercule non plus sur ce spécimen. L'acétabulum est arrondi et large (**Fig. 27D2**). Comme chez *Aygroua anoualensis*, la lame iliaque est séparée de la région de l'acétabulum par une constriction marquée. Le processus ascendant semble avoir été peu développé. La partie postérieure de la face médiale est masquée par la matrice, ce qui ne permet pas de confirmer la présence d'un contrefort portant un processus interiliaque bien développé, mais la combinaison des caractères précédemment cités justifie une identification à l'espèce *Aygroua anoualensis*.

Discussion : Il est difficile de placer *Aygroua* dans un clade d'anoures particulier. En effet, son ilion diffère de celui de la plupart des Alytidae par plusieurs caractéristiques (forme de la lame iliaque, présence d'une proéminence dorsale mais pas d'un véritable tubercule ovoïde, processus ascendant peu développé ; Jones *et al.*, 2003) et ressemble à ce qu'on peut observer chez certains pipimorphes (Palaeobatrachidae et Pipidae). Il diffère également de ce qui est connu chez les pélobatoïdes. Les maxillaires et prémaxillaires décrits par Jones *et al*. (2003) pourraient être rapportés aux pipimorphes ou aux Megoprhyinae. Les vertèbres attribuées à des juvéniles d'*Aygroua* ont une morphologie proche de celle des Mesobatrachia, celles considérées comme appartenant à des adultes ressemblent à celles des pelobatoïdes, des pipimorphes palaeobatrachidés et des Neobatrachia. Jones *et al*. (2003) en concluent qu'*Aygroua anoualensis* appartiendrait aux Mesobatrachia, proche des pélobatoïdes, des pipimorphes ou des palaeobatrachidés ayant divergé le plus anciennement.

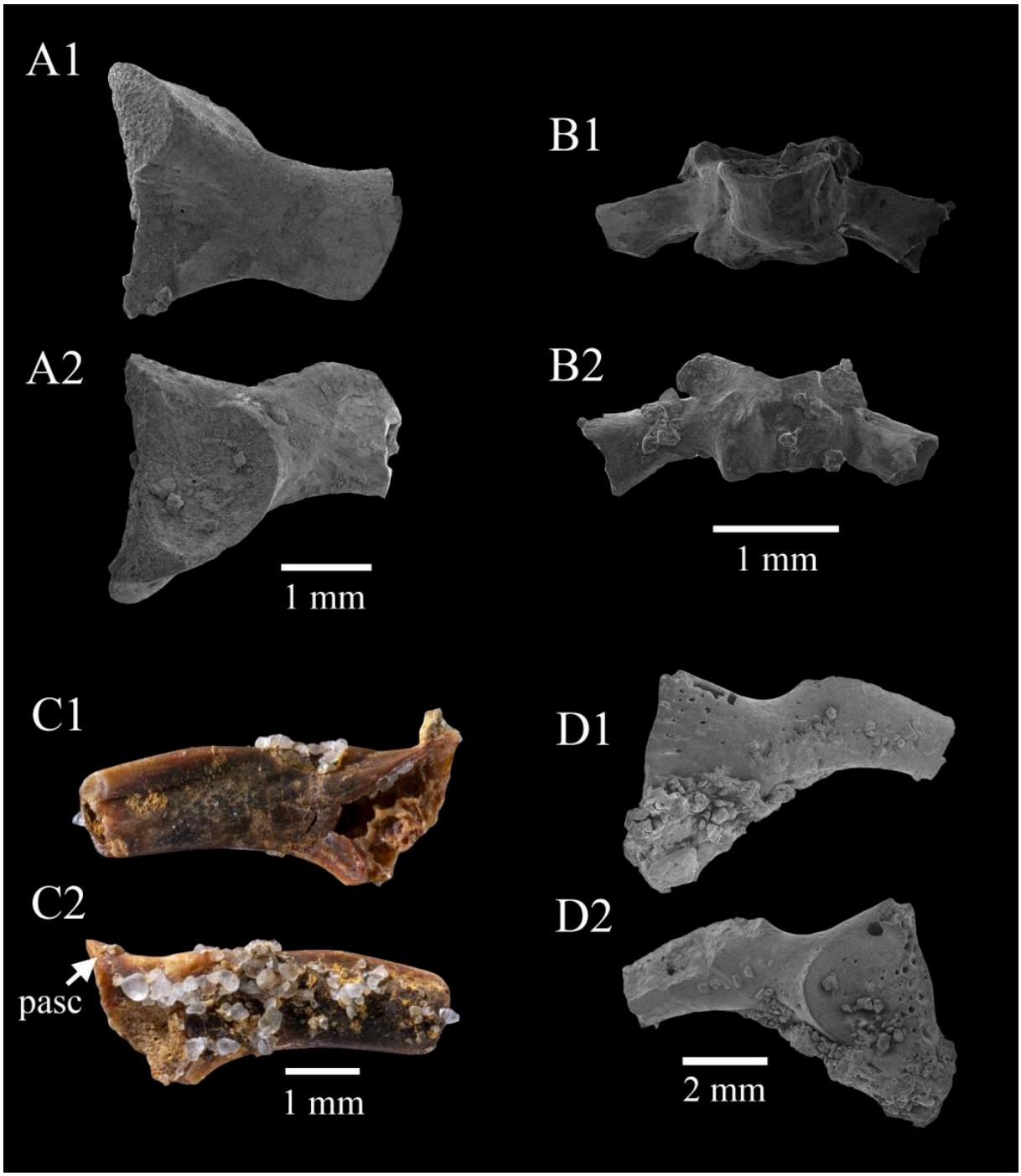


Figure 27. *Aygroua anoualensis* Jones *et al.*, 2003, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. **A.** MCM 183 (holotype), ilion droit, en vues médiale (1) et latérale (2). **B.** MCM 85, vertèbre sacrée, en vues ventrale (1) et dorsale (2) **C.** MCM 681, ilion droit, en vues médiale (1) et latérale (2). **D.** KM-B'-15, ilion gauche, en vues médiale (1) et latérale (2). pasc = processus ascendant.

Famille indéterminée

Anura gen. et sp. indet.

Fig. 28

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH, KM-A1, KM-A2, KM-B', KM-D1.

Matériel rapporté : 2 ilions (KM-A1-57 [2] ; **Fig. 28A, B**) ; 43 vertèbres (KM-A1-15, KM-A1-51 [6], KM-B'-17, KM-B'-27, KM-B'-85, KM-D1-25 [5] ; **Fig. 28C, D**) ; 7 urostyles (MCM 88-92, KM-B'-86 [2], KM-D1-25 [6] ; **Fig. 28E, F**) ; 4 radio-ulnas (MCM 98, KM-A1-51 [1], KM-A2-2 ; **Fig. 28G, H**) ; 3 tibio-fibulas (MCM 73, MCM 100, KM-B'-86 [1] ; **Fig. 28I**) ; 2 zeugopodes non identifiés (KM-A1-51 [4], KM-D1-25 [3]) ; 2 fémurs (MCM 99, KM-A2-4 ; **Fig. 28J**) ; 2 scapulas (KM-B'-16, KM-D1-25 [1] ; **Fig. 28K**) ; 3 coracoïdes (KM-A2-3, KM-A2-5, KM-D1-25 [2]) ; 2 phalanges (KM-A1-51 [3]) ; 1 humérus (MCM 97) ; 4 angulosplénials (MCM 70-72, MCM 74).

Description : Parmi les fossiles d'anoures de Ksar Metlili, plusieurs éléments sont trop incomplets (ilions, vertèbres) ou ne sont pas assez diagnostiques (car morphologiquement homogènes chez beaucoup d'espèces ; urostyles, os longs, scapulas, coracoïdes) pour être rattachés à un taxon en particulier. Plusieurs de ces fossiles ont déjà été figurés et décrits par Jones *et al*. (2003) ; ils ne sont pas rediscutés ici et nous nous attachons à décrire le matériel encore inédit.

Ilions – Deux extrémités postérieures d'ilions sont rassemblées sous le numéro KM-A1-51 (2/7). L'un (**Fig. 28A**) est un ilion droit et ne consiste qu'en la partie postérieure de la lame iliaque, juste avant l'acétabulum (1,85 mm de longueur préservée). Il présente une proéminence dorsale qui ne semble pas former de véritable tubercule supérieur ovoïde, ce qui le distingue des Alytidae et rappelle les pipimorphes. Toutefois, la nature fragmentaire de ce spécimen ne permet pas d'observer d'autres caractères qui pourraient confirmer une quelconque attribution. Le second (**Fig. 28B**), plus gros (3,6 mm de long), est un ilion gauche et présente lui aussi une proéminence dorsale, mais pas de véritable tubercule. La crête dorsale est développée, et la lame iliaque est séparée de la zone acétabulaire par une constriction, comme chez *Aygroua anoualensis*. La face externe et donc l'acétabulum ne sont pas observables, car recouverts de matrice, il est donc impossible de connaître la forme et l'extension de la bordure ventrale de l'acétabulum qui aurait

pu appuyer cette identification, c'est pourquoi, par manque de caractères observables, nous attribuons cet ilion à un anoure indéterminé.

Vertèbres – De nombreux fragments de vertèbres, non identifiables, sont présents dans le matériel de Ksar Metlili. Une vertèbre plus complète (KM-B'-17 ; **Fig. 28C**), dont il manque seulement une partie du centrum et des processus transverses (**Fig. 28C1**), présente une morphologie trapue, plus large que longue (4,12 x 0,95 mm), avec une lamine dorsale basse, mais marquée (**Fig. 28C2**), plus haute postérieurement qu'antérieurement. Les processus transverses sont droits et plats, le canal neural est haut et large (**Fig. 28C3**). Sans plus de caractères, nous considérons ce spécimen comme Anura indet. Sept autres vertèbres, de très petite taille (2,15 à 3 mm de large), possiblement opisthocœles, pourraient appartenir à un anoure juvénile ou à une espèce néoténique. En effet, aucune de ces vertèbres n'est entièrement formée, le canal neural est large et l'arc neural n'est pas encore formé, ce qui rappelle les observations faites sur les amphibiens néoténiques actuels (J.-C. Rage, comm. pers., Mars 2017 ; **Fig. 28D**).

Urostyles – Un urostyle incomplet (KM-B'-86 [2], 5 mm de long ; **Fig. 28E**) ainsi que l'extrémité antérieure d'un possible autre urostyle (KM-D1-25 [6], 2,9 mm de long ; **Fig. 28F**) sont identifiés dans le matériel de KM. Le spécimen KM-B'-86 est long et droit, sans trace d'une crête dorsale (*crista dorsalis* ou *carina dorsalis*) ni de crêtes latérales (*lamina horizontalis*) distinctes. L'extrémité antérieure est légèrement plus large que le reste de l'os et présente en face dorsale deux petits tubercules latéraux, correspondants à des processus transverses vestigiaux extrêmement réduits, ainsi qu'un petit foramen au centre (**Fig. 28E1**). Ces processus transverses sont plus développés chez le spécimen KM-D1-25 [6] (**Fig. 28F1**), qui présente en face ventrale un autre petit tubercule au milieu d'un sillon peu profond et restreint à cette zone antérieure (**Fig. 28F2**). Sur les deux spécimens, la partie la plus antérieure n'est pas suffisamment préservée pour avoir des informations fiables sur la forme de la fosse condyloïde. Par l'absence de crêtes dorsale et latérales, ces urostyles diffèrent de trois morphotypes déjà décrits par Jones *et al*. (2003) dans les anciennes collections du site. L'absence de crête dorsale rappelle les « Archaeobatrachia » (Prasad & Rage, 2004), et la taille réduite des processus transverses ressemble à ce que l'on peut trouver chez les Gobiatidae ou les Alytidae (Roček & Nessov, 1993), ces derniers étant connus par ailleurs à Ksar Metlili (voir ci-dessus). Ces spécimens ne portent cependant pas de caractères diagnostiques permettant de les attribuer avec précision et sont donc identifiés comme Anura indet.

Os longs – Un certain nombre d'os longs, plus ou moins fragmentaires, peuvent être attribués à des anoures parmi les spécimens de Ksar Metlili. On trouve ainsi des zeugopodes fusionnés, radio-ulnas et tibio-fibulas, os qui sont caractéristiques des anoures. Ce sont des os

plutôt communs dans le registre fossile, mais ils sont morphologiquement uniformes chez les différentes espèces d'anoure et ne peuvent donc fournir que peu voire pas d'informations taxonomiques (Roček *et al.*, 2010). Deux spécimens de Ksar Metlili peuvent être identifiés sans ambiguïté comme radio-ulnas : le spécimen KM-A1-51 (**Fig. 28G**) correspond à l'extrémité proximale d'une radio-ulna gauche (1,8 mm de long) et KM-A2-2 (**Fig. 28H**) à une radio-ulna gauche également (3,44 mm de long). Le processus olécrânien de l'ulna et la cavité glénoïde recevant la tête de l'humérus sont bien visibles chez KM-A1-51 (**Fig. 28G**). Le spécimen KM-A2-2 est presque complet, à l'exception du processus olécrânien et de l'extrémité distale, manquants. La fusion du radius et de l'ulna est très prononcée au niveau de la diaphyse. Le sillon, ou sulcus, qui les sépare est très marqué dans la partie distale mais peu visible dans la partie proximale (**Fig. 28H**). Sur la face latérale, un petit foramen nutritif est visible sur ce sillon juste sous l'extrémité proximale, un autre se situe juste au-dessus de la diaphyse. Quelques tibio-fibulas sont également connues à Ksar Metlili. Le spécimen KM-B'-86 [1] (**Fig. 28I**) correspond ainsi à l'extrémité proximale d'une tibio-fibula droite (3,86 mm de long) dont la crête tibiale (soulignée ici pour être plus visible ; **Fig. 28I**) est préservée et permet de l'identifier comme telle.

Parmi les os longs identifiables anatomiquement, on trouve également un fémur (KM-A2-4 ; **Fig. 28J**) presque complet (5,3 mm de long), dont manque l'extrémité distale. Sa courbure sigmoïde est typique d'un fémur d'anoure (Jenkins & Shubin, 1998). La *crista femoris* n'est que peu marquée, seul un très léger sillon sur la face ventrale, plus visible en lumière rasante, permet de la distinguer (**Fig. 28J2**).

Quelques phalanges peu ossifiées sont identifiées comme appartenant à des anoures, sans certitude.

Scapulas – Deux scapulas d'anoure, d'environ 3,5 mm de long, sont connues dans le matériel du synclinal d'Anoual, les spécimens KM-B'-16 (non figuré) et KM-D1-25 [1] (**Fig. 28K**). Ces os plats sont reconnaissables à leur processus acromial, dont seule la base est préservée chez chacun de ces spécimens. Le plancher de la cavité glénoïde est conservé (**Fig. 28K1**). Les marges antérieure et postérieure se resserrent au niveau du centre de l'os, lui donnant une forme en sablier caractéristique. Ces os ne sont que rarement étudiés et intégrés dans les diagnoses et descriptions, ce qui rend difficile leur attribution taxonomique.

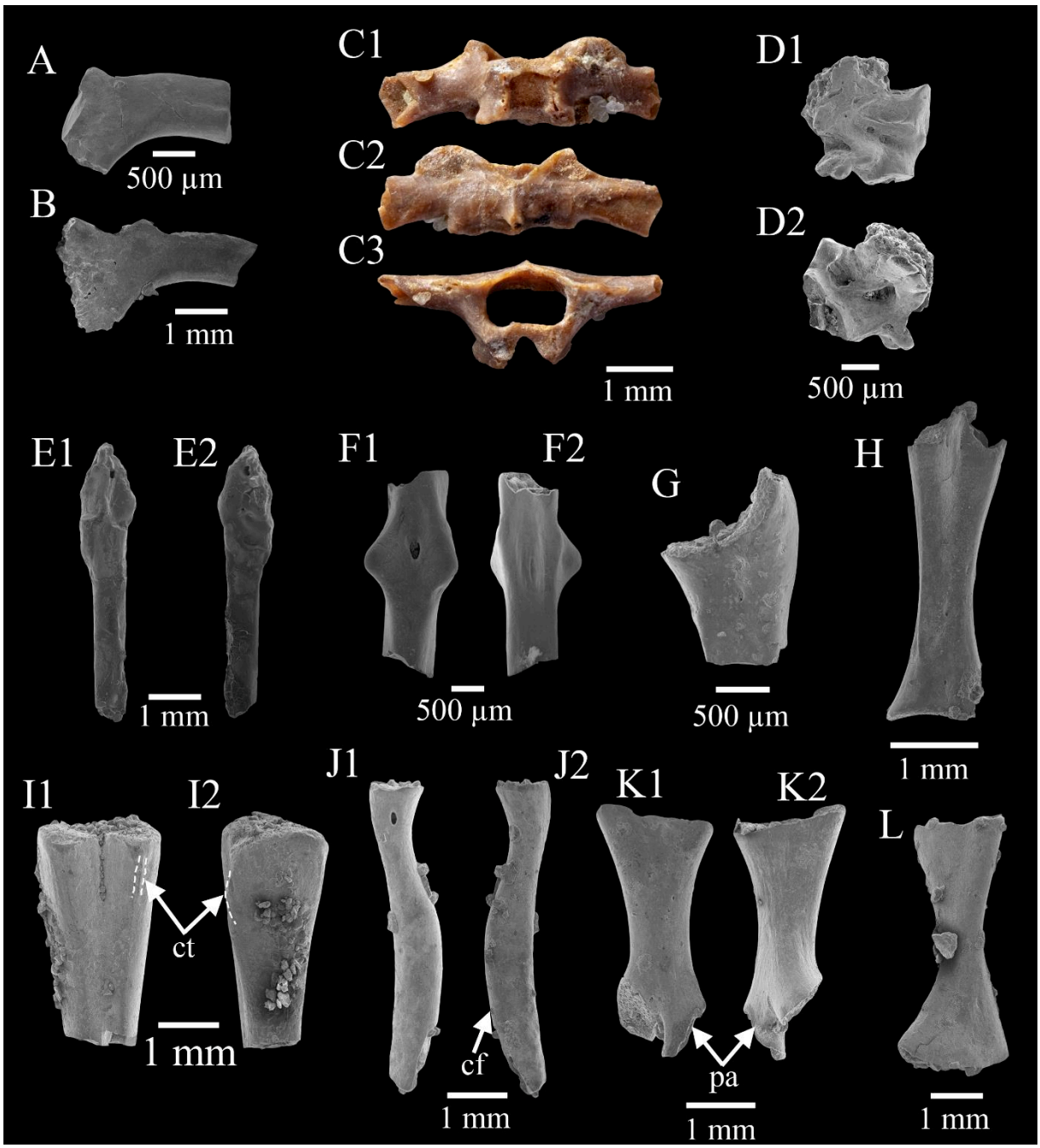


Figure 28. Anoures de Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. Anura gen. et sp. indet. **A.** KM-A1-57 [1], fragment d'ilion droit en vue latérale. **B.** KM-A1-57 [2], fragment d'ilion gauche en vue médiale. **C.** KM-B'-17, vertèbre présacrée en vues ventrale (1), dorsale (2) et antérieure (3). **D.** KM-B'-27, vertèbre présacrée appartenant à un individu juvénile ou néoténique, en vues dorsale (1) et ventrale (2). **E, F.** Urostyles (E : KM-B'-86 [2] ; F : KM-D1-25 [6]), en vues dorsale (1) et ventrale (2). **G.** KM-A1-51, extrémité proximale de radio-ulna gauche. **H.** KM-A2-2, radio-ulna gauche. **I.** KM-B'-86 [1], extrémité proximale de tibio-fibula droite. **J.** KM-A2-4, fémur, en vues dorsale (1) et ventrale (2). **K.** KM-D1-25 [1], scapula, en vues dorsale (1) et ventrale (2). **L.** KM-D1-25 [2], coracoïde, en vue dorsale. cf = *crista femoris* ; ct = crête tibiale ; pa = processus acromial.

Coracoïdes – Des coracoïdes sont connus dans le matériel d'anoures de Ksar Metlili (**Fig. 28L**). Longs d'environ 5 mm, ces os possèdent une extrémité proximale épaissie, en contact avec la scapula, formant ainsi la cavité glénoïde. L'extrémité distale est aplatie et légèrement plus large que l'extrémité proximale. Enfin, ces os présentent une torsion au niveau de la diaphyse qui place les deux extrémités presque orthogonalement l'une par rapport à l'autre. Comme les scapulas, l'identification taxonomique des coracoïdes d'anoures est rendue difficile par la rareté de leurs descriptions.

Note : Parmi les fossiles cités plus haut dans la liste de matériel d'Anura gen. et sp. indet., un certain nombre ont été décrits dans Jones *et al*. (2003) mais leur attribution varie entre le texte et les figures. Ils semblent parfois attribués dans le texte à aff. *Enneabatrachus* sp. ou à *Aygroua anoualensis* avant d'être identifiés comme anoure indéterminé de « Type 1 » ou « Type 2 » dans les figures. Leur identification devient ainsi incompréhensible et une révision complète de ce matériel sera nécessaire pour les réattribuer. Dans l'attente, ils sont pour le moment identifiés ici comme Anura gen. et sp. indet. Il s'agit de prémaxillaires, de maxillaires, d'atlas, de vertèbres sacrées et présacrées et de scapulas. Ces spécimens sont les suivants : MCM 61, 62, 64-69, 76-87, 93-96, 206 et 207 (voir Jones *et al.*, 2003).

Gymnophiona Rafinesque, 1814

Famille indéterminée

Genre Rubricacaecilia Evans & Sigogneau-Russell, 2001

Rubricacaecilia monbaroni Evans & Sigogneau-Russell, 2001

Fig. 29

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH.

Holotype : MCM 171, pseudodentaire droit (**Fig. 29A**).

Matériel rapporté : 4 pseudodentaires gauches (MCM 172, 173, 682, 683 ; **Fig. 29B**) ; 1 pseudangulaire droit (MCM 56) ; 1 palatin (MCM 174) ; 1 atlas (MCM 175) ; 8 vertèbres postatlantales (MCM 1, 2, 176-181).

Diagnose (d'après Evans & Sigogneau-Russell, 2001) : Caecilien de petite taille (*ca.* 200 mm), caractérisé par la combinaison des caractères suivants : un pseudodentaire portant de nombreuses (*ca.* 28) dents pédicellées et très resserrées les unes des autres ; un canal de Meckel fermé sur une grande longueur (jusqu'à la 24e position dentaire) ; une subdivision de la partie postérieure du canal de Meckel par un rayon horizontal ; seulement deux dents dans la rangée dentaire du splénial ; des dents palatines en forme de lame ; un petit processus interne du pseudangulaire ; des vertèbres dont les basapophyses antérieures sont proéminentes mais ne possèdent pas de processus antéroventraux.

Description : Aucun nouveau spécimen appartenant à cette espèce n'a été découvert dans le nouveau matériel du synclinal d'Anoual. La plupart du matériel ayant déjà été décrite par Evans & Sigogneau-Russell (2001), nous refigurons ici le pseudodentaire holotype MCM 171 (**Fig. 29A**), mais nous nous attachons à décrire les deux seuls spécimens inédits issus des anciennes récoltes, deux fragments de mâchoires inférieures. Il s'agit dans les deux cas de la partie postérieure du dentaire, au niveau de l'ouverture du canal de Meckel et de l'insertion de l'angulaire. L'os entier devait mesurer environ 7 mm de long. Les couronnes dentaires ne sont pas préservées chez le spécimen MCM 682 (**Fig. 29B**), qui néanmoins présente encore cinq pédicelles (**Fig. 29B1**). Ceux-ci sont manquants sur le spécimen MCM 683 (non figuré), mais sa morphologie générale le rapproche du précédent. Du fait de la faible ossification et de la présence de dents pédicellées, ces fragments de mâchoires peuvent être attribués sans doute possible à des amphibiens. Il s'agit clairement de fragments de la mâchoire inférieure, et la présence de dents exclut qu'il puisse s'agir d'anoures, dont les mandibules sont édentées. Les pédicelles indiquent ici des dents très fines et très fortement rapprochées, ce qui rappelle les pseudodentaires de gymnophiones. L'élargissement vertical de l'os dans sa partie postérieure indique qu'il s'agit, pour les deux spécimens, de la partie la plus postérieure du pseudodentaire. On observe ainsi que l'ouverture du canal de Meckel se fait sous les dernières dents de la rangée (**Fig. 29B1**), ce qui suppose un canal de Meckel fermé sur une grande partie de sa longueur. Ce caractère est décrit comme diagnostique chez le gymnophione précédemment signalé à Anoual, *Rubricacaecilia monbaroni* (Evans & Sigogneau-Russell, 2001).

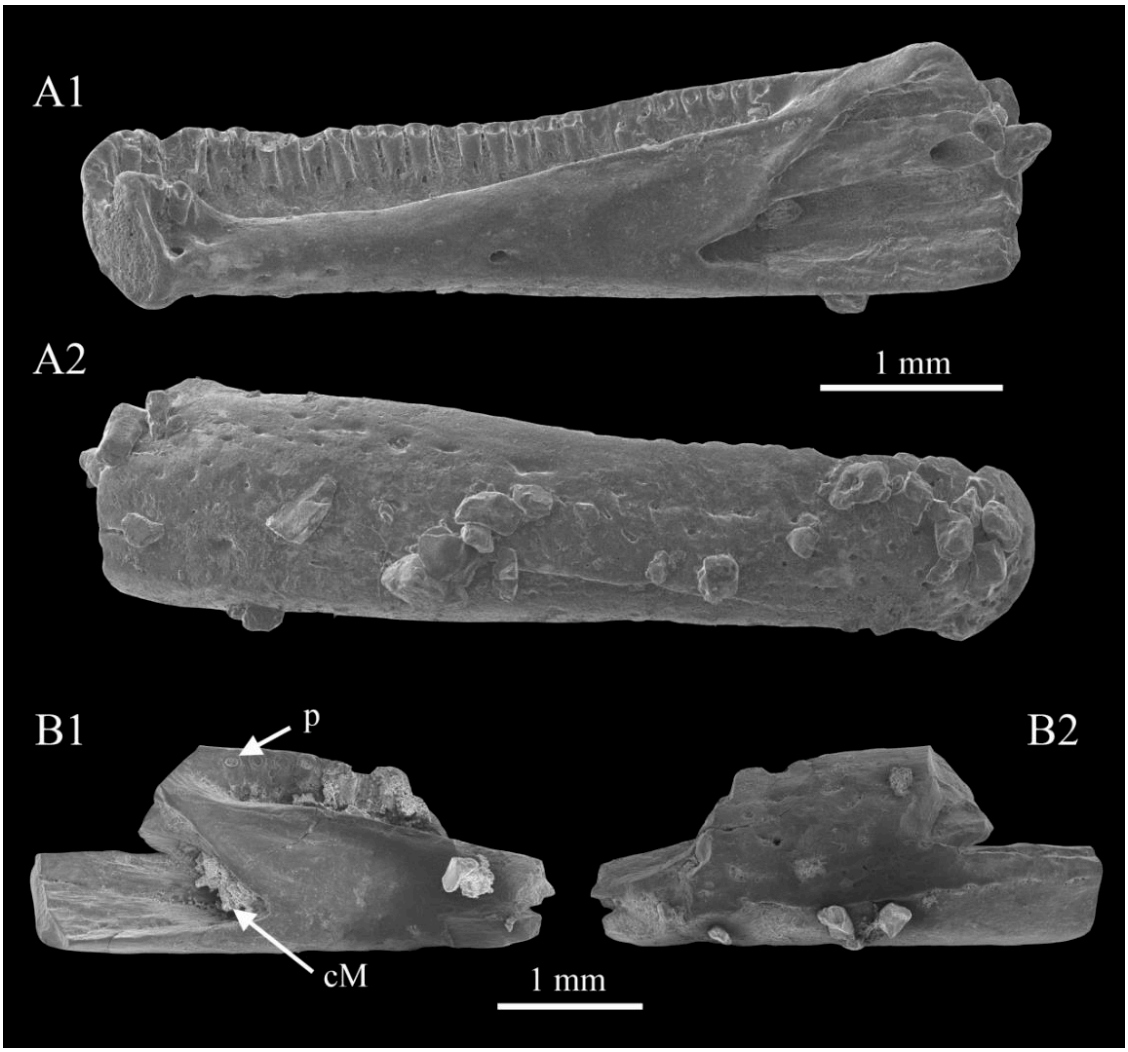


Figure 29. *Rubricacaecilia monbaroni* Evans & Sigogneau-Russell, 2001, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. **A.** MCM 171 (holotype), pseudodentaire droit. **B.** MCM 682, pseudodentaire gauche. Vues linguale (1) et labiale (2).

Discussion : La préservation de ces spécimens n'est pas suffisante pour observer les autres caractères diagnostiques des pseudodentaires de cette espèce (*ca.* 28 dents dans la rangée labiale, deux dents spléniales, subdivision de la partie postérieure du canal de Meckel par une ride horizontale ; Evans & Sigogneau-Russell, 2001), mais leur petite taille et l'ouverture très postérieure du canal de Meckel sont cohérentes avec cette identification, et il n'y a pas de raison de soupçonner la présence d'une deuxième espèce de caecilien à Anoual. Nous attribuons donc ces deux spécimens à *Rubricacaecilia monbaroni*. Le registre fossile des gymnophiones est très parcellaire, avec seulement quatre taxons décrits et quelques vertèbres isolées (Pardo *et al.*, 2017 ; Santos *et al.*, 2020). À l'exception de *R. monbaroni*, le registre fossile mésozoïque des caeciliens se réduit ainsi à trois occurrences (Sigogneau-Russell *et al.*, 1998 ; Pardo *et al.*, 2017 ; Santos *et al.*, 2020) : *Eocaecilia*, du Jurassique inférieur d'Arizona (Jenkins & Walsh, 1993 ; Santos *et al.*,

2020), et quelques rares vertèbres dans une localité à microrestes du Campanien du Soudan (Formation Wadi Milk ; Werner, 1994a, 1994b ; Evans *et al.*, 1996 ; Santos *et al.*, 2020) et dans le Maastrichtien de Bolivie (Gayet *et al.*, 2001 ; Santos *et al.*, 2020). Il s'agit donc seulement de la quatrième occurrence d'un gymnophione dans le Mésozoïque, et la seconde plus ancienne. Certains des caractères de *R. monbaroni* (présence d'un processus odontoïde [= tubercule interglénoïde] sur l'atlas, l'absence de processus antérieurs distincts sur les basapophyses, et la possible rétention de membres) le placent en dehors du groupe-couronne, dont il serait toutefois plus proche que d'*Eocaecilia* (Evans & Sigogneau-Russell, 2001).

2.5. Tortues

Parmi les microrestes de vertébrés du synclinal d'Anoual, les tortues sont représentées par quelques dizaines de plaques isolées, représentant 0,58% des éléments identifiés à GEA et 1,16% à KM. Elles sont souvent très fragmentaires et difficiles à replacer dans un contexte systématique. Dix espèces au moins sont présentes (six à KM, quatre à GEA), sans toutefois que l'identification au niveau spécifique soit possible à ce stade. Des restes de tortues ont été trouvés dans tous les locus de KM et de GEA, à l'exception de KM-C. Au Maroc, des restes de tortues ont été rapportés dans le Bathonien d'El Mers (Termier *et al.*, 1940), mais n'ont jamais été décrits en détail ni figurés. Les seules autres occurrences connues de tortues dans le Mésozoïque marocain sont celles des dermochelyoïdes *Ocepechelon* (Bardet *et al.*, 2013, Bardet *et al.*, 2017), *Alienochelys* (de Lapparent de Broin *et al.*, 2014, Bardet *et al.*, 2017), des tortues du Cénomanien des Kem Kem (Broin, 1988 ; Gaffney *et al.*, 2002, 2006), et d'une espèce indéterminée (Tong & Hirayama, 2004) dans le Maastrichtien du bassin d'Ouled Abdoun.

Il semble que le groupe-couronne des tortues ait émergé pendant le Jurassique moyen (Scheyer & Anquetin, 2008). Le Jurassique moyen est donc une période essentielle dans la compréhension de l'évolution des tortues actuelles ; pourtant, le registre fossile des tortues de cet intervalle de temps est très limité et consiste essentiellement en tortues pancryptodires mal connues (Gaffney *et al.*, 1987 ; Nessov, 1995 ; Datta *et al.*, 2000 ; Tong *et al.*, 2002 ; Matzke *et al.*, 2005 ; Sukhanov, 2006 ; Scheyer & Anquetin, 2008 ; Sterli, 2008 ; Anquetin *et al.*, 2009). La découverte de tortues dans le Bathonien de GEA, même s'il ne s'agit que de plaques fragmentaires et isolées, constitue donc un important jalon dans la compréhension de l'émergence et de l'évolution du groupe-couronne des tortues.

Sauropsida Huxley, 1864

Testudinata Kelin, 1760

Pleurodira Cope, 1865

Famille indéterminée

Pleurodira gen. et sp. indet. morphotype I

Fig. 30A

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH.

Matériel rapporté : 1 plaque pleurale (MCM 684 ; **Fig. 30A**)

Description : Un fragment (MCM 684, **Fig. 30A** ; 1,8 cm de long, 8,2 mm de large et environ 1 mm d'épaisseur) d'une mince plaque pleurale, déjà signalé par Gmira (1995), porte une ornementation constituée de petites granulations, séparées par de fins sillons, et de petits bourrelets serrés, avec impression des sillons des écailles dermiques (**Fig. 30A**). La carapace dans son ensemble aurait mesuré, selon Gmira (1995), 200 mm de long environ.

Discussion : L'ornementation de la plaque pleurale MCM 684 (**Fig. 30A**) rappelle certains éléments de la tortue pleurodire *Taquetochelys decorata* de Broin, 1980, de l'Aptien du Niger (Gadoufaoua) (de Broin, 1980 ; Gmira, 1995 ; Pérez-García, 2019). Cette espèce a une ornementation proche de celles de certains cryptodires Trionychoidea (de Broin, 1980 ; Gmira, 1995), mais ce groupe n'est pas connu en Afrique avant le Miocène moyen, il est donc plus probable que cette plaque pleurale soit celle d'un pleurodire proche de *Taquetochelys* (Gmira, 1995). Il s'agit d'une tortue d'eau douce (de Broin, 1980 ; Gmira, 1995 ; Pérez-García, 2019), ce qui est cohérent avec l'environnement de dépôt de KM. Cette ressemblance ne nous permet toutefois pas de justifier l'appartenance de cette plaque au genre *Taquetochelys* comme cela avait été le cas précédemment, même en nomenclature ouverte (Gmira, 1995 ; Sigogneau-Russell *et al.*, 1998), ni même aux Araripemydidae. Au vu du peu de matériel disponible, nous préférons nous limiter à une identification en tant que Pleurodira gen. et sp. indet.

Pleurodira gen. et sp. indet. morphotype II

Fig. 30B

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-B'.

Matériel rapporté : 1 fragment de plaque indéterminée (KM-B'-39 ; **Fig. 30B**).

Description : Un autre fragment de paque de tortue de petite taille (KM-B'-39, **Fig. 30B** ; 1,2 cm dans sa plus grande longueur et 0,9 cm dans sa plus grande largeur) porte une ornementation constituée de petites cupules et d'épaisses granulations (**Fig. 30B**). Sa face ventrale est lisse. Si l'on se base sur ce fragment, la plaque semble avoir été plutôt épaisse (4,5 mm d'épaisseur).

Discussion : L'ornementation de cette plaque rappelle celle du spécimen précédent, rapproché de *Taquetochelys*, ainsi qu'à celle d'*Araripemys*, les deux genres connus d'Araripemydidae (Pérez-García, 2019). Toutefois, la plaque est plus de quatre fois plus épaisse que la plaque précédente (MCM 684 ; **Fig. 30A**). On ne peut pas formellement exclure que cette différence s'explique par une localisation différente dans la carapace, mais le rapprochement du spécimen KM-B'-39 à l'espèce précédente semble improbable. De plus, si l'ornementation est à première vue similaire à celle des Araripemydidae, celle du spécimen KM-B'39 est plus grossière que celle de *Taquetochelys* et d'*Araripemys* et la plaque pourrait donc appartenir à une autre famille. Ce spécimen paraît ainsi représenter une espèce distincte du spécimen précédent. Faute d'autre matériel plus informatif, nous attribuons cette plaque à un second morphotype de Pleurodira gen. et sp. indet.

Pleurodira gen. et sp. indet. morphotype III

Fig. 30C

Provenance : Guelb el Ahmar, locus GEA2.

Matériel rapporté : 2 plaques costales (GEA2-49, GEA2 non numérotée ; **Fig. 30C**).

Description : Ce troisième morphotype n'est connu que par deux plaques costales provenant de GEA, sur lesquelles les côtes sont encore visibles en face ventrale. C'est d'ailleurs la présence de ces côtes qui permet de les attribuer aux tortues, car leur ornementation est très similaire à celle

des ostéodermes de crocodiles, avec de profondes alvéoles peu espacées (**Fig. 30C**). Le spécimen GEA2-49 figuré ici mesure environ 8 mm dans sa plus grande longueur.

Discussion : Ce morphotype correspond au quatrième morphotype (« Testudinata indet. 4 » décrit par Haddoumi *et al*. (2016). Son ornementation rappelle celle d'*Araripemys* et de Tryonichidae du Crétacé moyen (Vitek & Danilov, 2014). Des plaques ainsi décorées ont été rapportées à des Araripemydidae dans différentes localités du Crétacé inférieur d'Afrique (Fuente & de Lapparent de Broin, 1997). L'ornementation diffère toutefois des deux morphotypes précédents, ce qui suggère que cette plaque représente une troisième espèce distincte des deux précédentes. Comme pour les morphotypes précédents, la similitude de l'ornementation avec celle des Araripemydidae et des Tryonichidae nous conduit à ne plus considérer ce spécimen comme appartenant à un morphotype de tortue indéterminée (Haddoumi *et al.*, 2016), mais d'en proposer une identification plus précise en tant que Pleurodira gen. et sp. indet., sans toutefois pouvoir aller plus loin au vu du peu de matériel disponible.

?Cryptodira Cope, 1868

Famille indéterminée

?Cryptodira gen. et sp. indet.

Fig. 30D

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH.

Matériel rapporté : 1 plaque périphérique (MCM 685 ; **Fig. 30D**).

Description : Une plaque de tortue, épaisse et de bonne taille (MCM 685 ; 5,5 cm dans sa plus grande longueur, pour 4,6 cm dans sa plus grande largeur ; **Fig. 30D**) provenant des anciennes collections de KM est identifiable comme une périphérique du fait de la courbure de sa bordure externe. Gmira (1995) l'identifie comme une périphérique gauche 1. Sa face supérieure est lisse, mais sa face inférieure présente localement de petites cupules (**Fig. 30D)** ; Il est cependant difficile de déterminer s'il s'agit d'une ornementation ou d'une dégradation de l'os, très usé. Les deux faces présentent des impressions des sillons correspondant aux contours des écailles dermiques, non fossilisées.

Discussion : Cette plaque appartient à une espèce d'eau douce encore jamais retrouvée en Afrique, à carapace aplatie et de taille moyenne (320 à 350 mm de longueur ; Sigogneau-Russell *et al.*, 1990, 1998 ; Gmira, 1995). Elle présente des ressemblances avec des tortues cryptodires du Jurassique supérieur et du Crétacé inférieur des États-Unis, mais l'attribution à une tortue pleurodire ne peut être exclue (Sigogneau-Russell *et al.*, 1990, 1998 ; Gmira, 1995), c'est pourquoi nous l'identifions provisoirement comme ?Cryptodira gen. et sp. indet.

Testudinata gen. et sp. indet.
Fig. 30E-K

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH, KM-A1, KM-A2, KM-B', KM-D1, KM-D2. Guelb el Ahmar, locus GEA1, GEA2, GEA3, GEA6, GEA7.

Matériel rapporté : Ksar Metlili – 1 plaque périphérique (MCM 686 ; **Fig. 30E**) ; 2 fragments de plaques indéterminées (pleurales ? ; MCM 687, KM-A1-21 ; **Fig. 30F, G**) ; 446 fragments de plaques indéterminées. Guelb el Ahmar – 2 plaques costales (GEA2-47, GEA3-8 ; **Fig. 30H, J**) ; 1 plaque neurale (GEA2-48 ; **Fig. 30I**) ; 1 plaque périphérique (GEA3-9 ; **Fig. 30K**) ; 80 fragments de plaques indéterminées.

Description : On trouve également, dans les anciennes collections de KM, quelques petites plaques, proportionnellement plus épaisses appartenant probablement à au moins trois espèces distinctes des précédentes.

Testudinata gen. et sp. indet. 1 – Ce morphotype est représenté notamment par une petite plaque (MCM 686 ; 9 mm de long ; **Fig. 30E**), identifiée comme une plaque périphérique du fait de la présence d'un bord externe, porte une légère ornementation faite de petites cupules, sans organisation apparente. Elle porte également une impression de sillon d'écaille.

Testudinata gen. et sp. indet. 2 – Une autre plaque (MCM 687 ; 2 cm de long, 1,7 cm de large et 4 mm d'épaisseur ; **Fig. 30E**) est, elle, complètement lisse, à l'exception d'une impression de sillon d'écaille, et semble donc représenter une autre espèce.

Testudinata gen. et sp. indet. 3 – La plaque KM-A1-21 (3,4 x 1,9 x 0,8 cm ; **Fig. 30G**), quant à elle, porte localement sur sa face dorsale, dégradée, une ornementation constituée de petites granulations resserrées.

À GEA, Haddoumi *et al*. (2016) décrivent quatre morphotypes de tortues, sur la base de l'ornementation de la carapace et de la taille des plaques. Nous avons rapproché l'un d'eux des

pleurodires et l'avons décrit un peu plus haut (voir Pleurodira gen. et sp. indet. morphotype III). Les trois autres morphotypes, qui correspondent probablement à au moins trois espèces distinctes, sont décrits ici.

Testudinata gen. et sp. indet. 4 (**Fig. 30H)** – Ce morphotype est représenté par une cinquantaine de fragments de plaques, dont un fragment de plaque costale (2,37 x 1,56 cm). Leur surface externe est ornementée de vermiculations clairement définies, irrégulières et grossières.

Testudinata gen. et sp. indet. 5 (**Fig. 30I**) – Ce morphotype est représenté par une plaque neurale un peu plus longue que large, de petite taille (1,33 x 1,1 cm) et sans aucune ornementation. Elle porte médialement une carène longitudinale, laquelle présente une gouttière bien définie orientée dans le sens antéropostérieur.

Testudinata gen. et sp. indet. 6 (**Fig. 30J, K**) – Ce troisième morphotype, le plus abondamment représenté, regroupe des plaques lisses, mais de plus grande taille (3,78 x 2,47 cm pour la plus grande), non ornementées à l'exception des périphériques, qui portent ventralement des costulations longitudinales.

Discussion : L'identification de ces spécimens est difficile, du fait du peu de caractères observables. Les petites granulations observées sur la plaque KM-A1-21 (Testudinata gen. et sp. indet. 3 ; **Fig. 30G**) rappellent celles de *Taquetochelys*, mais la grande taille et surtout la grande épaisseur de cette plaque, qui plus est incomplète, exclut cette identification. Du fait de la nature fragmentaire du matériel, tous ces spécimens sont identifiés comme Testudinata gen. et sp. indet. L'ornementation du premier morphotype de GEA (Testudinata gen. et sp. indet. 4 ; **Fig. 30H**) est similaire à ce que l'on observe chez les tortues cryptodires Helochelydridae du Crétacé inférieur (Pérez-García *et al.*, 2013). Deux autres tortues jurassiques, *Heckerochelys* en Russie (Sukhanov, 2006) et *Siamochelys* (Tong *et al.*, 2002) en Thaïlande ont une ornementation vermiculée, mais elle est moins prononcée que chez les spécimens marocains. Les trois morphotypes de GEA représentent au moins trois espèces différentes de tortues, auxquelles viennent s'ajouter l'espèce de pleurodire décrite plus haut (Pleurodira gen. et sp. indet. morphotype III), ce qui suggère que la faune de tortues de GEA est plus diversifiée qu'aucune autre connue dans le monde entre le Trias supérieur et le Jurassique moyen (Haddoumi *et al.*, 2016). De la même façon, les trois plaques de KM décrites ici représentent vraisemblablement trois espèces différentes, auxquelles viennent s'ajouter les trois espèces décrites plus haut (Pleurodira gen. et sp. indet. I et II, ?Cryptodira gen. et sp. indet.) ; la diversité des tortues est donc également très importante à KM.

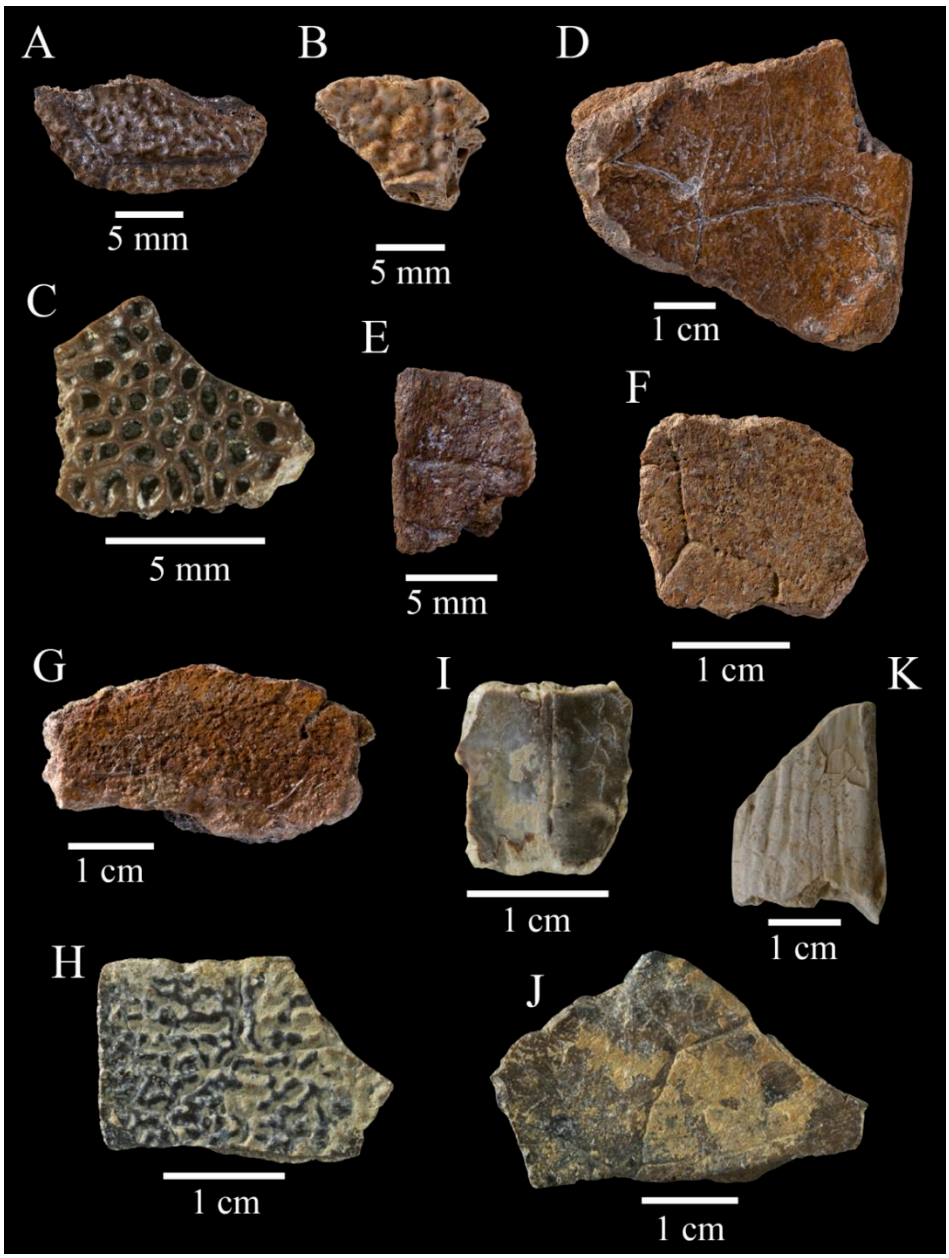


Figure 30. Testudinata de Guelb el Ahmar (Bathonien) et de Ksar Metlili (Jurassique terminal – Crétacé basal), synclinal d'Anoual (Oriental, Maroc). **A.** MCM 684, plaque pleurale de Pleurodira gen. et sp. indet. morphotype I. **B.** KM-B'-39, plaque de Pleurodira gen. et sp. indet. morphotype II. **C.** GEA2-49, plaque costale de Pleurodira gen. et sp. indet. morphotype III. **D.** MCM 685, plaque périphérique gauche 1 de ?Cryptodira gen. et sp. indet. **E.** MCM 686, plaque périphérique de Testudinata gen. et sp. indet. 1 **F.** MCM 687, plaque (pleurale) de Testudinata gen. et sp. indet. 2. **G.** KM-A1-21, plaque (pleurale ?) de Testudinata gen. et sp. indet. 3. **H.** GEA2-47, plaque costale de Testudinata gen. et sp. indet. 4. **I.** GEA2-48, plaque neurale de Testudinata gen. et sp. indet. 5. **J, K.** Plaques costale (J : GEA3-8) et périphérique (K : GEA3-9) de Testudinata gen. et sp. indet. 6. (C, I–K : d'après Haddoumi*et al.*, 2016).

2.6. Lépidosaures

Les Lepidosauria, comprenant les rhynchocéphales et les squamates, sont relativement bien représentés à KM (3,6% du total des éléments identifiés), mais restent rares à GEA (0,28% du total des éléments identifiés). Cela s'explique par la nature plus lacustre, plus aquatique de l'environnement de dépôt de GEA, alors que l'environnement plus terrestre de KM est plus propice à la présence de ces espèces. La diversité du groupe dans le synclinal d'Anoual est notable (Lasseron *et al.*, 2020) : on y compte ainsi au moins deux espèces différentes de rhynchocéphales (Evans & Sigogneau-Russell, 1997), au moins une espèce de scincomorphe, une espèce fouisseuse à la position taxonomique incertaine (Broschinski & Sigogneau-Russell, 1996) et au moins un espèce d'anguimorphe. Malgré la relative rareté de leurs restes, ils sont également représentés dans le synclinal d'Anoual par une certaine diversité d'éléments anatomiques, notamment des éléments crâniens, qui sont souvent les éléments les plus importants pour l'identification de restes isolés de lépidosaures.

Diapsida Osborn, 1903

Lepidosauromorpha Benton, 1983

Lepidosauria Hæckel, 1866

Rhynchocephalia Günther, 1867 *sensu* Gauthier *et al*., 1988

Sphenodontia Jækel, 1910

Famille indéterminée

Genre *Tingitana* Evans & Sigogneau-Russell, 1997

Tingitana anoualæ Evans & Sigogneau-Russell, 1997

Fig. 31

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH.

Holotype : MCM 120, dentaire gauche (juvénile) (**Fig. 31A**).

Matériel rapporté : 1 fragment de maxillaire gauche (MCM 123 ; **Fig. 31B**).

Diagnose (d'après Evans & Sigogneau-Russell, 1997) : Sphénodonte caractérisé par une combinaison de caractères, à savoir des dents du dentaire portant une forte crête antérolinguale, concave lingualement, entre un large cône postérieur et un autre antérolingual plus petit ; l'absence de crête postérieure sur les dents du dentaire ; un processus coronoïde large ; un canal de Meckel surplombé par une lèvre dorsale très développée et avec une lèvre ventrale recourbée vers le haut ; un processus postorbitaire du maxillaire en pointe (au moins chez les juvéniles).

Description : Les seuls spécimens connus de cette espèce ont été décrits en détail par Evans & Sigogneau-Russell (1997) et sont brièvement redécrits ici. Pour les deux spécimens, la dentition est acrodonte. L'holotype, MCM 120 (**Fig. 31A**), est un dentaire gauche d'environ 8 mm de long, complet à l'exception du processus postérieur. Le crâne complet devait mesurer 10 à 12 mm de long et l'individu était probablement juvénile (Evans & Sigogneau-Russell, 1997). Ce spécimen préserve 14 positions dentaires, dont les 8 antérieures, plus petites et qui alternent en taille (**Fig. 31A1, 2**), sont des dents de nouveau-né (cette alternance de taille est en effet caractéristique de la dentition des nouveau-nés ; Robinson, 1976). Il porte des caractéristiques générales de sphénodonte : en vue labiale, on observe une forte crête latérale (**Fig. 31A1**) ; un processus coronoïde large, portant en vue linguale une facette postérieure pour l'articulation avec le surangulaire (**Fig. 31A2**) ; une large facette ventrale en vue linguale, pour l'articulation avec l'angulaire, mais pas de facette pour le splénial (**Fig. 31A2**) ; une surface symphysaire compressée et étendue (**Fig. 31A2**). Le canal de Meckel est surplombé par une lèvre supérieure développée (**Fig. 31A2**). Les six dents postérieures, ou dents additionnelles, portent un cône postérieur de grande taille, relié par une crête antérolinguale, concave lingualement, à un cône antérieur plus petit (**Fig. 31A**). Il n'y a pas de crête postérieure. En face labiale, les dents présentent des marques d'usure, en particulier le long de la marge apicolabiale de la crête, où la facette d'usure est due au contact occlusal avec les dents supérieures. L'occlusion a également laissé des facettes d'usures concaves, moins distinctes, qui s'étendent antéroventralement sur la face labiale des dents et jusque sur la mâchoire (**Fig. 31A1**). On trouve également des rainures sur la face linguale du dentaire, s'étendant antéroventralement depuis les bases des dents (**Fig. 31A2**). La face linguale des dents présente de légères rides et gouttières peu profondes.

Le spécimen MCM 123 (**Fig. 31B**) est un fragment de maxillaire gauche (5,5 mm de long), dont ne subsiste que la partie postérieure du processus orbitaire. Son extrémité postérieure est en pointe. Six dents sont préservées, qu'Evans & Sigogneau-Russell (1997) identifient comme des dents additionnelles antérieures. Elles alternent en taille et la plus grande, fortement recourbée vers l'arrière, est l'avant-dernière de la rangée préservée (**Fig. 31B**). Comme nous

l'avons dit plus haut, cette alternance de taille est typique des juvéniles (Robinson, 1976). Les dents possèdent un grand cône antérieur, recourbé vers l'arrière et dont émane une courte crête postéromédiale (**Fig. 31B**). Leur face labiale n'est pas usée, contrairement à leur face linguale, où l'on observe deux types d'usure : une facette d'usure est présente tout le long de la crête postéromédiale, de l'apex de la dent jusqu'à la base de la crête, et des facettes moins marquée sur le reste de la face linguale, qui s'étendent postérodorsalement en arc jusqu'à la bordure alvéolaire. La face labiale de l'os porte des foramens neurovasculaires (**Fig. 31B1**). La face linguale présente, au-dessus de la bordure alvéolaire, peu profonde, un renfoncement qui devait probablement accueillir le processus maxillaire du palatin (**Fig. 31B2**). Au-dessus de ce renfoncement et séparée de celui-ci par une barre osseuse, on observe une autre gouttière qui s'élargit antérieurement vers la région nasale et s'amincit vers l'arrière de l'os. À son extrémité postérieure se trouve un large foramen, surmonté antérodorsalement par une facette jugale, superficielle et limitée à la marge dorsale du maxillaire (**Fig. 31B2**).

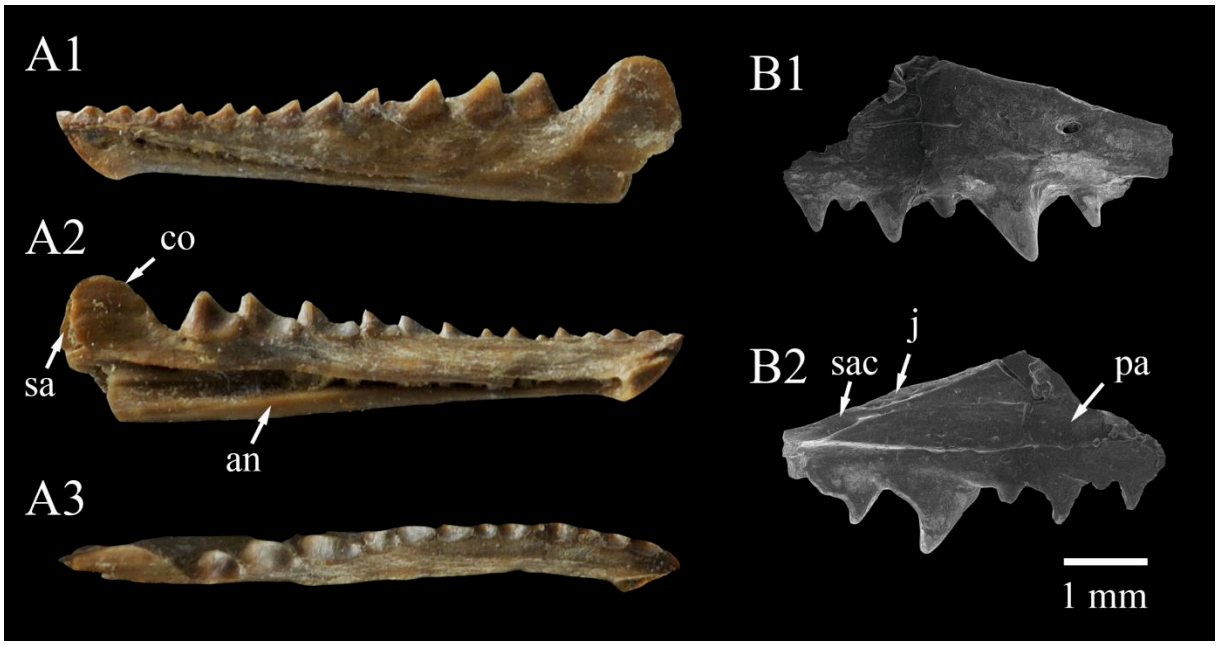


Figure 31. *Tingitana anoualae* Evans & Sigogneau-Russell, 1997, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. **A.** MCM 120 (holotype), dentaire gauche, en vues labiale (1), linguale (2) et occlusale (3). **B.** MCM 123, maxillaire gauche, en vues labiale (1) et linguale (2). an = facette angulaire ; co = processus coronoïde ; j = facette jugale ; pa = facette du palatin ; sa = facette surangulaire ; sac = entrée du canal alvéolaire supérieur.

Discussion : La ressemblance entre les motifs et l'organisation des facettes d'usure entre les dents du maxillaire et celles du dentaire, ainsi que la correspondance entre la forme des dents supérieures et les facettes d'usure labiales sur les dents du dentaire, suggèrent une attribution de

ce maxillaire MCM 123 à l'espèce *Tingitana anoualae*. Ces deux spécimens, MCM 120 et MCM 123, appartenant tous deux à des juvéniles, sont les seuls connus de cette espèce. Selon Evans & Sigogneau-Russell (1997), *T. anoualae* se distingue de toutes les espèces connues de sphénodontes du Jurassique et du Crétacé. Les dents complètement acrodontes, les crêtes antérolinguales des dents du dentaire et les crêtes postéromédiales des dents maxillaires placent *Tingitana* dans le groupe-couronne des sphénodontes (Wu, 1994). Cette espèce, avec le Sphenodontia gen. et sp. indet. 1 décrit ci-dessous, a été considérée comme la première occurrence post-Jurassique des sphénodontes en Afrique (Evans & Sigogneau-Russell, 1997 ; Zouhri *et al.*, 2017), mais l'âge berriasien initialement attribué à la faune de KM est révisé dans ce travail comme Jurassique terminal – Crétacé basal (voir Chapitre IV).

Sphenodontia gen. et sp. indet. 1

Fig. 32

Gen. et sp. indet. « Sphenodontian B » Evans & Sigogneau-Russell (1997 : p. 48-50, figs. 4-5)

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH.

Holotype : MCM 121, dentaire gauche (juvénile ; **Fig. 32A**).

Matériel rapporté : MCM 122, fragment de dentaire (adulte ; **Fig. 32B**).

Diagnose : Sphénodonte de petite taille, dont le dentaire est de morphologie proche de celle de *Tingitana anoualae*, mais qui en diffère par un grand nombre de dents chez le juvénile (20 au minimum), des crêtes antérieure et postérieure réduites sur les dents du dentaire, un processus coronoïde plus étroit, un plateau sous-dentaire moins profond et la présence d'une dent additionnelle antérieure caniniforme.

Description : Une seconde espèce de sphénodonte a été mise en évidence par Evans & Sigogneau-Russell (1997) sur la base d'un dentaire incomplet et d'un fragment de dentaire. Le spécimen MCM 121 (**Fig. 32A**) est un fragment de dentaire gauche d'environ 8,3 mm de long, dont manquent la région de la symphyse et une partie du processus postérieur. Evans & Sigogneau-Russell (1997) estiment la longueur du crâne à 15 mm au maximum. Comme pour le dentaire de *Tingitana anoualae*, 14 dents sont préservées, mais en prenant en compte la région

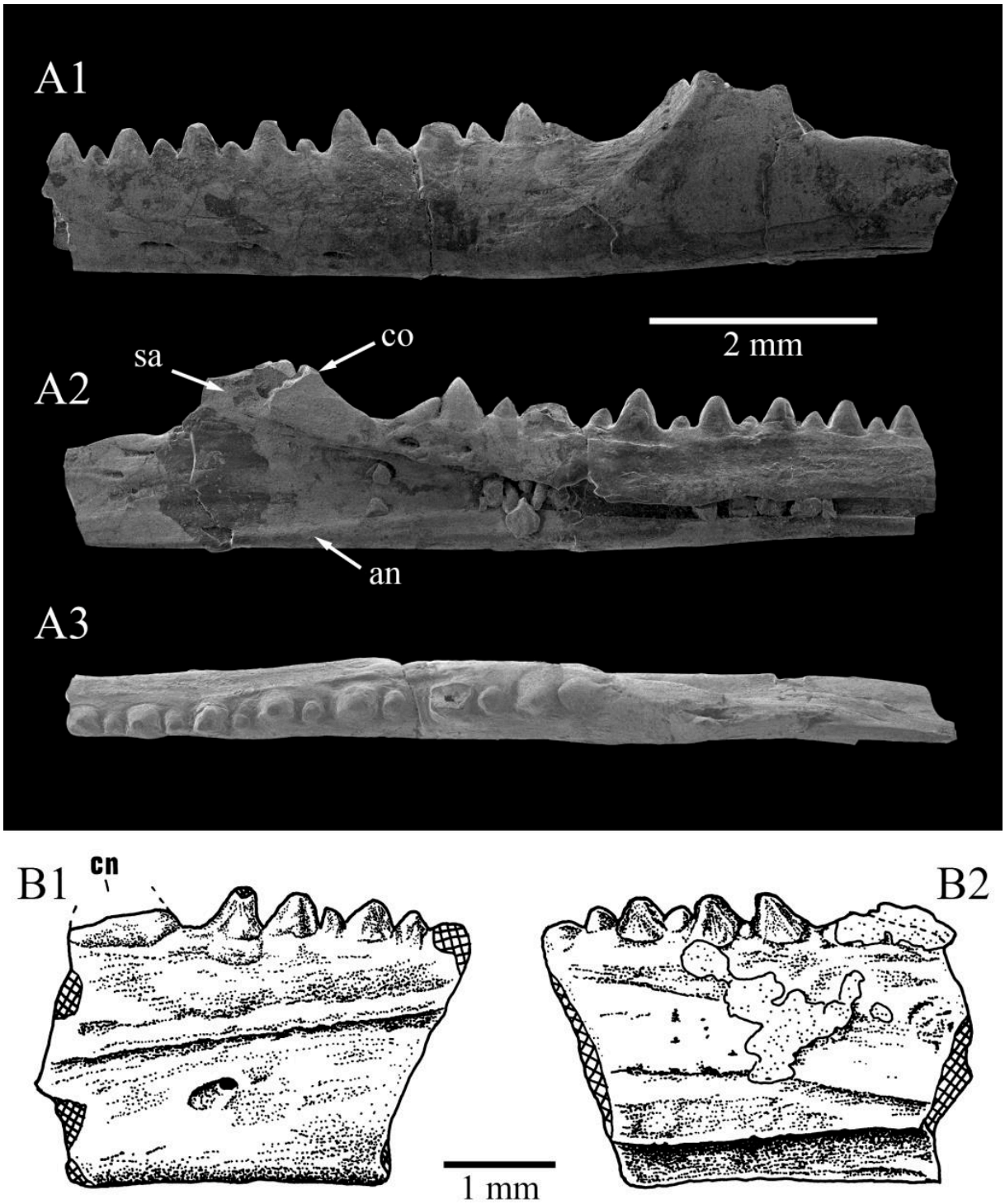


Figure 32. Sphenodontia gen. et sp. indet. 1, Evans & Sigogneau-Russell, 1997, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. **A.** MCM 121 (holotype), dentaire gauche, en vues labiale (1), linguale (2) et occlusale (3). **B.** MCM 122, fragment de dentaire, en vues labiale (1) et linguale (2). an = facette angulaire ; cn = dent caniniforme ; co = processus coronoïde ; sa = facette surangulaire (B : d'après Evans & Sigogneau-Russell, 1997).

symphysaire manquante, la dentition complète aurait pu être constituée d'une vingtaine de dents au moins. Elles sont acrodontes, coniques et sans crête antérieure ou postérieure développée, avec toutefois des crêtes antérieure et postérieure réduites dues à une légère compression labiolinguale (**Fig. 32A**). Les dents alternent en taille, ce qui est caractéristique des juvéniles (Robinson, 1976). Il n'y a pas de trace d'usure ni aucune dent additionnelle postérieure. Comme *Tingitana anoualae*, ce dentaire présente des caractéristiques générales de sphénodonte : une crête alvéolaire marquée en face labiale (**Fig. 32A1**), un processus coronoïde de grande taille (plus étroit toutefois que chez *Tingitana anoualae* ; **Fig. 32A1, A2**), un processus postérieur bien développé (**Fig. 32A**), une longue facette angulaire le long de la bordure inférieure du canal de Meckel et une facette surangulaire à l'arrière du processus coronoïde (**Fig. 32A2**), mais pas de facette spléniale. Le canal alvéolaire inférieur s'ouvre sous la dernière dent préservée.

Un autre fragment de dentaire, MCM 122 (**Fig. 32B**), aujourd'hui perdu, est rapporté à cette espèce du fait de sa morphologie similaire (Evans & Sigogneau-Russell, 1997). Le plateau sous-dentaire médial s'oriente vers le bas et se courbe vers l'intérieur à l'une de ses extrémités, ce qui suggère une proximité avec la symphyse et donc un fragment antérieur. Il préserve cinq dents de juvéniles, ainsi que la base d'une dent de bien plus grande taille, antérieurement aux autres : il s'agirait d'une dent additionnelle antérieure, caniniforme.

Discussion : L'alternance de taille des dents suggère là encore, pour ces deux spécimens, des individus nouveau-nés. L'absence de traces d'usure et de dents additionnelles chez le spécimen MCM 121 suggère un animal très jeune, dans la première ou la deuxième semaine après son éclosion (Robinson, 1976). L'adulte de cette espèce pourrait avoir été d'une taille proche de celle des adultes du genre actuel *Sphenodon*, dont les juvéniles ont également un dentaire d'environ 8 mm de long (Robinson, 1976, p.48 ; Evans & Sigogneau-Russell, 1997). Le fragment MCM 122 semble, lui, provenir d'un animal plus gros. Bien que de taille similaire au dentaire de *T. anoualae*, certaines différences morphologiques (plus grand nombre de dents (au moins chez le juvénile), processus coronoïde plus étroit, plateau sous-dentaire moins profond, présence d'une dent antérieure caniniforme) les distinguent de cette espèce et indiquent qu'il s'agit d'une espèce distincte. Ces spécimens ont été rapprochés par les auteurs (Evans & Sigogneau-Russell, 1997) du genre *Theretairus* (Simpson, 1926), dans le Jurassique supérieur de la Formation Morrison en Amérique du Nord. Ce rapprochement a été justifié par la présence, chez les deux taxons, de dents antérieures caniniformes, bien qu'il faille noter que *Theretairus* en possède deux et non une seule comme l'espèce de KM. Les auteurs ont aussi souligné le partage d'une dentition juvénile alternant en taille, mais il pourrait s'agir d'un caractère commun à tous les juvéniles du groupe-

couronne au moins. Toutefois, la validité et les relations de parenté de *Theretairus* avec les autres sphénodontes ne sont pas claires (Evans & Sigogneau-Russell, 1997), et bien que les auteurs aient jugé prématuré de nommer ce sphénodonte de KM, les différences morphologiques de ces spécimens avec *Tingitana anoualae* nous apparaissent justifier l'érection d'une nouvelle espèce.

cf. Sphenodontia gen. et sp. indet. 1

Fig. 33

Provenance : Guelb el Ahmar, locus GEA7.

Matériel rapporté : 1 fragment de dentaire (GEA7-3).

Description : Le spécimen GEA7-3 (**Fig. 33**) préserve cinq dents acrodontes. Trois foramens nourriciers alignés sont observables sur la face labiale du fragment (**Fig. 33A**). Les dents sont coniques et ne présentent pas de cône antérieur ou postérieur, ni de crête antérolinguale ou postéromédiale. L'absence de crêtes et de courbure des dents suggèrent qu'il s'agit d'un fragment de dentaire. Il est difficile de distinguer les extrémités antérieure et postérieure sur un fragment de cette taille (1,5 mm de long), mais un petit rebord, qui pourrait correspondre au plateau subdentaire médial, est légèrement incurvé vers l'intérieur en vue occlusale à une extrémité (celle qui se situe à droite sur la **Fig. 33B**) ; cela suggère une proximité avec la symphyse. Il s'agirait donc d'un dentaire gauche. À cette extrémité, on trouve une dent plus haute que les autres, et la base large d'une autre dent, juste devant elle, suggère qu'elle était précédée d'une dent encore plus grande. Ces dents pourraient correspondre à des dents caniniformes. Les dents semblent lisses, sans ornementation, en face linguale comme en face labiale.

Discussion : Ce spécimen présente deux dents caniniformes, comme on en trouve chez le « Sphenodontian B » de KM (qui semble n'en présenter, sur la base du matériel préservé qu'une par mandibule, voir ci-dessus) ou chez le genre *Theretairus* (qui en possède deux). L'absence de cône antérieur et postérieur différenciés, reliés par une crête antérolinguale le distingue de *Tingitana* anoualae, mais le rapproche du « Sphenodontian B ». L'absence de crête antérolinguale le distingue également du spécimen GEA2-20 (voir ci-dessous). Ces similitudes nous conduisent à rapprocher ce spécimen du « Sphenodontian B » et à l'identifier comme cf. « Sphenodontian B », ce qui en fait une espèce commune entre les sites de KM et de GEA.

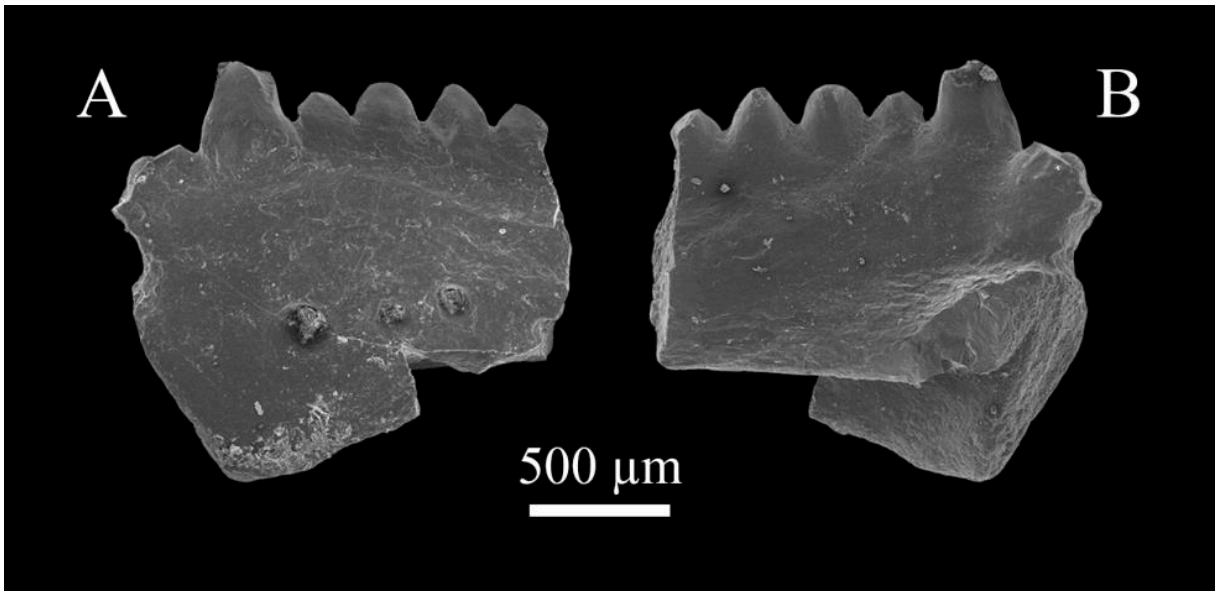


Figure 33. cf. Sphenodontia gen. et sp. indet. 1, Guelb el Ahmar (Oriental, Maroc), Bathonien. GEA7-3, fragment antérieur de dentaire gauche. **A.** Vue labiale. **B.** Vue linguale.

Sphenodontia gen. et sp. indet. 2

Figs. 34, 35

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH, KM-B'. Guelb el Ahmar, locus GEA2, GEA6.

Matériel rapporté : Ksar Metlili – 12 vertèbres dorsales (MCM 688, KM-B'-14 ; **Fig. 34A, B**) ; 1 vertèbre caudale (MCM 689 ; **Fig. 34C**) ; 2 fragments de mâchoires (MCM 690, 691 ; **Fig. 35A, B**). Guelb el Ahmar – 5 fragments de dentaires (GEA2-20, GEA6-1 ; **Fig. 35C, E**) ; 1 fragment de maxillaire (GEA2-18 ; **Fig. 35D**).

Description : Des vertèbres très ossifiées, amphicœles et à la suture neurocentrale fermée et d'une grande diversité de taille (de 1 à 7 mm de long) sont identifiées dans le matériel de Ksar Metlili (**Fig. 34**). La plupart ont un arc neural en partie préservé. Le corps vertébral est cylindrique (**Fig. 34A1, B1, C1**). Le canal neural est large (**Fig. 34A4-5, B4-5, C4-5**). Les apophyses sont développées, et les bordures des cotyles sont épaisses (**Fig. 34A1, A3-5, B1, B3-5, C1, C3-5**). L'une d'entre elles (MCM 689 ; **Fig. 34C**) est plus gracile et plus allongée antéropostérieurement et elle présente, en vue ventrale, une gouttière sagittale peu profonde (**Fig. 34C1**), ce qui est caractéristique des vertèbres caudales. Le matériel de KM comprend aussi quelques fragments de mâchoires de 5 à 7 mm de long (**Fig. 35A, B**), mais ils sont très abimés et fragmentaires, et sont ainsi difficilement identifiables, tant taxonomiquement

qu'anatomiquement. La dentition acrodonte permet de les rapprocher des rhynchocéphales. La préservation des dents n'est toutefois pas suffisante pour y distinguer une éventuelle extension antérieure et/ou postérieure, ce qui ne permet donc pas de déterminer s'il s'agit de dentaires ou de maxillaires.

À GEA, deux fragments de mâchoires portant des dents acrodontes ont été signalés par Haddoumi *et al*. (2016). Le premier, GEA2-20 (2,2 mm de long ; **Fig. 35C**), porte deux dents possédant une partie conique postérieure s'étendant antérieurement par une petite crête. Celle-ci est légèrement concave lingualement et chevauche le bord postéromédial de la dent précédente. La partie antérieure de la crête est plus épaisse. Il n'y a pas de crête postérieure, ce qui indique que ce fragment appartient à un dentaire. La surface linguale des dents est lisse, mais leur face labiale est ornementée de petites stries peu profondes séparées par des crêtes arrondies (**Fig. 35C**), correspondant à des traces d'usure. Quatre fragments de dentaires similaires ont été isolés dans le matériel de GEA6 et sont rassemblés sous le numéro GEA6-1. Le spécimen GEA2-18 (3 mm de long ; **Fig. 35D**) lui, est un fragment de maxillaire portant lui aussi deux dents acrodontes. La section de la première dent est circulaire, la seconde porte un commencement d'extension postérieure. Aucune ornementation n'est visible sur les dents.

Discussion : La combinaison des caractères des vertèbres, notamment le centrum amphicœle, la suture neurocentrale fermée, le développement des apophyses et l'épaisseur des bordures des cotyles, rappelle les rhynchocéphales. En outre, en vue ventrale, elles ont une forme en sablier caractéristique des Sphenodontia (Fraser, 1988). Pour les fragments de mâchoires de GEA, l'implantation acrodonte des dents ne laisse aucun doute sur le fait que ces spécimens appartiennent aux Rhynchocephalia. La morphologie générale des dents du spécimen GEA2-20 rappelle *Tingitana* (Evans & Sigogneau-Russell, 1997; Haddoumi *et al.*, 2016). Ainsi, la partie antérieure épaissie de la crête antérieure, endommagée, pourrait correspondre au petit cône antérieur observable chez *Tingitana*, et les gouttières et rides verticales sont aussi présentes chez *Tingitana* (Evans & Sigogneau-Russell, 1997; Haddoumi *et al.*, 2016). Cependant, elles sont linguales chez *Tingitana*, alors qu'elles sont labiales ici. Il semble que ce soit la seule différence entre *Tingitana* et les spécimens de GEA, mais ces rides sont présentes chez d'autres rhynchocéphales et semblent être d'origine purement fonctionnelle, sans doute sans signification taxonomique (i.e. variabilité intraspécifique dépendant peut-être du degré d'usure des dents). Enfin, les dents de GEA2-20 ne diffèrent pas significativement de celles de *Clevosaurus*, un rhynchocéphale largement répandu au Trias et au Jurassique et dont la présence en Afrique a déjà été signalée au Jurassique inférieur (Sues & Reisz, 1995 ; Haddoumi *et al.*, 2016).

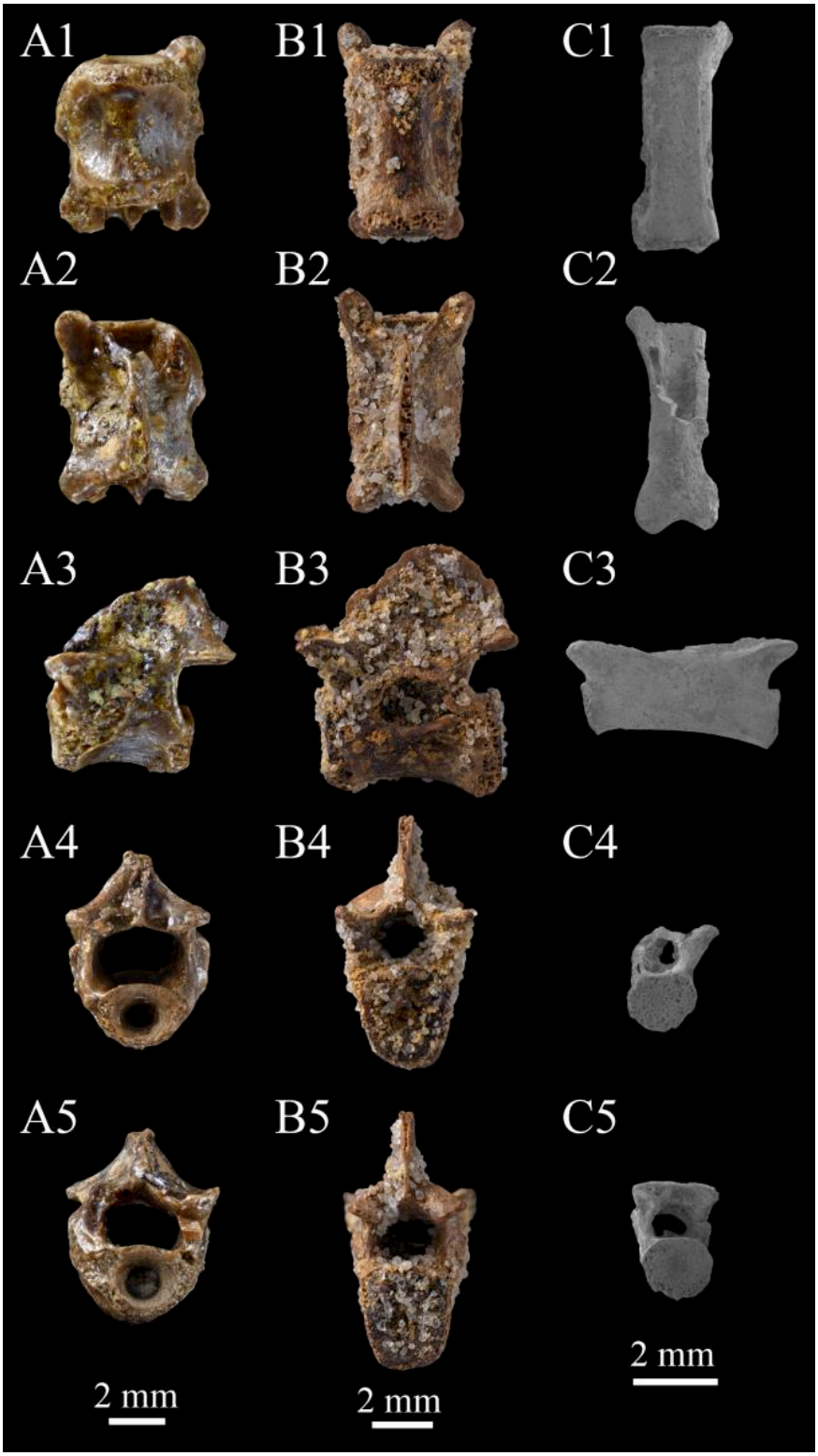


Figure 34. Sphenododontia gen. et sp. indet. 2, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. **A, B.** Vertèbres dorsales (A : KM-B'-14 ; B : MCM 688). **C.** MCM 689, vertèbre caudale. Vues ventrale (1), dorsale (2), latérale gauche (3), antérieure (4) et postérieure (5).

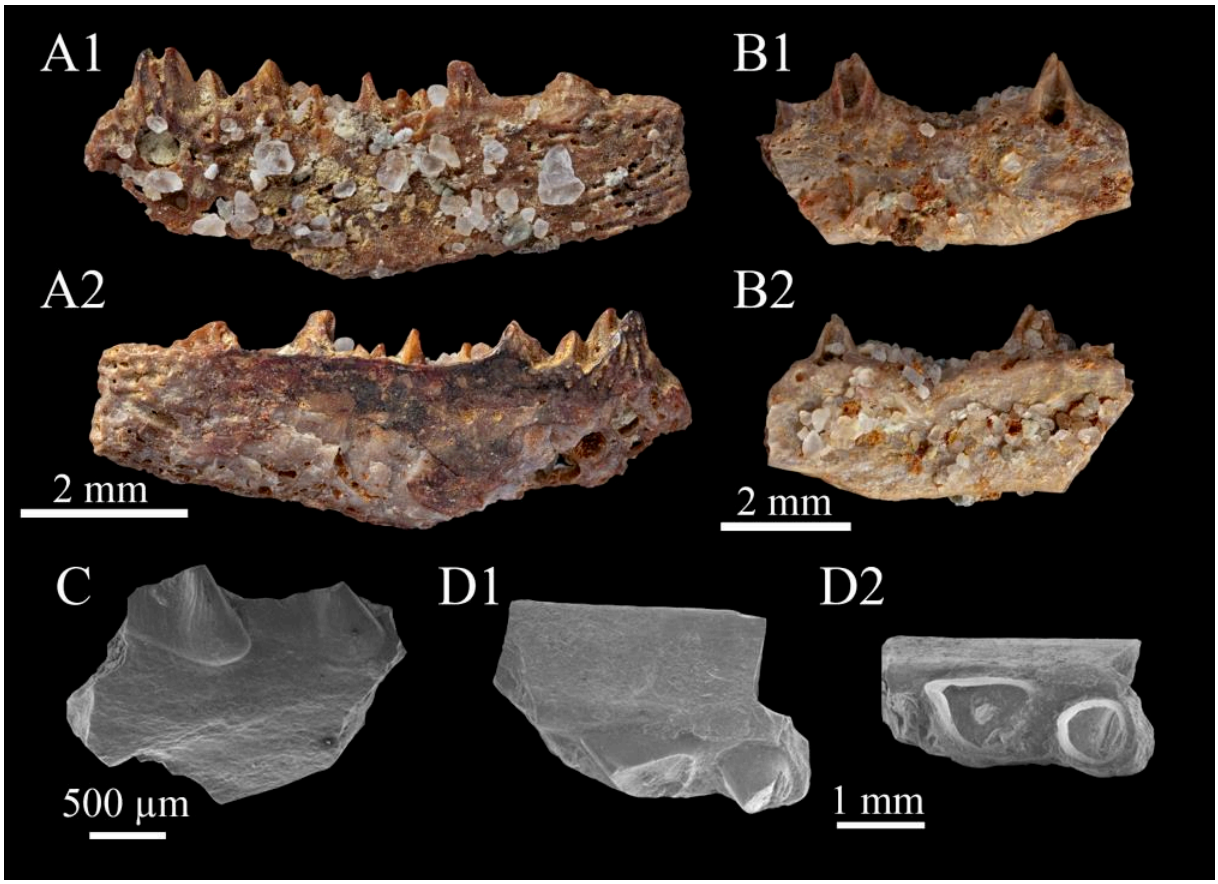


Figure 35. Sphenodontia gen. et sp. indet. 2, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien, et Guelb el Ahmar (Oriental, Maroc), Bathonien. **A, B.** Fragments indéterminés de mâchoires (A : MCM 690 ; B : MCM691) en vues linguale (1) et labiale (2). **C.** GEA2-20, fragment de dentaire gauche, en vue labiale. **D.** GEA2-18, fragment de maxillaire, en vue labiale (1) et occlusale (2). (C, D : d'après Haddoumi *et al.*, 2016).

SQUAMATA Oppel, 1811

SCINCOMORPHA Camp, 1923

Pour la description des dents de Paramacellodidae et des autres scincomorphes, nous suivons la terminologie utilisée par Richter (1994) et Evans & Searle (2002) (**Fig. 36**).

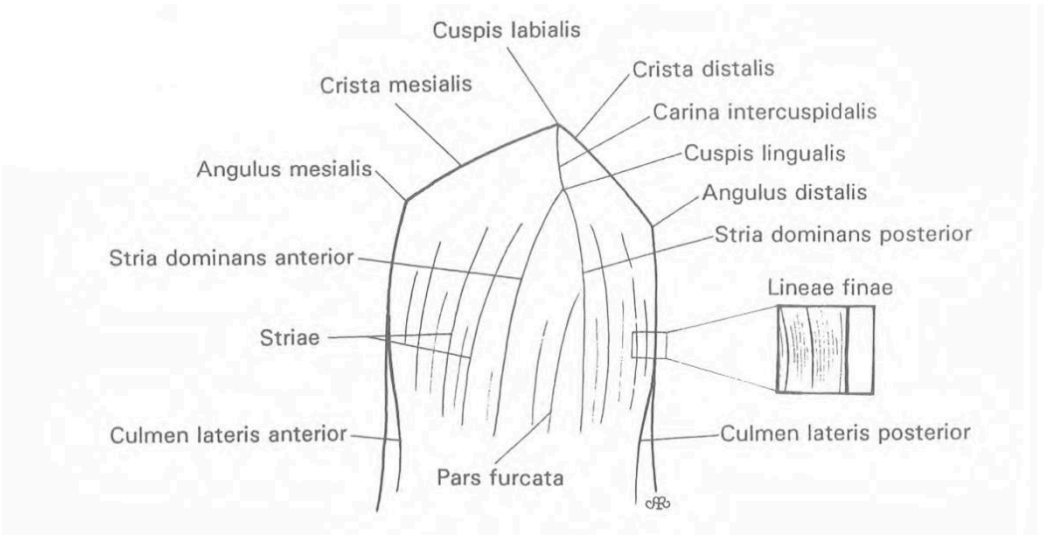


Figure 36. Terminologie anatomique suivie pour décrire les structures des dents de squamates Paramacellodidae (ici, une couronne en vue linguale). D'après Richter, 1994.

Famille PARAMACELLODIDAE Estes, 1983

Genre *PARAMACELLODUS* Hoffstetter, 1967

Paramacellodus marocensis Richter, 1994

Figs. 37, 38

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH, KM-A1, KM-B'.

Holotype : MCM 116, dentaire gauche (**Fig. 37**).

Matériel rapporté : 2 maxillaires (MCM 692, KM-A1-7 ; **Fig. 38A, B**) ; 4 dentaires (MCM 117, 118, 693, KM-B'-19 ; **Fig. 38C, D**).

Diagnose émendée (d'après Richter, 1994) : Espèce du genre *Paramacellodus* qui se distingue par les caractères suivants : la face labiale du dentaire porte des foramens mentonniers de grande

taille (au moins sept) disposés en une ligne centrale ; les dents sont légèrement pivotées vers l'intérieur mais le *culmen lateris posterior* est réduit ; un *culmen lateris anterior* est présent, mais peu développé ; la *crista mesialis* est longue, l'angle mésial est peu marqué ; la *crista distalis* est très déportée lingualement, du fait de la position pivotée des dents ; la *crista mesialis* est plus longue que la *crista distalis* ; il y a une courte *carina intercuspidalis* entre la cuspide linguale (*cuspis lingualis*) et l'apex (*cuspis labialis*).

Description : Parmi les fossiles du synclinal d'Anoual attribuables à des squamates, au-delà des spécimens déjà étudiés dans les travaux antérieurs (Richter, 1994 ; Broschinski & Sigogneau-Russell, 1996), plusieurs fragments de mâchoires (1 à 6 mm de long) encore inédits se distinguent dans les collections de Ksar Metlili. Ils portent des dents pleurodontes robustes, cylindriques et à l'apex légèrement concave lingualement, en forme de feuille (**Figs. 37, 38**). Elles ne sont pas à proprement parler recourbées, mais elles sont légèrement pivotées vers l'intérieur par rapport à l'axe antéro-postérieur de l'os : une partie de la marge postérieure est ainsi visible en vue labiale et une partie de la marge antérieure est visible en vue linguale. L'apex porte des crêtes sur sa face linguale, dont deux crêtes centrales très marquées et courbées vers le centre (*stria dominans anterior* et *stria dominans posterior*), qui se rejoignent en un point situé juste sous le point le plus haut de la couronne (**Fig. 38B3, C3, D3**). Ces deux crêtes forment ainsi une sorte de petite cuspide interne (*cuspis lingualis*) connectée à la pointe de la dent (*cuspis labialis*) par une petite carène (*carina intercuspidalis*). Deux carènes coupantes sont observables sur les marges mésiale (*crista mesialis*) et distale (*crista distalis*) de la face linguale de l'apex (**Fig. 38A3, B3, C3, D3**). Il y a de larges orifices de résorption à la base des dents (**Fig. 38B2, C2**). L'association de ces caractères est caractéristique du genre *Paramacellodus* (Broschinski & Sigogneau-Russell, 1996). Il n'y a pas d'angle abrupt entre les flancs mésial et distal de la dent et les deux carènes, la transition est continue. La carène mésiale est plus longue que la carène distale. On retrouve ces caractères chez l'espèce *P. marocensis*, déjà décrite précédemment dans le synclinal d'Anoual (Broschinski & Sigogneau-Russell, 1996) et à laquelle nous attribuons donc ces spécimens. Certains (MCM 692, KM-A1-7) portent une large *lamina horizontalis* avec une importante extension linguale (**Fig. 38A2, B2**), et sont identifiés comme des maxillaires. D'autres (MCM 693, KM-B'-19) ne possèdent pas cette *lamina horizontalis* marquée (**Fig. 38C2, D2**) et sont identifiés comme des fragments de dentaires.

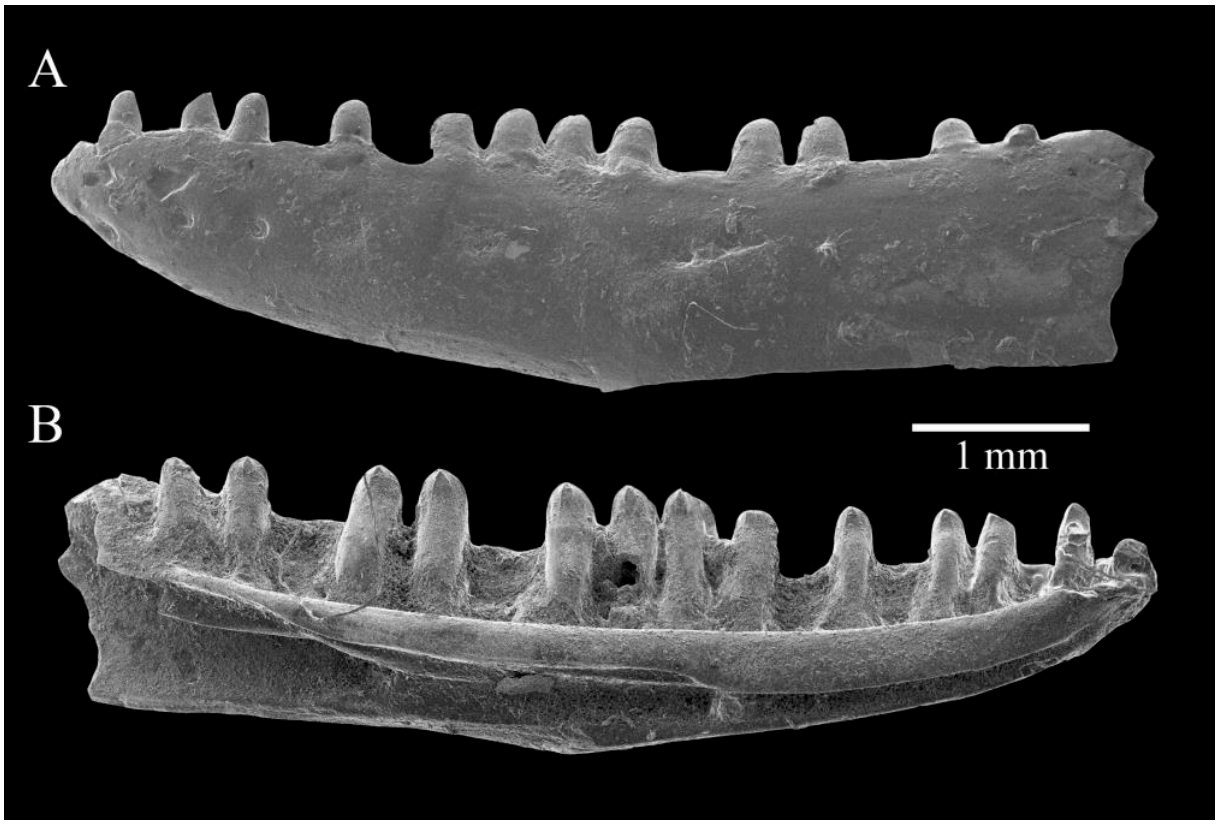


Figure 37. *Paramacellodus marocensis* Richter, 1994, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. MCM 116 (holotype), dentaire gauche. **A.** Vue labiale. **B.** Vue linguale.

Discussion : La présence de *Paramacellodus marocensis* dans le synclinal d'Anoual est particulièrement importante : il s'agit en effet de la première occurrence non ambigüe des Paramacellodidae sur le continent africain, par ailleurs bien connus en Laurasie (Broschinski & Sigogneau-Russell, 1996) et notamment au Royaume-Uni où ils sont représentés par plusieurs genres et espèces (*Paramacellodus oweni, Becklesius hoffstetteri, Saurillodon obtusus, Saurillus marmorensis, Saurillus robustidens* ; Evans, 1998 ; Evans & Searle, 2002). Il s'agit également de l'une des rares occurrences de cette famille dans le Gondwana, avec celles du Kimméridgien de Tendaguru en Tanzanie (Paramacellodidae gen. et sp. indet., Broschinski, 1999) et du Valanginien de la Formation Quiricó au Brésil (*Neokotus sanfranciscanus*, Bittencourt *et al.*, 2020). La présence de cette famille à diverses périodes et dans divers endroits dans le Gondwana indique une répartition plus étendue que ce l'on pensait auparavant et suggère une distribution cosmopolite dès la transition Jurassique – Crétacé. Les Paramacellodidae seraient alors la première famille de squamates à avoir une telle distribution globale (Bittencourt *et al.*, 2020).

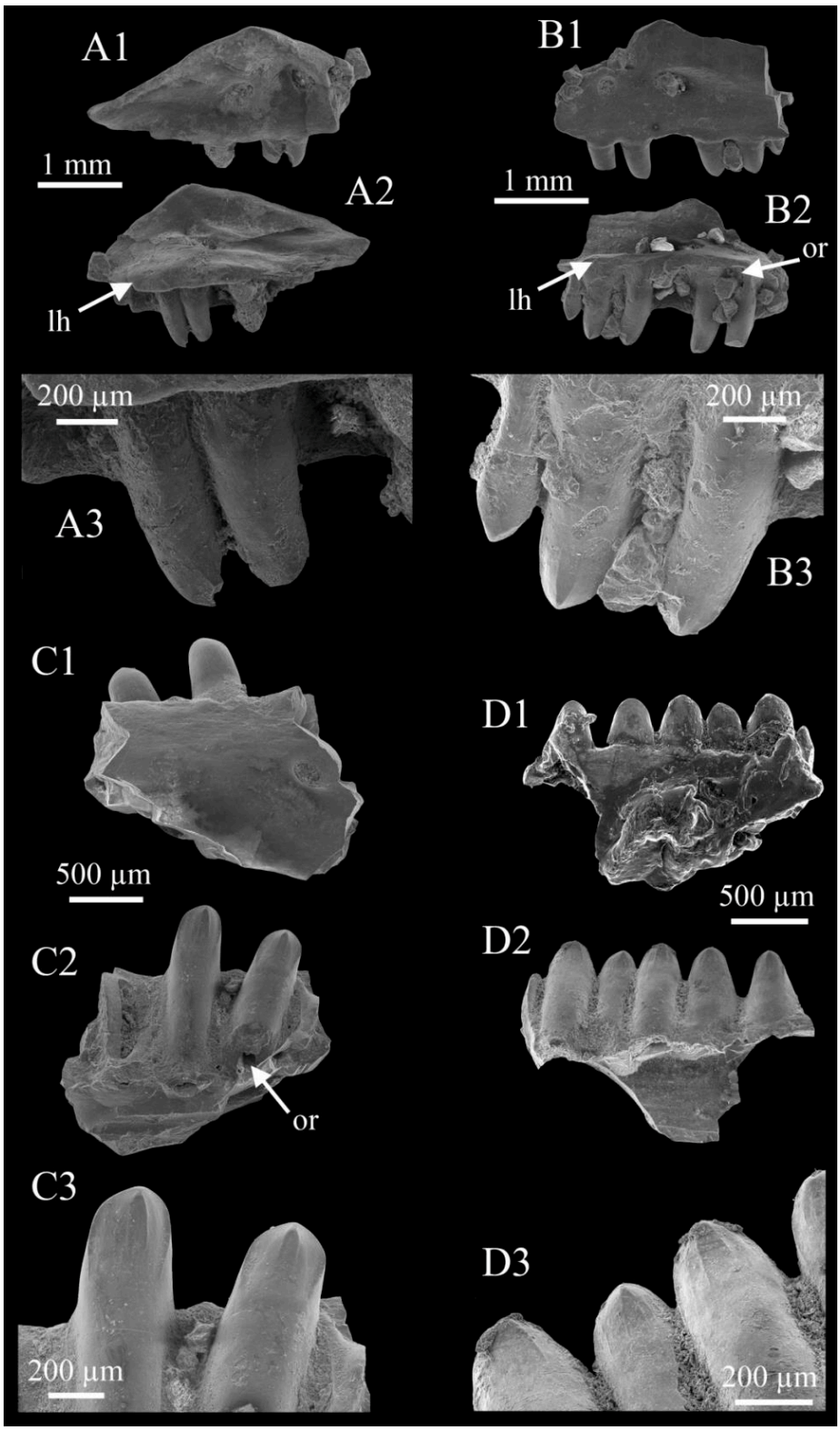


Figure 38. *Paramacellodus marocensis* Richter, 1994, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. **A, B.** Maxillaires droit (A : MCM 692) et gauche (B : KM-A1-7). **C, D.** Dentaires gauche (C : MCM 693) et droit (D : KM-B'-19). Vues labiale (1), linguale (2) et détail des dents en vue linguale (3). lh = *lamina horizontalis* ; or = orifice de résorption.

Scincomorpha gen. et sp. indet.

Figs. 39 – 41

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH. Guelb el Ahmar, locus GEA2.

Matériel rapporté : Kar Metlili – MCM 693, dentaire (**Fig. 39**) ; MCM 144, ostéoderme dorsal (**Fig. 40**). Guelb el Ahmar – GEA2-26, GEA2-28, deux fragments de mâchoires (**Fig. 41**).

Description : Parmi les restes de squamates de KM, un dentaire droit de squamate (MCM 694 ; **Fig. 39**), long de 3,6 mm et portant 15 positions dentaires dont 10 dents pleurodontes a été découvert. Il présente des dents cylindriques (**Fig. 39A, B**) ayant une légère concavité linguale au niveau de l'apex, donnant à celui-ci une forme de feuille ou de cuillère, ce qui rappelle les scincomorphes (**Fig. 39B, C**). Les apex des dents étant très usés, voire cassés, la présence de crêtes sur leur face linguale ne peut être certifiée ; toutefois, là où l'apex est le mieux préservé, il semble que les dents aient porté au moins deux crêtes marquées en face linguale (**Fig. 39C**). Les carènes mésiale et distale semblent également avoir été marquées (**Fig. 39C**). Les dents sont légèrement pivotées par rapport à l'axe longitudinal du dentaire (**Fig. 39B**). Des orifices de résorption de grande taille sont présents à la base des dents, en face linguale (**Fig. 39B**). On distingue 4 foramens mentonniers en face labiale du dentaire (**Fig. 39A**).

On trouve également à KM un fragment postérieur d'ostéoderme dorsal (MCM 144 ; **Fig. 40**) appartenant sans doute possible à un squamate. Sa face externe porte de nombreux foramens ainsi qu'une quille asymétrique marquée, qui indique qu'il s'agit d'un ostéoderme dorsal (les scincomorphes possédant également des ostéodermes ventraux ; Evans & Chure, 1998) et dont l'extrémité forme une indentation sur la marge caudale (**Fig. 40A**). Sa face interne est lisse, légèrement concave en son centre et présente de petites perforations (**Fig. 40B**).

À GEA, Haddoumi *et al*. (2016) ont signalé la présence d'un fragment de mâchoire (GEA2-26, 1,7 mm de long ; **Fig. 41A**) portant deux dents complètes et deux autres cassées. Ces dents sont pleurodontes, allongées et cylindriques (**Fig. 41A1**), légèrement concaves lingualement au niveau de l'apex, lequel est clairement délimité antérieurement et postérieurement par la *crista mesialis* et la *crista distalis* (**Fig. 41A2**). Deux crêtes proéminentes sont observables sur l'apex de l'une des dents, en vue linguale ; ces crêtes sont moins saillantes sur la dent voisine (**Fig. 41A2**). L'apex est formé d'une seule cuspide, il n'y a pas de *cuspis labialis* et de *cuspis lingualis* distinctes. Le plateau sub- ou supradentaire n'est pas préservé, il n'est donc pas possible de discuter de la présence ou non d'un *sulcus dentalis*. Aucun orifice de résorption n'est visible. Le

spécimen GEA2-28 (1,9 mm de long ; **Fig. 41B**), qui porte une dent complète et deux dents cassées, est également endommagé, mais il semble qu'il y ait eu un *sulcus dentalis*. Les dents sont là aussi pleurodontes et cylindriques, mais plus robustes et plus allongées que celles de GEA2-26. Elles sont légèrement compressées antéropostérieurement. L'apex de la face linguale de l'unique dent préservée montre également deux crêtes marquées, plus proches l'une de l'autre toutefois que ce que l'on observe chez GEA2-26 ou MCM 694.

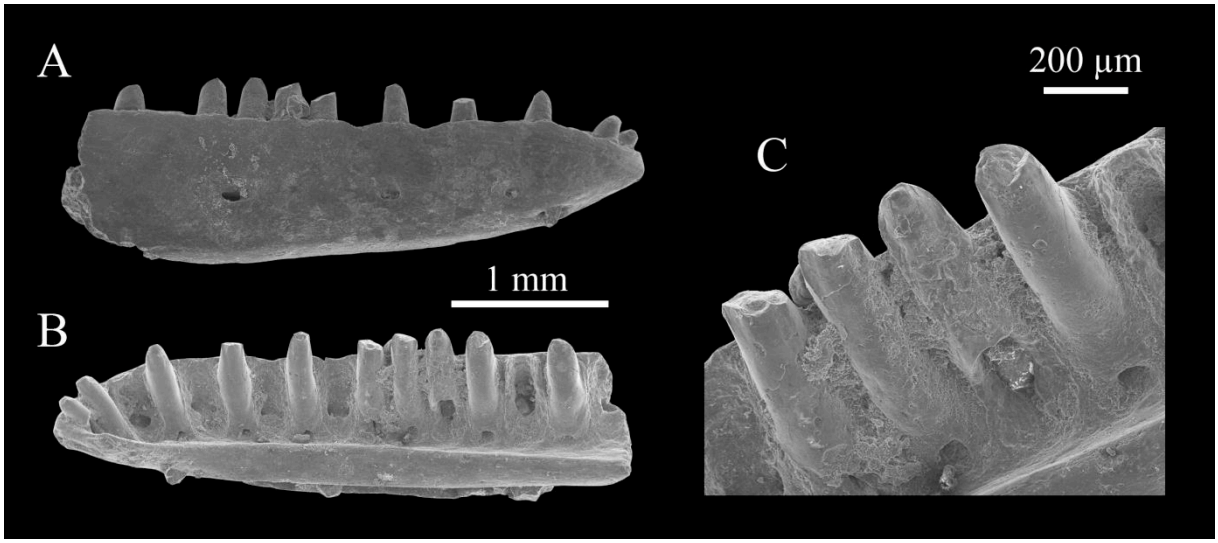


Figure 39. Scincomorpha gen. et sp. indet., Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. MCM 694, Dentaire droit. **A.** Vue labiale. **B.** Vue linguale. **C.** Détail des dents en vue linguale.

Discussion : La forme générale des dents de ces trois spécimens (robustesse, concavité linguale de l'apex, présence de crêtes sur la face linguale de l'apex) rappelle fortement les scincomorphes (Broschinski & Sigogneau-Russell, 1996 ; Evans & Searle, 2002 ; Kosma, 2004). Certaines caractéristiques rapprochent le spécimen de KM (MCM 694) de l'espèce *Paramacellodus marocensis* décrite plus haut : grand nombre de dents, dents légèrement pivotées par rapport à l'axe antéro-postérieur du dentaire, larges orifices de résorption, absence, transition douce et continue entre les carènes mésiale ou distale et les flancs correspondants. Toutefois, chez *P. marocensis*, on compte au moins 7 foramens mentonniers en face labiale du dentaire (Broschinski & Sigogneau-Russell, 1996), ce qui n'est pas le cas ici, où l'on distingue 4 foramens seulement. L'on pourrait supposer que cette différence est due à l'incomplétude de du spécimen de KM, mais Broschinski & Sigogneau-Russell (1996) ont indiqué la présence de 18 à 19 dents sur un dentaire, on peut donc légitimement penser que le spécimen de KM est presque complet. De plus, l'holotype de *P. marocensis* compte déjà 6 foramens entre l'extrémité du dentaire et la 15ème position dentaire. Nous ne pouvons donc rattacher avec certitude ce spécimen à l'espèce *P.*

marocensis et préférons, pour l'instant, une identification comme Scincomorpha gen. et sp. indet. D'autre part, l'attribution du spécimen GEA2-26 aux scincomorphes ne fait aucun doute, mais la présence d'une seule cuspide apicale serait alors un trait particulier (Haddoumi *et al.*, 2016). L'attribution du spécimen GEA2-28 aux scincomorphes avait été considérée comme incertaine et il avait été identifié comme ?Scincomorpha gen. et sp. indet. (Haddoumi *et al.*, 2016) ; la présence de crêtes sur la face linguale légèrement concave de l'apex confirme son attribution aux scincomorphes. Bien que la différence de taille des dents de GEA2-26 et de GEA2-28 soit importante, on ne peut pas écarter qu'ils appartiennent à une même espèce, hypothèse la plus parcimonieuse que nous privilégions ici.

L'ostéoderme MCM 144 avait été attribué aux Paramacellodidae par Broschinski & Sigogneau-Russell (1996). Cet ostéoderme pourrait ainsi appartenir à *P. marocensis*, puisqu'il s'agit de la seule espèce de Paramacellodidae présente à Anoual. Il pourrait toutefois appartenir à un autre scincomorphe. Les auteurs notaient aussi que d'autres lézards du site auraient pu porter des ostéodermes ; *Tarratosaurus*, par exemple, présente de nombreux caractères plésiomorphes de scincomorphes, et il n'est pas exclu qu'il ait pu posséder de petits ostéodermes. Si Broschinski & Sigogneau-Russell (1996) ont identifié cet ostéoderme comme celui d'un Paramacellodidae, une autre identification taxonomique est possible, notamment chez les scincomorphes.

La monophylie des scincomorphes, groupe dominant parmi les squamates au Mésozoïque, fait débat, mais ils forment bien un clade dans l'analyse phylogénétique la plus intégrative (Gauthier *et al.*, 2012). Les plus anciennes occurrences fossiles de ce groupe proviennent du Bathonien de Grande-Bretagne (Evans, 2003) : les spécimens de GEA sont donc parmi les plus anciens représentants du groupe (Haddoumi *et al.*, 2016).

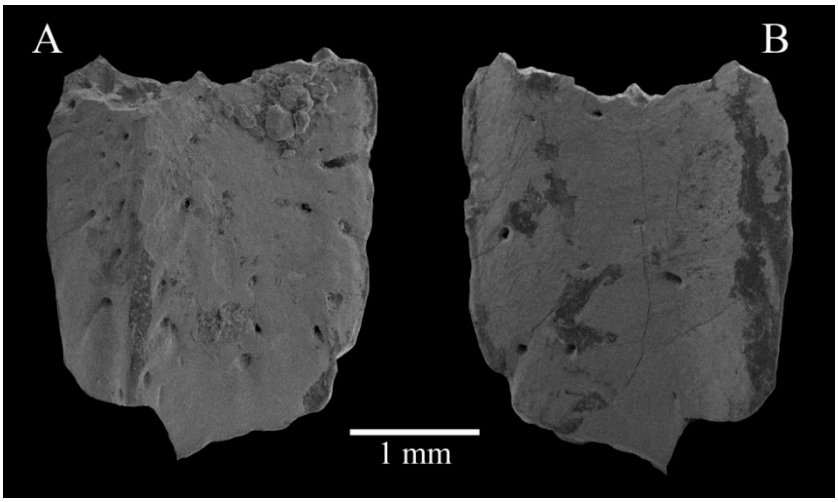


Figure 40. Scincomorpha gen. et sp. indet., Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. MCM 144, fragment d'ostéoderme, partie caudale. **A.** Vue externe. **B.** Vue interne.

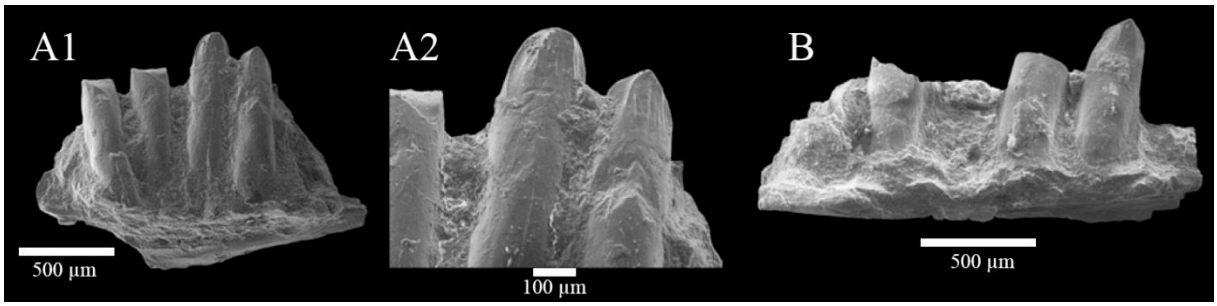


Figure 41. Scincomorpha gen. et sp. indet., Guelb el Ahmar (Oriental, Maroc), Bathonien. Fragments de mâchoires. **A.** GEA2-26, vue linguale (A1) et vue de détail des dents en vue linguale (A2). **B**. GEA2-28, vue linguale. D'après Haddoumi *et al.*, 2016.

Anguimorpha Fürbringer, 1900

Famille indéterminée

Genre cf. *Parviraptor* Evans, 1994

cf. *Parviraptor* sp.

Fig. 42

Provenance : Guelb el Ahmar, locus GEA2.

Matériel rapporté : 4 centra vertébraux (GEA2-30, GEA2-34, 35, 36 ; **Fig. 42A**) ; 1 vertèbre dorsale (MCM 695 ; **Fig. 42B**).

Description : Les centra de ce taxon ont été signalés par Haddoumi *et al*. (2016). Longs de 2 à 3 mm, ils sont procœles et leur face ventrale, aplatie, est grossièrement rectangulaire, sans trace d'une quille hémale et sans foramens (**Fig. 42A**). Les bords latéraux du centrum sont subparallèles et légèrement concaves. Les cotyles et condyles sont ovales et ne sont pas percés d'un canal notochordal. La section du condyle est plus petite que celle du centrum, et le rétrécissement de la limite postérieure du centrum est abrupt (**Fig. 42A**). On observe une ride marquée sur la face dorsale du centrum, sur le plancher du canal neural. La paradiapophyse gauche préservée sur le spécimen GEA2-30 (**Fig. 42A**) est étroite antéropostérieurement et allongée dorsoventralement (Haddoumi *et al.*, 2016).

On trouve également une vertèbre de ce type dans les anciennes collections de KM (MCM 695 ; **Fig. 42B**). Plus complète et longue de 2,6 mm, elle préserve une grande partie de son arc neural ainsi qu'une partie du pédicelle neural droit. Là encore, le centrum est procœle, la face

ventrale est aplatie et grossièrement rectangulaire, sans quille hémale et sans foramens (**Fig. 42B1**). Les bords latéraux du centrum présentent une concavité centrale, comme chez les spécimens de GEA, mais toutefois plus marquée (**Fig. 42B1**). Le cotyle comme le condyle sont subcirculaires et ne sont pas percés par les ouvertures du canal notochordal, complètement fermé (**Fig. 42B3-4**). Comme chez les spécimens de GEA, il y a une nette constriction de la limite postérieure du centrum, juste en avant du condyle, dont la section est donc nettement plus petite que celle de la partie postérieure du centrum (**Fig. 42B1**). On observe une ride sur la face dorsale du centrum, sur le plancher du canal neural. Les pré- et postzygapophyses sont plus longues que larges, s'évasent dans leur partie antérieure et présentent une gouttière d'articulation (**Fig. 42B2**). L'épine neurale est basse et peu développée (**Fig. 42B2**).

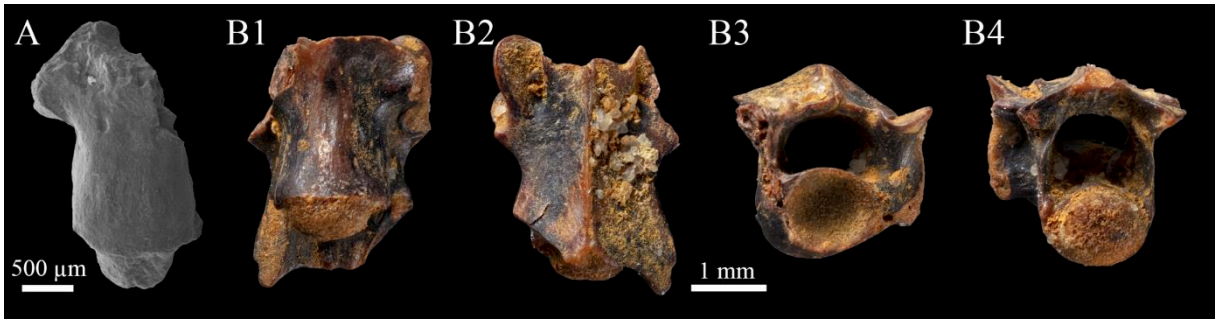


Figure 42. cf. *Parviraptor* sp. indet., Guelb el Ahmar (Oriental, Maroc), Bathonien, et Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. **A.** GEA2-30, vertèbre dorsale, en vue ventrale. **B.** MCM 695, vertèbre dorsale, en vue ventrale (1), dorsale (2), antérieure (3) et postérieure (4). (A : d'après Haddoumi *et al.*, 2016).

Discussion : Les bords latéraux subparallèles du centrum, la surface ventrale aplatie, le rétrécissement marqué et abrupt de l'extrémité postérieure du centrum, antérieurement au condyle, et la présence d'une ride marquée sur le plancher du canal neural forment une combinaison de caractères rappelant le genre *Parviraptor* (Evans, 1994, 1996). Cependant, les spécimens de GEA diffèrent des vertèbres de *Parviraptor* du Bathonien de Grande-Bretagne par l'absence de canal notochordal. Toutefois, il s'agit uniquement d'un caractère ontogénique, et le canal notochordal est aussi manquant chez des spécimens de *Parviraptor* du Jurassique supérieur de la Formation Morrison en Amérique du Nord (Evans, 1996). Les spécimens de GEA sont donc identifiés comme cf. *Parviraptor* sp. du fait de leur nature fragmentaire.

Parviraptor est connu dans le Bathonien de Grande-Bretagne (Evans & Waldman, 1996), le Jurassique supérieur du Portugal (Guimarota ; Broschinski, 2000) et des États-Unis (Evans, 1996) et le Berriasien (Purbeck Group) d'Angleterre (Evans, 1994). Sa présence (cf. *Parviraptor* sp.) a également été signalée dans l'Aptien – Albien de Sibérie occidentale (Skutschas, 2006).

Il faut noter que la position de *Parviraptor* au sein des squamates est débattue. S'il est considéré comme un anguimorphe par certains auteurs (Evans, 1994, 1996 ; Evans & Waldman, 1996 ; Broschinski, 2000 ; Evans & Wang, 2005 ; Evans *et al.*, 2007 ; Bolet & Evans, 2010 ; H. Zaher, comm. pers., Septembre 2019), certaines analyse phylogénétiques ont suggéré qu'il puisse être un proche parent des Gekkota (Conrad, 2008). D'autres le considèrent comme un représentant précoce des Mosasauria (Alifanov, 2019) voire comme un serpent (Caldwell *et al.*, 2015), ce qui en ferait le plus ancien serpent au monde. Alifanov (2019) justifie son attribution de *Parviraptor* aux Mosasauria par les dents acérées et la présence d'une articulation zygosphène-zygantrum sur les vertèbres, deux caractères qui selon lui caractérisent le groupe. Il semble cependant un peu rapide d'accepter une telle attribution sur la base de ces seuls caractères, ceux-ci étant présents chez d'autres squamates et le clade Mosasauria étant soutenu par beaucoup d'autres synapomorphies (Gauthier *et al.*, 2012). Nous écartons donc l'attribution de *Parviraptor* aux Mosasauria. Considérons à présent l'hypothèse d'une attribution aux serpents. Dans leur étude, Caldwell *et al*. (2015) expliquent que le spécimen original de *P. estesi* était une chimère composée de fossiles préservés sur deux blocs différents (NHMUK R48388, Durlston Bay, Swanage, Royaume-Uni et NHMUK R8551 provenant d'une strate légèrement plus jeune, Swanage, Royaume-Uni). Ils indiquent également le fait que les spécimens identifiés comme *Parviraptor* cf. *P. estesi* par Evans (1994) proviennent du Bathonien de Kirtlington, à plus de 150 km de Swanage et dans des roches plus vieilles d'environ 30 millions d'années que celles ayant livré le type et le bloc référé. Ils avancent que les vertèbres de Kirtlington, amphicœles et portant un canal notochordal ouvert, sont en fait des vertèbres de Gekkota et que ce type de vertèbres n'est présent ni sur le bloc type ni sur le bloc référé. Toutefois, comme nous l'avons dit plus haut, la présence ou non d'un canal notochordal ouvert n'est qu'un caractère ontogénique, et le canal notochordal est aussi manquant chez des spécimens de *Parviraptor* du Jurassique supérieur d'Amérique du Nord (Evans, 1996). La différence d'âge n'est donc pas un argument fiable, et le caractère de l'ouverture du canal notochordal seul n'est pas suffisant pour attribuer les vertèbres de Kirtlington à un autre taxon. Les vertèbres présentes sur le bloc référé NHMUK R8551 et celles de Kirtlington appartiennent selon nous à une même espèce, mais à des stades ontogéniques différents. Si nous considérons, comme le font d'ailleurs Caldwell *et al*. (2015), que les fossiles du bloc type NHMUK 48388 et du bloc référé NHMUK 8551 appartiennent à une même espèce, la même donc que celle de Kirtlington, alors l'attribution de *Parviraptor* aux serpents ne repose plus que sur les caractères du maxillaire présent sur le bloc type. Or il a été démontré que serpents et anguimorphes partageaient de nombreuses similitudes, notamment au niveau de la dentition et des mâchoires, et étaient phylogénétiquement proches (Forstner *et al.*,

1995 ; Scanlon & Lee, 2002 ; Lee, 2009). D'autre part, le maxillaire type de *Parviraptor*, s'il présente des similitudes avec ceux des serpents, comme l'ont souligné Caldwell *et al*. (2015), est également morphologiquement proche de celui d'autres anguimorphes dont l'affinité n'a pas été mise en doute à ce jour, notamment *Dorsetisaurus* (Hoffstetter, 1967), présent lui aussi dans le Jurassique supérieur du Portugal (Broschinski, 2000) et de la Formation Morrison aux États-Unis (Prothero & Estes, 1980) et dans le Crétacé inférieur du Purbeck Group en Angleterre (Hoffstetter, 1967). Nous préférons donc suivre l'identification originelle et considérer *Parviraptor* comme un « lézard » anguimorphe.

Anguimorpha gen. et sp. indet.

Fig. 43

Provenance : Guelb el Ahmar, locus GEA3.

Matériel rapporté : 4 vertèbres dorsales (GEA3-14, GEA3-15, GEA3-16, GEA3-17 ; **Fig. 43A-D**) ; 2 vertèbres caudales (GEA3-18, GEA3-19 ; **Fig. 43E, F**).

Description : Le site de GEA a livré six vertèbres de petite taille (1 à 2 mm de long) et de construction robuste, procœles pour quatre d'entre elles et amphicœles pour les deux autres : les quatre vertèbres procœles pourraient correspondre à des vertèbres dorsales (**Fig. 43A-D**), les deux vertèbres amphicœles à des vertèbres caudales (**Fig. 43E, F**). Toutes sont caractérisées par un large cotyle antérieur percé en son centre par un canal notochordal (**Fig. 43A1, B1, C1, D1, E1, F1**). Le centrum porte une ride longitudinale centrale marquée et pincée en son milieu (**Fig. 43A2, B2, C2, D2, E2, F2**). Pour les vertèbres procœles, le condyle postérieur est lui aussi percé d'un trou central, marquant la position originelle de la notochorde (**Fig. 43A5, B5, C5, D5**). Cette ouverture du canal notochordal est également présente sur le cotyle postérieur des vertèbres amphicœles (**Fig. 43E5, F5**). Chez certains spécimens procœles, l'ouverture est très large et la vertèbre semble presque amphicœle (**Fig. 43A5**) ; chez d'autres, l'ouverture est plus réduite et le condyle postérieur plus développé (**Fig. 43B5, C5, D5**). Le centrum est large, presque rectangulaire. La constriction précédant le condyle est nette et marquée (**Fig. 43B2, B4, C2, C4, D2, D4**). L'arc neural est large et porte des pré- et postzygapophyses évasées ainsi un système zygosphène/zygantrum rudimentaire (**Fig. 43A3, B3, C3, D3, E3, F3**). Les prézygapophyses sont renforcées sur les bords latéraux, formant une gouttière d'articulation dans laquelle venaient

s'insérer les postzygapophyses de la vertèbre précédente, et non réellement une surface d'articulation (**Fig. 43A3, B3, C3, D3, E3, F3**). L'épine neurale est basse et peu développée. L'une des deux vertèbres caudales (GEA3-19 ; **Fig. 43F**) porte encore une partie de ses processus transverses.

Discussion : La différence de taille de l'ouverture postérieure du canal notochordal, sur les vertèbres dorsales, indique différents stades ontogéniques illustrant le développement de la procœlie chez les lézards (Winchester & Bellairs, 1977) : les spécimens dont l'ouverture du canal est la plus large sont les plus jeunes. Avec le temps, une lèvre osseuse se développe à partir des extrémités antéroventrale et postéroventrale du centrum, menant à la formation du condyle postérieur et à la réduction de l'ouverture du canal notochordal. Cependant, le fait que tous les spécimens, y compris ceux dont le condyle est complètement développé, présentent encore cette ouverture indique que le canal notochordal se fermait tardivement dans le développement chez cette espèce, ou bien qu'il s'agissait d'une espèce néoténique. En effet, le canal notochordal est habituellement fermé et n'est plus marqué que par un creux sur le condyle postérieur chez les squamates adultes. Par leur construction robuste, leur morphologie générale (largeur du canal neural, forme évasée des zygapophyses) et surtout la fermeture tardive du canal notochordal, ces vertèbres rappellent ce que l'on observe chez l'anguimorphe *Parviraptor* (Evans, 1994, 1996 ; H. Zaher, comm. pers., Septembre 2019). Néanmoins, certains caractères, notamment la présence d'une ride longitudinale subcentrale, ne sont pas présents chez *Parviraptor*, et d'autres caractères observables chez *Parviraptor* (surface ventrale du centrum aplatie, ride marquée sur le plancher du canal neural) ne le sont pas sur ces spécimens de GEA. C'est pourquoi, dans l'attente de nouveau matériel susceptible d'apporter de nouvelles informations, nous identifions ces spécimens comme Anguimorpha gen. et sp. indet.

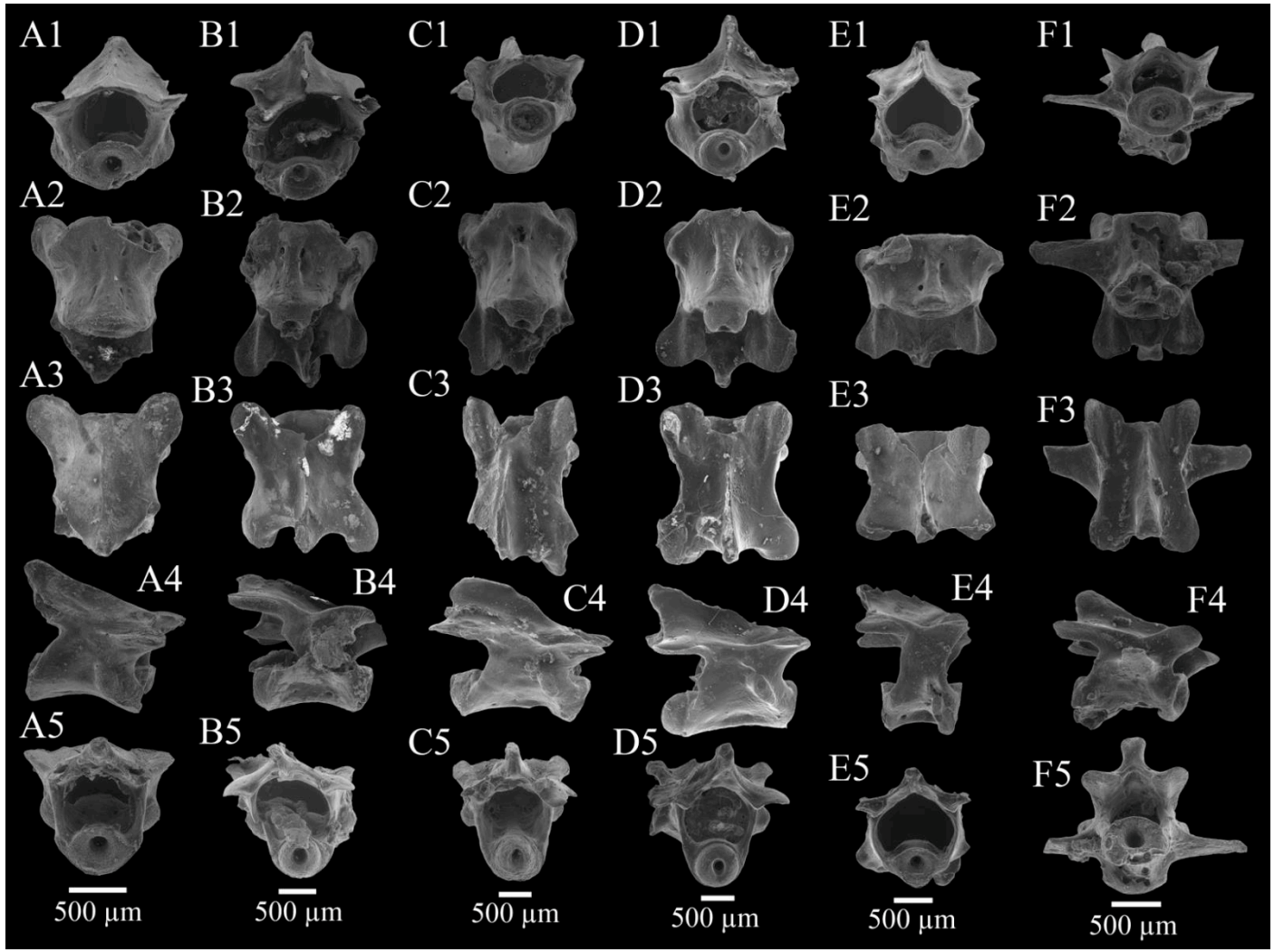


Figure 43. Anguimorpha gen. et sp. indet., Guelb el Ahmar (Oriental, Maroc), Bathonien. **A – D.** Vertèbres dorsales (A : GEA3-14 ; B : GEA3-15 ; C : GEA3-16 ; D : GEA3-17). **E, F.** vertèbres caudales (E : GEA3-18 ; F : GEA3-19). Vues antérieure (1), ventrale (2), dorsale (3), latérale droite (4) et postérieure (5).

Squamata *incertae sedis*

Famille indéterminée

Genre *Tarratosaurus* Broschinski & Sigogneau-Russell, 1996

Tarratosaurus anoualensis Broschinski & Sigogneau-Russell, 1996

Fig. 44

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH, KM-B'.

Holotype : MCM 140, dentaire gauche (**Fig. 44A**).

Matériel rapporté : 3 dentaires (MCM 141, MCM 142, KM-B'-20 ; **Fig. 44B**) ; 1 vertèbre (KM-A1-8 ; **Fig. 44C**).

Diagnose émendée : Squamate de petite taille se distinguant par les caractéristiques suivantes : (1) un nombre réduit (15-16) de dents pleurodontes sur le dentaire ; (2) des dents portant des stries sur la face linguale de leur couronne et avec des orifices de résorption de petite taille à leur base ; (3) les 3 ou 4 premières dents sont inclinées antérieurement, les dents postérieures sont légèrement inclinées vers l'arrière, sans être toutefois recourbées ; (4) la partie antérieure du dentaire est épaissie par la fusion partielle de la *lamina horizontalis* et de la marge ventrale de l'os, formant presque un tube atteignant la 10^{e} position dentaire ; (5) la face labiale du dentaire porte une rangée oblique de 6 à 7 foramens mentonniers, s'orientant vers le bas dans la partie distale du dentaire ; (6) une carène mince mais marquée sous les 3 à 4 foramens mentonniers les plus distaux ; (7) le processus coronoïde et le *facies buccalis* sont large et haut, leur pente est forte ; (8) la latérale de la partie postérieure du dentaire porte une facette d'insertion plate mais marquée pour le muscle *adductor mandibulae externus superficialis* ; (9) l'*orificium canalis nervi alveolaris inferiori* est localisé très loin en arrière de la dernière dent, sous la forte pente du processus coronoïde ; (10) la partie la plus postérieure du processus coronoïde porte une facette pour l'os coronoïde sur sa marge interne ; (11) le *sulcus dentalis* est profond ; *Addendum M. Lasseron* – (12) la partie antérieure du dentaire est effilée.

Description : Dans les nouvelles collections de Ksar Metlili, un petit dentaire droit de squamate (5,57 mm de longueur ; **Fig. 44B**) se distingue des autres. Robuste, il porte un nombre réduit de dents pleurodontes : 7 sont préservées, 2 sont cassées et 4 alvéoles sont visibles. La partie

antérieure du dentaire est légèrement courbée vers l'intérieur. Elle est également plus effilée (**Fig. 44B1**) que ce qu'on peut trouver chez d'autres squamates contemporains et communs, comme les Paramacellodidae, dont l'extrémité antérieure du dentaire a une forme plus arrondie. Les carènes mésiale et distale (*crista mesialis* et *crista distalis*) sont très marquées sur la face linguale des couronnes des dents (**Fig. 44B2-3**). Les dents sont relativement basses. Certaines caractéristiques sont particulièrement notables : si leur face labiale est lisse (**Fig. 44B1**), les dents portent des crêtes sur la face linguale de l'apex (**Fig. 44B3**), très similaires à ce que l'on observe chez les scincomorphes ; cependant, on ne retrouve pas les deux crêtes principales bien marquées de *Paramacellodus*. Contrairement à celui-ci, les orifices de résorption à la base des dents sont de très petite taille (**Fig. 44B2**). Les quatre dents antérieures sont inclinées vers l'avant (**Fig. 44B2**). En face linguale, la *lamina horizontalis* (portant les dents) et la marge ventrale du dentaire sont presque fusionnées jusqu'à la 10^{e} position dentaire, épaississant la partie antérieure du dentaire (**Fig. 44B2**). En face labiale, on observe une rangée de six foramens mentonniers, dont les deux les plus postérieurs sont très espacés des quatre premiers, et qui s'oriente obliquement vers le bas dans la partie distale du dentaire. Les quatre foramens les plus antérieurs sont soulignés par une petite carène qui suit leur orientation (**Fig. 44B1**) La pente du processus coronoïde est marquée, le processus en lui-même est large et haut. L'*orificium canalis nervi alveolaris inferiori* est situé très loin en arrière de la dernière dent, juste sous l'inflexion de la pente du processus coronoïde (**Fig. 44B2**). La partie la plus postérieure de ce processus porte, sur sa marge interne, une facette destinée à recevoir l'os coronoïde (**Fig. 44B2**). Le sillon dentaire (*sulcus dentalis*), à la base des dents, est profond. Ces caractères sont diagnostiques d'une espèce déjà signalée dans les anciennes collections de KM, *Tarratosaurus anoualensis* (Broschinski & Sigogneau-Russell, 1996).

Une petite vertèbre (KM-A1-8) de 3,5 mm de long est provisoirement rapportée à *T. anoualensis*. En effet, elle se distingue nettement de toutes les autres vertèbres de squamates du synclinal d'Anoual par sa morphologie inhabituelle (**Fig. 44C**). Il s'agit d'une vertèbre procœle dont l'arc neural manque. Le centrum est très fin et allongé, avec une importante constriction dans sa partie centrale. Les parapophyses sont de petite taille. Ces caractéristiques font penser à ce que l'on peut observer chez les vertèbres dorsales des « lézards » apodes (J.-C. Rage, comm. pers., Mars 2017), notamment chez les genres actuels *Anguis* et *Ophisaurus* (Čerňanský *et al.*, 2019, figs. 17, 18).

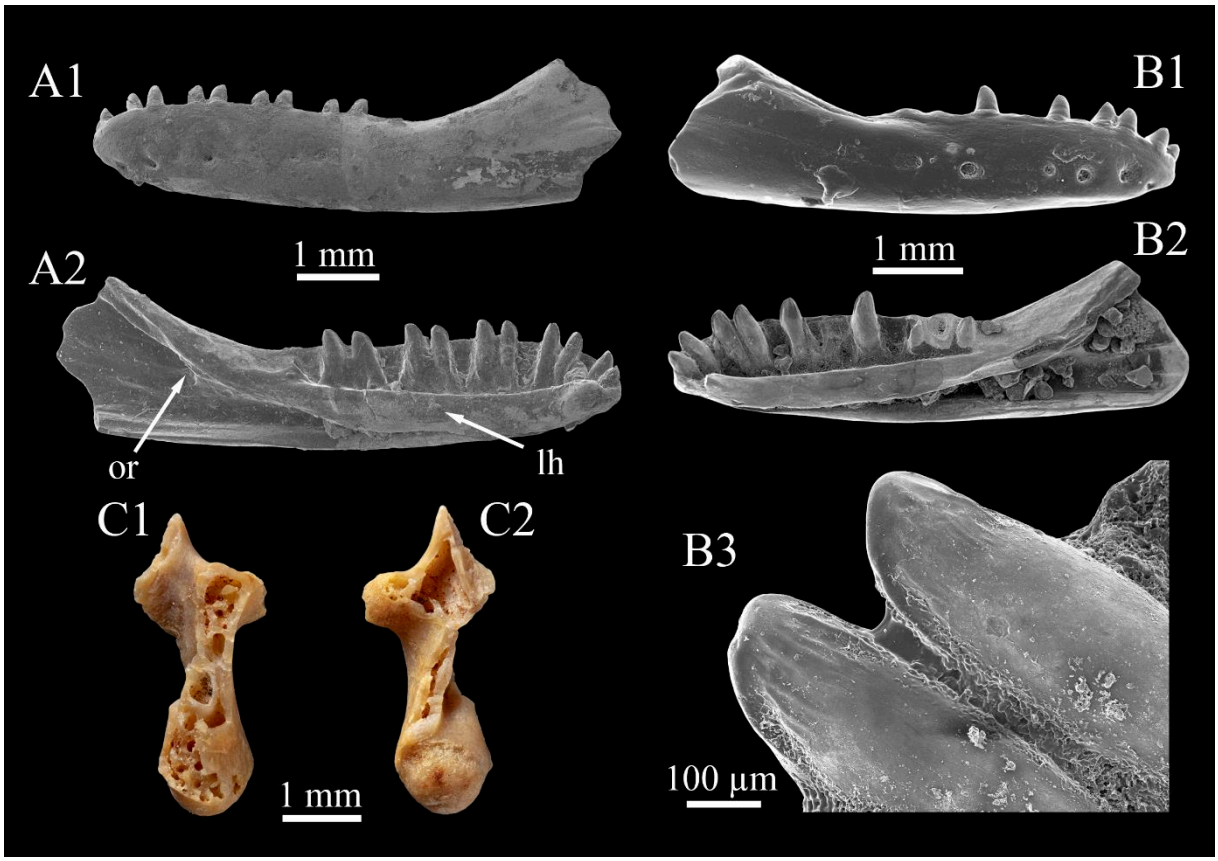


Figure 44. *Tarratosaurus anoualensis* Broschinski & Sigogneau-Russell, 1996, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. **A.** MCM 140 (holotype), dentaire gauche. **B.** KM-B'-20, dentaire droit. Vues labiale (1), linguale (2) et détail des dents en vue linguale (B3). **C.** KM-A1-8, vertèbre dorsale, en vues ventrale (1) et dorsale (2).

Discussion : Les caractères du dentaire de *T. anoualensis* sont très différents de ce qui est habituellement observé chez d'autres lézards « typiques » du Purbeckien, comme les Paramacellodidae. Broschinski & Sigogneau-Russell (1996) ont ainsi suggéré que cette espèce devait être plus spécialisée. Ces auteurs ont mené une comparaison avec les lézards actuels de taille similaire et avec une morphologie du dentaire comparable. Parmi eux, beaucoup sont des espèces apodes ou aux membres réduits, vermiformes ou serpentiformes et adaptées à un mode de vie fouisseur (Broschinski & Sigogneau-Russell, 1996). Comme *T. anoualensis*, ces espèces (Scincidae dont *Chalcides, Acontias* et *Typhlosaurus*, Dibamidae dont *Dibamus* et *Anelytropis*, etc.) ont une dentaire de petite taille, robuste, indiquant un crâne compact et également de petite taille. Comme elles, les dents, elles aussi robustes et basses, sont en nombre réduit chez *T. anoualensis*. L'extrémité antérieure du dentaire de cette espèce est légèrement effilée, un caractère prononcé chez les lézards fouisseurs. Enfin, le processus coronoïde est large et haut, ce qui, associé à un dentaire de petite taille, est un marqueur ostéologique caractéristique des lézards

fouisseurs actuels. La ressemblance du dentaire de *Tarratosaurus* avec celui des Dibamidae est particulièrement notable, bien qu'ils présentent tout de même quelques différences (les dents sont plus petites par rapport à la hauteur du dentaire chez *Tarratosaurus*). D'autres caractéristiques de *Tarratosaurus* sont également compatibles avec un mode de vie fouisseur : ainsi, l'épaississement antérieur du dentaire par la fusion de la *lamina horizontalis* et de la marge ventrale de l'os, bien que présente également chez certaines espèces non fouisseuses, peut être vu comme un moyen de renforcer l'os, condition avantageuse pour une espèce fouisseuse apode utilisant son crâne pour creuser. Il est donc très probable que *T. anoualensis* soit une espèce de squamate fouisseuse et apode (morphologiquement ou fonctionnellement). Si tel est bien le cas, alors sa présence dans la faune de KM est un important enrichissement de notre vision de celle-ci, les vertébrés fouisseurs étant relativement rares dans le registre fossile avant le Crétacé supérieur (Broschinski & Sigogneau-Russell, 1996). La question de sa position systématique est rendue complexe du fait de la mosaïque de caractères plésiomorphes de scincomorphes et d'importantes adaptations au mode de vie fouisseur qu'il présente.

Le rattachement de la vertèbre KM-A1-8 (**Fig.**) à l'espèce *T. anoualensis* se justifie par ses caractéristiques de « lézard » apode, proches de ce que l'on peut observer chez des espèces actuelles (Čerňanský *et al.*, 2019). En effet, il semble peu probable qu'il y ait eu deux espèces de « lézards » apodes à KM. Enfin, les proportions de cette vertèbre semblent cohérentes avec celles des dentaires de *Tarratosaurus*.

Squamata gen. et sp. indet.

Fig. 45

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH, KM-A1, KM-A2, KM-B', KM-D1, KM-D2. Guelb el Ahmar, locus GEA1, GEA2, GEA3.

Matériel rapporté : 17 vertèbres dorsales (MCM 696, 697, KM-B'-28, KM-D1-5, KM-D1-26, KM-D2-27, GEA1 non numérotée ; GEA2-25 ; **Fig. 45A-C**) ; 1 frontal (MCM 698 ; **Fig. 45D**) ; 2 fragments de dentaires (KM-A2-6, KM-B'-29) ; 2 dents (KM-B'-90, KM-B'-92 ; **Fig. 45E, F**) ; 1 maxillaire (GEA2-24 ; **Fig. 45G**) ; 1 fémur (GEA2-27).

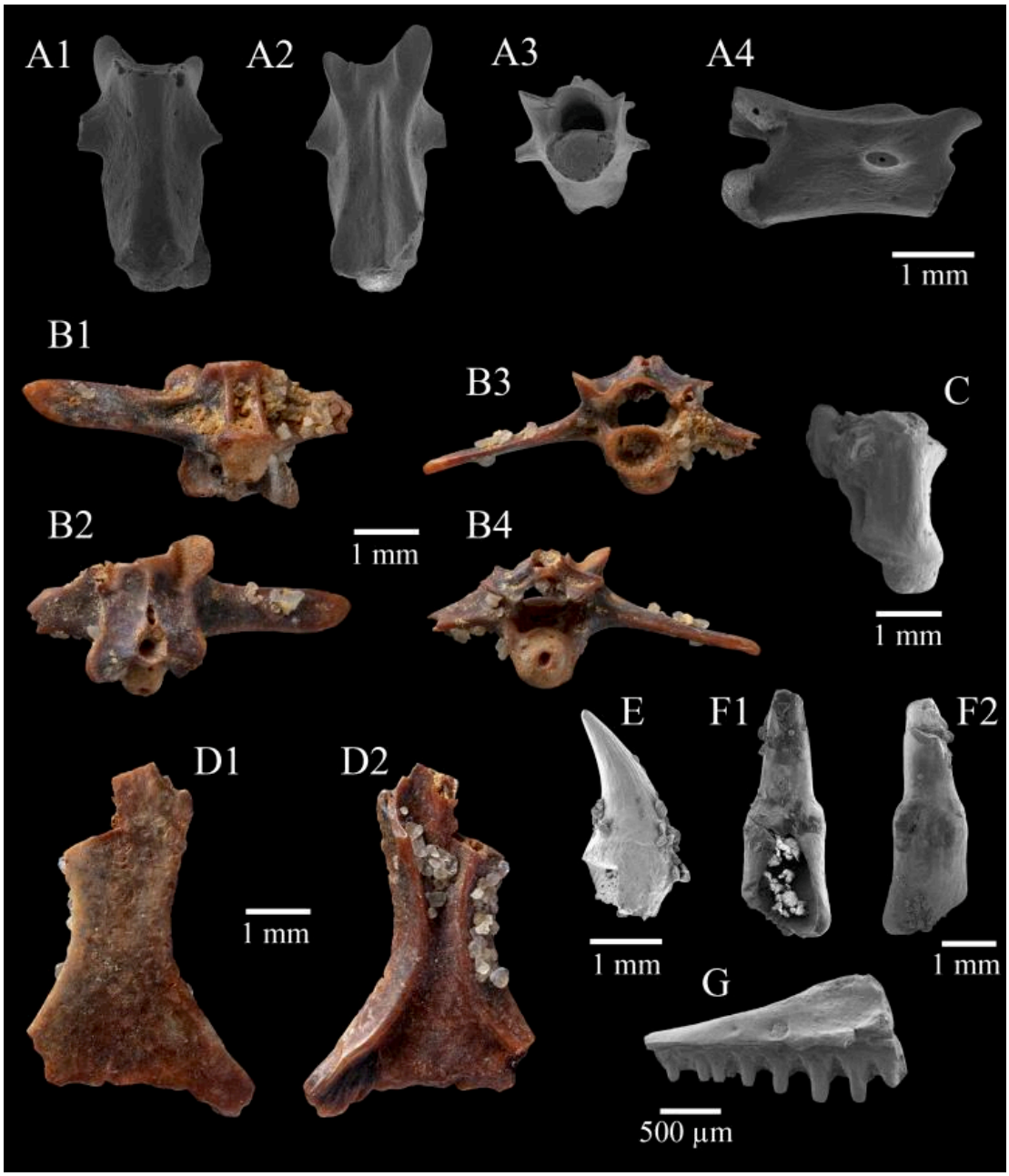


Figure 45. Squamata gen. et sp. indet. de Guelb el Ahmar (Bathonien) et de Ksar Metlili (Tithonien –Berriasien), synclinal d'Anoual (Oriental, Maroc). **A – C.** Vertèbres dorsales (?) (A : MCM 696 ; B : MCM 697 ; C : GEA2-25), en vues ventrale (1), dorsale (2), antérieure (3), latérale droite (A4), postérieure (B4) et ventrolatérale (C). **D.** MCM 698, frontal, en vues dorsale (1) et ventrale (2). **E, F.** Dents isolées (F : KM-B'-90 ; G : KM-B'-92), en vue latérale (F), linguale (1) et labiale (2). **G.** GEA2-24, maxillaire gauche, en vue linguale. (C, G : d'après Haddoumi *et al.*, 2016).

Description : Un certain nombre de restes de squamates ont été isolés à GEA et à KM, dans presque tous les locus, à l'exception des locus KM-C, GEA6 et GEA7. Parmi eux, on trouve un certain nombre de vertèbres procœles de différentes morphologies (**Fig. 45B-D**). Certaines sont plus longues que larges, avec une face ventrale lisse, mais moins aplatie que chez les anguimorphes (**Fig. 45B1**). Les pré- et postzygapophyses, évasées, présentent, comme chez les

anguimorphes, un sillon formant une gouttière d'articulation plutôt qu'une véritable facette (**Fig. 45B2**). Le canal neural est relativement peu développé et l'épine neurale est très basse et déportée vers l'avant (**Fig. 45B3-4**). Le canal notochordal est complètement fermé (**Fig. 45B3**), le cotyle et le condyle sont ovoïdes (**Fig. 45B3**) et il y a une nette constriction du corps vertébral juste en avant du condyle (**Fig. 45B1**). D'autres vertèbres (**Fig. 45C**), elles aussi procœles, sont approximativement aussi longues que larges, plus trapues que la morphologie précédente, et portent, quand ils sont préservés, de longs processus transverses subperpendiculaires à l'axe antéropostérieur. La face ventrale du centrum est marquée par deux rides subparallèles, séparant un sillon central profond (**Fig. 45C1**). Comme précédemment, les pré-et postzygapophyses présentent une gouttière (**Fig. 45C2**). Le cotyle et le condyle sont subcirculaires (**Fig. 45C3-4**), le condyle est percé en son centre par l'ouverture du canal notochordal (**Fig. 45C4**). À GEA, on trouve une vertèbre procœle (GEA2-25 ; **Fig. 45D**) déjà signalée par Haddoumi *et al*. (2016) et dont sont préservés le centrum, une partie du pédicelle neural gauche et la prézygapophyse gauche. Elle est légèrement écrasée latéralement. Le centrum est étroit, avec une constriction centrale lui donnant une forme de sablier. Ventralement, la quille hémale est marquée. Le condyle est circulaire. La prézygapophyse est plus longue que large.

Les vertèbres mises à part, d'autres éléments squelettiques de squamates sont présents parmi les fossiles du synclinal d'Anoual. On trouve ainsi à KM un frontal (MCM 698 ; **Fig. 45E**) dont manquent la partie antérieure (et notamment le processus internasal) et la partie postérieure gauche. Si des processus antérolatéraux étaient présents, ceux-ci sont désormais manquants. Ce frontal est allongé, avec une longueur médiale d'environ 1,25 fois la largeur postérieure. La face dorsale présente une légère ornementation, peu marquée, de petites cupules d'érosion de forme variable (**Fig. 45E1**). En face ventrale, les crêtes ventrolatérales, convexes ventralement, sont larges : au centre de la marge orbitaire, elles couvrent ensemble les deux tiers de la surface de la face ventrale (**Fig. 45E2**). Postérieurement, la crête ventrolatérale préservée montre une indentation sur sa face médiale, destinée à recevoir un processus complémentaire du pariétal (**Fig. 45E2**). Deux dents isolées, KM-B'-90 (**Fig. 45F**) et KM-B'-92 (**Fig. 45G**), sont également rapportées à des squamates. La dent KM-B'-90 est pointue, recourbée vers l'arrière et sa couronne porte des stries convergeant vers l'apex sur approximativement les trois quarts supérieurs de sa hauteur, la base de la couronne étant dépourvue d'ornementation (**Fig. 45F**). La racine n'est que très partiellement préservée. La dent KM-B'-92 préserve elle une grande partie de sa racine ainsi qu'une couronne complète à l'exception de l'apex (**Fig. 45G**). La racine est creuse, large et aplatie latéralement (**Fig. 45G1**). Elle est séparée de la couronne par une constriction marquée. La couronne est cylindrique et allongée, légèrement recourbée (vers

l'intérieur ?). Elle porte des stries subparallèles dans les trois quarts supérieurs de sa hauteur, sa base est lisse et dépourvue d'ornementation (**Fig. 45G1**). Ses bords latéraux sont clairement délimités par deux carènes, la *crista medialis* et la *crista distalis*.

À GEA, on trouve un fragment postérieur de maxillaire gauche (GEA2-24 ; **Fig. 45H** ; Haddoumi *et al.*, 2016) comprenant la partie postérieure du processus préfrontal. Huit dents pleurodontes sont préservées ainsi que 5 locus. La dent la plus longue dépasse de la *pars dentalis* d'environ la moitié de sa longueur. La base des dents les plus antérieures est légèrement compressée antéropostérieurement. Aucun orifice de résorption n'est visible. Les apex des dents sont arrondis et ne portent ni carènes ni stries. Un fragment de fémur (GEA2-27 ; Haddoumi *et al.*, 2016) est aussi attribué à un squamate du fait de son trochanter saillant et perpendiculaire à la surface d'articulation.

À ce jour, il n'a pas été possible de rapprocher ces restes d'un ou plusieurs taxons, ils sont donc pour le moment identifiés comme Squamata gen. et sp. indet. Un examen plus approfondi sera nécessaire pour permettre une identification plus précise.

2.7. Choristodères

Les choristodères constituent un groupe de reptiles diapsides amphibies aux allures et au mode de vie semblables à ceux des crocodiliens actuels, et aux affinités téthysiennes et laurasiatiques marquées, jusqu'alors bien connu en Laurasie (Matsumoto *et al.*, 2013) mais inconnu dans le Gondwana. Essentiellement représentés par des centra de vertèbres (ainsi que par un unique dentaire), ils représentent 0,03% du total des éléments identifiés à GEA et 0,11% à KM. Cependant, malgré le manque de diversité des éléments retrouvés, ceux-ci sont suffisamment diagnostiques pour permettre, sans doute possible, l'identification du groupe dans le synclinal d'Anoual. Une attribution à un niveau taxonomique plus précis reste toutefois difficile, du fait de la nature fragmentaire des restes.

Archosauriformes von Huene, 1946

Choristodera Cope, 1876

Famille indéterminée

Choristodera gen. et sp. indet.

Figs. 46, 47

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH, KM-A1, KM-B', KM-D1, KM-D2. Guelb el Ahmar, locus GEA2, GEA6.

Matériel rapporté : Ksar Metlili – 14 vertèbres dorsales (MCM 699, KM-A1-19, KM-B'-49, KM-D2-23 ; **Fig. 46A, B**) ; 2 vertèbres caudales (MCM 700, KM-D1-18 ; **Fig. 46C, D**). Guelb el Ahmar – 1 dentaire (GEA2-31 ; **Fig.47**) ; 8 vertèbres dorsales (GEA2-23, GEA2-37, GEA2-39, GEA6-2 ; **Fig. 47B**) ; 1 vertèbre caudale (GEA2-38).

Description : Les deux sites du synclinal d'Anoual ont livré des vertèbres particulièrement robustes, d'une taille comprise entre 3 et 10 mm et dont très souvent seul le centrum est préservé (à une exception près). Plus longues que larges, elles sont amphicœles ou presque acœles (**Fig. 46A1, B1, C1, D1**), avec une suture neurocentrale ouverte (**Fig. 46A2, B2, D2, 47B**) et des bordures de cotyles épaisses (**Fig. 46A1, A3, B1, B3, C1, C3, D1, D3, 47B**). La suture neurocentrale traverse les synapophyses (**Fig. 46A2, B2, C2, D2, 47B**). On observe une ride longitudinale distincte, bordée par des sillons de même orientation sur le plancher du canal neural (**Fig. 46A2, B2, D2, 47B**). Une légère constriction leur donne une forme de sablier en vue ventrale (**Fig. 46A1, B1, C1, D1**). Certains des spécimens (MCM 700, KM-D1-18 ; **Fig. 46C, D**) présentent une gouttière sagittale sur leur face ventrale (comme le spécimen GEA2-38 précédemment signalé ; Haddoumi *et al.*, 2016 ; **Fig. 46C1, D1**), ce qui est typique des vertèbres caudales. Toutes ces caractéristiques rappellent les choristodères (Evans, 1991 ; Averianov *et al.*, 2006 ; Vullo *et al.*, 2014 ; Haddoumi *et al.*, 2016 ; Lasseron *et al.*, 2020), et en particulier celui du Bathonien d'Angleterre, rapporté au genre *Cteniogenys* (Evans, 1991 ; Evans & Milner, 1994 ; Haddoumi *et al.*, 2016). Toutefois, au vu de la nature fragmentaire des spécimens, une identification fiable au niveau du genre ou de l'espèce nécessiterait l'apport de nouveaux restes, autres que vertébraux notamment. Nous attribuons donc ces vertèbres au groupe des choristodères.

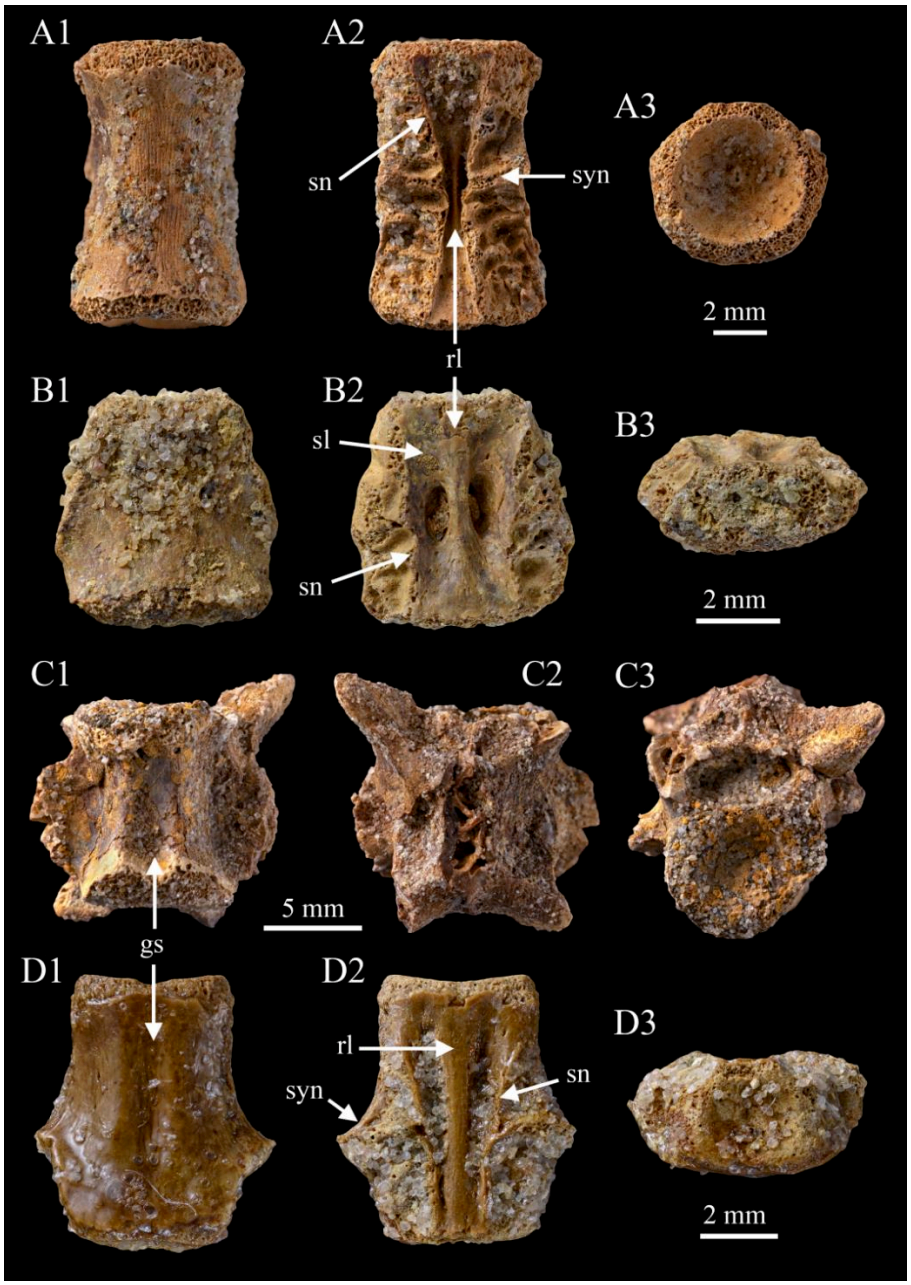


Figure 46. Choristodera gen. et sp. indet. de Ksar Metlili, (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. **A, B.** Vertèbres dorsales (A : MCM 699 ; B : KM-B'-49). **C, D.** Vertèbres caudales (C : MCM 700 ; D : KM-D1-18). Vues ventrales (1), dorsale (2), antérieure (A_3, C_3) et postérieure (B_3, D_3). gs = gouttière sagittale ; rl = ride longitudinale ; sl = sillon longitudinal ; sn = suture neurocentrale ; syn = synapophyse.

À l'exception des vertèbres, un dentaire a été signalé à GEA et décrit par Haddoumi *et al.* (2016) (**Fig. 47A**). De taille compatible avec les centra (1,9 mm), sa bordure ventrale est droite et les dents sont thécodontes. Seule la base d'une dent est préservée, et suggère des dents hautes et coniques. En face linguale, le plateau sous-dentaire (sensu Rage & Augé, 2010) est épais. Sa face médiale est plate et lisse, ce qui suggère que la partie préservée puisse être une partie de la facette d'articulation avec le splénial. L'état de préservation de la face labiale est médiocre mais permet

tout de même d'observer deux orifices arrondis et deux dépressions allongées et alignées horizontalement dans la moitié supérieure.

Discussion : Les choristodères sont connus du Jurassique moyen au Miocène inférieur (Matsumoto & Evans, 2010). *Cteniogenys*, dans le Bathonien supérieur de Kirtlington, en Grande-Bretagne (Evans, 1990 ; Evans *et al.*, 2006), était jusqu'à présent leur plus ancien représentant. Cependant, les spécimens de GEA datant du Bathonien inférieur, ils sont donc les plus anciens choristodères connus et pourraient donc signaler une origine gondwanienne ou pangéenne du groupe. De plus, si ces animaux sont bien connus en Laurasie (Matsumoto *et al.*, 2013), ils n'avaient jamais été signalés dans le Gondwana avant la découverte des spécimens du Jurassique moyen de GEA. Les spécimens de GEA (Haddoumi *et al.*, 2016) et de KM (Lasseron *et al.*, 2020) constituent la seule occurrence connue à ce jour de choristodères hors de la Laurasie. Il avait été dit précédemment (Lasseron *et al.*, 2020) qu'aucun choristodère n'avait été découvert dans les anciennes collections de KM, mais un examen approfondi de ces anciennes collections a finalement permis de mettre en évidence quelques spécimens de choristodères dans cette localité).

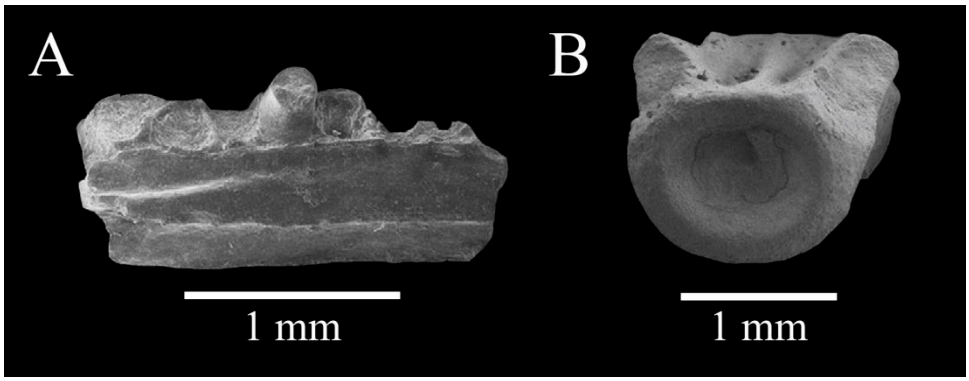


Figure 47. Choristodera gen. et sp. indet. de Guelb el Ahmar (Oriental, Maroc), Bathonien. **A.** GEA2-31, dentaire en vue linguale. **B.** GEA2-23, vertèbre dorsale en vue antérieure. D'après Haddoumi *et al.*, 2016.

2.8. Crocodyliformes

Les crocodyliformes font partie des groupes les mieux représentés dans les microrestes du synclinal d'Anoual après les actinoptérygiens : ils comptent pour 21,41% des éléments identifiés à GEA et pour 16,39% à KM. Au moins deux taxons de crocodyliformes ont été signalées dans les anciennes collections de KM (Sigogneau-Russell *et al.*, 1990, 1998), mais ils n'ont jamais été ni décrits, ni figurés, ni identifiés dans une publication. On retrouve ces deux taxons

(Atoposauridae, Crocodyliformes gen. et sp. indet.) et deux autres (cf. *Theriosuchus* sp., Teleosauridae gen. et sp. indet.) dans les nouvelles collections. Ces quatre taxons sont également présents à GEA, ainsi qu'une deuxième espèce distincte de Thalattosuchia sans doute non Teleosauridae (?Metriorhynchidae). On y trouve aussi bien des formes essentiellement, si ce n'est strictement terrestres (Atoposauridae, *Theriosuchus*), que d'autres strictement aquatiques (Thalattosuchia). Cependant, la proportion de crocodyliformes terrestres par rapport aux espèces aquatiques est écrasante, de l'ordre de 145 pour 1 à GEA et de l'ordre de 50 pour 1 à KM en faveur des espèces terrestres. Cela confirme le caractère continental et le cachet essentiellement terrestre des sites du synclinal d'Anoual. Dans ces sites, les restes de ces animaux consistent, pour la majorité, en dents isolées. On trouve également des ostéodermes, le plus souvent fragmentaires et dont il est difficile de tirer des informations taxonomiques.

Archosauria Cope, 1870

Pseudosuchia Zittel, 1890

Crocodyliformes Hay, 1930

Famille Atoposauridae Gervais, 1871

Genre cf. *Theriosuchus* Owen, 1879

cf. *Theriosuchus* sp.

Figs. 48, 49

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH, KM-A1, KM-A2, KM-B', KM-C, KM-D1, KM-D2. Guelb el Ahmar, locus GEA1, GEA2, GEA3, GEA6, GEA7.

Matériel rapporté : Guelb el Ahmar – plusieurs milliers de dents (**Fig. 48A-D**). Ksar Metlili – plusieurs milliers de dents (**Fig. 48E-J**) ; 2 prémaxillaires fusionnés (KM-B'-42 ; **Fig. 49**).

Description : Haddoumi *et al*. (2016) ont rapporté la présence à GEA de nombreuses dents de petits crocodyliformes, dont la couronne est préservée, mais pas la racine (**Fig. 48A-D**). On retrouve des dents identiques à KM (**Fig. 48E-J**). Certaines parmi elles, correspondant à des dents antérieures, ont une couronne haute lancéolée et légèrement recourbée vers l'arrière, avec des carènes mésiale et distale marquées (**Fig. 48A, B, E, H, I**). D'autres, plus postérieures, sont plus basses, en forme de feuille, avec une couronne comprimée labiolingualement et une concavité linguale, ainsi que deux couronnes dentelées, mésialement et distalement (**Fig. 48C, D, F, G, J**).

Toutes ces dents, de taille millimétrique, ont en commun une ornementation composée de fines rides longitudinales. Ces rides divergent vers les carènes, à l'exception des rides les plus centrales qui convergent vers l'apex. Sur les dents antérieures, l'ornementation est plus marquée et elle est présente sur les faces linguale et labiale. Plus la dent est postérieure, plus l'ornementation se réduit à seulement quelques rides apicales. Les dents les plus postérieures ne sont plus ornementées que sur la face linguale. De même, sur les dents les plus postérieures, les denticules des carènes sont plus marqués. Ces denticules ne sont pas réellement séparés du corps de la couronne, elles sont en fait les prolongations des rides de l'émail ; en cela, ces dents sont pseudozyphodontes, au sens de Prasad & Lapparent de Broin (2002).

À KM a été isolé un os remarquable de crocodyliforme. Il s'agit de deux prémaxillaires fusionnés, de petite taille (4,75 mm de long pour 3,5 mm de large ; **Fig. 49**). Relativement bien préservé, il présente encore le processus ascendant du prémaxillaire ainsi qu'une ornementation composée de petites cupules subcirculaires (**Fig. 49A, B**). Les dents sont manquantes, mais l'on distingue encore six alvéoles de dents thécodontes, trois sur chaque prémaxillaire, et la marge antérieure d'une septième sur le prémaxillaire droit, derrière les trois autres (**Fig. 49C**). Les alvéoles sont arrondies, bien séparées et de forme homogène. Le palais est lisse (**Fig. 49C**). La bordure ventrale des prémaxillaires est légèrement ondulée en vue latérale (**Fig. 49B**). Étant donnée la taille réduite du processus ascendant du prémaxillaire, on peut raisonnablement supposer que la division des narines externes était essentiellement du fait du processus antérieur du nasal.

Discussion : L'hétérodontie de ces dents découvertes est semblable à ce qui est connu chez le genre *Theriosuchus*, connu entre le Jurassique supérieur et le Crétacé supérieur (du moins jusqu'au Crétacé inférieur ; sa présence dans le Crétacé supérieur fait débat. Voir Tennant, Mannion & Upchurch, 2016b). Chez lui, les dents les plus postérieures présentent une condition pseudoziphodonte plus ou moins développée (Owen, 1879 ; Thies *et al.*, 1997 ; Schwarz & Salisbury, 2005 ; Schwarz-Wings *et al.*, 2009 ; Martin *et al.*, 2010 ; Lauprasert *et al.*, 2011 ; Martin *et al.*, 2014 ; Vullo *et al.*, 2014). Les morphotypes de dents décrits ici sont le plus souvent attribués à *Theriosuchus* sp., mais il reste possible que certaines appartiennent à d'autres Atoposauridae (Vullo *et al.*, 2014). C'est pourquoi nous suivons ici Haddoumi *et al.* (2016) et attribuons ces dents à cf. *Theriosuchus* sp. Quoi qu'il en soit, les occurrences de ces dents à GEA font partie des occurrences les plus précoces des Atoposauridae, avec celles du Bathonien de France et du Royaume-Uni, correspondant elles aussi à des dents isolées (Evans & Milner, 1994 ; Kriwet *et al.*, 1997 ; Evans *et al.*, 2006).

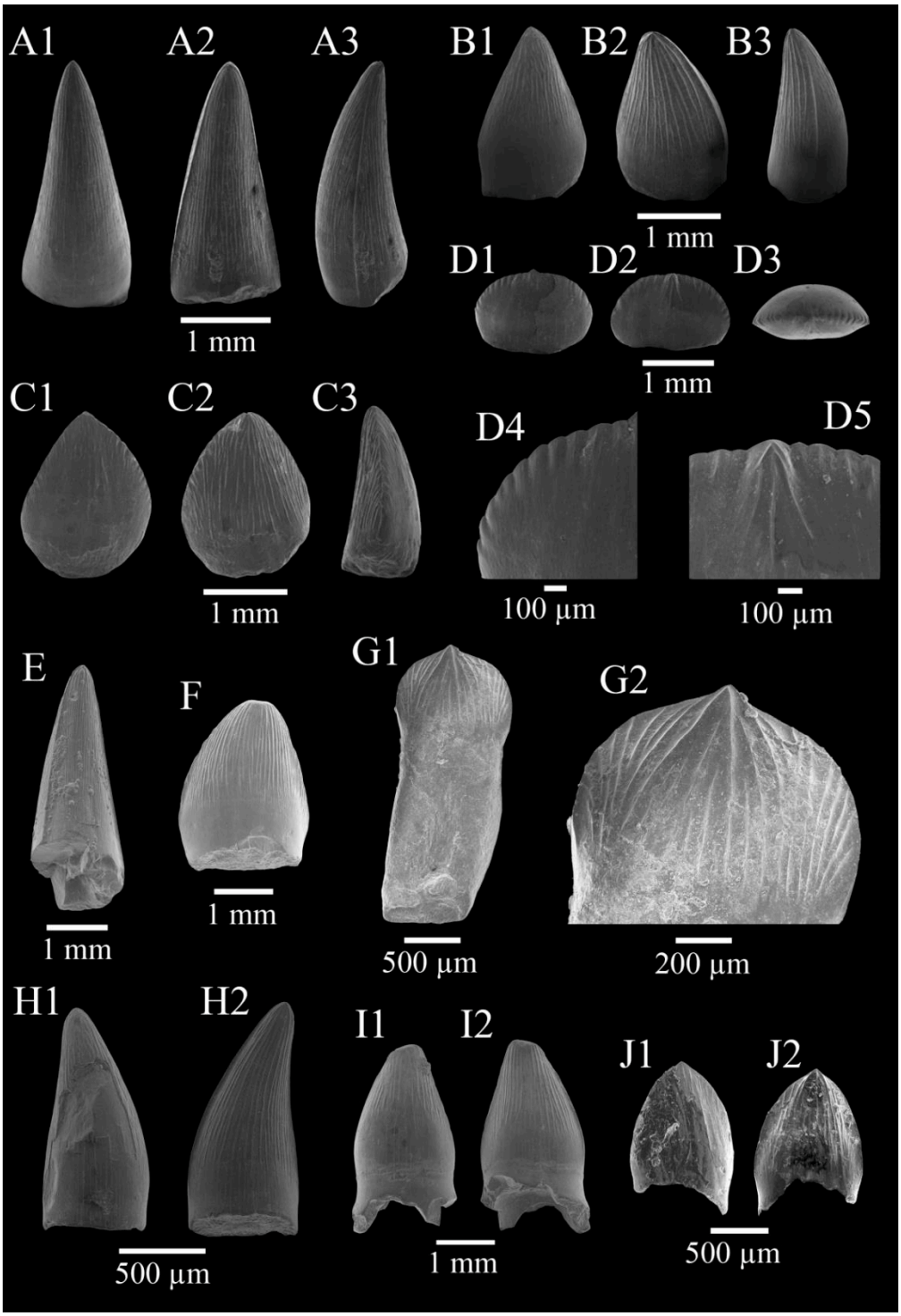


Figure 48. Crocodyliformes de Guelb el Ahmar (Bathonien) et de Ksar Metlili (Tithonien – Berriasien), synclinal d'Anoual (Oriental, Maroc). cf. *Theriosuchus* sp. **A, B.** Dents antérieures (A : GEA2-8 ; B : GEA2-9) en vues labiale (1), linguale (2) et latérale (3). **C, D.** Dents postérieures (C : GEA2-10 ; D : GEA2-11) en vues labiale (1), linguale (2), latérale (C_3), occlusale (D_3) et vues de détail labiale (D_4) et linguale (D_5). **E.** GEA3-20, dent antérieure en vue latérolinguale. **F, G.** Dents postérieures (F : GEA3-21 ; G : GEA7-4), en vue linguale (F, G_1) et détail de la vue linguale (G_2). **H, I.** Dents antérieures (H : MCM 701 ; I : KM-A1-34), en vues labiale (1) et linguale (2). **J.** KM-C-2, dent postérieure en vues labiale (1) et linguale (2). (A – D : d'après Haddoumi *et al.*, 2016 ; J : d'après Lasseron *et al.*, 2020).

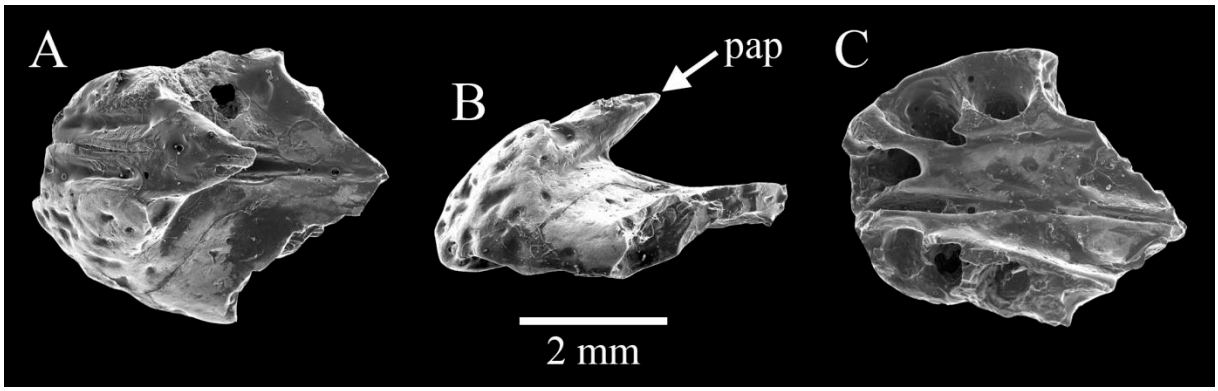


Figure 49. Crocodyliformes de Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. KM-B'-42, prémaxillaires fusionnés de cf. *Theriosuchus* sp.. **A.** Vue dorsale. **B.** Vue latérale gauche. **C.** Vue ventrale. pap = processus ascendant du prémaxillaire. D'après Lasseron *et al.*, 2020.

La plus grande partie de la séparation des narines externes due au processus antérieur du nasal est un caractère particulièrement notable chez *Theriosuchus*, avec les espèces *T. pusillus* et *T. grandinaris* (J. P. Tennant, comm. pers., Mai 2017), c'est pourquoi nous attribuons également ces prémaxillaires fusionnés à cf. *Theriosuchus* sp. (Tennant, Mannion & Upchurch, 2016b).

Theriosuchus est considéré comme un crocodyliforme strictement terrestre (Karl *et al.*, 2006 ; Martin *et al.*, 2010). Sa présence dans le synclinal d'Anoual est cohérente avec les données sédimentologiques indiquant un paléoenvironnement plutôt terrestre.

Il faut noter que si *Theriosuchus* est habituellement classé parmi les Atoposauridae (Young *et al.*, 2016), certains auteurs le considèrent comme un taxon polyphylétique incluant deux groupes de néosuchiens « avancés » qui n'appartiendraient pas aux Atoposauridae (Tennant, Mannion & Upchurch, 2016b). Pour ces auteurs, les Atoposauridae seraient alors un groupe plus restreint de petits crocodyliformes, comprenant les genres *Atoposaurus*, *Alligatorellus* et *Alligatorium* et qui se serait éteint à la limite Jurassique – Crétacé (Tennant, Mannion & Upchurch, 2016b ; Venczel & Codrea, 2019). Toutefois, la composition systématique du genre *Theriosuchus*, l'inclusion ou non de certaines dents isolées dans ce genre (notamment dans le Crétacé supérieur de Roumanie, rattachées à *Theriosuchus* par Martin *et al.*, 2010, mais placées dans un nouveau genre, *Sabresuchus*, par Tennant, Mannion & Upchurch, 2016b) et sa position phylogénétique sont en dehors du cadre de cette étude.

Atoposauridae gen. et sp. indet.

Fig. 50

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH, KM-A1, KM-A2, KM-B', KM-D1, KM-D2. Guelb el Ahmar, locus GEA1, GEA2, GEA3, GEA6, GEA7.

Matériel rapporté : Guelb el Ahmar – plusieurs dizaines de dents (**Fig. 50A, B**). Ksar Metlili – plusieurs dizaines de dents (**Fig. 50C**).

Description : A KM comme à GEA, on trouve des dents très semblables à celles décrites ci-dessus comme cf. *Theriosuchus* sp. Comme elles, elles présentent une couronne lancéolée (**Fig. 50A, C**) ou en forme de feuille (**Fig. 50B**), des carènes mésiale et distale marquées (**Fig. 50A, C2**), une ornementation faite de fines rides longitudinales sur les faces labiale et linguale (uniquement sur la face linguale pour les dents les plus postérieures), une fausse ziphodontie et une compression labiolinguale pour les dents postérieures. Leur ornementation est toutefois moins prononcée (ce qui ne semble pas être dû à l'usure, à l'exception peut-être de la dentGEA2-53), et les dents de GEA sont de plus grande taille.

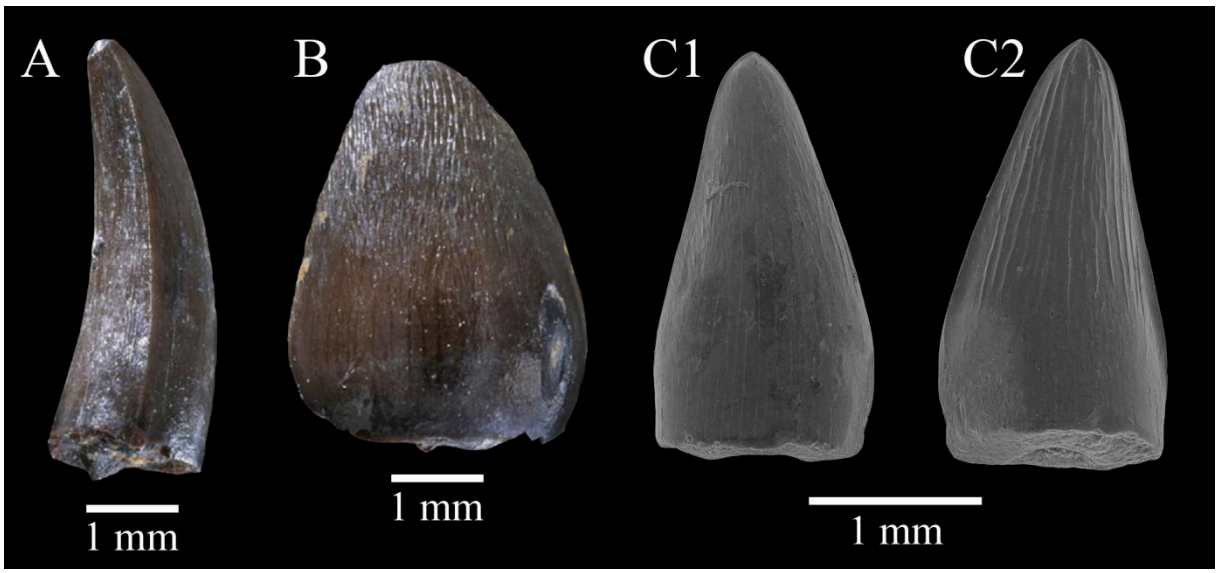


Figure 50. Crocodyliformes de Guelb el Ahmar (Bathonien) et de Ksar Metlili (Tithonien – Berriasien), synclinal d'Anoual (Oriental, Maroc). Atoposauridae gen. et sp. indet. **A.** GEA2-52, dent antérieure en vue latérale. **B.** GEA2-53, dent postérieure, en vue labiale. **C.** MCM 702, dent antérieure en vues labiale (1) et linguale (2). (A, B : d'après Haddoumi *et al.*, 2016).

Discussion : Bien qu'un rapprochement avec le genre *Theriosuchus* ne puisse être exclu, la différence d'accentuation de l'ornementation n'exclut pas non plus que ces dents puissent appartenir à une autre espèce d'Atoposauridae, comme l'ont déjà suggéré Haddoumi *et al.* (2016) à propos des spécimens de GEA. Nous conservons donc cette attribution pour ces spécimens.

Thalattosuchia Fraas, 1901

Teleosauridae Geoffroy Saint-Hilaire, 1831

Teleosauridae gen. et sp. indet.

Fig. 51

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH, KM-A1, KM-A2, KM-B', KM-C, KM-D2. Guelb el Ahmar, locus GEA2, GEA3, GEA6, GEA7.

Matériel rapporté : Ksar Metlili – 89 dents (rassemblées sous les numéros KM-A1-53, KM-A2-30, KM-B'-51, KM-B'-53, KM-C-8, KM-D2-29 ; **Fig. 51A**). Guelb el Ahmar – 15 dents (GEA2-54, GEA3-22, GEA6-3, GEA7-5, GEA7-6, GEA7-7 ; **Fig. 51B-D**).

Description : Parmi les microrestes de vertébrés livrés par les deux sites du synclinal d'Anoual, on trouve de petites dents coniques, de 2 à 8 mm de long, fines et allongées, légèrement recourbées vers l'arrière et ornementées de nombreuses et fines rides longitudinales, régulièrement espacées et convergeant vers l'apex (**Fig. 51**). Ces dents sont compressées labiolingualement. Les carènes sont peu marquées, voire absentes selon les spécimens. La section transverse de la couronne est circulaire. Le ratio entre le diamètre longitudinal de la base de la couronne et la hauteur de la couronne est inférieur ou égal à 3,5.

Discussion : Ces dents pourraient être prises pour des dents antérieures, caniniformes, d'Atoposauridae (voir ci-dessus), mais leur ornementation est plus marquée que chez les Atoposauridae, leurs carènes sont clairement moins prononcées, leur compression labiolinguale est moins forte et leur section transversale est subcirculaire, alors qu'elle est ovoïde chez les Atoposauridae (voir par exemple Schwarz-Wings *et al.*, 2009). Cette ornementation prononcée (Vignaud, 1997 ; Haddoumi *et al.*, 2016 ; Lasseron *et al.*, 2020) et ce ratio de 3,5 ou moins entre le diamètre longitudinal de la base de la couronne et sa hauteur (Vignaud, 1997 ; S. Jouve, comm. pers., Mai 2017) rappellent les Teleosauridae, un groupe de crocodyliformes strictement

aquatiques. Ces dents sont très semblables à celles de téléosauridés longirostres comme *Pelagosaurus*, *Teleosaurus* et *Steneosaurus* (Vignaud, 1997 ; Pierce & Benton, 2006) et nous les attribuons donc à cette famille. Elles pourraient être rapprochées du morphotype A3 défini par Vignaud (1997). Leur petite taille suggère qu'elles appartiennent à des individus juvéniles ou nouveau-nés. Certaines des dents de KM attribuées à un ptérosaure gnathosauriné par Knoll (2000) doivent être identifiées comme des dents de Teleosauridae. Au Maroc, des restes de Teleosauridae ont également été rapportés dans le Bathonien d'El Mers (Termier *et al.*, 1940 ; Lapparent, 1955 ; Chabli, 1986).

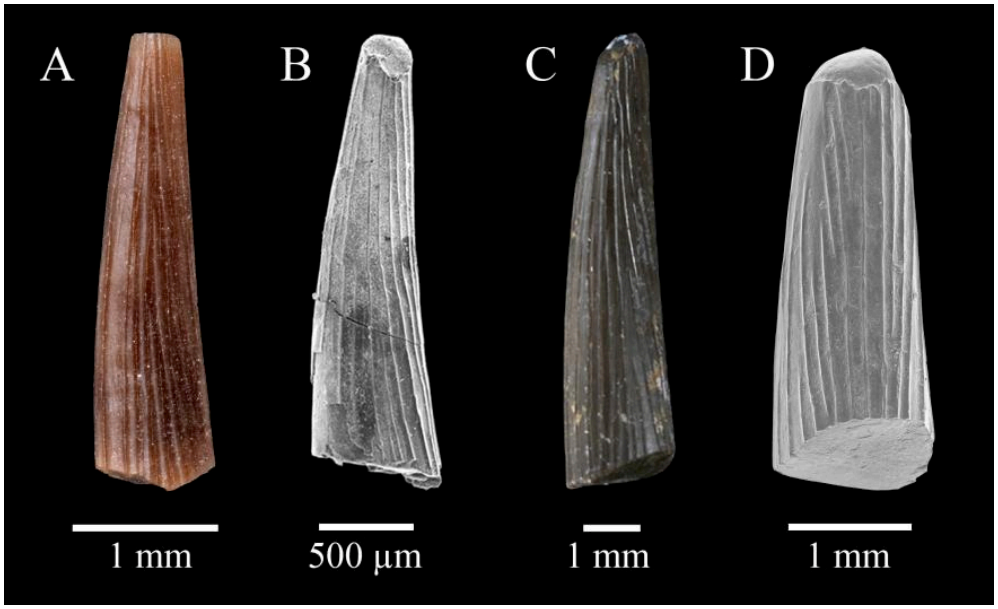


Figure 51. Crocodyliformes de Guelb el Ahmar (Bathonien) et de Ksar Metlili (Tithonien – Berriasien), synclinal d'Anoual (Oriental, Maroc). Dents de Teleosauridae gen. et sp. indet. **A.** KM-B'-51. **B.** KM-B'-53. **C.** GEA2-54. **D.** GEA7-5. (C : d'après Haddoumi *et al.*, 2016).

Les Teleosauridae ont longtemps été considérés comme des animaux strictement marins (Bardet, 1995 ; Martin *et al.*, 2016, 2018), bien qu'ils aient occasionnellement été découverts dans des environnements d'eau douce en Thaïlande (Buffetaut *et al.*, 1994) et en Chine (Young, 1948 ; Sun *et al.*, 1992). Ce n'est que récemment, avec la découverte d'*Indosinosuchus potamosiamensis* Martin *et al.*, 2018 (Martin *et al.*, 2016, 2018) qu'un mode de vie aquatique dulçaquicole a pu être confirmé chez ces animaux, grâce à l'étude des ratios des isotopes du strontium (Martin *et al.*, 2016). Les Teleosauridae de GEA et de KM, dont l'environnement de dépôt est continental, sont donc une nouvelle occurrence et un nouvel argument en faveur de la capacité de ces animaux à s'établir dans un milieu d'eau douce. S'agissant de jeunes individus, il est aussi possible que, comme chez certaines espèces d'actinoptérygiens, les juvéniles aient vécu

en eau douce et que les milieux continentaux aient eu pour ces animaux une fonction de nurserie avant une migration vers le milieu marin (S. Jouve, R. Vullo, comm. pers. Mai 2017).

Thalattosuchia gen. et sp. indet.

Famille indéterminée (?Metriorhynchidae)

Fig. 52

Provenance : Guelb el Ahmar, locus GEA3.

Matériel rapporté : Dent isolées (GEA3-10 ; **Fig. 52A**) ; vertèbres (GEA3-11 ; **Fig. 52B**) ; extrémité distale de fémur (GEA3-12 ; **Fig. 52C**) ; ostéodermes (GEA3-13 ; **Fig. 52D**).

Description : Le locus GEA3 a livré des dents très similaires aux précédentes, mais de taille beaucoup plus grande (pluricentimétrique) et plus robustes. Elles sont ornementées par des rides suivant un patron irrégulier, clairement plus développé du côté lingual (Haddoumi *et al.*, 2016 ; **Fig. 52A**). On trouve également, dans le même locus, quelques éléments squelettiques plutôt mal préservés appartenant probablement à un même individu. Il s'agit de vertèbres amphicœles (**Fig. 52B**), d'une extrémité distale de fémur (**Fig. 52C**) et de quelques ostéodermes (**Fig. 52D**). Tous ces restes pourraient appartenir, selon Haddoumi *et al*. (2016), à un thalattosuchien, peut-être un ?Metriorhynchidae.

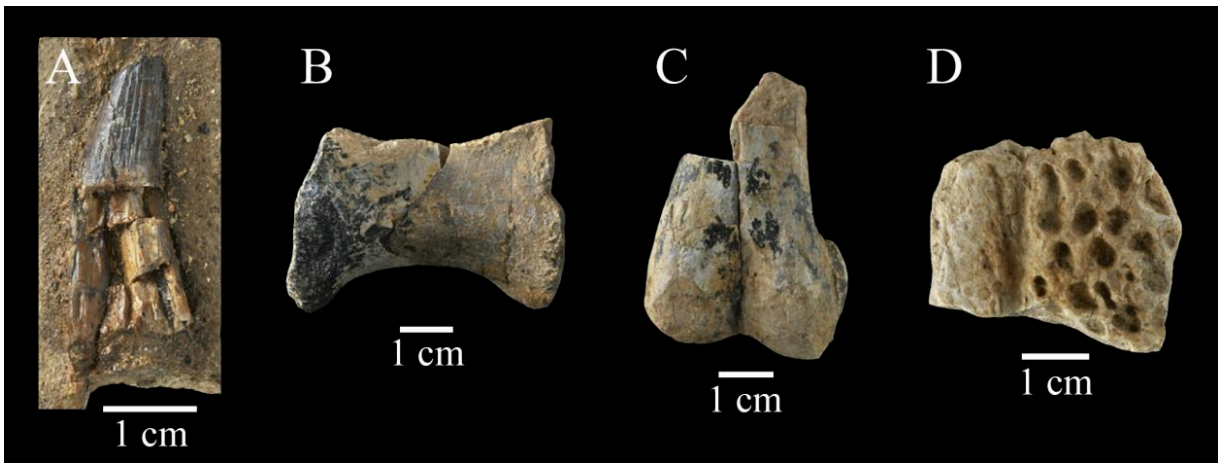


Figure 52. Crocodyliformes de Guelb el Ahmar (Oriental, Maroc), Bathonien. Thalattosuchia (?Metriorhynchidae) gen. et sp. indet. **A.** GEA3-10, dent, en vue latérale. **B.** GEA3-11, vertèbre, en vue latérale. **C.** GEA3-12, extrémité distale de fémur, en vue médiale. **D.** GEA3-13, ostéoderme, en vue dorsale. D'après Haddoumi *et al.*, 2016.

Crocodyliformes gen. et sp. indet.

Fig. 53

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH, KM-A1, KM-A2, KM-B', KM-C, KM-D1, KM-D2. Guelb el Ahmar, locus GEA1, GEA2, GEA3, GEA6, GEA7.

Matériel rapporté : Ksar Metlili – 1834 dents (**Fig. 53A)** ; 188 ostéodermes (**Fig. 53C, D**) ; 1 vertèbre (dorsale ? ; **Fig. 53E**) ; 1 fémur (MCM 703 ; **Fig. 53F**). Guelb el Ahmar – 817 dents (**Fig. 53B**) ; 87 ostéodermes.

Description : On trouve dans les restes de vertébrés du synclinal d'Anoual un grand nombre de dents et d'ostéodermes, ainsi que quelques vertèbres et quels fragments d'os longs, qui peuvent être rattachés aux crocodyliformes et qui représentent probablement plusieurs taxons, mais qui ne portent pas suffisamment d'information taxonomique pour permettre une identification plus précise. Ainsi, les dents (**Fig. 53A, B**) sont coniques, droites ou légèrement recourbées vers l'intérieur et de section transverse circulaire. Elles portent une carène mésiale et une autre distale, toutes deux non denticulées. Certains spécimens montrent des stries apicales en face labiale et linguale (**Fig. 53B**). Les ostéodermes, tous fragmentaires, portent sur leur face dorsale une ornementation caractéristique des crocodiles, faite de larges cupules d'érosion subcirculaires, séparées par des rides épaisses (**Fig. 53C, D**). Certains portent une carène médiane longitudinale (**Fig. 53D**). La face ventrale est lisse. Les vertèbres (**Fig. 53E**) sont amphicœles, avec des cotyles circulaires et aux bordures épaisses. La face ventrale est ornementée de petites stries et rides longitudinales (**Fig. 53E1**). En face dorsale, on observe une gouttière médiane longitudinale sur le plancher du canal neural (**Fig. 53E2**). Le fémur MCM 703 (**Fig. 53F**), dont seule l'extrémité proximale est préservée, est de forme sigmoïde en vue latérale. La tête du fémur est aplatie médiolatéralement et porte, sur sa face latérale, une légère concavité. Elle porte également de nombreux foramens. Tous ces caractères sont des caractères morphologiques généraux ou plésiomorphiques que l'on retrouve chez de nombreux groupes de crocodyliformes, ce qui explique que ces restes soient identifiés comme Crocodyliformes gen. et sp. indet., sans pouvoir aller plus loin.

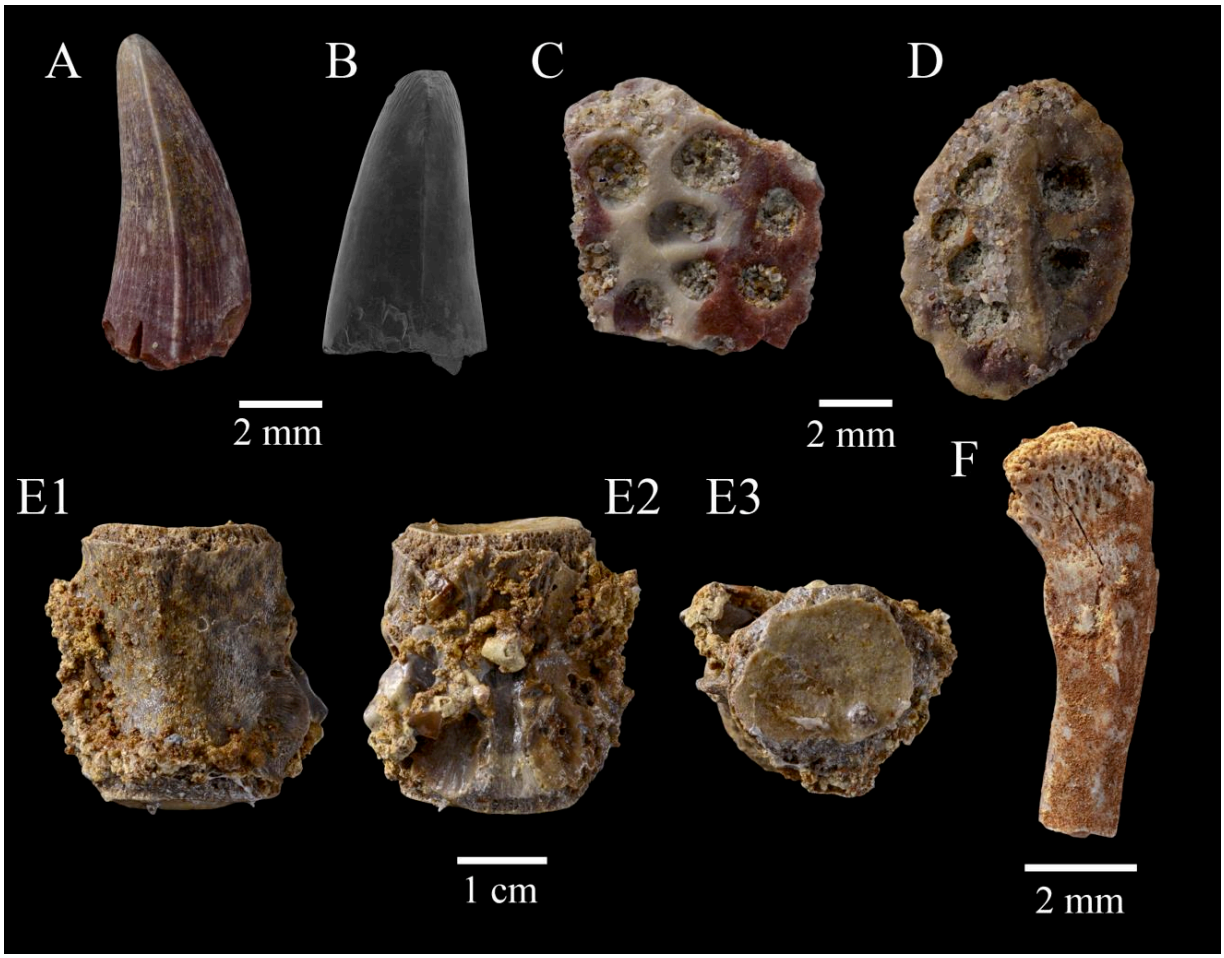


Figure 53. Crocodyliformes gen. et sp. indet. de Guelb el Ahmar (Bathonien) et de Ksar Metlili (Tithonien – Berriasien), synclinal d'Anoual (Oriental, Maroc). **A, B.** Dents (A : KM-A1-32 ; B : GEA7-8) en vue latérale. **C, D.** Ostéodermes (C : KM-A1-25 [2] ; D : KM-A1-25 [3]) en vue dorsale. **E.** KM-D1-12, vertèbre dorsale en vues ventrale (1), dorsale (2) et postérieure (3). **F.** MCM 703, fémur en vue latérale.

2.9. Ptérosaures

Bien que les découvertes de fossiles et les descriptions de nouvelles espèces de ptérosaures soient fréquentes (e.g., Dalla Vecchia, 2019 ; Kellner *et al.*, 2019 ; Pentland *et al.*, 2019 ; Zhou *et al.*, 2019 ; Jacobs *et al.*, 2020 ; Martill *et al.*, 2020 ; McPhee *et al.*, 2020, pour ne citer que quelques découvertes récentes), et bien qu'ils aient été découverts sur tous les continents (Barrett *et al.*, 2008), le registre fossile des ptérosaures est lacunaire, avec peu de dépôts ayant livré des squelettes complets ou subcomplets (Barrett *et al.*, 2008). Il apparaît que le registre fossile des ptérosaures est fortement corrélé aux dépôts de Lagerstätten et affecté par un fort biais d'échantillonnage (Dean *et al.*, 2016). Ainsi, les ptérosaures sont particulièrement rares en Afrique et leur registre fossile sur ce continent particulièrement incomplet, l'un des moins connus

pour toutes les provinces continentales (Kellner *et al.*, 2007 ; Ibrahim *et al.*, 2010 ; Costa *et al.*, 2015). À l'exception d'une aile partiellement préservée au Liban (Dalla Vecchia *et al.*, 2001), d'une série de six vertèbres cervicales au Maroc (Pereda-Suberbiola *et al.*, 2003 ; Kellner, 2010) et de la récente découverte d'une grande diversité de ptérosaures représentés par des squelettes partiels dans le bassin d'Ouled Abdoun au Maroc (Longrich *et al.*, 2018), toutes les occurrences de ces reptiles volants en Afrique sont connues par des éléments isolés et fragmentaires (e.g., Benton *et al.*, 2000 ; Barrett *et al.*, 2008 ; Costa & Kellner, 2009 ; O'Connor *et al.*, 2011 ; Rodrigues *et al.*, 2011). Ainsi, si les restes de ptérosaures découverts dans le synclinal d'Anoual sont relativement rares (0,35% du total des éléments identifiés à GEA, 7^{e} groupe le plus représenté ; 1,76% du total des éléments identifiés à KM, 5^{e} groupe le plus représenté) et ne correspondent qu'à des dents isolées, ils n'en constituent pas moins un apport important dans un registre fossile très parcellaire. Au moins deux familles ont pu être identifiées dans le synclinal d'Anoual, appartenant aux deux grands groupes de ptérosaures, les 'Rhamphorhynchoidea' (paraphylétiques) et les Pterodactyloidea. Les ptérosaures de KM ont déjà fait l'objet d'une publication (Knoll, 2000), mais les spécimens qui y sont figurés ont été perdus. Nous nous appuyons donc ici, pour ce site, sur le matériel issu du réexamen des anciennes collections et de l'étude des nouvelles collections de KM.

Avemetatarsalia Benton, 1999

Ornithodira Gauthier, 1986

Pterosauria Kaup, 1834

'Rhamphorhynchoidea' Plieninger, 1901

Famille Rhamphorhynchidae Seeley, 1870

Rhamphorhynchidae gen. et sp. indet.

Fig. 54A-E

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH, KM-A1. Guelb el Ahmar, locus GEA2, GEA6, GEA7.

Matériel rapporté : Ksar Metlili – Plusieurs centaines de dents (**Fig. 54A, B**). Guelb el Ahmar – Plusieurs dizaines de dents (**Fig. 54C-E**).

Description : On trouve à KM un premier morphotype de dents que l'on peut, du fait de l'absence d'émail à la base de la couronne et de leur section transverse basale ovale ou en « D », attribuer sans doute possible à des ptérosaures. Longues de 3 à 6 mm, ces dents sont légèrement comprimées latéralement, relativement robustes et plus trapues que les dents du second morphotype (voir ci-dessous). Elles sont recourbées vers l'arrière et portent au moins une carène distale, à laquelle s'ajoute souvent une carène mésiale. Leur surface est lisse sur toutes leurs faces, elles ne portent aucune ornementation (**Fig. 54A**). Des dents plus petites et plus droites, longues de 1 à 3 mm, sont également rapprochées de ce morphotype par leurs caractéristiques semblables (**Fig. 54B**).

À Guelb el Ahmar, on trouve des dents de morphologie similaire. Elles sont très semblables de celles de KM : elles sont compressées labiolingualement, possèdent des carènes mésiale et distale tranchantes, et ne portent aucune ornementation. Là aussi, on connaît des dents allongées (**Fig. 54C, D**) et d'autres plus courtes (**Fig. 54E**).

Discussion : Les longues dents de KM ont été rapprochées des Ornithocheiridae par Knoll (2000), sur la base de la robustesse des dents et de dents similaires trouvées dans le Cénomanien du Maroc (Wellnhofer & Buffetaut, 1999). Les spécimens décrits par Knoll (2000, fig. 1f), dont nous ne disposons plus, ont été rapprochés par lui du morphotype I de Wellnhofer & Buffetaut (1999, fig. 6). Il a également discuté d'une possible attribution à un genre plus proche d'*Ornithocheirus* ou de *Coloborhynchus* que d'*Anhanguera*, du fait de l'absence de rides sur la surface labiale des dents (Knoll, 2000). Cependant, les dents dont nous disposons sont plus proches du morphotype III de Wellnhofer & Buffetaut (1999, fig. 8), du fait de leur courbure modérée, de la relative largeur de leur section basale et de la présence de deux carènes. Qu'elles soient rapprochées du morphotype I ou III, cela les désignerait quoi qu'il en soit comme des dents d'Ornithocheiridae. Toutefois, nous discutons ici cette hypothèse. En effet, ce type de dents est relativement commun chez les ptérosaures et des dents similaires sont connue chez les Rhamphorhynchidae (Averianov, Martin *et al.*, 2005, fig. 2 ; Vullo *et al.*, 2014, fig. 17A, B). La présence des Ornithocheiridae ne peut donc pas être confirmée sans matériel diagnostique supplémentaire. De plus, leur petite taille et le possible âge fini-Jurassique que nous proposons pour KM (voir chapitre IV) sont plus en faveur d'une possible attribution aux Rhamphorhynchidae (Lasseron *et al.*, 2020), d'où l'identification de ce matériel comme Rhamphorhynchidae gen. et sp. indet. Les dents plus courtes de KM nous semblent elles plus proches du morphotype II de Wellnhofer & Buffetaut (1999, fig. 7), malgré une importante

différence de taille. Leurs caractéristiques identiques à celles de dents longues nous invitent pourtant à les considérer également comme Rhamphorhynchidae gen. et sp. indet.

Les dents de GEA ont également été identifiées comme appartenant à des Rhamphorhynchidae par Haddoumi *et al*. (2016), qui les rapprochent de dents similaires décrites dans plusieurs assemblages de vertébrés du Jurassique moyen et supérieur (Wiechmann & Gloy, 2000 ; Flynn *et al.*, 2006 ; Vullo *et al.*, 2014).

Pterodactyloidea Plieninger, 1901

Famille Ctenochasmatidae Nopcsa, 1928

Sous-famille ?Gnathosaurinae Unwin, 1992

?Gnathosaurinae gen. et sp. indet.

Fig. 54F

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH, KM-A1, KM-A2, KM-B', KM-C, KM-D2.

Matériel rapporté : Plusieurs dizaines de dents (**Fig. 54F**).

Description : On trouve à KM un second morphotype de dents de ptérosaures, bien plus abondant que le premier. Ces dents sont très fines et allongées (jusqu'à 7 mm de long) et ont une courbure marquée (**Fig. 54F**). Les plus effilées montrent même deux changements de courbure, avec une seconde courbure, plus légère, juste avant l'apex, ce qui leur donne une forme légèrement sigmoïde. L'émail couvre presque la totalité de la couronne, il n'est absent que sur sa partie la plus basale. Il s'avance légèrement plus près de la base de la couronne sur ses faces labiale et linguale. Il est ornementé de fines et longues rides longitudinales convergeant vers l'apex (**Fig. 54F**). La section transverse est subcirculaire au niveau de la base et le reste jusqu'à l'apex.

Discussion : A première vue, ces dents pourraient être confondues avec celles de crocodyliformes téléosauridés, comme cela a déjà pu être le cas (voir par exemple Buffetaut & Jeffery, 2012). Cependant, et comme cela a déjà été souligné par Knoll (2000) dans son étude des ptérosaures de KM, il ne s'agit que d'une ressemblance superficielle : le patron particulier de l'émail, ne couvrant pas la base de la couronne et s'étendant plus bas sur les faces labiale et linguale, permet de les identifier comme des dents de ptérosaures, dont il est spécifique (Wellnhofer, 1991a,

1996). Ces dents sont assez semblables à celles des Ctenochasmatidae et notamment à celles des Gnathosaurinae comme *Gnathosaurus* ou *Plataleorhynchus*, elles aussi allongées, de section basale subcirculaire et à l'émail ornementé de rides longitudinales (Knoll, 2000 ; Buffetaut & Jeffery, 2012). L'attribution à cette sous-famille, sur la base des seules dents isolées, si elle est vraisemblable, reste toutefois à vérifier.

La présence de Gnathosaurinae à KM a été considérée comme cohérente avec l'âge supposément berriasien du site, ce groupe étant restreint au Tithonien – Berriasien. Ils représenteraient l'une des rares occurrences gondwaniennes du groupe (Knoll, 2000 ; Sweetman & Martill, 2010) (avec un Gnathosaurinae indéterminé d'Uruguay (Perea *et al.*, 2018), le genre *Cereadactylus* de l'Aptien du Brésil étant maintenant considéré comme plus proche des Ornithocheiridae (Andres *et al.*, 2014 ; Pêgas *et al.*, 2019)). L'extension stratigraphique de la sous-famille est toutefois tout aussi cohérente avec un âge plus ancien, fini-Jurassique, du site de KM, comme nous le discutons dans le Chapitre IV. Quoi qu'il en soit, si cette attribution aux Gnathosaurinae est confirmée, les spécimens de KM seraient parmi les derniers représentants du groupe, ainsi que les premiers découverts en Afrique et les plus anciens du Gondwana (Lasseron *et al.*, 2020).

Pterosauria gen. et sp. indet.
Fig. 54G-I

Provenance : Guelb el Ahmar, locus GEA2.

Matériel rapporté : 12 dents (GEA2-6, GEA2-50, GEA2-51 et non numérotées ; **Fig. 54G-I**).

Description : Un autre morphotype de dents de ptérosaures à GEA correspond à des dents courtes et robustes, de 2 à 5 mm de long. L'émail ne couvre que la moitié apicale de la couronne et s'étend plus loin vers la base le long des carènes antérieure et postérieure. Certains spécimens montent des plis d'émail verticaux au niveau de la base de la couverture d'émail, sur la face linguale.

Discussion : Ces dents, signalées par Haddoumi *et al*. (2016), ont été rapprochées de celles des Wukongopteridae (comme *Darwinopterus* ; Lü *et al.*, 2011), une famille de ptérosaures précoce du groupe des Monofenestrata (qui comprend, en plus de cette famille, les Pterodactyloidea) connu exclusivement dans le Jurassique moyen de Chine (Wang *et al.*, 2010). Cependant, des

dents semblables sont connues chez certains Rhamphorhynchidae du Jurassique moyen (e.g., *Jianchangopterus* ; Lü & Bo, 2011) et chez des ptérodactyloïdes du Jurassique supérieur (e.g., *Pterodactylus*, *Germanodactylus* ; Wang *et al.*, 2008). Une attribution précise et définitive de ces dents n'est donc pas possible (Haddoumi *et al.*, 2016).

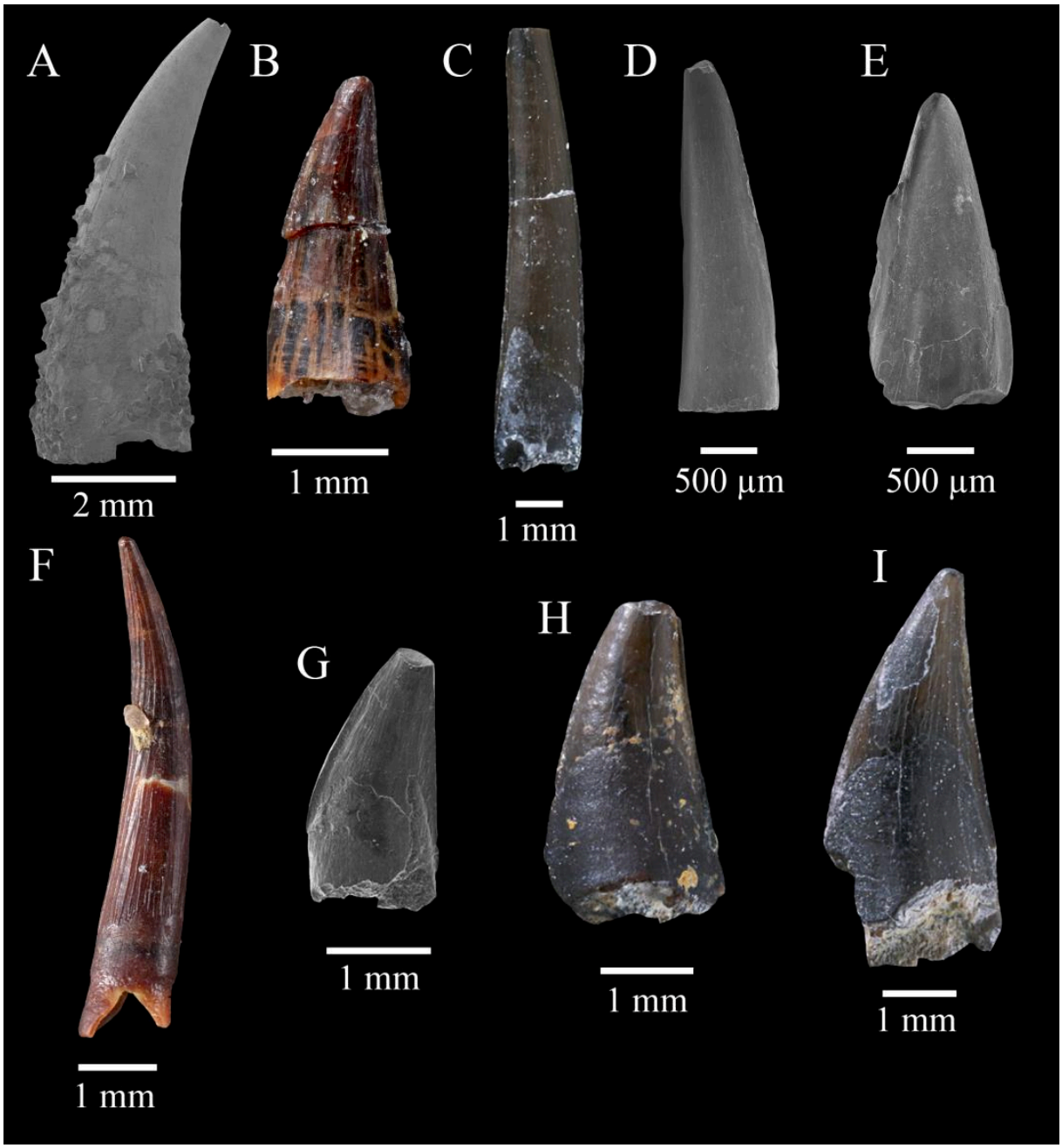


Figure 54. Pterosauria de Guelb el Ahmar (Bathonien) et de Ksar Metlili (Tithonien – Berriasien), synclinal d'Anoual (Oriental, Maroc). **A–E.** Dents de Rhamphorhynchidae gen. et sp. indet. (A : KM-A1-38[1] ; B : KM-A1-38[2] ; C : GEA2-7 ; D : GEA7-19 ; E : GEA7-20), en vue ?linguale. **F.** KM-A2-21, dent de ?Gnathosaurinae gen. et sp. indet., en vue latérale. **G–I.** Dents de Pterosauria gen. et sp. indet. (G : GEA2-6 ; H : GEA2-50 ; I : GEA2-51), en vue ?labiale.

2.10. Dinosaures

Les dinosaures, documentés majoritairement par des dents, souvent usées ou fragmentaires, ainsi que quelques griffes, sont relativement bien représentés dans les faunes des sites du synclinal d'Anoual. Ils constituent ainsi environ 0,45% (65 dents, 6^{e} groupe le plus représenté) du total des éléments identifiés à GEA, et environ 0,28% à KM (108 dents et griffes, 8^{e} groupe le plus représenté). Si les dents de théropodes sont de très loin les plus nombreuses, on trouve aussi quelques rares dents d'ornithischiens. Il est très probable, en particulier en ce qui concerne les théropodes, que la rareté des dinosaures dans le synclinal d'Anoual puisse s'expliquer par leur caractère allochtone ou parautochtone. Les dinosaures ne sont vraisemblablement pas morts sur le site : ils ont pu y perdre leurs dents lors de leur passage, mais l'état de préservation des spécimens suggère que leurs restes y ont été transportés, avec sans doute un transport préférentiel des restes des petites espèces.

Jusqu'à présent, les dinosaures du synclinal d'Anoual n'ont été que partiellement étudiés. Dans les premiers travaux, leur présence a été brièvement signalée par plusieurs auteurs (Sigogneau-Russell *et al.*, 1990, 1998 ; Duffin & Sigogneau-Russell, 1993 ; Evans & Sigogneau-Russell, 1997, 2001), sans qu'ils soient toutefois étudiés dans le détail. Sigogneau-Russell *et al*. (1998) ont ainsi signalé à KM 8 morphotypes de dents de théropodes et 3 d'ornithischiens. Ils n'ont pas pu déterminer le nombre d'espèces représentées du fait des possibles variations de morphologies selon la position des dents dans la mâchoire, mais ont suggéré qu'une grande partie des variations observées devait avoir une signification taxonomique. Par la suite, Knoll & Ruiz-Omeñaca (2009) ont décrit 7 morphotypes de dinosaures théropodes, dont trois qu'ils rattachent à des Velociraptorinae indéterminés. Enfin, Haddoumi *et al*. (2016) ont brièvement décrit à GEA un dent identifiée comme cf. Stegosauria, une dent d'ornithischien indéterminé et quelques dents de théropodes attribué à un petit théropode indéterminé. Toutes ces identifications de dinosaures dans le synclinal d'Anoual ont ensuite été succinctement commentées par Zouhri *et al*. (2017) et Lasseron *et al*. (2020).

DINOSAURIA Owen, 1842

SAURISCHIA Seeley, 1888

THEROPODA Marsh, 1881

Les descriptions des dents de théropodes suivent les nomenclatures anatomique, morphométrique, de direction et de position recommandées par Hendrickx *et al*. (2015b) (**Fig. 55**).

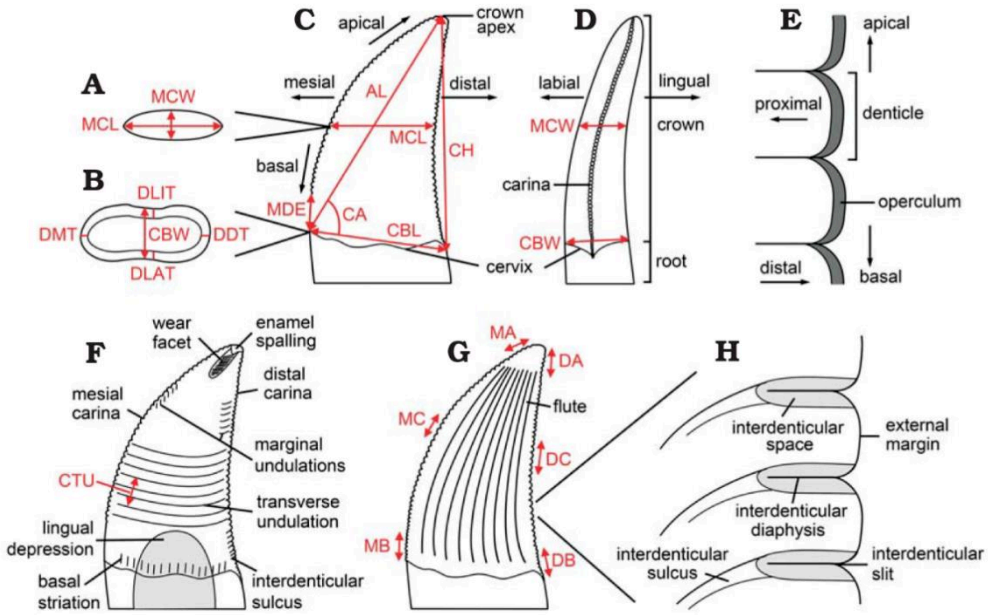


Figure 55. Terminologie anatomique et morphométrique suivie dans cette thèse pour les dents de dinosaures théropodes. Les dents représentées sont schématisées. **A.** Section transverse à mi-hauteur de la couronne, en vue apicale, montrant les mesures MCW (largeur à mi-hauteur de la couronne) et MCL (longueur à mi-hauteur de la couronne). **B.** Section transverse à la base de la couronne, en vue basale, montrant les mesures CBW (largeur de la base de la couronne), DDT (épaisseur distale de la dentine), DLAT (épaisseur labiale de la dentine), DLIT (épaisseur linguale de la dentine) et DMT (épaisseur mésiale de la dentine). **C.** Dent latérale, en vue labiale, montrant l'anatomie générale des dents de théropodes et les mesures AL (longueur apicale), CA (angle de la couronne), CBL (longueur de la base de la couronne), CH (hauteur de la couronne), MCL et MDE (extension des denticules mésiaux). **D.** Dent latérale, en vue mésiale, montrant les mesures MCW et CBW. **E.** Denticules distaux, montrant les directions basale, apicale, proximale et distale qui leur sont applicables. **F.** Dent latérale, en vue labiale, montrant plusieurs types d'ornementations de la couronne et les mesures CTU (densité des ondulations transverses de la couronne). **G.** Dent plissée, en vue labiale, montrant les mesures DA (densité disto-apicale des denticules), DB (densité disto-basale des denticules), DC (densité disto-centrale des denticules), MA (densité mésio-apicale des denticules), MB (densité mésio-basale des denticules) et MC (densité mésio-centrale des denticules). **H.** Denticules distaux, présentant l'anatomie des denticules, en vue labiale. D'après Hendrickx *et al.*, 2015a.

Dans leur étude des dents de théropodes de KM, Knoll & Ruiz-Omeñaca (2009) ont distingué, en plus des dents rapportées à des théropodes indéterminés, des Maniraptoriformes, trois morphotypes de Maniraptora et trois morphotypes de Velociraptorinae. La plupart de ces taxa pourraient se rapporter aux Dromaeosauridae et attesteraient donc d'une origine précoce du groupe (Zouhri *et al.*, 2017), tous les autres Velociraptorinae connus datant du Crétacé supérieur (Jasinski *et al.*, 2020). Toutefois, comme nous l'avons souligné (Lasseron *et al.*, 2020), ces résultats doivent être considérés avec précaution, étant donnée la difficulté à identifier une sous-famille de théropode à partir de dents isolées (Hendrickx *et al.*, 2015a). Les dents de Maniraptoriformes peuvent ainsi aisément être confondues avec celles des Noasauridae ou des Tyrannosauroïdes précoces (C. Hendrickx, comm. pers., Mars 2018). De plus, le matériel dans anciennes collections, celui étudié par Knoll & Ruiz-Omeñaca (2009), est aujourd'hui introuvable et n'a pas pu être observé. Nous proposons donc ici une étude préliminaire du matériel de théropodes du synclinal d'Anoual, basée sur le matériel issu des nouvelles collections et qui nécessitera d'être approfondie dans le futur. Nous menons pour cela une analyse morphométrique en suivant les travaux d'Hendrickx *et al*. (2015a). La première étape consiste à regrouper les spécimens étudiés en morphotypes, par une identification préliminaire basée sur des caractères morphologiques. Afin de tester ces morphotypes, et le cas échéant de les rapprocher d'un groupe de théropodes, une analyse statistique multivariée des données morphométriques (analyse discriminante) est ensuite menée à l'aide du logiciel PAST3 (Hammer *et al.*, 2001), sur la base du jeu de données actualisé par Hendrickx *et al*. (2015a) à partir de diverses sources (voir les références citées). Nous utilisons pour cela les mêmes indices que ceux qu'utilisent Hendrickx *et al*. (2015a) pour leur analyse statistique (une partie de ceux illustrés en **Fig. 55**), à savoir : CBL, la longueur de la base de la couronne ; CBW, la largeur de la base de la couronne ; CH, la hauteur de la couronne ; AL, la longueur apicale de la couronne ; MCL, la longueur à mi-hauteur de la couronne ; MCW, la largeur à mi-hauteur de la couronne ; MC, la densité de denticules mésiaux ; et DC, la densité de denticules distaux (nombre de denticules distaux sur 5 mm). En effet, ces variables sont celles qui décrivent le mieux la quantité de variation entre les dents de théropodes, et elles caractérisent à la fois la taille de la couronne, sa largeur, son allongement, son épaisseur à différentes hauteurs, ainsi que la taille des denticules. La méthodologie de Smith *et al*. (2005) utilise des ratios, comme le CBR (ratio largeur/longueur à la base de la couronne), le CHR (ratio hauteur de la couronne/longueur de la base de la couronne) et le MCR (ratio largeur/longueur à mi-hauteur de la couronne), mais ces variables non indépendantes ajoutent du poids à celles utilisées dans les ratios, elles ne sont donc pas utilisées dans une première analyse. Leur utilisation, en sus des autres variables précédemment citées, dans une seconde analyse, ne modifie

que marginalement l'extension des clusters. Toutes les valeurs ont été transformées en logarithmes décimaux (log), afin de mieux refléter un jeu de données multivariées normalement distribuées (Hendrickx *et al.*, 2015a). N'ont été incluses dans l'analyse discriminante que les dents suffisamment bien préservées pour porter des données sur les variables CH, CBL, CBL et DC (voir **Tab. 1 Annexe I**).

Theropoda gen. et sp. indet. morphotype I

Fig. 56A, B

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-A1, KM-A2, KM-B', KM-D2. Guelb el Ahmar, locus GEA2.

Matériel rapporté : 5 dents latérales (KM-A1-13, KM-A2-9 [2], KM-B'-22, KM-D2-11, GEA2-5 ; **Fig. 56A, B**).

Description : Un premier morphotype se compose de dents très comprimées latéralement, dont la section transverse basale est ovoïde ou en forme de D. La couronne est allongée, courbée vers l'arrière (**Fig. 56A, B**) et présente une dépression à la base de la face linguale, trace de la dent de remplacement en cours d'éruption. La carène distale est denticulée sur toute sa longueur (**Fig. 56A, B**) : les denticules sont de grande taille, distincts et bien séparés les uns des autres par un sulcus marqué et profond. Ils présentent un opercule. La carène mésiale n'est pas denticulée.

Discussion : Les dents de ce morphotype présentent des similitudes avec certaines des dents regroupées dans les morphotypes I et II de Maniraptora indet. de Knoll & Ruiz-Omeñaca (2009, fig. 3d, j, q).

Theropoda gen. et sp. indet. morphotype II

Fig. 56C

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-A2, KM-D2.

Matériel : 2 dents latérales (KM-A2-9 [1], KM-D2-11 ; **Fig. 56C**).

Description : D'autres dents ont une morphologie très semblable à celle décrite pour le morphotype I, avec une forte compression labiolinguale, une section basale transverse ovoïde et une couronne allongée et recourbée (**Fig. 56C**). Comme le morphotype I, la carène distale est denticulée sur toute sa longueur par des denticules de grande taille, bien séparés et portant un opercule (**Fig. 56C**). Toutefois, à la différence du morphotype I, la carène mésiale est denticulée sur les trois quarts apicaux de sa longueur, là encore par des denticules distincts et avec un opercule, mais de petite taille et séparés par un sulcus moins profond que les denticules de la carène distale (**Fig. 56C**).

Theropoda gen. et sp. indet. morphotype III

Fig. 56D

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-B'. Guelb el Ahmar, locus GEA3, GEA6.

Matériel rapporté : 3 dents latérales (KM-B'-26 [2], GEA3-23, GEA6-4 ; **Fig. 56D**).

Description : Ce troisième morphotype comprend des dents très comprimées latéralement, dont la section transverse basale est elliptique. La couronne est ornementée de légères et peu profondes cannelures sur ses deux faces. Il existe une striation basale en face labiale et linguale (**Fig. 56D**). La carène distale présente des denticules sur toute sa longueur, dont la taille diminue de la base vers l'apex : de grande taille à la base de la couronne, ils se réduisent jusqu'à devenir presque indistincts du corps de la couronne au niveau de l'apex. Leur espacement se réduit également de la base vers l'apex (**Fig. 56D**). La carène mésiale n'est denticulée qu'au niveau de son dernier quart apical, où des denticules de taille très réduite sont observables. Qu'il s'agisse de la carène mésiale ou distale, les denticules ne présentent pas d'opercule.

Discussion : Ce morphotype rappelle le spécimen SA 2004/3C de Knoll & Ruiz-Omeñaca (2009, fig. 3p), qu'ils ont identifié comme Maniraptora indet. Morphotype I.

Theropoda gen. et sp. indet. morphotype IV
Fig. 56E

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-D2.

Matériel rapporté : 1 dent latérale (KM-D2-8 ; **Fig. 56E**).

Description : Ce quatrième morphotype est très différent des autres. La couronne est très allongée et effilée, lisse sur ses deux faces, recourbée vers l'arrière et légèrement vers l'intérieur (**Fig. 56E**). La compression labiolinguale est légère, la section transverse basale est ovoïde. Les carènes ne sont que très peu marquées et ne sont pas denticulées (**Fig. 56E**).

Discussion : Les caractéristiques de cette dent sont intrigantes pour un théropode. Toutefois, il semble qu'elle puisse se rapprocher du spécimen SA A0 décrit par Knoll & Ruiz-Omeñaca (2009, fig. 3a) et identifié par eux comme un Maniraptoriformes indet. Nous considérons donc cette dent comme appartenant à un théropode, mais préférons l'identifier provisoirement comme Theropoda gen. et sp. indet., par prudence.

Theropoda gen. et sp. indet. morphotype V
Fig. 56F

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-B'.

Matériel rapporté : 1 dent latérale (KM-B'-24 ; **Fig. 56F**).

Description : Ce morphotype inclut des dents très peu comprimées latéralement dont la section transverse basale est subcirculaire (**Fig. 56F**). La couronne est ornementée de légères stries longitudinales. La carène mésiale n'est pas denticulée. La carène distale présente des denticules de très petite taille sur presque toute sa longueur à l'exception de sa base ; ceux-ci sont très serrés, séparés par un sulcus peu profond et n'ont qu'une faible hauteur.

Theropoda gen. et sp. indet. morphotype VI

Fig. 56G

Provenance : Guelb el Ahmar, locus GEA2, GEA7.

Matériel rapporté : 2 dents latérales (GEA2-57, GEA7-15 ; **Fig. 56G**).

Description : Ce morphotype se rapproche morphologiquement des morphotypes I et V, mais aucune des carènes n'est denticulée. Il y a peu de compression latérale de la couronne, la section basale transverse est subcirculaire. La couronne est très recourbée vers l'arrière (**Fig. 56G**).

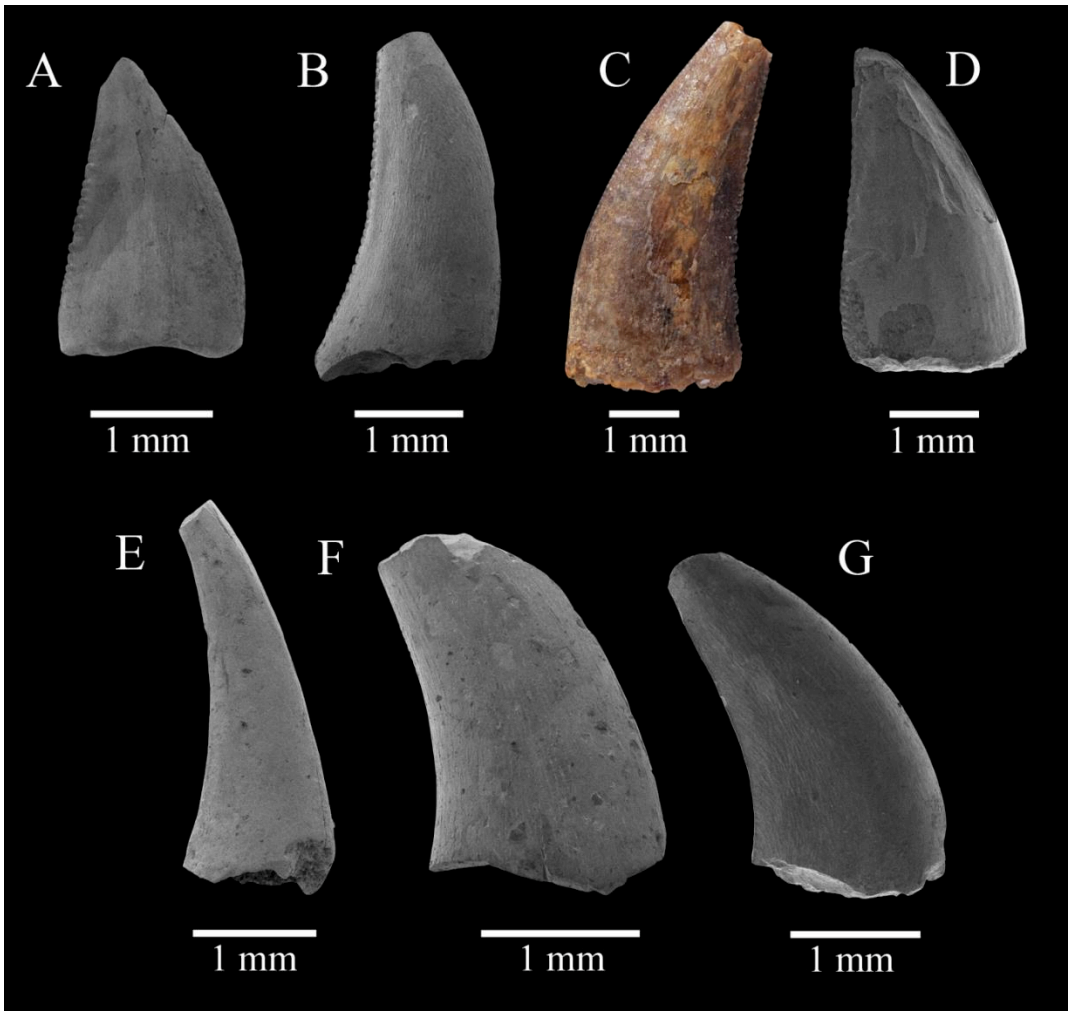


Figure 56. Theropoda gen. et sp. indet. de Guelb el Ahmar (Bathonien) et de Ksar Metlili (Tithonien – Berriasien), Oriental, Maroc. Dents latérales. **A, B.** Morphotype I (A : KM-A1-13; B : KM-A2-9 [2]). **C.** Morphotype II, KM-A2-9 [1]. **D.** Morphotype III, GEA6-4. **E.** Morphotype IV, KM-D2-8. **F.** Morphotype V, KM-B'-24. **G.** Morphotype VI, GEA2-57. Vues labiale (A-E, G) et latérale (F).

Coelurosauria gen. et sp. indet. morphotype I

Fig. 57A-C

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-B', KM-D1. Guelb el Ahmar, locus GEA7.

Matériel rapporté : 8 dents latérales (KM-B'-26 [1], KM-D1-6, GEA7-9, GEA7-10, GEA7-11, GEA7-12, GEA7-13, GEA7-18 ; **Fig. 57A-C**).

Description : Ce deuxième morphotype se caractérise par des dents comprimées latéralement, mais moins que pour le morphotype I. La section transverse basale est ovoïde. La couronne est courte, trapue et fortement recourbée vers l'arrière (**Fig. 57B, C**) : l'angle de la concavité distale est plus fermé que dans le morphotype I. La carène distale est denticulée et présente de petits denticules portant un opercule, bien espacés les uns des autres et séparés par un sulcus profond (**Fig. 57A-C**). La carène mésiale n'est, elle, pas denticulée. La face labiale de la couronne est ornementée de fines rides longitudinales qui suivent l'orientation de la courbure de la dent.

Discussion : La morphologie de ces dents rappelle les Coelurosauria, auxquels nous attribuons donc ce morphotype. Il pourrait peut-être s'agir de dents de Dromaeosauridae. Elles sont similaires au morphotype III de Maniraptora indet. de Knoll & Ruiz-Omeñaca (2009, fig. 3r) et, dans une moindre mesure, à leur morphotype I de Velociraptorinae indet (Knoll & Ruiz-Omeñaca, 2009, fig. 3s, t).

Coelurosauria gen. et sp. indet. morphotype II

Fig. 57D-F

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-B'. Guelb el Ahmar, locus GEA3, GEA7.

Matériel : 1 dent prémaxillaire (KM-B'-25 ; **Fig. 57D, E**) ; 2 dents latérales (GEA3-24, GEA7-16 ; **Fig. 57F**).

Description : Ce morphotype est représenté par une dent plus droite et moins compressée latéralement que les précédentes (**Fig. 57D, E**). D'un profil rappelant celui d'une banane, elle est légèrement recourbée vers l'arrière (**Fig. 57D, E**). Elle porte une unique carène latérale, denticulée probablement sur toute sa longueur (bien que tous les denticules ne soient pas

préservés ; **Fig. 57D, E**). En vue labiale, elle présente un net replat apical (**Fig. 57E**). D'autres dents similaires (**Fig. 57F**), plus grandes, sont également rattachées à ce morphotype : elles sont non comprimées latéralement et de section basale transverse circulaire ou subcirculaire. Ces dents ne sont que peu ou pas recourbées distalement et ne sont que légèrement recourbées médialement. Elles présentent des carènes latérales qui portent de petits denticules.

Discussion : La dent KM-B'-25 correspond vraisemblablement à une dent prémaxillaire. Le profil de ces dents, avec leurs carènes latérales, rappelle ce que l'on peut observer chez les coelurosaures. Nous les identifions provisoirement comme Coelurosauria gen. et sp. indet. mais il pourrait s'agir d'un Dromaeosauridae.

Coelurosauria gen. et sp. indet. morphotype III
Fig. 57G

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-B'.

Matériel rapporté : 1 dent latérale (KM-B'-26 [3] ; **Fig. 57G**).

Description : Ce morphotype se distingue des autres par la taille très réduite des dents qui le composent. Celles-ci sont très courtes et trapues et ressemblent à celles du morphotype II, mais avec une courbure mésiale moins importante et surtout une très faible courbure distale (**Fig. 57G**) : la face distale de la dent est subverticale. La carène mésiale est denticulée sur ses deux tiers apicaux : les denticules sont de grosse taille et très peu nombreux, sans opercule et séparés par un sulcus peu profond (**Fig. 57G**). La carène distale est abimée et il n'est pas possible de déterminer si elle portait ou non des denticules.

Abelisauroidea gen. et sp. indet.
Fig. 58

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-A1. Guelb el Ahmar, locus GEA6, GEA7.

Matériel rapporté : 4 dents latérales (KM-A1-12, GEA6-5, GEA7-14, GEA7-17 ; **Fig. 58**).

Description : Comparées aux autres dents de théropodes décrites dans ce travail, les dents regroupées sous ce morphotype sont plus courtes, plus trapues et nettement moins recourbées, voire pas du tout. Les deux carènes sont denticulées sur toute leur longueur. Les denticules distaux sont de petite taille et très resserrés, séparés par un sulcus peu profond et présentent un opercule. Les denticules mésiaux sont plus larges ; eux aussi sont séparés par un sulcus peu profond et portent un opercule. Les deux carènes sont légèrement convexes, ce qui est remarquable par rapport aux autres dents du synclinal d'Anoual, décrites ici ou dans les travaux antérieurs (Knoll & Ruiz-Omeñaca, 2009 ; Haddoumi *et al.*, 2016). Chez certains spécimens (GEA7-14 ; **Fig. 58A**), la couronne présente de légères cannelures sur les deux faces et est moins comprimée latéralement, ce qui indique peut-être une dent plus antérieure.

Discussion : La convexité des deux carènes est un caractère remarquable. Il rappelle les Abelisauridae (Smith, 2007 ; Hendrickx & Mateus, 2014), mais aussi les Noasauridae (Carrano *et al.*, 2002), identification qui serait cohérente avec la petite taille de ces dents. Nous attribuons donc ces dents à un Abelisauroidea gen. et sp. indet.

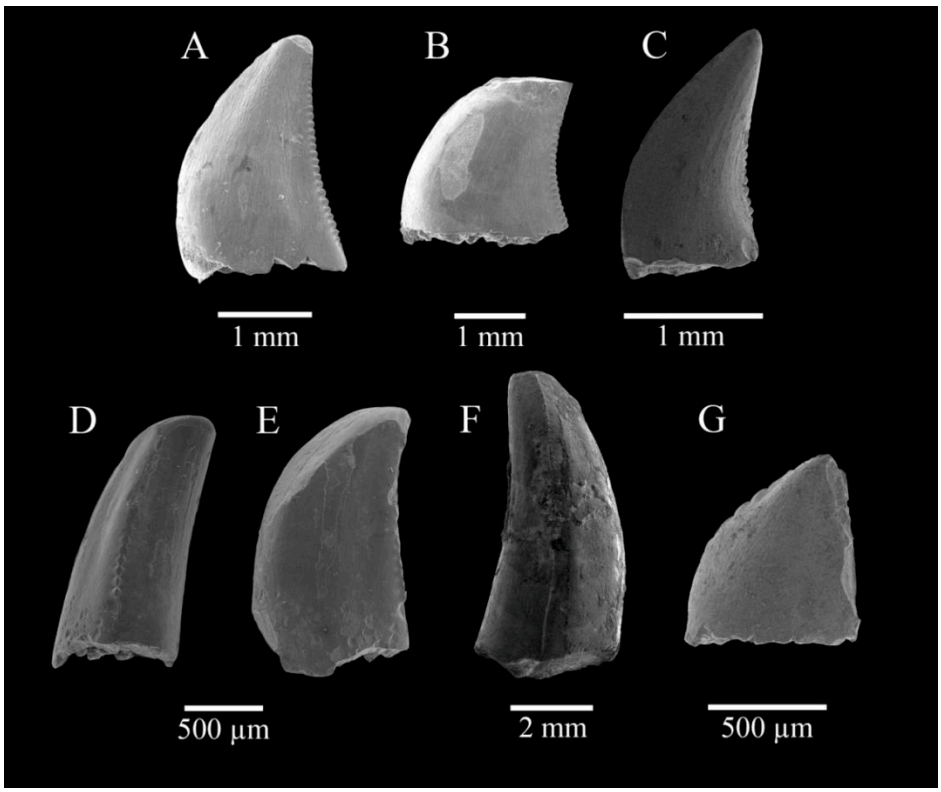


Figure 57. Coelurosauria gen. et sp. indet. de Guelb el Ahmar (Bathonien) et de Ksar Metlili (Tithonien – Berriasien), Oriental, Maroc. **A-C.** Morphotype I (A : KM-B'-26 [1] ; B : KM-D1-6 ; C : GEA7-11), dents latérales, en vues labiale (A, B) et linguale (C). **D-F.** Morphotype II (D, E : KM-B'-25, dent prémaxillaire ; F : GEA7-16, dent latérale), en vues latérale (D, F) et labiale (E). **G.** Morphotype III, KM-B-26 [3], dent latérale, en vue labiale.

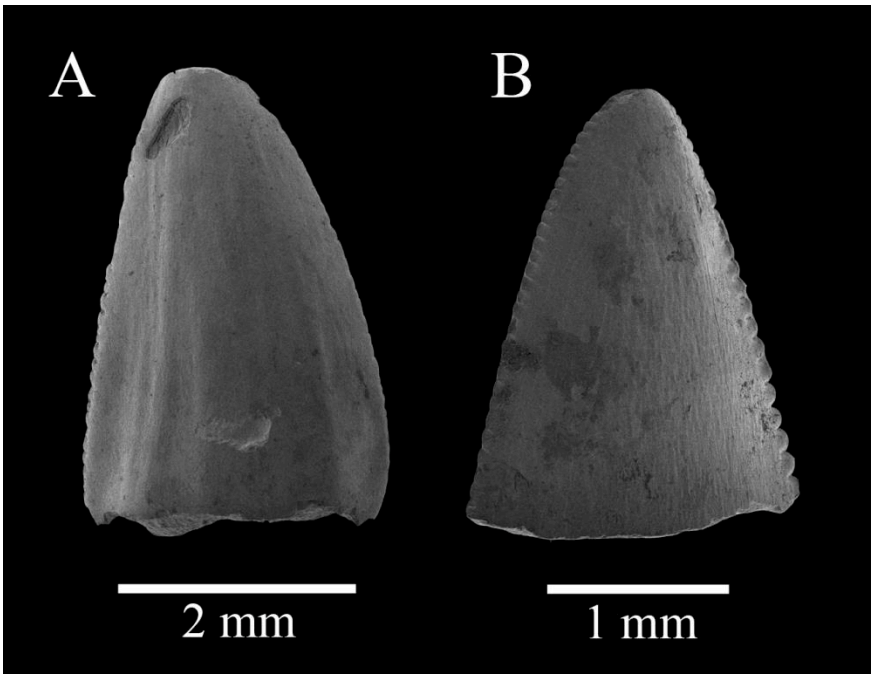


Figure 58. Abelisauroidea gen. et sp. indet. de Guelb el Ahmar (Bathonien) et de Ksar Metlili (Tithonien – Berriasien), Oriental, Maroc. **A.** GEA7-14. **B.** GEA7-17. Dents latérales, en vue labiale.

Discussion générale sur les différents morphotypes de dents de théropodes : L'analyse morphométrique (**Fig. 59**) permet de retrouver les regroupements déjà obtenus par Hendrickx *et al*. (2015a), qui ne sont donc pas perturbés par l'inclusion des dents du synclinal d'Anoual. Les deux premiers axes expliquent plus de 70% de la variance (axe 1 : 51,48%, p-value = 7,7033 ; axe 2 : 19,1%, p-value = 2,8579). 69,27% des spécimens sont correctement identifiés, d'après la matrice de confusion. Le morpho-espace se divise en quatre cadrans : un premier incluant les taxons avec de petites dents, mais de gros denticules (Troodontidae), un deuxième comprenant les taxons avec de petites dents portant de petits denticules (théropodes non néo-théropodes, Coelophysoidea, Noasauridae et Dromaeosauridae), un troisième regroupant les taxons avec des dents de grande taille mais des denticules réduits ou inexistants (Spinosauridae), et un quatrième enfin incluant les taxons aux dents zyphodontes possédant des dents de grande taille et de gros denticules (Ceratosauria hors Noasauridae, Megalosauridae, Allosauroidea, Tyrannosauridae) (Hendrickx *et al.*, 2015a) (**Fig. 59**). Les dents du synclinal d'Anoual se rangent toutes dans le cadran des théropodes à petites dents et petits denticules, ou à proximité immédiate de ces théropodes. Il y a un recouvrement important entre les différents morphotypes de théropodes d'Anoual ainsi qu'entre eux et le cluster des théropodes non néothéropodes, des Coelophysoidea, des Dromaeosauridae, des Noasauridae, de *Nuthetes* et de *Richardoestesia* (**Fig. 59**), ce qui suggère que les dents isolées du synclinal d'Anoual pourraient être rapprochées de certains de ces

taxons, probablement des Noasauridae (Abelisauroidea) et des Dromaeosauridae. Cela est cohérent avec les travaux de Knoll & Ruiz-Omeñaca (2009), qui identifiaient à Ksar Metlili des Maniraptoriformes, des Maniraptora et des Velociraptorinae. Rauhut *et al*. (2010) ont mis en évidence de nombreuses similitudes entre les dents du tyrannosauroïde *Proceratosaurus* et celles des dromaeosauridés vélociraptorinés, invitant à la prudence quand il s'agit d'attribuer des dents isolées de la fin du Jurassique et du début du Crétacé aux Dromaeosauridae sur la base de leur morphologie générale et de la différence de taille des denticules mésiaux et distaux. Toutefois, le placement des dents du synclinal d'Anoual dans ce cadran, recouvrant les clusters non seulement des Dromaeosauridae, mais aussi de *Richardoestesia* et se plaçant non loin de *Nuthetes* et des Noasauridae, suggère qu'elles pourraient appartenir à des Maniraptora, peut-être à des Dromaeosauridae. L'option « Classifier » de l'analyse discriminante de PAST3 propose une réattribution de certains spécimens : la dent KM-A2-9 [2] (Theropoda gen. et sp. indet. morphotype I) est alors réattribuée à *Nuthetes*, et la dent KM-D2-11 (Theropoda gen. et sp. indet. morphotype II) est rapprochée des Noasauridae. Une autre dent (GEA7-16, Coelurosauria gen. et sp. indet. morphotype II) est toutefois attribuée à un Spinosauridae, ce qui semble peu probable et surtout ne se justifie pas vraiment au vu de la position du point correspondant dans le morpho-espace, plus proche des clusters des autres théropodes d'Anoual que de celui des Spinosauridae (**Fig. 59**). Si les réattributions du « Classifier » de PAST3 semblent donc à considérer avec prudence, la présence possible de *Nuthetes* et de Noasauridae parmi les dents de théropodes d'Anoual est cohérente avec leur morphologie et leur répartition dans le morpho-espace. Cette analyse morphométrique, basée sur les données biométriques, est donc cohérente avec les observations morphologiques, en rapprochant les dents d'Anoual des Dromaeosauridae et des Noasauridae. Une étude plus approfondie sera nécessaire pour tenter d'identifier plus précisément ces dents isolées, et pourra se baser par exemple sur l'utilisation conjointe de trois techniques, comme le recommandent Hendrickx *et al*. (2020) : une analyse cladistique utilisant une matrice basée sur la dentition, comme celles utilisées par Hendrickx *et al*. (2014) et Young *et al*. (2019), une analyse discriminante comme celle utilisée ici, et une analyse en clusters.

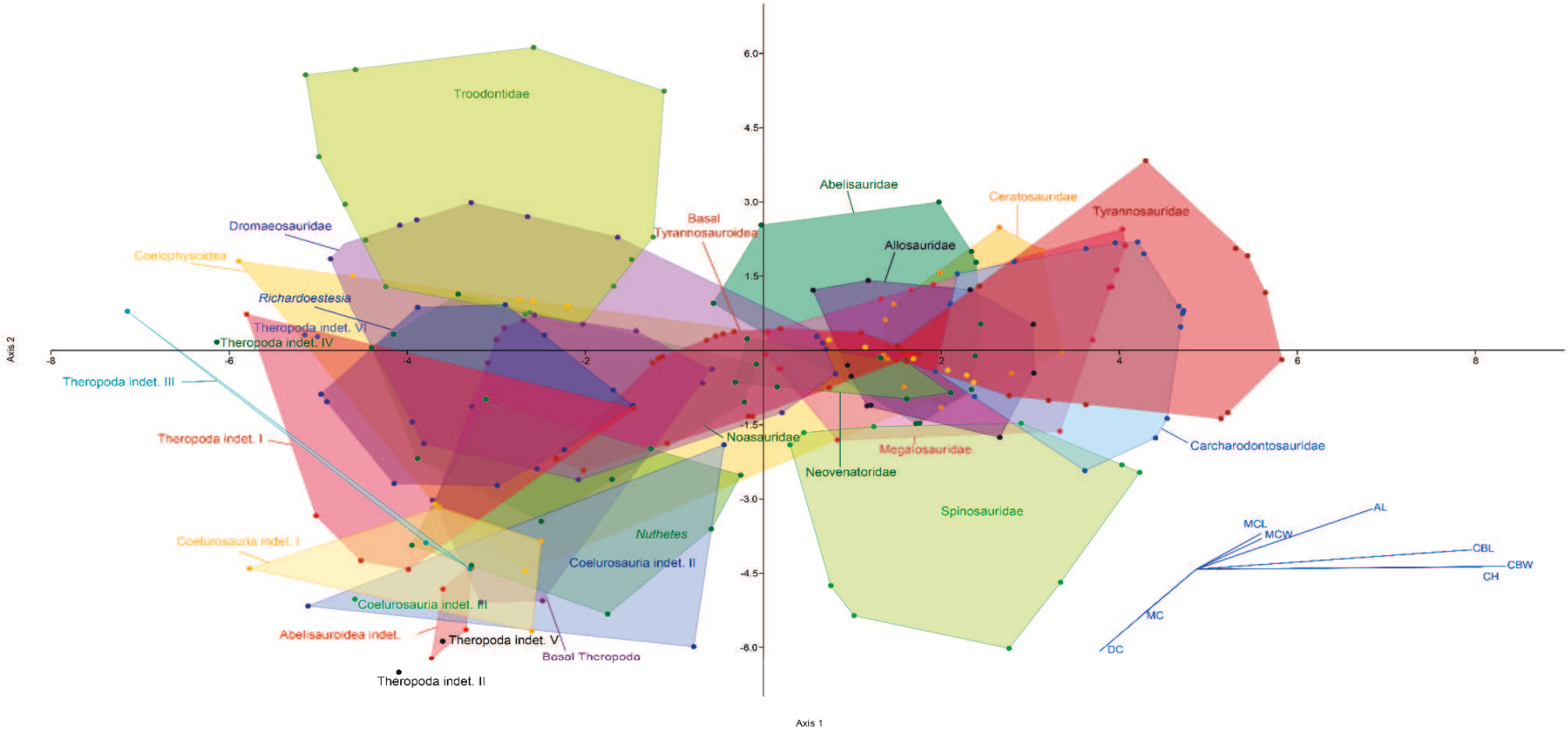


Figure 59. Séparation phénotypique des dents de grands taxons de théropodes par l'analyse discriminante de 1025 dents appartenant à 62 taxons de théropodes (+6 morphotypes de Theropoda gen. et sp. indet., 3 morphotypes de Coelurosauria gen. et sp. indet., et un morphotype d'Abelisauroidea gen. et sp. indet.) répartis dans 29 groupes le long des deux premiers axes de discrimination maximale (axe 1 : p-value = 7,7033 pour 51,48% de la variation ; axe 2 : p-value = 2,8579 pour 19,1% de la variation. 69,27% des taxons ont été correctement attribués à leurs clades respectifs. Ces résultats sont basés sur la matrice de Hendrickx *et al.* (2015a), augmentée des spécimens d'Anoual.

Coelurosauria gen. et sp. indet.

Fig. 60

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-A1-, KM-B', KM-C, KM-D2.

Matériel rapporté : 11 griffes (KM-A1-9, 1 griffe de main, **Fig. 60A** ; KM-A1-11, 1 griffe de main, 1 griffe de pied et 2 griffes indéterminées ; KM-A1-55, 1 griffe de main ; KM-A1-56, 1 griffe de pied, **Fig. 60B** ; KM-B'-21, 1 griffe de main ; KM-B'-94, 1 griffe de pied ; KM-C-1, 1 griffe de main (?) ; KM-D2-9, 1 griffe de main (?)).

Description : 11 phalanges unguéales (nous parlerons ici improprement de « griffes ») de dinosaures théropodes ont été collectées dans le site de KM. Parmi elles, certaines (KM-A1-9, KM-A1-11 [1], KM-A1-55, KM-B'-21 ; **Fig. 60A**) se distinguent par une forte compression médiolatérale. Leur surface articulaire n'est pas préservée, mais la section proximale des griffes indique qu'elle était dorsoventralement haute. Leur section transverse est ovale. Elles sont fortement courbées ventralement (**Fig. 60A**). Tous ces éléments caractérisent les griffes des mains chez les théropodes (Agnolin & Chiarelli, 2009). D'autres (KM-A1-11 [2], KM-A1-56, KM-B'-94 ; **Fig. 60B**), préservées en intégralité, ont une surface articulaire plus étendue dorsoventralement, légèrement concave et lisse. Leur section transverse est subtriangulaire et leur face ventrale est très peu courbée, presque plate (**Fig. 60B**). Cette combinaison de caractères les identifie comme des griffes des pieds (Agnolin & Chiarelli, 2009). D'autres enfin (KM-C-1, KM-D2-9) sont très mal préservées, mais leur forte compression latérale suggère qu'il s'agirait de griffes des mains. Le tubercule fléchisseur, quand il est préservé (KM-A1-9, KM-A1-55, KM-A1-56, KM-B'-94, KM-D2-9 ; **Fig. 60**), est plus développé sur les griffes des mains. Les griffes des mains présentent pour la plupart des gouttières latérales (une sur chaque face latérale) étendues sur presque la totalité de la phalange, vraisemblablement de la pointe presque jusqu'à la surface articulaire (**Fig. 60A**). Pour d'autres (KM-A1-55), les gouttières latérales sont moins étendues proximalement, mais sont soulignées par un petit plateau osseux, qui fait saillie médialement et latéralement par rapport au contour proximal de la griffe. Pour les griffes des pieds, les gouttières latérales (là encore, une par face latérale) sont limitées à la moitié distale de la phalange, mais forment un sillon plus profondément marqué (**Fig. 60B**).

Discussion : La présence d'une seule gouttière par face identifie ces griffes comme appartenant à des coelurosaures, et non à des abélisauroïdes, qui présentent deux gouttières sur chaque face

(Cerroni *et al.*, 2019). Nous identifions donc ces griffes comme Coelurosauria gen. et sp. indet. Les dents décrites précédemment pouvant éventuellement être rapportées à des Dromaeosauridae ou à des Noasauridae, et en l'absence de matériel formellement attribuable à un autre groupe de théropodes, on peut suggérer, là encore sans certitude, un rapprochement de ces griffes aux Dromaeosauridae ou aux Noasauridae.

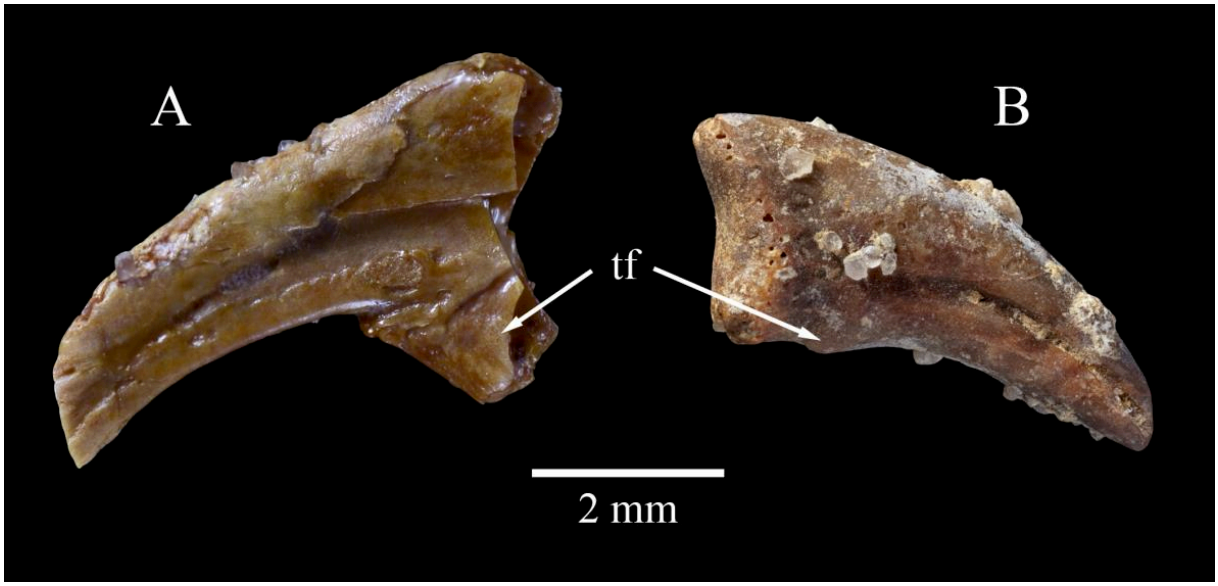


Figure 60. Coelurosauria gen. et sp. indet. de Ksar Metlili (Tithonien – Berriasien), Oriental, Maroc. Griffes. **A.** KM-A1-9, griffe de main. **B.** KM-A1-56, griffe de pieds. Vues latérales.

ORNITHISCHIA Seeley, 1888

THYREOPHORA Nopcsa, 1915

cf. ORNITHOPODA Marsh, 1881

cf. HETERODONTOSAURIDAE Romer, 1966

cf. Heterodontosauridae gen. et sp. indet.

Fig. 61A

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-A2.

Matériel rapporté : KM-A2-8, une dent (**Fig. 61A**).

Description : Les nouvelles collectes effectuées dans le site de KM ont livré, récemment, une dent de petite taille (3 mm de haut ; **Fig. 61A**), dont la racine et la couronne sont toutes deux

préservées. L'une des faces de la couronne est aplatie et l'autre est concave : les dents de tétrapodes présentent souvent une concavité sur leur face labiale, nous orientons donc cette dent en suivant cette convention et considérons la face concave comme la face labiale. La dent est uniradiculée et sa couronne est compressée labiolingualement. Unique dans tout le matériel du site, elle présente un cingulum fortement développé (**Fig. 61A1, A2**). La couronne porte cinq denticules bien développés et distincts les uns des autres, alignés dans le plan antéro-postérieur : le denticule central est environ deux fois plus haut que les autres (**Fig. 61A1, A2**). Les denticules sont reliés par une carène tranchante marquée ; la ligne ainsi formée n'est pas centrale en vue occlusale, mais légèrement déportée labialement (**Fig. 61A3**). La face linguale de la couronne est légèrement concave, en cuillère ou en feuille (**Fig. 61A1**). De forme globalement ovoïde, voire presque rectangulaire, en vue occlusale, on observe toutefois une petite encoche dans le contour de la dent, antérieurement et postérieurement, dans l'axe des denticules (**Fig. 61A3**). La racine, unique, est robuste et fait environ une fois et demie la hauteur de la couronne (**Fig. 61A1, A2**).

Discussion : Comme cela a déjà été signalé (Lasseron *et al.*, 2020), cette dent est semblable à la dent d' « Ornithopoda basal indet. forme A » décrite par Pouech (2008) dans le Berriasien de Cherves-de-Cognac (Charente, France). Elle peut aussi être rapprochée d'une dent récemment décrite dans le Cénomanien de l'Utah (États-Unis) et décrite comme appartenant à un néornithischien (Avrahami *et al.*, 2018, fig. 12H-L). À un moindre degré, elle ressemble aussi à une dent du Barrémien d'Angleterre, identifiée comme appartenant à un ornithischien indéterminé et potentiellement attribuable à un Heterodontosauridae (Sweetman, 2016, fig. 4m-o). Elle rappelle aussi les dents décrites par Thulborn (1973) dans le Kimméridgien du Portugal sous le nom de *Trimucrodon cuneatus* (aujourd'hui considéré comme un *nomen dubium*), classé parmi les Hypsilophodontidae. Cependant, chez *T. cuneatus*, les denticules le plus mésial et le plus distal sont saillants et divergent de l'axe vertical de la couronne, ce qui n'est pas le cas chez le spécimen de KM. D'autres dents à la morphologie similaire, attribuées à des Hypsilophodontidae indéterminés, ont été découvertes dans le Bathonien de France (Kriwet *et al.*, 1997, figs. 7l, 8d). Quoi qu'il en soit, les caractères de cette dent sont très plésiomorphes par rapport à ce qui est connu chez d'autres ornithischiens contemporains ou plus récents. Compte tenu de ces comparaisons, nous proposons donc, pour cette dent, une attribution provisoire en tant que cf. Heterodontosauridae gen. et sp. indet. ; elle appartiendrait à une espèce impliquée dans les premières dichotomies de l'arbre phylogénétique du groupe. Il y aurait donc, à KM, un Heterodontosauridae relativement jeune d'un point de vue géologique, mais aux caractéristiques

dentaires très plésiomorphes, qui pourraient indiquer la survivance d'une ancienne lignée évolutive relique dans un refuge nord-africain.

cf. Stegosauria Marsh, 1877

Famille indéterminée

cf. Stegosauria gen. et sp. indet.

Fig. 61B

Provenance : Guelb el Ahmar, locus GEA2.

Matériel rapporté : GEA2-4, une dent (**Fig. 61B**).

Description : Une unique dent de 3,4 mm de haut (**Fig. 61B**) a été signalée par Haddoumi *et al*. (2016). La partie préservée correspond à la partie la plus supérieure de la racine et à la base de la couronne. Elle présente un cingulum labial et la base de quelques denticules bien développés (au moins cinq, dont le central est le plus développé), alignés dans le plan antéro-postérieur.

Discussion : Une dent similaire, attribuée à un stégosaure, a été décrite dans le Bathonien d'Angleterre (Metcalf *et al.*, 1992, fig. 11d ; Metcalf & Walker, 1994, fig. 19.7), et la présence associée d'un cingulum labial et d'un alignement de denticules, dont le plus central est le plus développé, est diagnostique de ce groupe. Nous suivons donc Haddoumi *et al*. (2016) et conservons l'attribution de cette dent comme cf. Stegosauria gen. et sp. indet.

Ornithischia gen. et sp. indet.

Fig. 61C

Provenance : Guelb el Ahmar, locus GEA2 (**Fig. 61C**).

Matériel rapporté : GEA2-3, une dent ; GEA2 non numéroté, un fragment de couronne dentaire.

Description : À GEA, une dent complète (à l'exception de la racine, manquante ; **Fig. 61C**) de 2,3 mm de haut, bien préservée, présente une couronne subconique recourbée vers l'arrière et vers l'intérieur. Une carène distale est présente et porte quatre denticules près de sa base. La

surface de l'émail présente quelques légers plissements longitudinaux. Une autre dent, dont seule la partie mésiale de la couronne est préservée, pourrait représenter la même espèce.

Discussion : Ces dents, dont le spécimen GEA2-3 a déjà été signalé par Haddoumi *et al*. (2016), pourrait appartenir à un dinosaure ornithischien indéterminé (peut-être un ornithopode ?). En effet, des dents similaires ont été décrites par Thulborn (1973) dans le Jurassique supérieur du Portugal et ont été attribuées à un ornithopode hypsilophodontidé, *Alocodon kuehnei*, aujourd'hui considéré comme un *nomen dubium*. Kriwet *et al*. (1997, fig. 7m) ont décrit des dents semblables, attribuées à un hypsilophodontidé indéterminé, dans le Bathonien de France.

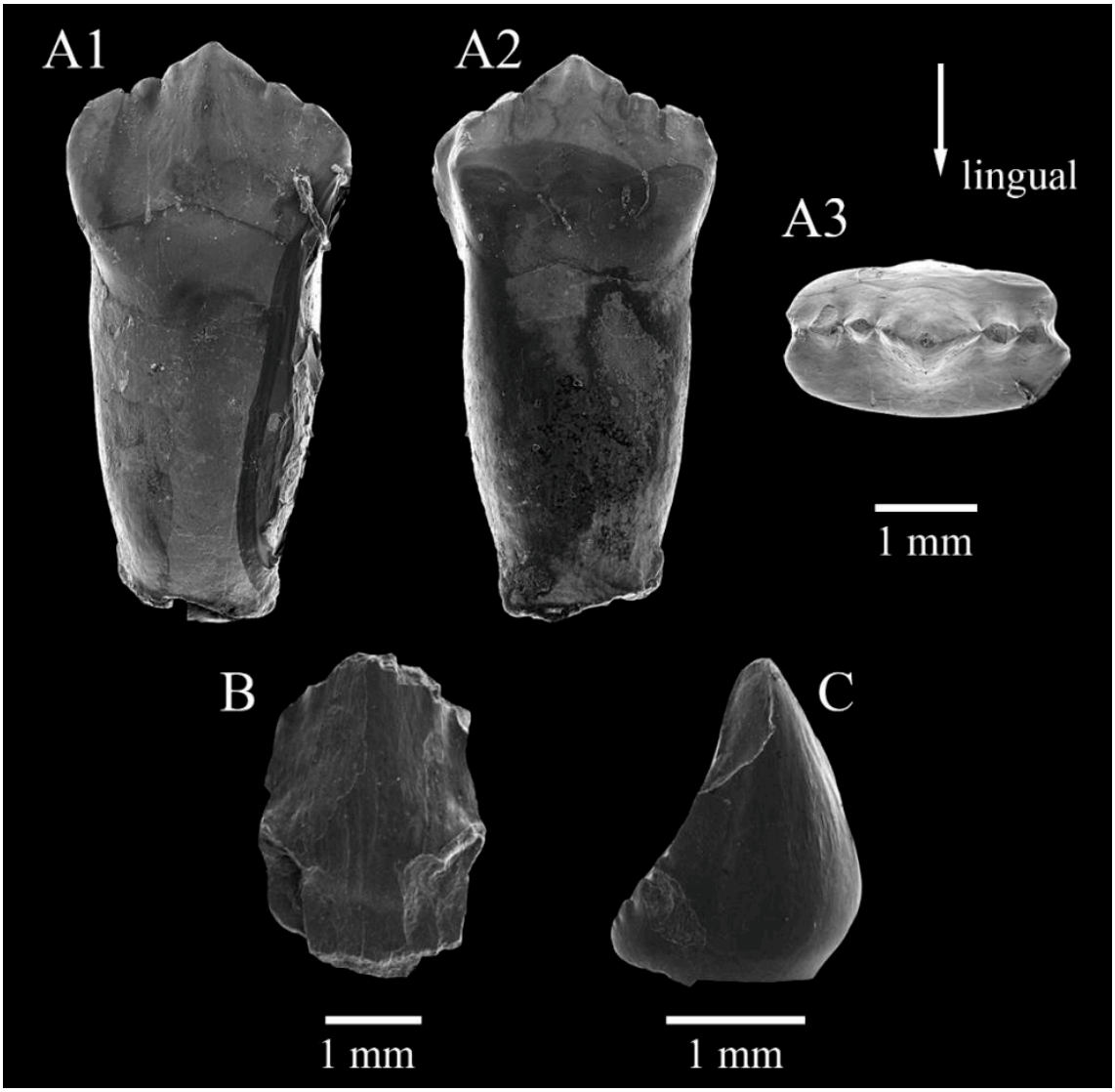


Figure 61. Ornithischia de Guelb el Ahmar (Bathonien) et de Ksar Metlili (Tithonien – Berriasien), synclinal d'Anoual (Oriental, Maroc). **A.** KM-A2-8, dent de cf. Heterodontosauridae gen. et sp. indet., en vues linguale (1), labiale (2) et occlusale (3). **B.** GEA2-4, dent de cf. Stegosauria en vue labiale. **C.** GEA2-3, dent d'Ornithischia gen. et sp. indet. en vue labiale. (B, C : d'après Haddoumi *et al.*, 2016).

2.11. Cynodontes

Le site de KM a livré trois morphotypes de dents tricuspides uniradiculées, correspondant à une ou deux espèces de tétrapodes et qui ne peuvent être rattachées à aucun des groupes majeurs de vertébrés identifiés à KM ou, plus largement, dans le synclinal d'Anoual. La morphologie de ces dents rappelle plusieurs groupes de vertébrés, tels les ptérosaures, les crocodyliformes notosuchiens ainsi que certains mammifères et cynodontes non mammaliaformes (Lasseron, 2019; Lasseron *et al.*, 2020). Cinq de ces dents ont fait l'objet d'une comparaison détaillée ayant permis de les identifier provisoirement comme des cynodontes non mammaliaformes (cf. Cynodontia gen. et sp. indet.) et ayant donné lieu à une publication (Lasseron, 2019). Elles ont également été décrites de façon plus succincte dans une autre (Lasseron *et al.*, 2020). Depuis, trois autres dents similaires ont été mises en évidence dans les anciennes collections de KM. Très rares, ces possibles cynodontes non mammaliaformes ne représentent que 0,02% du total des éléments identifiés. Leur présence dans le synclinal d'Anoual est toutefois d'une importance cruciale : il s'agirait en effet des cynodontes non mammaliaformes les plus récents d'Afrique et du Gondwana tout entier. Ils seraient également parmi les derniers représentants du groupe connus dans le monde, avec quelques espèces asiatiques de la fin du Crétacé inférieur (*Montirichus kuwajimaensis* dans le Barrémien – Aptien du Japon (Setoguchi *et al.*, 1999 ; Matsuoka & Setoguchi, 2000 ; Matsuoka *et al.*, 2016), *Xenocretosuchus sibiricus* et *X. kolossovi* dans le ?Valanginien – Hautérivien – Barrémien et le Barrémien – Aptien de Russie (Tatarinov & Mashchenko, 1999 ; Lopatin & Agadjanian, 2008)).

Nous suivons ici les critères d'orientation des dents isolées de Godefroit & Battail (1997). La face la plus convexe de la couronne est traditionnellement considérée comme la face labiale, nous appliquons donc ce critère pour distinguer les faces linguale et labiale des spécimens de KM. L'histoire évolutive des mammifères et de leurs proches parents cynodontes présente une tendance générale à la réduction et à la simplification des structures dentaires dans le sens postéro-antérieur, le long de la rangée dentaire et sur chacune des dents : les cuspides accessoires sont habituellement plus nombreuses et/ou plus développées sur la face distale des dents. Ainsi, la face portant la cuspide accessoire la plus développée et la plus différenciée est ici considérée comme la face distale, et la face portant la cuspide accessoire la plus réduite est considérée comme la face mésiale. La courbure des cuspides, quand elle existe, se fait vers la face distale et aide ainsi également à l'identification des faces mésiale et distale quand le degré de

différenciation des cuspides accessoires est similaire. Il reste toutefois difficile de placer ces spécimens dans la rangée dentaire supérieure ou inférieure.

Les mesures ont été faites sur la face linguale (**Fig. 62**) et sont données en **Tableau 2**.

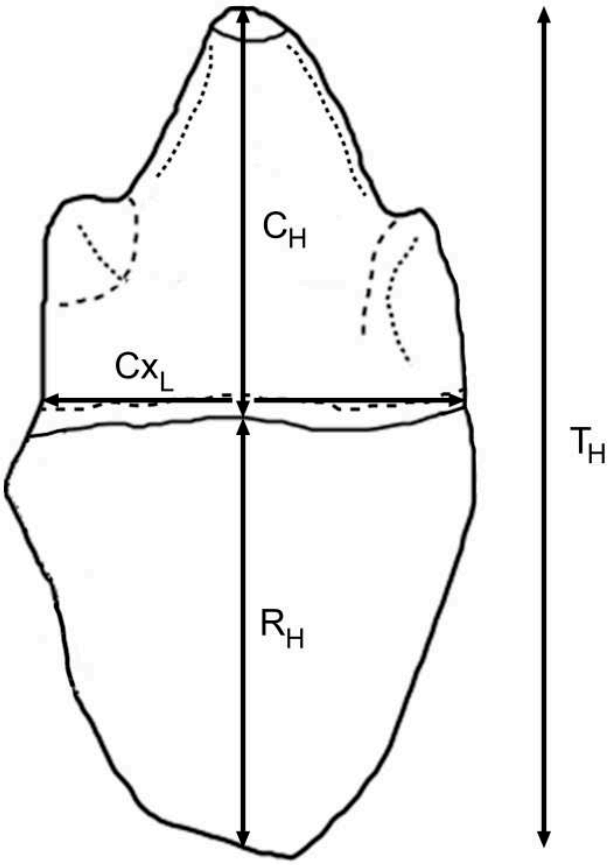


Figure 62. Mesures effectuées sur les dents rapportées à des cynodontes non mammaliaformes de Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. T_H = hauteur totale ; C_H = hauteur de la couronne ; R_H = hauteur de la racine ; Cx_L = longueur mésiodistale au niveau du *cervix dentis*. Les contours sont ceux du spécimen KM- ?-1. D'après Lasseron, 2019.

Synapsida Osborn, 1903

Therapsida Broom, 1905

cf. Cynodontia Owen, 1861

Famille indéterminée

cf. Cynodontia gen. et sp. indet. morphotype I

Figs. 63, 64

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH, KM-B'.

Matériel rapporté : KM-B'-44, dent supérieure (?) (**Fig. 63**) ; KM-B'-43, fragment distal de couronne de dent supérieure (?) (**Fig. 64A**) ; KM-B'-98, dent (couronne seule) inférieure (?) (**Fig. 64B**) ; MCM 704, dent (couronne seule) supérieure (?) (**Fig. 64C**).

Description : Les dents rapportées à ce morphotype partagent plusieurs traits qui pourraient caractériser une seule et même espèce (Lasseron, 2019) : (1) une couronne dont la compression transverse est approximativement symétrique ; (2) une ornementation apicale constituée de rides sur la face linguale de la cuspide centrale (à l'exception du spécimen MCM 704). De plus, leurs dimensions sont similaires (**Tab. 2**).

La dent KM-B'-44 (**Fig. 63**), haute de 4 mm, est la mieux préservée : elle présente une couronne complète ainsi qu'une grande partie de la racine. La racine est unique, droite et creuse, presque aussi longue que la couronne, dont elle est séparée par une légère constriction (**Fig. 63A, B**). Cette constriction marque aussi la limite de l'émail et correspond au *cervix dentis*. Celui-ci surmonte un renflement apical de la racine. La dent est fortement compressée transversalement et approximativement symétrique en vue occlusale (**Fig. 63C**). La couronne porte une haute cuspide centrale principale, bien développée, ainsi que deux cuspides accessoires plus petites, mésialement et distalement à la cuspide centrale. Les trois cuspides sont alignées mésio-distalement. L'une de ces cuspides accessoires est fortement réduite par rapport à l'autre : suivant la tendance à la réduction et à la simplification des structures dentaires dans le sens postéro-antérieur dans l'évolution des cynodontes, la cuspide accessoire la plus développée est probablement distale, la plus réduite étant donc mésiale. La cuspide distale est clairement distincte du corps de la cuspide centrale et mesure environ un tiers de la hauteur de la couronne. La cuspide mésiale est légèrement plus basse et se réduit à une petite bosse ; elle n'est pas clairement séparée de la cuspide centrale (**Fig. 63A, B**). La couronne présente une légère

convexité sur une de ses faces, probablement la face labiale (**Fig. 63A, C**) selon les critères de Godefroit & Battail (1997). La cuspide centrale est très légèrement recourbée lingualement. La face labiale est lisse, dépourvue d'ornementation (**Fig. 63A**), mais l'apex de la cuspide principale présente des rides convergentes en face linguale (**Fig. 63B, D**). Ces rides s'étendent approximativement de l'apex jusqu'au milieu de la hauteur de la couronne. De faibles carènes antérieure et postérieure sont visibles en vue occlusale (**Fig. 63C**), reliant les apex des trois cuspides et séparant les faces labiale et linguale.

Le spécimen KM-B'-43 (**Fig. 64A**) est un fragment de couronne dentaire de 2,4 mm de haut, ne portant plus qu'une partie de la couronne centrale et une cuspide accessoire. La cuspide accessoire préservée est bien développée et bien distincte de la cuspide centrale, elle est donc probablement distale. En comparaison avec la cuspide accessoire distale de la dent KM-B'-44, celle-ci est plus haute par rapport à la hauteur totale de la couronne : elle fait environ la moitié de la hauteur de la cuspide centrale (**Fig. 64A1, 2**). La compression transversale est moins importante que chez KM-B'-44 (**Fig. 64A3**). À l'exception de ces deux différences, la morphologie générale de la couronne est identique à celle de KM- B'-44 : probablement tricuspide, elle présente une légère concavité en face linguale et une convexité labiale ; la face labiale est lisse (son émail est toutefois plus abîmé que sur la dent KM-B'-44 ; **Fig. 64A1**), mais la face linguale de la cuspide centrale porte des rides convergentes s'étendant entre le milieu de la hauteur de la couronne (au niveau de l'apex de la cuspide accessoire distale) et l'apex de la cuspide (**Fig. 64A2**). Des carènes mésiale et distale sont visibles en vue occlusale et sont plus marquées que chez le spécimen KM-B'-44 (**Fig. 64A3**).

Le spécimen KM-B'-98 (**Fig. 64B**) est une couronne dentaire complète de 2 mm de haut, dont la morphologie générale est similaire aux deux spécimens précédents. Comme pour eux, la cuspide accessoire distale est plus différenciée que la cuspide mésiale, et comme pour la dent KM-B'-43, elle est plus haute par rapport à la cuspide centrale et mesure environ la moitié de sa hauteur (**Fig. 64B1, 2**). Il y a une légère courbure linguale. Elle est toutefois plus robuste et plus trapue que les deux autres, c'est pourquoi nous faisons l'hypothèse qu'elle puisse appartenir à la rangée dentaire inférieure et que les dents KM-B'-44 et KM-B'-43 puissent être des dents supérieures. Les carènes mésiale et distale sont présentes, mais usées et peu marquées (**Fig. 64B3**).

Le spécimen MCM 704 (**Fig. 64C**), encore inédit, correspond lui aussi à une couronne dentaire complète, de 2,06 mm de haut, sans racine. Comme les trois spécimens précédents, il y a une haute cuspide centrale entourée mésio-distalement par deux cuspides accessoires plus petites. L'une est plus petite et moins développée que l'autre, moins distincte du corps de la cuspide

centrale, et semble donc être la cuspide mésiale (**Fig. 64C1, 2**). La compression transversale est plus faible que chez la dent KM-B'-44 et équivalente à celle observée chez KM-B'-43 (**Fig. 64C3**). Les carènes mésiale et distale sont marquées (**Fig. 64C3**). Toutefois, contrairement aux autres dents de ce morphotype, ce spécimen ne présente aucune ornementation au niveau de l'apex de la cuspide centrale en face linguale, pas plus qu'en face labiale. Cette différence peut être due à une variation de position dans la rangée dentaire ou à une différence du degré d'usure de la dent, dont l'émail est abîmé.

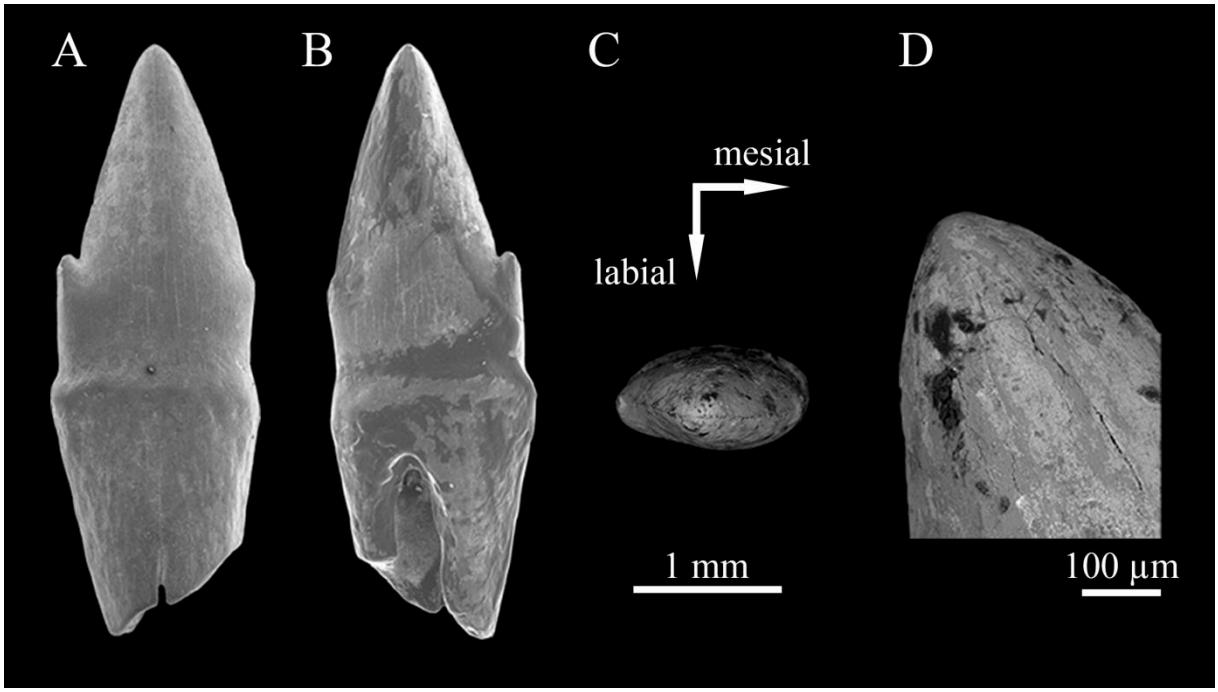
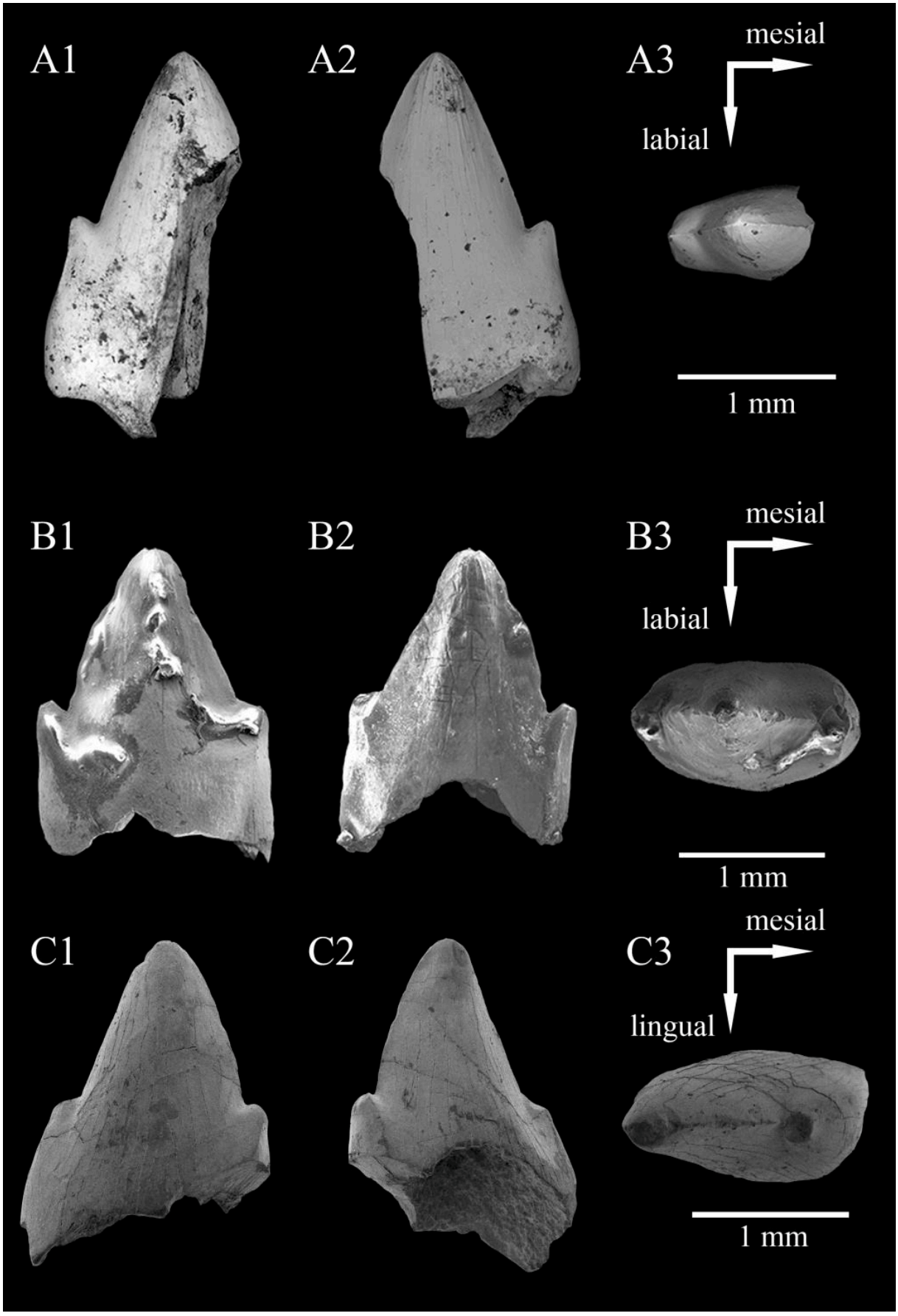


Figure 63. Dent de cf. Cynodontia gen. et sp. indet. morphotype I, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. KM-B'-44, dent supérieure (?). **A.** Vue labiale. **B.** Vue linguale. **C.** Vue occlusale. **D.** Détail de l'apex de la cuspide centrale, en vue linguale. D'après Lasseron, 2019.

► **Figure 64.** Dents de cf. Cynodontia gen. et sp. indet. morphotype I, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. **A.** KM-B'-43, fragment distal de couronne de dent supérieure (?). **B.** KM-B'-98, dent (couronne seule) inférieure (?). **C.** MCM 704, dent (couronne seule) supérieure ?. Vues labiale (1), linguale (2) et occlusale (3). (A, B : d'après Lasseron, 2019).


A1
A2
A3
mesial
labial
1 mm
B1
B2
B3
mesial
labial
1 mm
C1
C2
C3
mesial
lingual
1 mm

cf. Cynodontia gen. et sp. indet. morphotype II

Fig. 65

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH et locus inconnu (récolte de 2010, mais le locus n'a pas été précisé).

Matériel rapporté : KM-?-1, dent inférieure (?) (**Fig. 65A**) ; MCM 705, dent (**Fig. 65B**).

Description : La dent KM- ?-1 (**Fig. 65A**), haute de 2,9 mm et déjà signalée et décrite (Lasseron, 2019), présente une morphologie très proche de celle du morphotype précédent, mais sans ornementation : la cuspide centrale ne montre pas de rides apicales, ni sur sa face linguale ni sur sa face labiale (**Fig. 65A1, 2**). Cette absence d'ornementation ne semble pas due à l'usure, puisque la dent ne montre aucun autre signe d'une éventuelle usure. Contrairement au morphotype précédent, la compression transversale n'est pas symétrique et la face labiale est renflée alors que la face linguale est aplatie (**Fig. 65A3**). Les deux cuspides accessoires sont sensiblement de même taille et font environ la moitié de la hauteur de la cuspide centrale (**Fig. 65A1, 2**). Elles sont peu développées par rapport à cuspide centrale en comparaison du morphotype précédent. La couronne est légèrement recourbée lingualement, comme pour les dents décrites plus haut. Les carènes mésiale et distale sont peu marquées (**Fig. 65A3**). Une crête reliant les cuspides accessoires à la base de la cuspide centrale est visible en face linguale : elle est nette sur les prises de vue au MEB (**Fig. 65A2**) mais est difficilement détectable à la loupe binoculaire. Comme pour le spécimen KM-B'-98, sa morphologie trapue suggère qu'elle puisse appartenir à la rangée dentaire inférieure. La racine est ovale en section transverse. On retrouve le renflement apical de la racine, surmonté par le *cervix dentis* marquant la limite de l'émail, ainsi que la forte constriction entre la racine et la couronne, comme chez le spécimen KM-B'-44 (**Fig. 65A1, 2**). Des carènes mésiale et distale sont visibles en vue occlusale (**Fig. 65A3**).

Le spécimen MCM 705 (**Fig. 65B**) correspond à une couronne dentaire seule, de petite taille (0,95 mm), sans racine et dont manque une partie de la base de la face linguale. Il ne semble pas y avoir de fracture, et donc pas de manque, au niveau de la base de la face labiale de la couronne : celle-ci semble donc avoir été très basse. Comme chez le spécimen KM-?-1, il n'y a pas d'ornementation apicale en face linguale ni en face labiale (**Fig. 65B1, 2**). Comme chez KM-?-1 également, la compression transversale n'est pas symétrique, avec une face labiale convexe et une face linguale très aplatie (**Fig. 65B3**). Les cuspides accessoires sont peu développées par rapport à la cuspide centrale par rapport au morphotype I (**Fig. 65B1, 2**). Leur différence de

hauteur est toutefois plus nettement observable que chez la dent KM-?-1. Ces similitudes suggèrent une inclusion de cette couronne dentaire dans le morphotype II.

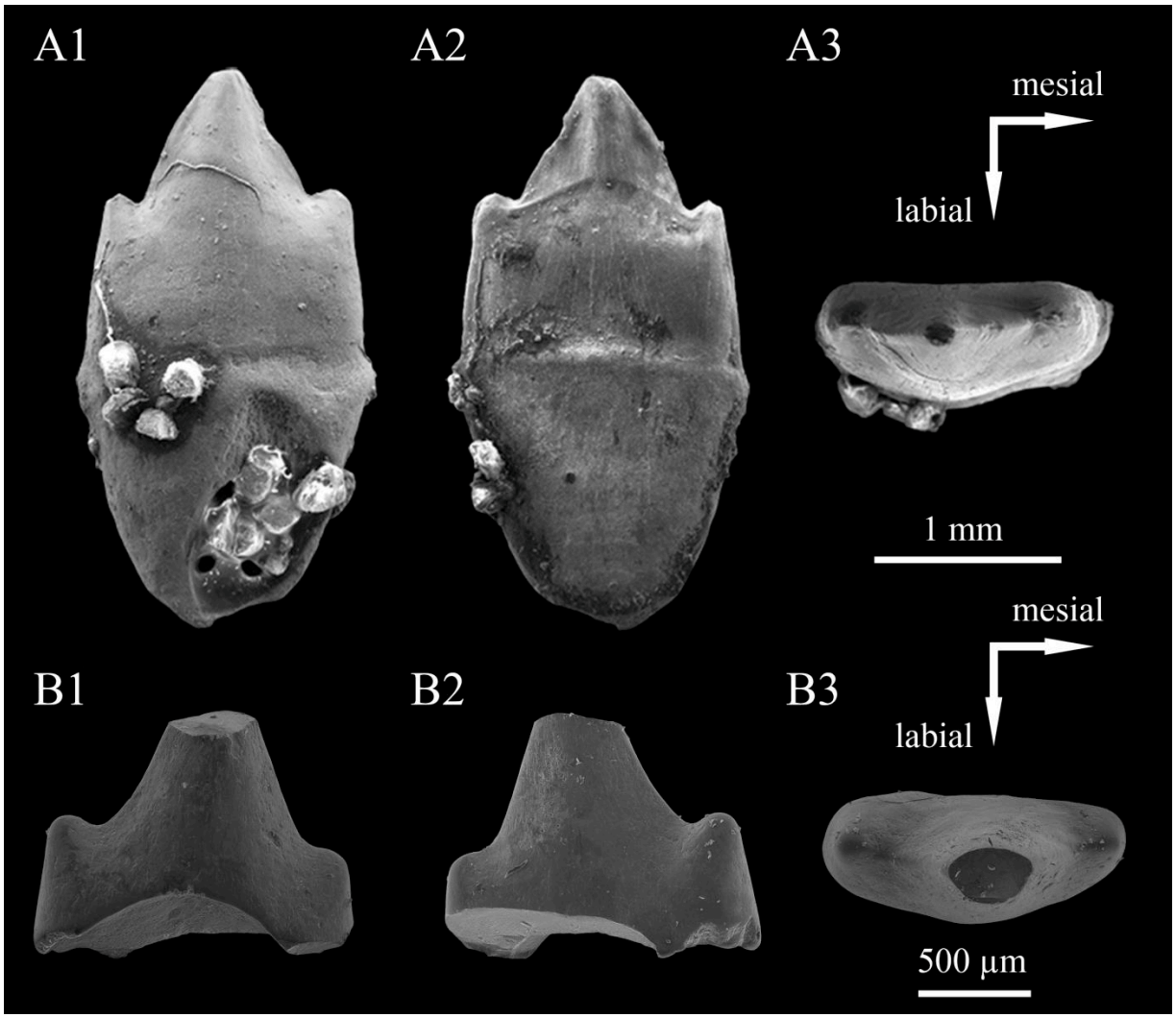


Figure 65. Dents de cf. Cynodontia gen. et sp. indet. morphotype II, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. **A.** KM- ?-1, dent inférieure (?). **B.** MCM 705. Vues labiale (1), linguale (2) et occlusale (2). (A : d'après Lasseron, 2019).

cf. Cynodontia gen. et sp. indet. morphotype III

Fig. 66

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH.

Matériel rapporté : MCM 706, dent supérieure (?) (**Fig. 66**).

Description : Un troisième morphotype, encore inédit jusqu'ici, est représenté par la dent MCM 706, presque complète à l'exception de l'apex de la cuspide centrale et de la base de la racine (**Fig. 66A, B**). Elle mesure 2,86 mm dans sa plus grande hauteur préservée. Comme les autres morphotypes, elle est uniradiculée (**Fig. 66A, B**), tricuspide et présente une cuspide centrale entourée mésio-distalement par deux cuspides accessoires plus petites, dont l'une est légèrement plus basse que l'autre et est probablement mésiale (**Fig. 66**). Elle ressemble au morphotype I par sa racine droite et creuse. Elle rappelle le morphotype II, mais diffère du morphotype I par l'absence d'ornementation sur la face linguale de cuspide centrale, pour la partie préservée pour le moins (**Fig. 66B**). On ne peut pas exclure qu'une ornementation linguale apicale ait été présente, mais elle aurait été dans ce cas moins étendue que chez le morphotype I, où elle descend jusqu'à la moitié de la hauteur de la couronne centrale ; aucune ornementation n'est visible à ce niveau sur ce spécimen. Elle ressemble au morphotype II par l'asymétrie de sa compression transversale (**Fig. 66C**) : la face labiale est convexe alors que la face labiale est aplatie. Comme pour les morphotypes I et II, des carènes mésiale et distale sont visibles ; elles sont ici peu marquées (**Fig. 66C**). Elle diffère cependant des morphotypes I et II par plusieurs caractères : (1) l'absence de renflement apicale de la racine (**Fig. 66A, B**) ; (2) l'absence de constriction séparant la couronne de la racine au niveau du *cervix dentis* (**Fig. 66A, B**) ; (3) ses cuspides accessoires sont toutes les deux bien développées et bien distinctes de la couronne centrale, dont elles divergent (**Fig. 66**).

Discussion : On ne peut pas exclure que les différences observées entre cette dent et les morphotypes I et II soient le résultat d'une variation morphologique de position dans la rangée dentaire. Cependant, l'absence de constriction au niveau du *cervix dentis* irait plutôt en faveur d'une dent antérieure quand le fort développement et la forte différenciation des cuspides accessoires suggéreraient plutôt une dent postérieure. Il semble donc probable que ce morphotype corresponde à une espèce distincte.

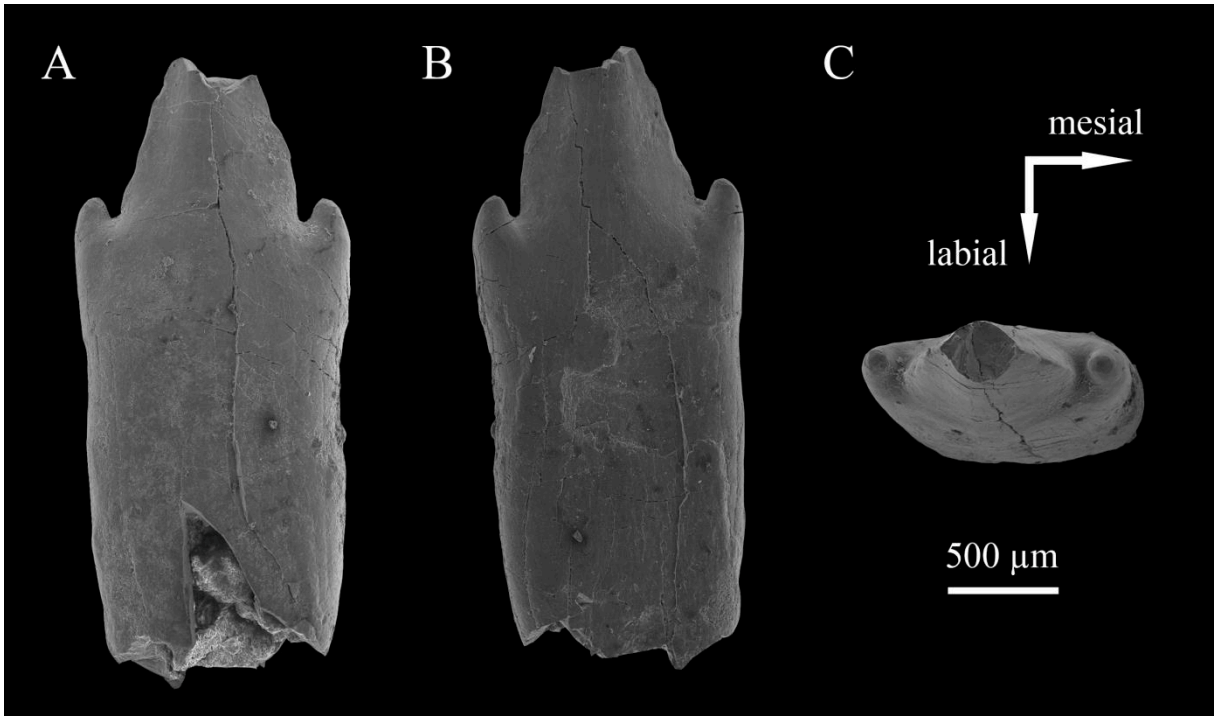


Figure 66. Dent de cf. Cynodontia gen. et sp. indet. morphotype III, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. MCM 706, dent supérieure (?). **A.** Vue labiale. **B.** Vue linguale. **C.** Vue occlusale.

cf. Cynodontia gen. et sp. indet.

Fig. 67

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-B'.

Matériel rapporté : KM-B'-99, fragment distal d'une couronne dentaire (**Fig. 67**).

Description : Sur ce spécimen (1,24 mm dans sa plus grande hauteur), seule une partie de la couronne a été préservée, avec une majeure partie de la cuspide centrale (sauf l'apex) et une cuspide accessoire (**Fig. 67**). La différenciation importante de cette cuspide accessoire par rapport à la cuspide centrale suggère qu'il s'agit de la cuspide distale. Aucune ornementation n'est visible sur la partie préservée. La morphologie générale tricuspide est proche de celle des dents décrites ci-dessus, mais le spécimen est trop incomplet pour permettre son assignation formelle à l'un des morphotypes définis.

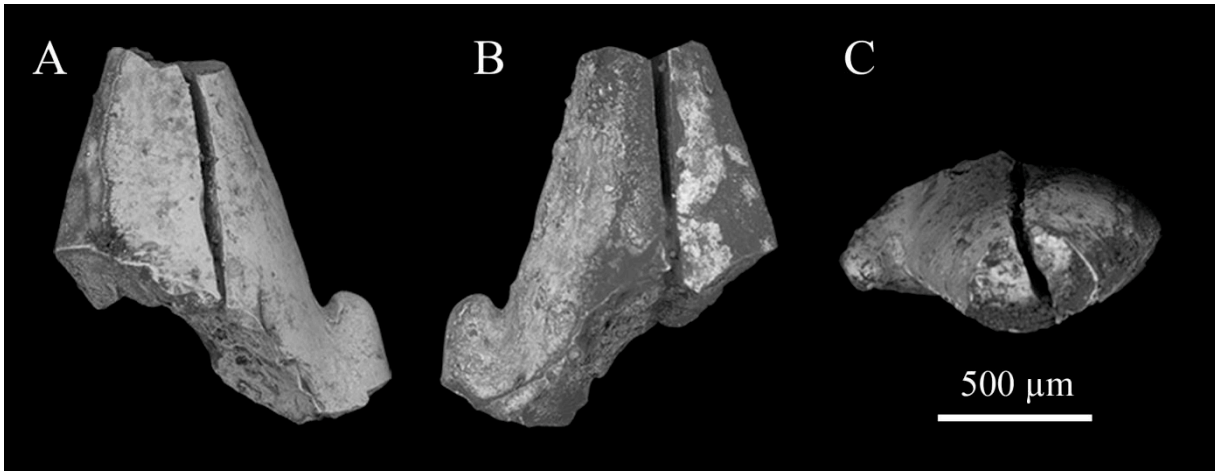


Figure 67. Dent de cf. Cynodontia gen. et sp. indet., Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. KM-B'-99. **A.** Vue labiale. **B.** Vue linguale. **C.** Vue occlusale. D'après Lasseron, 2019.

Tableau 2. Dimensions (en mm) des dents de cf. Cynodontia de Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. Les valeurs estimées pour les spécimens incomplets sont indiquées entre parenthèses. Voir les abréviations en Figure 62.

	cf. Cynodontia gen. et sp. indet. morphotype I				cf. Cynodontia gen. et sp. indet. morphotype II		cf. Cynodontia gen. et sp. indet. morphotype III	cf. Cynodontia gen. et sp. indet.
	KM-B' -44	KM-B' -43	KM-B' -98	MCM 704	KM- ?-1	MCM 705	MCM 706	KM-B' -99
T_H	4,2	?	?	?	3,01	?	2,81 (2,96)	?
C_H	2,17	2 ,43	2,15	2,06	1,54	0,9 (1,07)	1,29 (1,46)	1,29
R_H	1,85	?	?	?	1,47	?	1,52	?
Cx_L	1,40	0,93 (1,75)	1,43	1,58	1,52	1,39	1,11	1,16 (1,37)

Discussion générale sur les cf. Cynodontia de KM : La morphologie très simple de ces dents rappelle plusieurs taxons très différents, ce qui ne facilite pas leur identification. Outre les cynodontes non mammaliaformes desquels elles sont été rapprochée, elles rappellent en effet à la fois certains ptérosaures, les crocodyliformes notosuchiens et les mammifères eutriconodontes (Lasseron, 2019 ; Lasseron *et al.*, 2020). La question, déjà traitée en détail dans les articles antérieurs publiés dans le cadre de cette thèse (Lasseron, 2019 ; Lasseron *et al.*, 2020), est brièvement rediscutée ici. Chez les ptérosaures, ces dents sont globalement similaires à celles des rhamphorhynchoïdes, notamment celles des genres *Eudimorphodon* (Jenkins *et al.*, 2001 ;

Wellnhofer, 2003 ; Dalla Vecchia, 2013 ; Kellner, 2015) et *Peteinosaurus* (Dalla Vecchia, 2013), dont les dents sont multicuspides. Elles s'en distinguent toutefois par plusieurs caractéristiques. La constriction entre la couronne et la racine est absente ou légèrement marquée chez les dents de KM, quand elle est toujours présente et très marquée chez les ptérosaures proches d'*Eudimorphodon* (Hahn *et al.*, 1984). La racine des dents de KM, bien qu'unique, présente un sillon indiquant un début de division, ce qui n'est jamais le cas chez les ptérosaures (Fröbisch & Fröbisch, 2006). L'émail des dents d'*Eudimorphodon* est plus plissé et les rides plus nombreuses et moins localisées que ce qu'on observe sur le morphotype I (Hahn *et al.*, 1984 ; Sigogneau-Russell & Hahn, 1994). Se pose également le problème de l'âge, ces ptérosaures étant essentiellement triasiques, et tous les ptérosaures post-triasiques soit possèdent des dents à cuspide unique, soit sont édentés (Kellner, 2003). L'attribution de ces dents à une espèce de ptérosaure peut donc être raisonnablement exclue, bien que l'on ne puisse pas formellement exclure l'hypothèse du maintien jusqu'à la transition Jurassique – Crétacé d'une lignée inconnue de ptérosaures aux caractères dentaires plésiomorphes.

Une autre possibilité à explorer est celle des crocodyliformes notosuchiens. Ceux-ci ont en effet développé une grande variété de morphologies dentaires et certains, comme *Candidodon* et *Lavocatchampsa*, ont parfois été initialement identifiés comme des mammifères, du fait de leurs dents complexes, multicuspides et hétérodontes (Martin & de Lapparent de Broin, 2016). Ainsi, *Lavocatchampsa*, dans le Crétacé supérieur du Maroc (Martin & de Lapparent de Broin, 2016), *Candidodon*, dans le Crétacé inférieur du Brésil (Carvalho & Campos, 1988 ; Carvalho, 1994 ; Santos *et al.*, 2011) et *Malawisuchus*, dans le Crétacé inférieur du Malawi (Gomani, 1997), par exemple, ont des dents tricuspides, avec une haute cuspide centrale entourée de deux cuspides accessoires plus petites, l'une plus petite que l'autre. Toutefois, elles se distinguent des dents de KM par une constriction plus forte entre la racine et la couronne, une compression transverse moindre et un cingulum portant de nombreuses petites cuspides accessoires. L'hypothèse d'une attribution aux notosuchiens peut donc être raisonnablement écartée.

Si les dents de KM ont une morphologie semblable à celle des prémolaires uniradiculées des mammifères triconodontes, comme les Gobiconodontidae avec le spécimen BMNH M 45513 dans le Barrémien d'Angleterre (Sweetman, 2006) ou *Gobiconodon borrisiaki* dans l'Aptien – Albien de Mongolie (Kielan-Jaworowska & Dashzeveg, 1998), elles en diffèrent sur plusieurs points, notamment leur racine droite et non courbée, des cuspides accessoires moins clairement séparées de la cuspide principale et la présence d'un cingulum. L'hypothèse d'un mammifère triconodonte paraît donc peu probable.

Les dents de KM ressemblent particulièrement à celles figurées par Lucas & Oakes (1988) et Godefroit & Battail (1997) et attribuées à des cynodontes non mammaliaformes. Elles ressemblent notamment aux dents antérieures des cynodontes probainognathiens, comme *Prozostrodon* (Barberena *et al.*, 1987 ; Bonaparte & Barberena, 2001 ; Martinelli, Soares *et al.*, 2017 ; Pacheco *et al.*, 2018), dans le Trias supérieur du Brésil. Elles rappellent aussi des cynodontes encore plus anciens, comme les genres permiens *Nanictosaurus* et *Cynosaurus* (van Heerden & Rubidge, 1990 ; Van den Brandt & Abdala, 2018), ou encore *Thrinaxodon*, du Trias inférieur (van Heerden & Rubidge, 1990 ; Abdala *et al.*, 2013). Les racines des dents de KM sont toutefois plus courtes et leur cuspide principale est plus haute (au moins pour les morphotypes I et III). En revanche, elles sont en tous points similaires aux dents des cynodontes non mammaliaformes du Trias supérieur (Rhétien) de Saint-Nicolas-de Port (France) comme *Gaumia* (Hahn *et al.*, 1987 ; Godefroit & Battail, 1997) et *Pseudotriconodon* (Hahn *et al.*, 1984 ; Lucas & Oakes, 1988 ; Godefroit & Battail, 1997). Elles sont également très proches des dents du Trithelodontidae *Pachygenelus*, du Trias supérieur (Gow, 1980), et de dents postcanines des « Dromatheriidae » tels que *Microderson* (Simpson, 1926 ; Sues *et al.*, 1994 ; Sues, 2001), *Rewaconodon* (Datta *et al.*, 2004) ou *Polonodon* (Sulej *et al.*, 2018), tous du Trias supérieur. Ce sont ainsi des dents de cynodontes non mammaliaformes que les spécimens de KM sont les plus proches morphologiquement, c'est pourquoi nous les avons rapprochées de ce groupe (Lasseron, 2019 ; Lasseron *et al.*, 2020). Elles présentent toutefois des caractéristiques rares chez les cynodontes, notamment le renflement apical de la racine et les stries apicales de la face linguale de la couronne (Martinelli, Eltink *et al.*, 2017 ; Martinelli, Soares *et al.*, 2017 ; Pacheco *et al.*, 2018), nous ne pouvons donc pas exclure qu'il s'agisse d'un autre taxon, d'où notre choix de conserver un nom en nomenclature ouverte. Si ces dents sont bien celles de cynodontes non mammaliaformes, il s'agirait alors des plus récents d'Afrique et du Gondwana tout entier. Ils seraient également parmi les derniers représentants du groupe connus dans le monde, avec quelques espèces asiatiques de la fin du Crétacé inférieur (*Montirichtus kuwajimaensis* dans le Barrémien – Aptien du Japon (Setoguchi *et al.*, 1999 ; Matsuoka & Setoguchi, 2000 ; Matsuoka *et al.*, 2016), *Xenocretosuchus sibiricus* et *X. kolossovi* dans le ?Valanginien – Hautérivien – Barrémien et le Barremien – Aptien de Russie (Tatarinov & Mashchenko, 1999 ; Lopatin & Agadjanian, 2008)). Malgré leur caractère récent, ces cynodontes de KM présentent des caractères dentaires très plésiomorphiques, proches de ce que l'on peut observer chez les premiers représentants du groupe, au Trias supérieur. Il pourrait s'agir d'une évolution convergente entre les cynodontes non mammaliaformes du Trias et ceux plus récents de KM, ou bien ces derniers pourraient appartenir à une lignée relique ayant conservé des états de caractères dentaires

ancestraux. Cette dernière hypothèse semble la plus probable, au vu de la présence d'autres lignées reliques dans la faune de KM, comme les mammaliaformes haramiyidés et un possible hétérodontosauridé qui semble relativement proche des formes les plus précoces.

Aucune facette d'usure n'est nettement discernable sur ces dents. Toutefois, du fait de leur proximité morphologique avec les dents des cynodontes non mammaliaformes du Trias, et notamment avec *Thrinaxodon* et les Probainognathidae, un patron d'occlusion similaire à celui observé chez ces animaux a été inféré pour les spécimens de KM (Lasseron, 2019). Les dents inférieures se placeraient lingualement aux dents supérieures pendant l'occlusion, mais sans contact. Il est aussi possible que ces dents soient d'éruption récente, ce qui expliquerait l'absence de facettes d'usure (voir Lasseron, 2019).

2.12. Mammaliaformes

La composante la mieux connue, car la plus étudiée, de l'assemblage fossile de Ksar Metlili est sa faune de mammaliaformes et surtout de mammifères. Celle-ci est exceptionnellement riche et diversifiée : au moins 16 espèces ont été identifiées par le passé (Lasseron *et al.*, 2020). De nombreux groupes sont représentés (**Tab. 3**) : ont été décrites deux espèces d'Haramiyida (représentés par les Hahnodontidae, auparavant considérés comme appartenant aux Multituberculata ; Sigogneau-Russell, 1991b ; Hahn & Hahn, 2003 ; Huttenlocker *et al.*, 2018), quatre espèces d'Eutriconodonta (Sigogneau-Russell, 1995b, 2003a), cinq espèces de Trechnotheria (Sigogneau-Russell, 1989, 1991a, 1999 ; Sigogneau-Russell & Ensom, 1998), une espèce de « Dryolestoidea » (Sigogneau-Russell, 1991a), une espèce de Peramuridae (Sigogneau-Russell, 1999) et trois espèces de Boreosphenida (Sigogneau-Russell, 1991c, 1992, 1995a). Il s'agit de la plus riche faune de mammifères mésozoïques d'Afrique, comparable aux plus riches faunes de mammifères contemporaines en Laurasie, notamment la Formation de Morrison (Chure *et al.*, 2006), dans le Jurassique supérieur (Kimméridgien – Tithonien) de l'ouest des États-Unis et du Canada. On peut également citer en comparaison le site de Guimarota (Martin, 1999, 2001 ; Martin & Krebs, 2000), dans le Jurassique supérieur (Kimméridgien) du Portugal, et les sites du Purbeck Group (Ensom & Sigogneau-Russell, 1998, 2000 ; Sigogneau-Russell *et al.*, 2001 ; Sigogneau-Russell & Kielan-Jaworowska, 2002 ; Ensom, 2007 ; Butler *et al.*, 2012 ; Sweetman *et al.*, 2017, 2018) dans le Jurassique supérieur – Crétacé basal (Tithonien-Berriasien) d'Angleterre.

Une nouvelle revue du matériel de mammifères de KM a permis de mettre en évidence que la diversité des « Dryolestoidea » était largement sous-évaluée dans ce gisement et que le groupe y compte vraisemblablement au moins cinq espèces (voir plus loin). Nous nous concentrons donc ici sur les « Dryolestoidea », qui constituent le groupe de mammifères à la fois le plus abondant et le plus diversifié de KM, mais aussi, paradoxalement, le moins étudié.

Tableau 3. Espèces de mammaliaformes décrites dans le site de Ksar Metlili (Oriental, Maroc ; Tithonien – Berriasien) antérieurement à ce travail.

Mammaliaformes	
Haramiyida	
Hahnodon taqueti	Sigogneau-Russell, 1991b
Denisodon moroccensis	Hahn & Hahn, 2003
Mammalia	
Eutriconodonta	
Dyskritodon amazighi	Sigogneau-Russell, 1995b
Ichthyoconodon jaworowskorum	Sigogneau-Russell, 1995b
Gobiconodon palaios	Sigogneau-Russell, 2003
Kryptotherium polysphenos	Sigogneau-Russell, 2003
Trechnotheria	
Atlasodon monbaroni	Sigogneau-Russell, 1991a
Microderson laaroussii	Sigogneau-Russell, 1991a
Thereuodon dahmanii	Sigogneau-Russell, 1989
Minimus richardfoxi	Sigogneau-Russell, 1999
Afriquiamus nessovi	Sigogneau-Russell, 1999
Dryolestoidea	
Donodon perscriptoris	Sigogneau-Russell, 1991a
Zatheria	
Peramus sp.	Sigogneau-Russell, 1999
Stem Boreosphenida	
Hypomylos phelizoni	Sigogneau-Russell, 1992
Hypomylos micros	Sigogneau-Russell, 1995a
Tribotherium africanum	Sigogneau-Russell, 1991c

Les autres groupes, déjà bien étudiés auparavant, sont rapidement passés en revue ; leurs holotypes sont refigurés, et font l'objet d'une brève redescription pour les espèces dont aucun nouveau matériel n'a été découvert. Le matériel déjà décrit dans ces différents groupes mais resté sans identification n'est pas discuté. Enfin, seul le matériel inédit issu des nouvelles collections est décrit : le matériel encore inédit des collections des années 1980 sera étudié ultérieurement.

La faune de mammifères de GEA est, quant à elle, bien plus réduite et bien moins diversifiée que celle de KM. Y ont ainsi été décrits deux fragments de dentaire, rapportés à une même espèce d'Amphitheriidae, et une dent identifiée comme cf. Dryolestida indet. (Haddoumi *et al.*, 2016). Ces mammifères sont les premiers identifiés découverts dans le Jurassique moyen arabo-africain. Leur rareté à GEA s'explique sans doute par l'environnement plus aquatique qu'à KM, et donc moins propice à la préservation de ces animaux terrestres. Le tri du nouveau matériel issu des locus de GEA6 et GEA7 confirme cette rareté des mammifères, avec seulement deux dents découvertes, toutes deux décrites plus loin et rapportées aux Amphitheriidae.

L'identification des facettes d'usure, quand elle est possible, suit la nomenclature proposée par Crompton (1971).

Mammaliaformes Rowe, 1988

Haramiyida Hahn, Sigogneau-Russell & Wouters, 1989

Euharamiyida Bi, Wang, Guan, Sheng & Meng, 2014

Famille Hahnodontidae Sigogneau-Russell, 1991b

Genre *Hahnodon* Sigogneau-Russell, 1991b

Hahnodon taqueti Sigogneau-Russell, 1991b

Fig. 68A

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH.

Distribution : Jurassique terminal – Crétacé basal (Purbeckien) de Ksar Metlili, Formation de Ksar Metlili, synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, Maroc.

Holotype : MCM 536 (= SA 536, Sigogneau-Russell, 1991b), molaire supérieure droite postérieure (**Fig. 68A**).

Diagnose (d'après Hahn & Hahn, 2003) : Les molaires supérieures postérieures de cette espèce sont caractérisées par une cuspide linguale postérieure de grande taille, ainsi que par une cuspide labiale postérieure très réduite. Le mur labial (et non lingual, comme l'avaient écrit Hahn & Hahn, 2003) de la couronne présente une profonde indentation entre les cuspides antérieure et postérieure.

Description : Le genre *Hahnodon* n'est représenté que par une seule espèce, *H. taqueti*, qui n'est connue que par une unique dent, brièvement redécrite ici. Cet holotype (**Fig. 68A**) est une molaire supérieure droite postérieure très bien préservée, dont la couronne et les racines sont complètes. Les racines sont fusionnées mais séparées par un sillon (**Fig. 68A1, A2**) : la racine antérieure est large labiolingualement et étroite antéropostérieurement, tandis que la racine postérieure est plus large antéropostérieurement mais plus étroite labiolingualement. La racine postérieure est dissymétrique : l'une de ses faces est arrondie tandis que l'autre est plus plate et oblique. La couronne porte trois cuspides réparties en deux rangées disposées dans le sens mésiodistal et séparées par une large vallée (**Fig. 68A3**). La rangée labiale porte deux cuspides, la plus antérieure étant large et haute, la plus postérieure étant très réduite, basse et cristiforme. Elles sont séparées l'une de l'autre par une profonde encoche du mur labial de la couronne. La seconde rangée, linguale, porte une unique cuspide postérieure, qui est aussi la plus grande des trois cuspides. Le reste de cette rangée linguale est constituée d'une crête convexe qui ferme la vallée centrale et devient plus aiguë vers l'arrière. Un cingulum labial est présent (**Fig. 68A2**). La vallée est divisée en deux bassins par une ride transverse peu marquée entre la cuspide labiale antérieure et la cuspide linguale postérieure. Le bassin antérieur est large, le bassin postérieur est plus étroit et moins profond (**Fig. 68A3**). Le bassin antérieur a sans doute été approfondi par l'usure, qui a également érodé la face interne de la cuspide linguale postérieure et celle de la cuspide labiale antérieure, formant une surface continue qui suggère une composante longitudinale du mouvement de mastication (mais voir plus bas la discussion sur les Hahnodontidae).

Discussion : Sigogneau-Russell (1991b) a initialement identifié la seule dent connue d'*H. taqueti* comme une seconde molaire inférieure (m2) gauche, du fait de sa ressemblance avec la m2 des multituberculés de la famille des Paulchoffatiidae. Cependant, pour Butler & Hooker (2005), l'identification de cette dent comme une molaire inférieure gauche implique que la cuspide labiale antérieure est plus haute que les cuspides linguales, un caractère qui n'est pas connu chez les m2 des multituberculés. Ils ont ainsi suggéré qu'il puisse s'agir d'une dent du côté droit, auquel cas la grande cuspide antérieure deviendrait linguale et pourrait être comparée à la grande

cuspide linguale l2 des Paulchoffatiidae ou l1 d'*Hahnotherium*. Cette réorientation est toutefois basée sur une comparaison avec les seuls multituberculés. Cependant, Butler & Hooker (2005) suggèrent un peu plus loin dans leur étude qu'*Hahnodon* n'est pas un multituberculé, mais un haramiyidé (voir plus bas la discussion sur les Hahnodontidae), contrairement à ce que pensaient Sigogneau-Russell (1991b) et Hahn & Hahn (2003). De plus, il semble qu'il y ait chez Butler & Hooker (2005) une confusion quant à l'orientation proposée par Sigogneau-Russell (1991b) : les deux cuspides linguales dont ils parlent correspondent en fait à la cuspide linguale postérieure, la plus grande de toutes les cuspides, et à la cuspide labiale postérieure, la plus petite. Or, il a été démontré (Huttenlocker *et al.*, 2018) qu'une telle morphologie existait hors des Multituberculata, chez les Haramiyida (voir plus bas la discussion sur les Hahnodontidae), mais sur les molaires supérieures postérieures. Nous choisissons donc ici de suivre l'interprétation d'Huttenlocker *et al.* (2018) et d'identifier la dent MCM 536 comme une molaire supérieure postérieure. Si l'on considère toujours la rangée de deux cuspides comme labiale, comme le font Huttenlocker *et al.* (2018), le dent MCM 536 est une dent droite, et non plus gauche.

Genre *Denisodon* Hahn & Hahn, 2003

Denisodon moroccensis Hahn & Hahn, 2003

Fig. 68B

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH.

Distribution : Jurassique terminal – Crétacé basal (Purbeckien) de Ksar Metlili, Formation de Ksar Metlili, synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, Maroc.

Holotype : MCM 537 (= SA 97, Hahn & Hahn, 2003), molaire inférieure droite (m2) (**Fig. 68B**).

Diagnose (d'après Hahn & Hahn, 2003) : Genre d'Hahnodontidae connu uniquement par une seconde molaire inférieure droite. La m2 porte une cuspide postérolinguale (l3) de petite taille et ne présente qu'une très légère indentation du mur lingual. Les cuspides postérolabiales de la m2 sont rudimentaires.

Description : Le genre *Denisodon* n'est représenté que par une seule espèce, *D. moroccensis*, qui n'est connue que par une unique dent, brièvement redécrite ici. La couronne de cette molaire

inférieure droite (m2) est subrectangulaire en vue occlusale (**Fig. 68B3**) mais très arrondie antérieurement et postérieurement. L'indentation du mur lingual entre les cuspides antérieure et postérieure n'est que peu marquée (**Fig. 68B3**). Deux cuspides de grande taille et très proches sont présentes dans la moitié antérieure de la dent. Leur flanc antérieur est convexe, mais leur flanc postérieur est presque vertical (**Fig. 68B1**). Leurs apex sont érodés. La cuspide la plus large est interprétée comme la cuspide b1, l'autre comme la l1 (Hahn & Hahn, 2003 ; **Fig. 68B1**). La b1 est la plus grande de toutes les cuspides et s'oriente verticalement. L'émail du flanc latéral de la l1 et du flanc antérieur de la b1 est légèrement plissé. La moitié postérieure de la dent est occupée par un bassin profond, entourée par une bordure surélevée qui porte trois cuspides (**Fig. 68B2, B3**). La cuspide postérolabiale est interprétée comme une cuspide b2 rudimentaire (Hahn & Hahn, 2003 ; **Fig. 68B2, B3**). Une deuxième cuspide, placée dans le coin postérolabial de la couronne, consiste en une bosse très basse sur la bordure de la couronne et pourrait être un vestige de la cuspide b3 (Hahn & Hahn, 2003 ; **Fig. 68B2, B3**). Enfin, la troisième cuspide se place dans le coin postérolingual de la couronne et est interprétée comme la l3 (**Fig. 68B2, B3**) : elle est plus développée que les deux autres mais reste plus basse que les deux cuspides antérieures et que la l3 de *Hahnodon*. Les flancs de la b2 et de la l3 portent quelques légères rides d'émail. Le bassin central est plat, sans ride.

Discussion : Pour Butler & Hooker (2005), il est possible que cette dent, attribuée au nouveau genre et à la nouvelle espèce *Denisodon moroccensis* par Hahn & Hahn (2003), soit en fait une première molaire (m1) d'*Hahnodon*. Huttenlocker *et al*. (2018) ne mentionnent pas cette possibilité dans leur comparaison d'*Hahnodon* et de *Cifelliodon*.

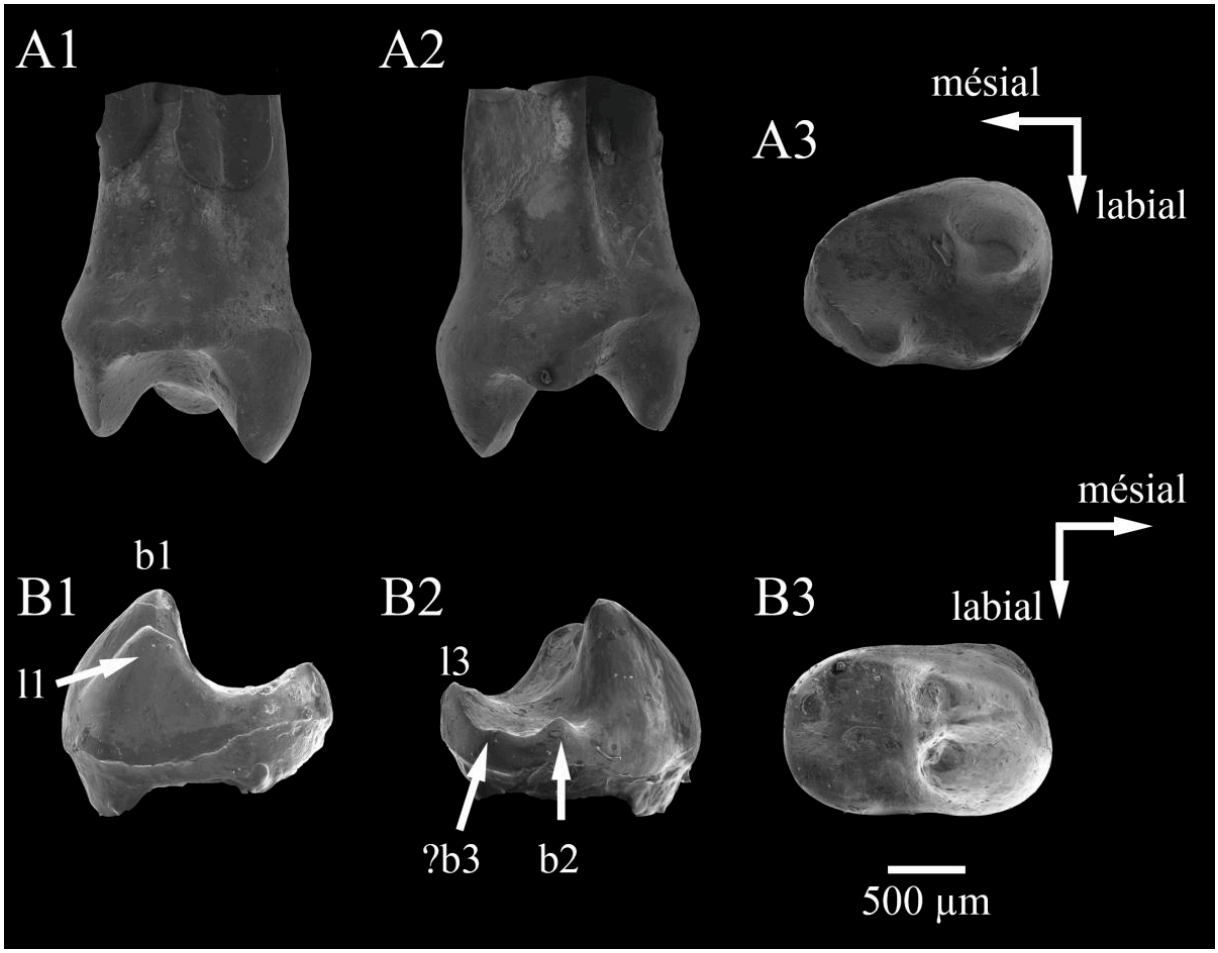


Figure 68. Hahnodontidae de Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. **A.** MCM 536 (holotype), molaire supérieure droite d'*Hahnodon taqueti* Sigogneau-Russell, 1991b. **B.** MCM 537 (holotype), molaire inférieure droite de *Denisodon moroccensis* Hahn & Hahn, 2003. Vues linguale (1), labiale (2) et occlusale (3).

Discussion sur les Hahnodontidae : Lors de sa découverte, le genre *Hahnodon* a été identifié comme un multituberculé et a été provisoirement attribué au sous-ordre des Plagiaulacida (précédemment Plagiaulacoidea ; Sigogneau-Russell, 1991b). Hahn & Hahn (2003) ont par la suite confirmé cette identification et ont identifié le genre *Denisodon* comme un Hahnodontidae, et donc comme un multituberculé. Les multituberculés auraient donc été très rares dans la faune de KM, avec seulement deux genres représentés par deux dents (plus une prémolaire supérieure et une incisive inférieure décrites par Hahn & Hahn, 2003 et rapportées par eux aux Hahnodontidae, sans qu'ils puissent identifier à quel genre). Cette rareté pose question car elle contraste avec l'abondance des Multituberculata dans les faunes laurasiatiques subcontemporaines : les multituberculés sont habituellement abondants dans le registre fossile mésozoïque. Cependant, cette classification des genres *Hahnodon* et *Denisodon* parmi les multituberculés a été remise en question par Butler & Hooker (2005), puis par Huttenlocker *et al*. (2018). Contrairement à

Sigogneau-Russell (1991b), Butler & Hooker (2005) ont interprété les facettes d'usure comme la marque d'une importante composante orthogonale dans la mastication ; celle-ci aurait donc consisté en un écrasement vertical, de type pilon – mortier, plutôt qu'en un broyage horizontal caractéristique des multituberculés. Il n'y a pas non plus, selon eux, de trace d'usure sur la surface latérale, qui aurait indiqué un déplacement horizontal de la position relative de la dent lors de la mastication. En s'appuyant sur ces arguments, Butler & Hooker (2005) ont suggéré que les Hahnodontidae devaient être exclus des Multituberculata pour être classés parmi les Haramiyida. Huttenlocker *et al*. (2018) ont quant à eux souligné les similitudes de la dent d'*Hahnodon* avec la deuxième molaire supérieure de l'Haramiyida *Cifelliodon wahkarmoosuch* : tous deux partagent une cuspide antérolabiale proéminente, un caractère qui n'est pas caractéristique des m2 des multituberculés plagiaulacides, une vallée centrale fermée antérieurement et des racines incomplètement divisées. Ces ressemblances les ont conduits à réinterpréter la dent MCM 536 d'*Hahnodon* comme une molaire supérieure droite postérieure et à exclure *Hahnodon*, et donc par extension les Hahnodontidae, des Multituberculata pour les classer parmi les Haramiyida. Nous suivons ici ces interprétations.

Deux autres dents, une prémolaire postérieure supérieure et une incisive inférieure, ont également été décrites par Hahn & Hahn (2003) et identifiées comme Hahnodontidae gen. et sp. indet. sans qu'ils aient pu déterminer s'il s'agissait d'*Hahnodon* ou de *Denisodon*.

Mammalia Linnæus, 1758

Theriiformes McKenna & Bell, 1993

?Eutriconodonta Kermack, Mussett & Rigney, 1973

Famille *incertae sedis*

Genre *Dyskritodon* Sigogneau-Russell, 1995b

Dyskritodon amazighi Sigogneau-Russell, 1995b

Fig. 69

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH.

Distribution : Jurassique terminal – Crétacé basal (Purbeckien) de Ksar Metlili, Formation de Ksar Metlili, synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, Maroc.

Holotype : MCM 533 (=SA 92, Sigogneau-Russell, 1995b), molaire inférieure droite (**Fig. 69**).

Diagnose (d'après Sigogneau-Russell, 1995b, émendée par Prasad & Manhas, 2002 et par Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004) : La dernière molaire inférieure de cette espèce de *Dyskritodon* porte une cuspide e réduite et difficilement discernable. La cuspide b est très réduite, cingulaire, et placée lingualement à la cuspide a. L'espèce diffère de *D. indicus* par sa plus grande taille, par sa cuspide b placée moins lingualement par rapport à la ligne reliant les cuspides a et c, et par une encoche antérieure relativement plus étroite.

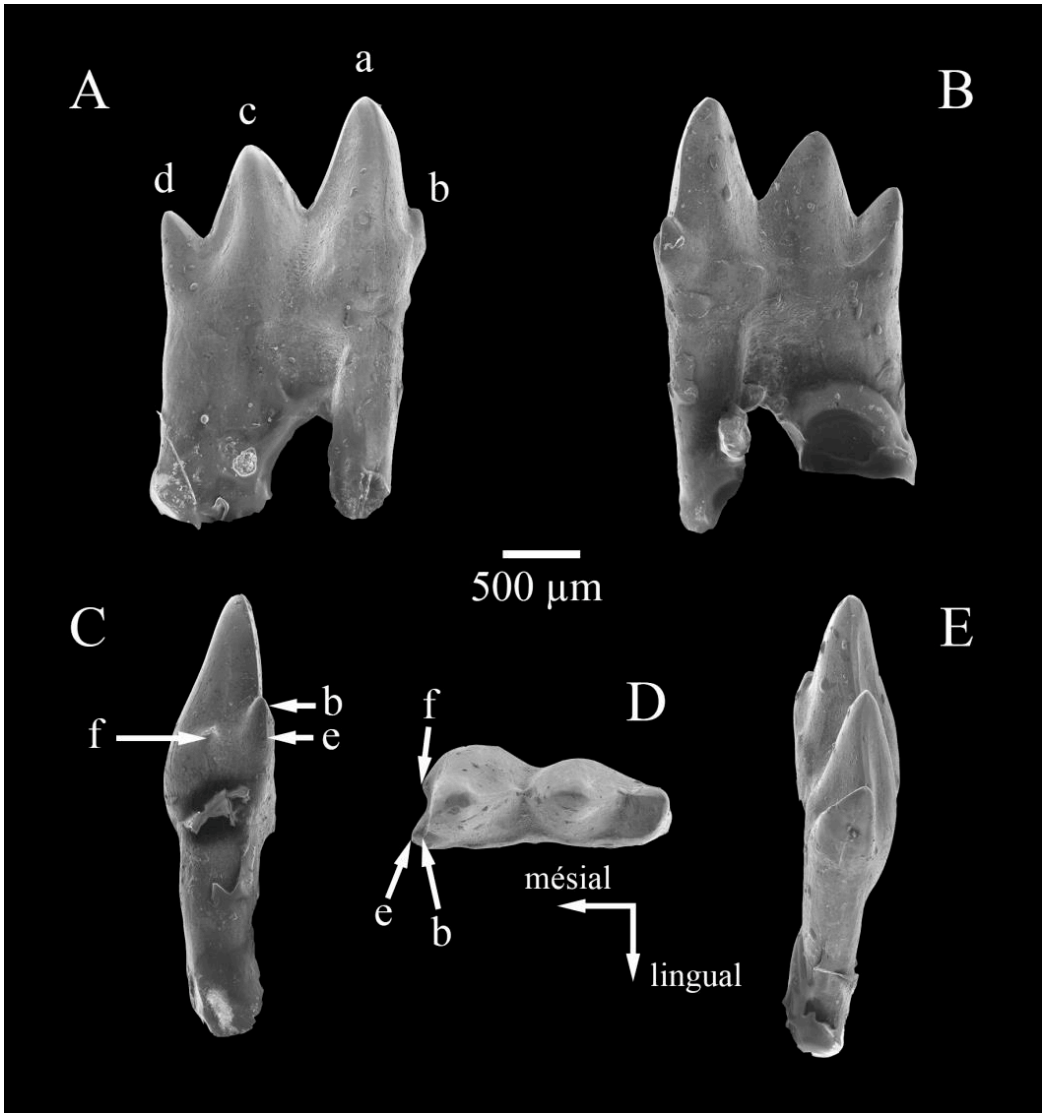


Figure 69. *Dyskritodon amazighi* Sigogneau-Russell, 1995b, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. **A – E.** MCM 533 (holotype), molaire inférieure droite, en vues labiale (A), linguale (B), mésiale (C), occlusale (C) et distale (E).

Description : La seule dent connue pour cette espèce, MCM 533 (**Fig. 69**), correspond à une molaire inférieure droite presque complète, dont seules manquent les parties les plus proximales des deux racines. La couronne est haute et labiolingualement étroite (**Fig. 69C, E**). Elle porte

trois cuspides principales alignées antéropostérieurement et décroissantes dans le sens mésiodistal, chaque cuspide mesurant environ 50% de la hauteur de la précédente (**Fig. 69A, B**). La cuspide a, la plus grande et la plus mésiale, porte à sa base une cuspide b réduite et légèrement déportée lingualement et un cuspule e plus mésial et très réduit, difficilement visible (**Fig. 69A, C, D**). Cette cuspide est incluse dans un cingulide faiblement marqué qui la prolonge postérieurement, devient plus proéminent au niveau des deux cuspides principales les plus mésiales (a et c) et s'interrompt en une crête verticale sur la dernière cuspide (d) (**Fig. 69B**). Les deux cuspides principales les plus mésiales sont anguleuses en vue linguale et enflées labialement à leur base, semblant ainsi légèrement inclinées lingualement. On observe un cuspule f très réduit et difficilement discernable en avant de la cuspide b, qui encadre une encoche antérieure avec le cuspule e (**Fig. 69C, D**). Les cuspides b, a, c et d sont reliées par une carène acérée (**Fig. 69D**). La racine antérieure est courte antéropostérieurement et subcirculaire. La racine postérieure est au contraire allongée antéropostérieurement et s'étend de la cuspide a à la cuspide d. Elle est aplatie latéralement et s'arrondit distalement (**Fig. 69A, B**). Sa face labiale est ornée de stries verticales et porte un sillon qui marque le début d'une division. On observe une facette d'usure sur la face antérieure de la cuspide c.

Discussion : Les cuspides très tranchantes de cette espèce, associées à un dépôt sans transport dans un environnement deltaïque, proche de la mer, ont conduit Sigogneau-Russell (1995b) à proposer qu'elle puisse être semi-aquatique et piscivore.

Famille Triconodontidae Marsh, 1887

Volaticotherini Meng, Hu, Wang, Wang & Li, 2006

Genre *Ichthyoconodon* Sigogneau-Russell, 1995b

Ichthyoconodon jaworowskorum Sigogneau-Russell, 1995b

Fig. 70

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH.

Distribution : Jurassique terminal – Crétacé basal (Purbeckien) de Ksar Metlili, Formation de Ksar Metlili, synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, Maroc.

Holotype : MCM 534 (=SA 46, Sigogneau-Russell, 1995b), molaire inférieure gauche (**Fig. 70A**).

Matériel rapporté : MCM 535 (=SA 78, Sigogneau-Russell, 1995b), molaire inférieure droite (**Fig. 70B**).

Diagnose (modifiée par Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004, d'après Sigogneau-Russell, 1995b) : Le genre est connu par deux molaires inférieures dont la couronne, triconodonte, est haute et très étroite labiolingualement. Les cuspides b, a et c sont subégales en taille et reliées par une carène tranchante. L'espèce diffère de tous les Eutriconodonta, et notamment les Triconodontidae dont les cuspides sont aussi de hauteurs subégales, par le caractère très tranchant des dents et par la profonde séparation des cuspides, ainsi que par l'absence d'engrènement entre deux molaires adjacentes, potentiellement remplacé par un chevauchement. Elle diffère aussi de ces taxons par sa cuspide c légèrement dominante. Le cingulide est faiblement développé.

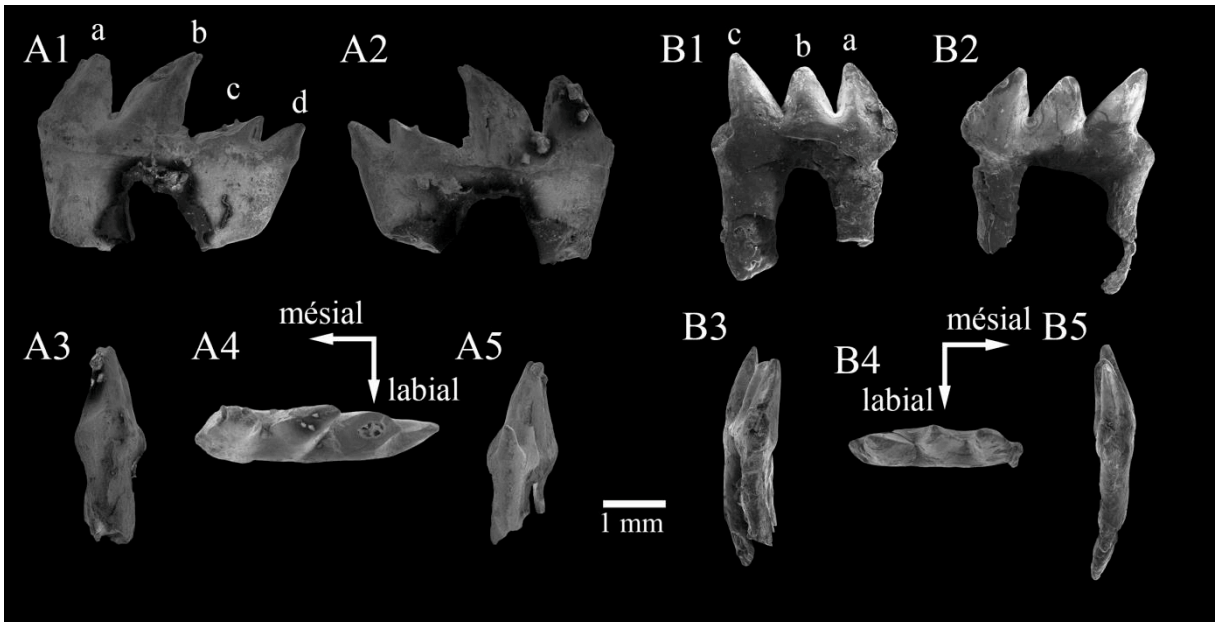


Figure 70. *Ichthyoconodon jaworowskorum* Sigogneau-Russell, 1995b, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. Molaires inférieures. **A.** MCM 534 (holotype), molaire inférieure gauche. **B.** MCM 535, molaire inférieure droite. Vues labiale (1), linguale (2), mésiale (3), occlusale (4) et distale (5).

Description : La dent MCM 534 (**Fig. 70A**) est constituée d'une couronne triconodonte dont manquent l'apex de la cuspide la plus mésiale et dont la troisième cuspide a été brisée entre sa description originale (Sigogneau-Russell, 1995b) et aujourd'hui. Les racines ont été écrasées et

l'émail a été érodé. La couronne est haute, très étroite labiolingualement (**Fig. 70A3, A5**), et porte quatre cuspides très aplaties latéralement, en forme de lames, alignées mésio-distalement et profondément séparées les unes des autres (**Fig. 70A**). Les trois cuspides antérieures semblent avoir été sensiblement de même hauteur, mais la dernière est beaucoup plus basse. Les cuspides sont fortement inclinées postérieurement, la deuxième cuspide (et également la troisième d'après Sigogneau-Russell, 1995b) étant même recourbée (**Fig. 70A1, A2**). Un cingulum peu marqué souligne la base de la couronne sur ses deux faces, il est légèrement plus épais en face linguale. Il n'y a pas d'encoche antérieure. La couronne est supportée par deux racines en partie préservées, aplaties latéralement et bien séparées l'une de l'autre. Elles sont sensiblement de même taille dans le sens antéro-postérieur.

La dent MCM 535 (**Fig. 70B**), plus petite, porte également trois cuspides en forme de lames alignées mésio-distalement : la plus postérieure est brisée à sa base, et l'apex de la deuxième cuspide est usé. Les deux cuspides antérieures sont sensiblement de même taille, la troisième est plus grande. Il n'y a pas d'encoche antérieure. Les cuspides sont légèrement moins inclinées que sur la dent MCM 534 et ne sont pas recourbées. Le cingulum est peu marqué labialement et presque inexistant lingualement. La couronne est portée par deux racines ; la racine postérieure est complète et approximativement de même hauteur que la couronne.

Discussion : L'holotype MCM 534 est considéré comme une molaire inférieur droite par Sigogneau-Russell (1995b). Cependant, si l'on suit pour les deux dents l'orientation qu'elle propose (identification des faces labiale et linguale), alors il ne peut s'agir que d'une molaire inférieure gauche.

L'aspect particulier de ces deux dents a initialement mis en doute leur identité mammalienne. Une attribution à un requin dalatiidé, à un squamate, à un dinosaure ou à un pérosaure a été considérée, avant que ces hypothèses ne soient rejetées, principalement du fait de la présence de deux racines (Sigogneau-Russell, 1995b). Ces dents ont donc été attribuées aux Eutriconodonta sur la base de l'alignement mésiodistal des cuspides. Comme pour *Dyskritodon amazighi*, il a été proposé que cette espèce ait été très spécialisée et ait eu un mode de vie semi-aquatique et un régime piscivore (Sigogneau-Russell, 1995b), du fait du caractère tranchant des dents et de leur dépôt dans un environnement deltaïque. Meng *et al*. (2006) les ont réinterprétées comme des molaires supérieures et leur ont trouvé des ressemblances avec *Volaticotherium antiquum*, du Jurassique supérieur – Crétacé inférieur de Chine, dont le patagium préservé indique un mode de locomotion planeur. Gaetano & Rougier (2011) les ont toutefois à nouveau interprétées comme des molaires inférieures en les comparant avec les dents du Triconodontidae

Argentoconodon fariasorum, datant du Jurassique inférieur ou moyen d'Argentine, du fait de l'absence de cuspides accessoires mésiales. Ils ont également confirmé les similitudes de ces deux espèces avec *V. antiquum*. Leur analyse phylogénétique rapproche *V. antiquum* et *A. fariasorum* au sein d'un clade, avec *I. jaworowskorum* en groupe-frère. En conséquence, ils ont rassemblé ces trois espèces au sein des Eutriconodonta et des Triconodontidae dans le clade des Volaticotherini, hypothèse que nous suivons ici. Or, d'après ces auteurs, *Argentoconodon* présente certaines similitudes dans son squelette post-crânien avec *Volaticotherium*, qui suggère qu'il était lui-aussi capable de planer (Gaetano & Rougier, 2011). En tant que leur groupe-frère, il est donc possible qu'*Ichthyoconodon*, au lieu d'être semi-aquatique, ait en fait été un mammifère planeur.

Famille Gobiconodontidae Jenkins & Schaff, 1988

Genre *Gobiconodon* Trofimov, 1978

Gobiconodon palaios Sigogneau-Russell, 2003

Fig. 71

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH.

Distribution : Jurassique terminal – Crétacé basal (Purbeckien) de Ksar Metlili, Formation de Ksar Metlili, synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, Maroc.

Holotype : MCM 502 (= SA 107, Sigogneau-Russell, 2003a), molaire supérieure droite (M1 ?) (**Fig. 71**).

Matériel rapporté : 8 molaires supérieures – MCM 503 (= SA 111, droite), MCM 504 (= SA 119, droite), MCM 505 (= SA 130, gauche), MCM 506 (= SA 138, droite), MCM 507 (= SA 141, gauche), MCM 508 (= SA 146, gauche), MCM 509 (=SA 153, gauche), MCM 510 (= SA 80, droite). 2 prémolaires supérieures : MCM 511 (= SA 93, gauche), MCM 512 (= SA 129, droite).
Diagnose (d'après Sigogneau-Russell, 2003a) : Espèce de mammifère aux molaires supérieures de type triconodontes, qui partage avec les autres espèces de *Gobiconodon* patron de triangularisation naissante, avec une cuspide A légèrement plus linguale que les cuspides B et C. Ses molaires supérieures diffèrent de celles *G. borissiaki* et de *G. ostromi* par sa plus petite taille (1/2 et 1/3 plus petite respectivement). Elles sont plus étroites labiolingualement que celles de *G. hoburensis*. Elles se distinguent de toutes les espèces du genre (à l'exception peut-être du

Gobiconodontidae du Crétacé inférieur de Vallipón en Espagne, (Cuenca-Bescós & Canudo, 2003), mal connu) par une légère asymétrie des cuspides B et C et une angulation occlusale de moindre ampleur.

Description : Aucun matériel nouveau n'étant connu pour cette espèce, nous nous attachons ici à redécrire brièvement l'holotype (**Fig. 71**). Il s'agit d'une molaire supérieure droite bien préservée, montrant les caractéristiques des molaires supérieures triconodontes, à savoir une quasi-symétrie antéro-postérieure (**Fig. 71A, B**), une légère indentation antérieure (**Fig. 71D**) et un cingulum labial complet (**Fig. 71A**). Les cuspides A, B et C ne sont toutefois pas parfaitement alignées selon l'axe antéro-postérieur, les cuspides C et un peu plus encore B étant déportées labialement (**Fig. 71D**). Il s'agit d'une dent relativement grande comparée à celles des autres mammifères de KM. Les cuspides B et C font environ la moitié de la hauteur de la cuspide A centrale mais n'en sont pas vraiment détachées. La cuspide A est relativement basse et légèrement pincée labialement, formant une aile mésiale et une autre distale. La face labiale des trois cuspides est plus anguleuse que leur face linguale. La couronne est encerclée par un fort cingulum : celui-ci émerge antéro-labialement, est faiblement ondulé labialement et devient moins marqué au niveau du milieu de la cuspide A. Lingualement, le cingulum s'interrompt brièvement au même niveau et est également faiblement ondulé. Un sillon étroit et peu marqué est visible sur le cingulum antérieur, mais la cuspide F est à peine individualisée. La couronne est supportée par deux racines trapues, disposées obliquement en vue labiale. La racine postérieure est légèrement plus large et plus anguleuse antérieurement que postérieurement. Une facette d'usure est discernable sur la face postérieure de la cuspide A, une autre sur la face antérieure de la cuspide B. Une autre, moins visible, se situe sur la face antérieure de la cuspide A.

Discussion : Une dent encore inédite du matériel des années 1980, MCM 582 (= SA 164), semble pouvoir être rapprochée de *Gobiconodon*. Elle fera l'objet d'une description ultérieure.

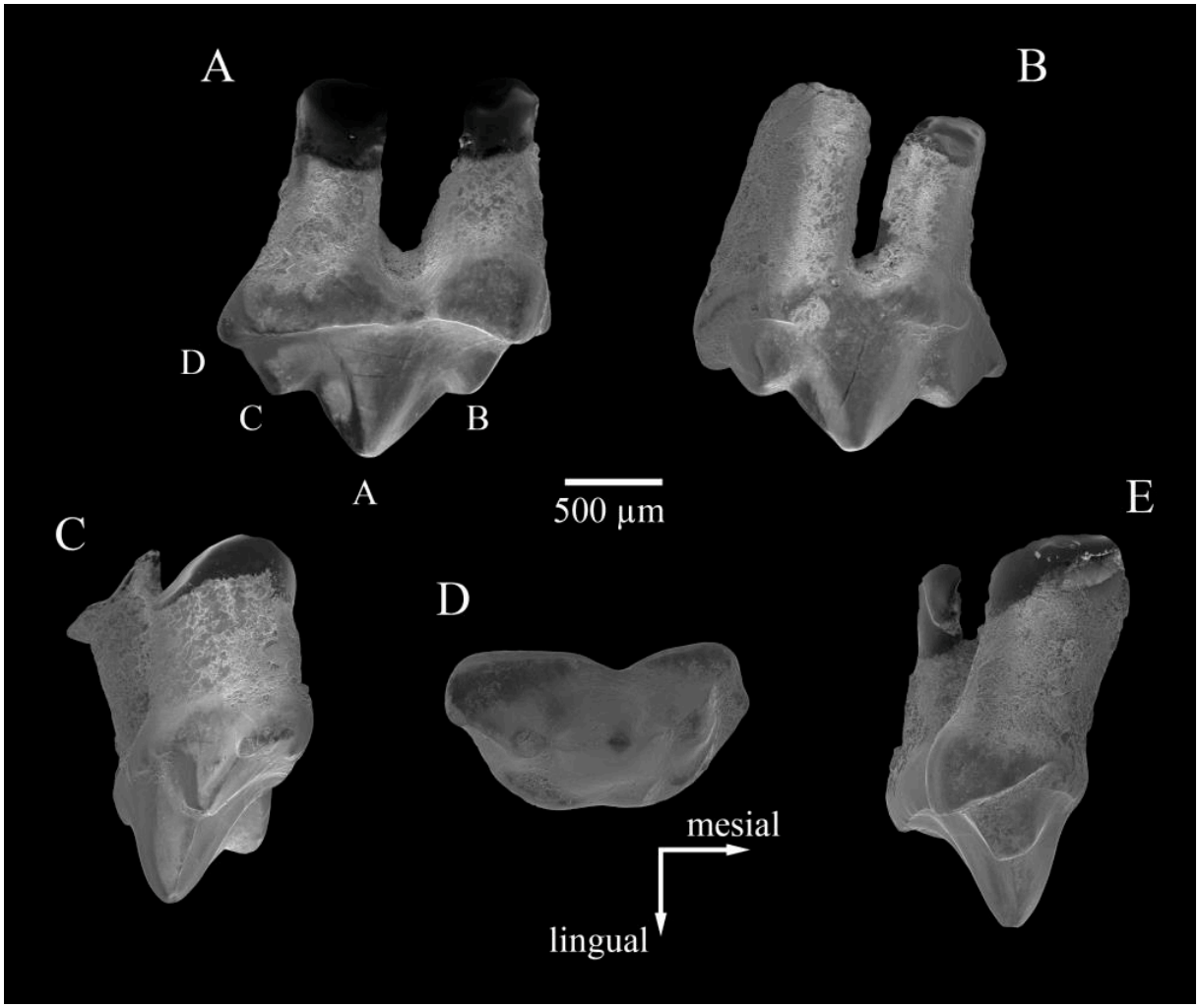


Figure 71. *Gobiconodon palaios* Sigogneau-Russell, 2003, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. **A – E.** MCM 502 (holotype), molaire supérieure droite (M1 ?), en vues labiale (A), linguale (B), mésiale (C), occlusale (D) et distale (E).

Famille ?Amphilestidae Osborn, 1888

Genre *Kryptotherium* Sigogneau-Russell, 2003

Kryptotherium polysphenos Sigogneau-Russell, 2003

Fig. 72

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH.

Distribution : Jurassique terminal – Crétacé basal (Purbeckien) de Ksar Metlili, Formation de Ksar Metlili, synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, Maroc.

Holotype : MCM 513 (= SA 22, Sigogneau-Russell, 2003a), molaire inférieure droite (**Fig. 72**).

Matériel rapporté : 3 molaires inférieures – MCM 514 (= SA 69, droite), MCM 515 (=SA 70, droite), MCM 516 (= SA 101, gauche). MCM 517 (= SA 34), ?prémolaire inférieure gauche.

Diagnose (d'après Sigogneau-Russell, 2003a) : Mammifère non thérien dont les molaires inférieures présentent une couronne asymétrique et une courbure antéropostérieure et dorsoventrale. La couronne est composée d'une cuspide centrale principale (cuspide a), deux cuspides accessoires postérieures (cuspides c et d) et un nombre variable de petits cuspules antérieurs. Les cuspides c et d sont aussi longues l'une que l'autre dans le sens antéropostérieur. Les molaires inférieures de cette espèce ressemblent à celles d'*Ichthyoconodon* par l'absence de cingulum et d'indentation antérieure, mais en diffèrent par le nombre et les proportions des cuspides. L'espèce diffère des espèces du genre *Dyskritodon* par l'absence de cingulum et d'indentation antérieure, ainsi que pas une cuspide d plus grande et par la multiplicité des cuspules antérieurs.

Description : Aucun matériel nouveau n'étant connu pour cette espèce, nous nous attachons ici à redécrire brièvement l'holotype (**Fig. 72**). Il s'agit d'une molaire inférieure droite portant une couronne étroite labiolingualement et courbée antéropostérieurement et dorsoventralement. La cuspide centrale principale, interprétée comme la cuspide a, est précédée par trois petits cuspules dont la taille augmente dans le sens mésiodistal ; elle est suivie par deux cuspides de taille décroissante, plus grandes que les cuspules antérieurs, interprétées comme les cuspides c et d (**Fig. 72**). Les cuspides sont fortement pincées en vue linguale (**Fig. 72B**), alors qu'elles sont convexes en vue labiale (**Fig. 72A**), sauf la cuspide a, plus anguleuse. Une crête tranchante sépare les faces labiale et linguale (**Fig. 72C**). La crête postérieure de la cuspide d est déportée labialement. La couronne est supportée par deux racines, seule la racine antérieure étant préservée. Elle est de section circulaire, fortement recourbée vers l'arrière et de même hauteur environ que la couronne (**Fig. 72A, B**). Il n'y a pas de trace d'un cingulum ni d'une indentation antérieure. Une facette d'usure peu marquée est visible labialement à la base des cuspules antérieurs, ce qui suggère un chevauchement des dents adjacentes chez cette espèce. La cuspide a porte labialement une facette d'usure courte mais distincte en son centre, ainsi qu'une autre plus longue sur sa face antérieure. Il y a également une facette d'usure peu distincte sur la face antérieure, et peut-être aussi sur la face postérieure, de la cuspide c, en vue labiale.

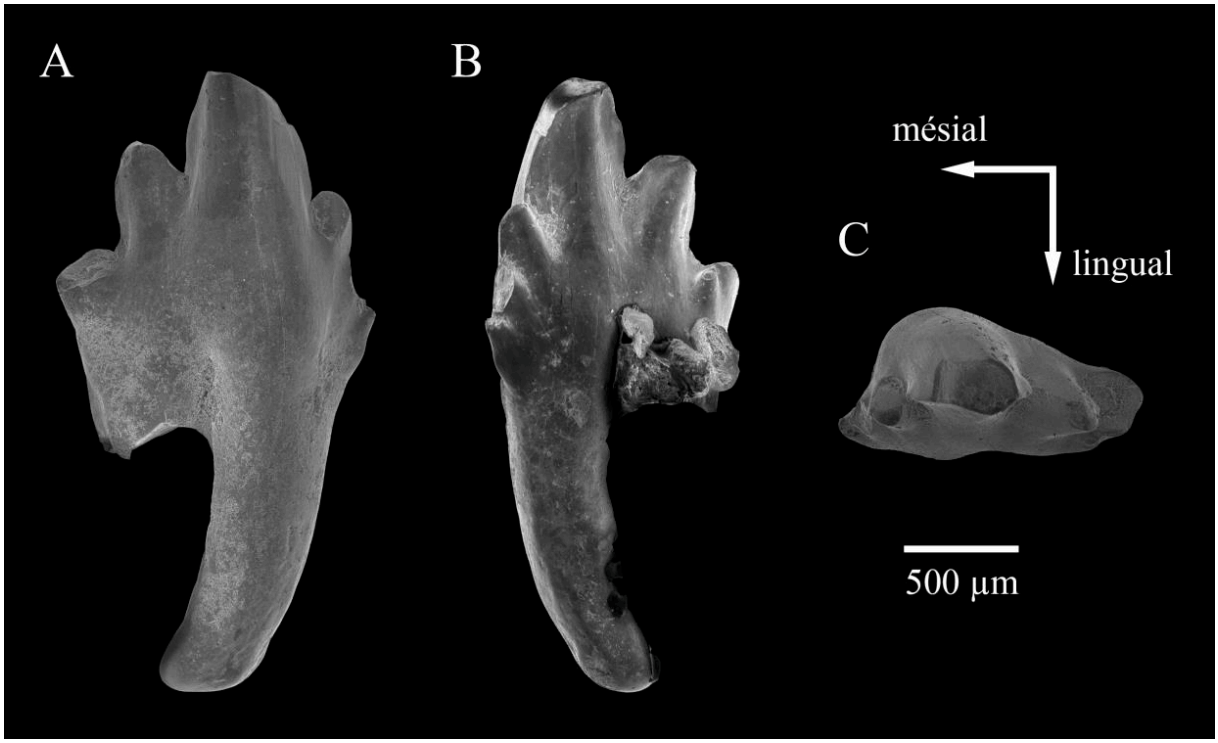


Figure 72. *Kryptotherium polysphenos* Sigogneau-Russell, 2003, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. **A – C.** MCM 513 (holotype), molaire inférieure droite, en vues labiale (A), linguale (B) et occlusale (C).

Discussion : La courbure antéropostérieure de ces dents inférieures, un caractère habituellement absent chez les Eutriconodonta sauf chez *Gobiconodon*, et le fait qu'aucune dent inférieure n'ait été découverte pour *G. palaios*, suggèrent que les dents inférieures décrites ici pourraient appartenir à l'espèce *G. palaios*. Toutefois, si la forme de la cuspide a et la disposition en éventail des cuspides rappellent effectivement les molaires inférieures des autres espèces de *Gobiconodon*, l'absence de cingulum, d'emboîtement des molaires adjacentes et de symétrie dans la distribution des cuspides constituent des différences notables.

Deux dents, MCM 518 (= SA 77) et MCM 518 (= SA 133), ont été décrites et identifiées comme ?*Kryptotherium polysphenos* par Sigogneau-Russell (2003a). Deux autres dents encore inédites du matériel des années 1980 appartiennent probablement à un Amphilestidae, peut-être *Kryptotherium*. Elles seront décrites ailleurs.

Note sur les autres mammifères triconodontes du synclinal d'Anoual : Mis à part les espèces de triconodontes décrites ci-dessus, Sigogneau-Russell (2003a) a décrit d'autres spécimens identifiés à plus haut niveau taxonomique et non redécrits ici. Ces spécimens sont les suivants :

- MCM 501 (= SA 2), identifiée comme Amphilestinae gen. et sp. indet. ;

- MCM 528 (= SA 86) et MCM 530 (= SA 20), identifiées comme Amphilestidae gen. et sp. indet. (et probablement MCM 529 (= SA 9) également) ;
- MCM 514 (= SA 69), MCM 515 (=SA 70), MCM 520 (= SA 41), MCM 521 (= SA 3), MCM 522 (= SA 14), MCM 523 (= SA 5), MCM 524 (= SA 52), identifiées comme une première espèce de Triconodontidae *incertae sedis* gen. et sp. indet. ;
- MCM 525 (= SA 17), MCM 526 (= SA 113) et MCM 527 (= SA 66), identifiées comme une deuxième espèce de Triconodontidae *incertae sedis* gen. et sp. indet. ;
- MCM 531 (= SA 128) et MCM 532 (= SA 53), identifiées comme une troisième espèce de Triconodontidae *incertae sedis* gen. et sp. indet.

Trechnotheria McKenna, 1975

Cladotheria McKenna, 1975

« Dryolestoidea » Butler, 1939

Note sur la systématique et l'usage du terme « Dryolestoidea » : Les Dryolestoidea appartiennent au groupe des Cladotheria (McKenna, 1975). Si cette position au sein des cladothères n'est jamais mise en cause, la composition taxonomique des dryolestoïdes varie beaucoup selon les auteurs, tout comme leur monophylie, et certains groupes sont considérés ou non comme des Dryolestoidea selon les études. Selon Kielan-Jaworowska *et al.* (2004), ils forment un groupe monophylétique composé de deux ordres, d'une part les Dryolestida, comprenant les Dryolestidae, les Paurodontidae, les Donodontidae, les Mesungulatidae et les Brandoniidae, et d'autre part les Amphitheriida, comprenant la seule famille des Amphitheriidae. À ces deux ordres se rajoute en position basale le genre *Chunnelodon*, aux affinités incertaines. Rougier *et al*. (2011) considèrent eux aussi les Dryolestoidea comme un groupe monophylétique, mais en excluent les Amphitheriida et *Chunnelodon* (**Fig. 73**). Au sein des Dryolestoidea, ils placent également certains des Dryolestida de Kielan-Jaworowska *et al*. (2004) dans un nouveau clade, les Meridiolestida, groupe-frère des Paurodontidae et comprenant tous les dryolestoïdes plus proches de *Peligrotherium* que de *Dryolestes* ou *Paurodon* (**Fig. 73**), et dont toutes les espèces sont sud-américaines (un fragment de molaire découvert en Antarctique, perdu avant sa description formelle, a été provisoirement attribué aux Meridiolestida (Martinelli *et al.*, 2014 ; Gelfo *et al.*, 2019), mais son identification est douteuse). Ce clade des Meridiolestida, incluant les Mesungulatidae, les Brandoniidae, les Peligrotheriidae, les Reigitheriidae, les Austrotriconodontidae (auparavant rattachés aux Triconodonta) et peut-être les Donodontidae

marocains, est ensuite repris par toutes les études postérieures, en y ajoutant le genre *Necrolestes* (Rougier *et al.*, 2012 ; Chimento *et al.*, 2012 ; Averianov *et al.*, 2013, 2014 ; O'Meara & Thompson, 2014 ; Wible & Rougier, 2017 ; **Figs. 74-79**). Les Amphitheriida sont également exclus du concept de « Dryolestoidea » dans toutes ces études et se positionnent comme Zatheria souches. Cependant, dans tous ces travaux, à l'exception de ceux de Chimento *et al*. (2012 ; **Fig. 75**), l'ensemble des « Dryolestoidea » n'est plus monophylétique, mais diphylétique. Selon les études, les Meridiolestida sont toujours groupe-frère des Paurodontidae, mais sont plus proches des Boreosphenida que des Dryolestidae (Rougier *et al.*, 2012 ; O'Meara & Thompson, 2014 ; Wible & Rougier, 2017 ; **Figs. 74, 78, 79**), ou bien ils sont groupe-frère des Spalacotheriidae et placés en dehors du reste des cladothères (Averianov *et al.*, 2013, 2014 ; **Fig. 76, 77**). Le concept de Dryolestoidea ne correspondrait plus dès lors qu'à un grade morphologique et deviendrait obsolète.

Les Donodontidae et autres « dryolestoïdes » d'Anoual n'ont jamais été intégrés dans une analyse phylogénétique. Bien que conscients qu'il s'agit d'un groupe paraphylétique selon les études les plus récentes, nous utilisons ici pour des raisons de compréhension et de clarté les termes « Dryolestoidea » et « dryolestoïdes » tels que définis par Rougier *et al*. (2011), c'est-à-dire comprenant les Dryolestidae, les Paurodontidae et les Meridiolestida (**Tab. 4**). Une analyse phylogénétique préliminaire sera menée plus loin pour éclairer les relations des spécimens du synclinal d'Anoual entre eux et avec les autres « Dryolestoidea ».

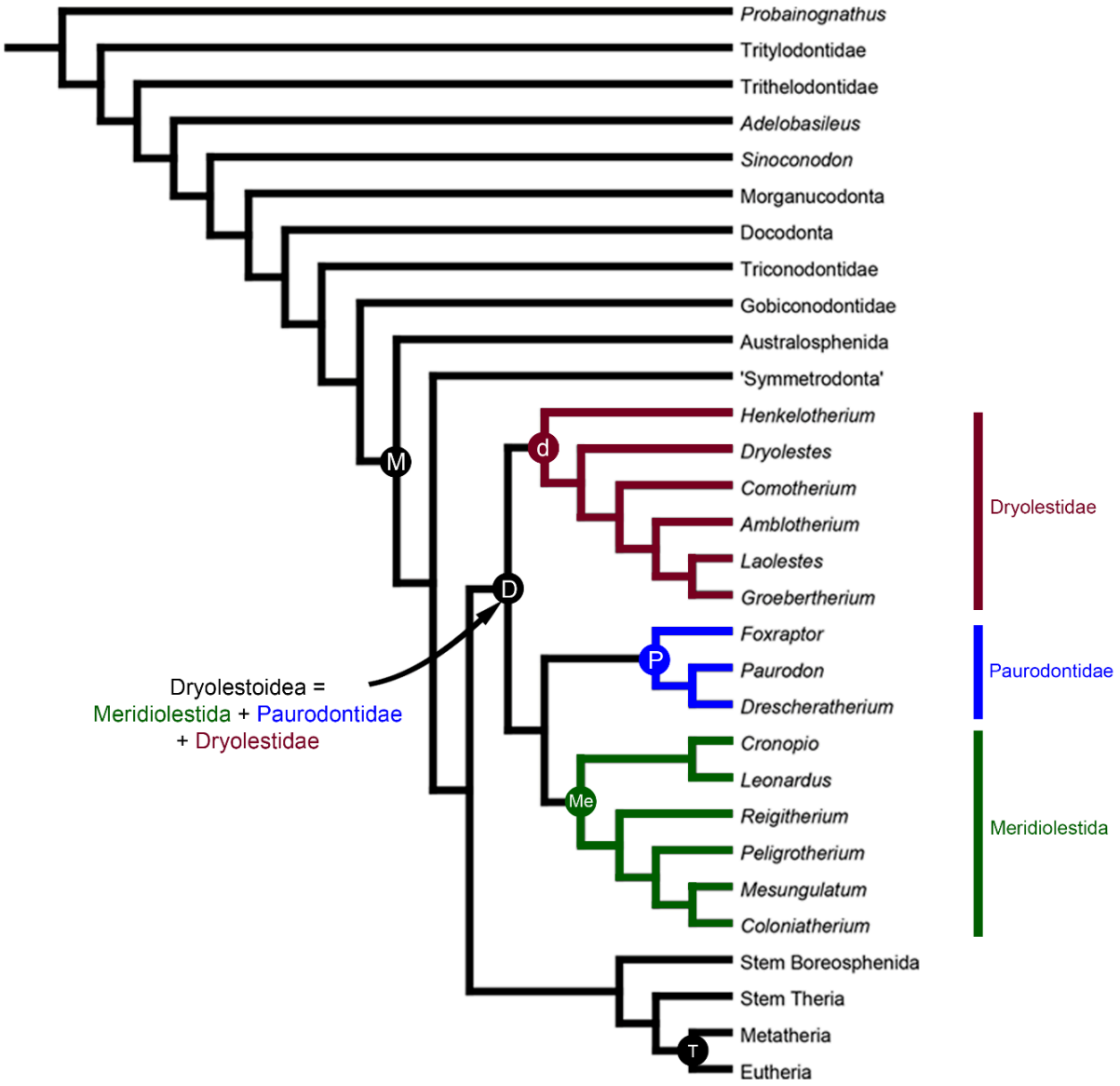


Figure 73. Arbre phylogénétique simplifié obtenu par Rougier *et al.*, 2011, où les Dryolestoidea forment un groupe monophylétique, groupe-frère des Boreosphenida et composé des Dryolestidae (tous laurasiatiques à l'exception de *Groebertherium*), des Paurodontidae et des Meridiolestida (tous sud-américains). Cette topologie correspond à un consensus strict de 8 arbres également parcimonieux (1114 pas) sur une matrice de 304 caractères et 57taxons. Les lettres aux nœuds indiquent certains clades : D = Dryolestoidea ; d = Dryolestidae ; M = Mammalia ; Me = Meridiolestida ; P = Paurodontidae ; T = Theria.

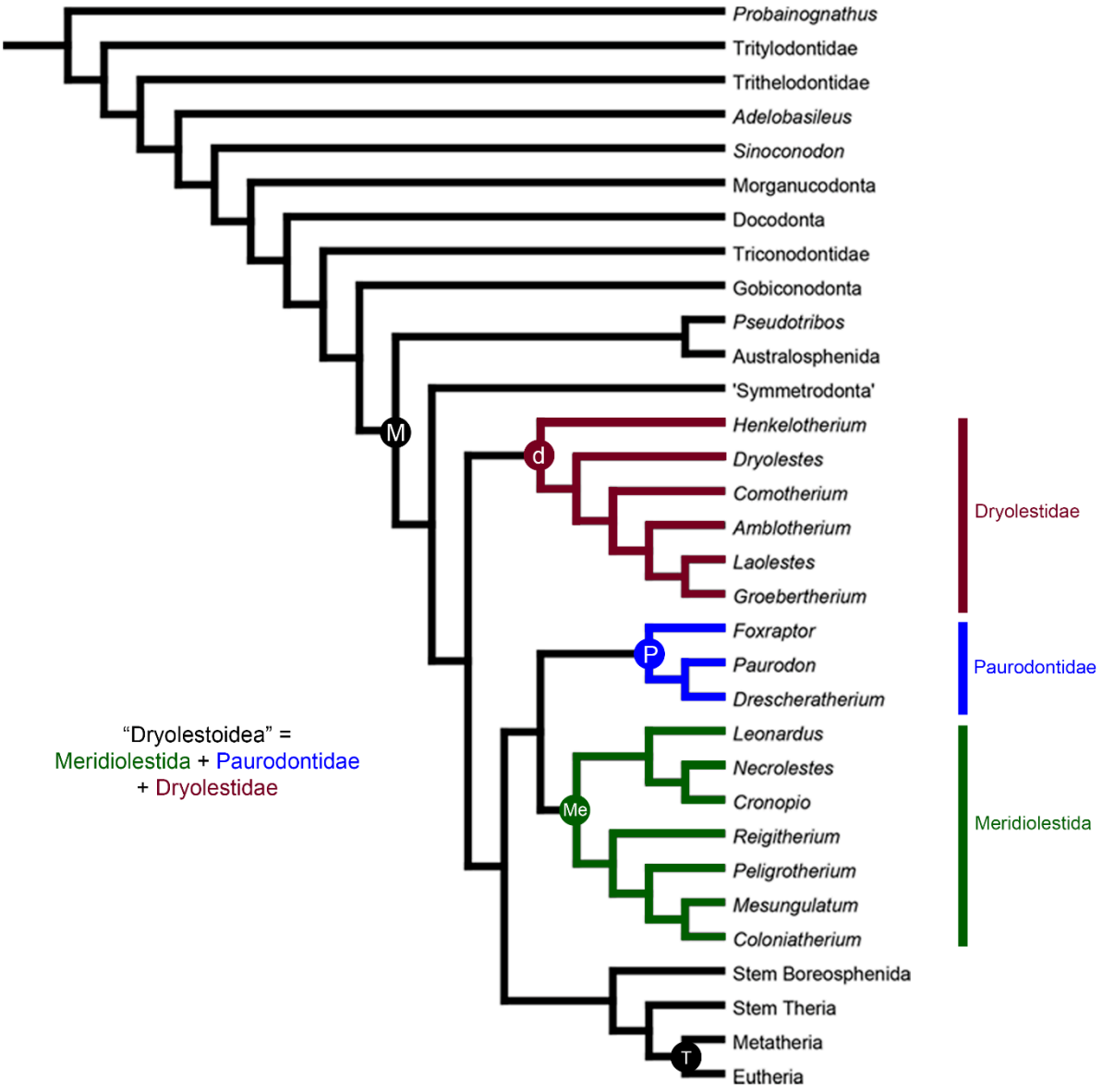


Figure 74. Arbre phylogénétique simplifié obtenu par Rougier *et al.*, 2012, où les « Dryolestoidea » ne forment plus un groupe monophylétique. Les Dryolestidae sont séparés des autres « Dryolestoidea » traditionnels (Paurodontidae et Meridiolestida) et sont en groupe-frère d'un clade ((Paurodontidae, Meridiolestida), Boreosphenida). Cette topologie correspond à un consensus strict de 36 arbres également parcimonieux (1154 pas) sur une matrice de 317 caractères et 58 taxons. Les lettres aux nœuds indiquent certains clades : d = Dryolestidae ; M = Mammalia ; Me = Meridiolestida ; P = Paurodontidae ; T = Theria.

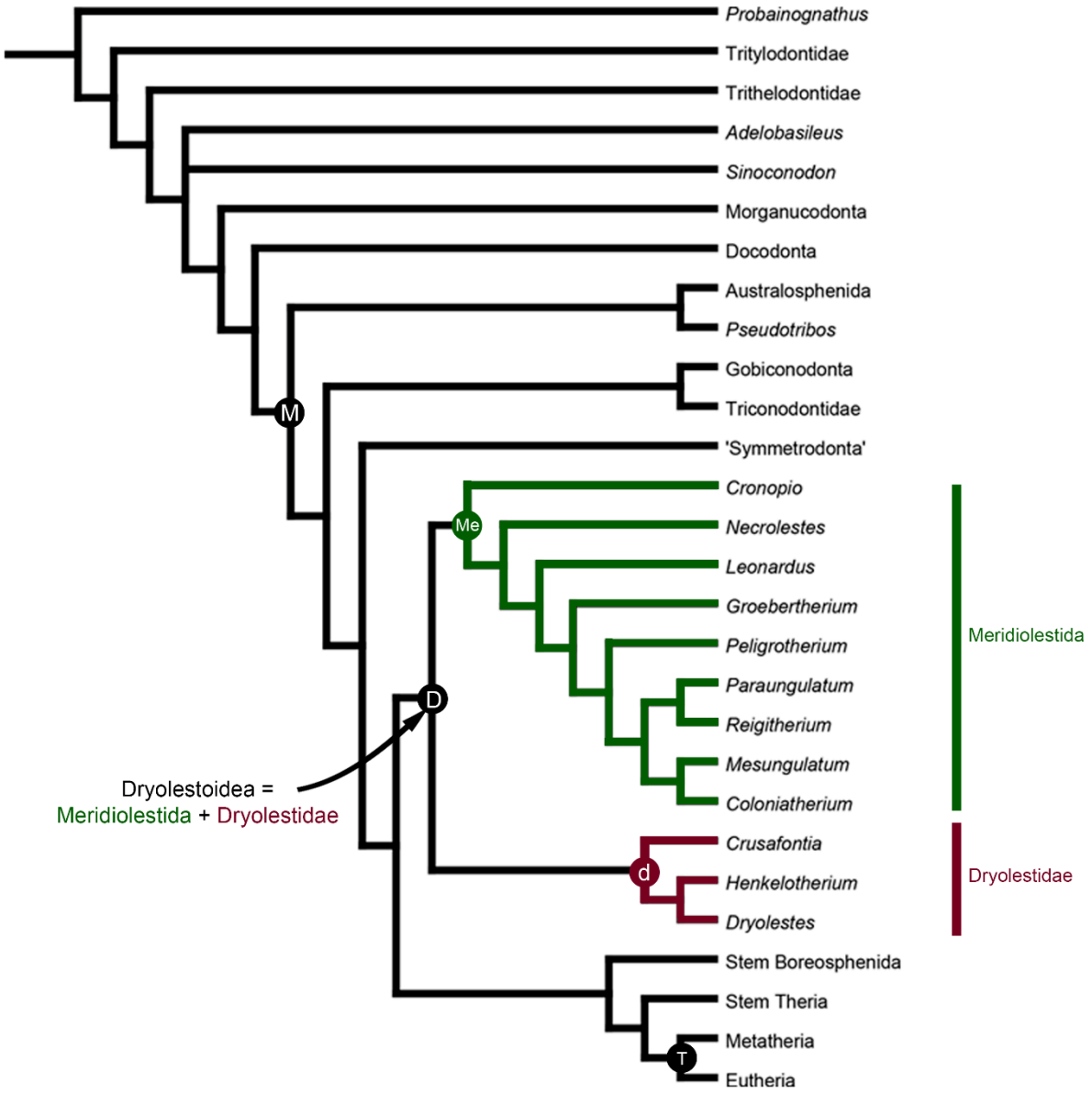


Figure 75. Arbre phylogénétique simplifié obtenu par Chimento *et al.*, 2012. La topologie est proche de celle obtenue par Rougier *et al.*, 2011, les Paurodontidae en moins (non inclus dans l'analyse). Les Dryolestoidea y forment un groupe monophylétique, groupe-frère des Boreosphenida et composé des Dryolestidae et des Meridiolestida. Cette topologie correspond à un consensus strict de 140 arbres également parcimonieux (2365 pas) sur une matrice de 458 caractères et 113 taxons. Les lettres aux nœuds indiquent certains clades : D = Dryolestoidea ; d = Dryolestidae ; M = Mammalia ; Me = Meridiolestida ; T = Theria.

Figure 76. Arbre phylogénétique simplifié obtenu par Averianov *et al.*, 2013, où les « Dryolestoidea » ne forment plus un groupe monophylétique. Les Meridiolestida sont exclus des Cladotheria et sont en groupe-frère des Spalacotheriidae. Les Dryolestidae sont quant à eux plus proches des Paurodontidae (non monophylétiques ici) et des Zatheria souches que des Meridiolestida. Cette topologie correspond à un consensus strict de 5 arbres également parcimonieux (415 pas) sur une matrice de 137 caractères et 44 taxons. Les lettres aux nœuds indiquent certains clades : A = Alethinotheria ; C = Cladotheria ; d = Dryolestidae ; Me = Meridiolestida ; S = Spalacotheriidae ; T = Theria ; Tr = Trechnotheria ; Z = Zatheria ; Zh = Zhangheotheriidae.

Figure 77. Arbre phylogénétique simplifié obtenu par Averianov *et al.*, 2014. Comme précédemment, les « Dryolestoidea » ne forment plus un groupe monophylétique. Les Meridiolestida sont exclus des Cladotheria et sont en groupe-frère des Spalacotheriidae. Les Dryolestidae sont quant à eux plus proches des Paurodontidae (non monophylétiques ici) et des Zatheria souches que des Meridiolestida. *Groebertherium stipanicici* a été exclu de l'analyse, et *Anthracolestes sergeii* y a été ajouté. Cette topologie correspond à un consensus strict de 24 arbres également parcimonieux (416 pas) sur une matrice de 137 caractères et 44 taxons. Les lettres aux nœuds indiquent certains clades : A = Alethinotheria ; C = Cladotheria ; d = Dryolestidae ; Me = Meridiolestida ; S = Spalacotheriidae ; T = Theria ; Tr = Trechnotheria ; Z = Zatheria ; Zh = Zhangheotheriidae.

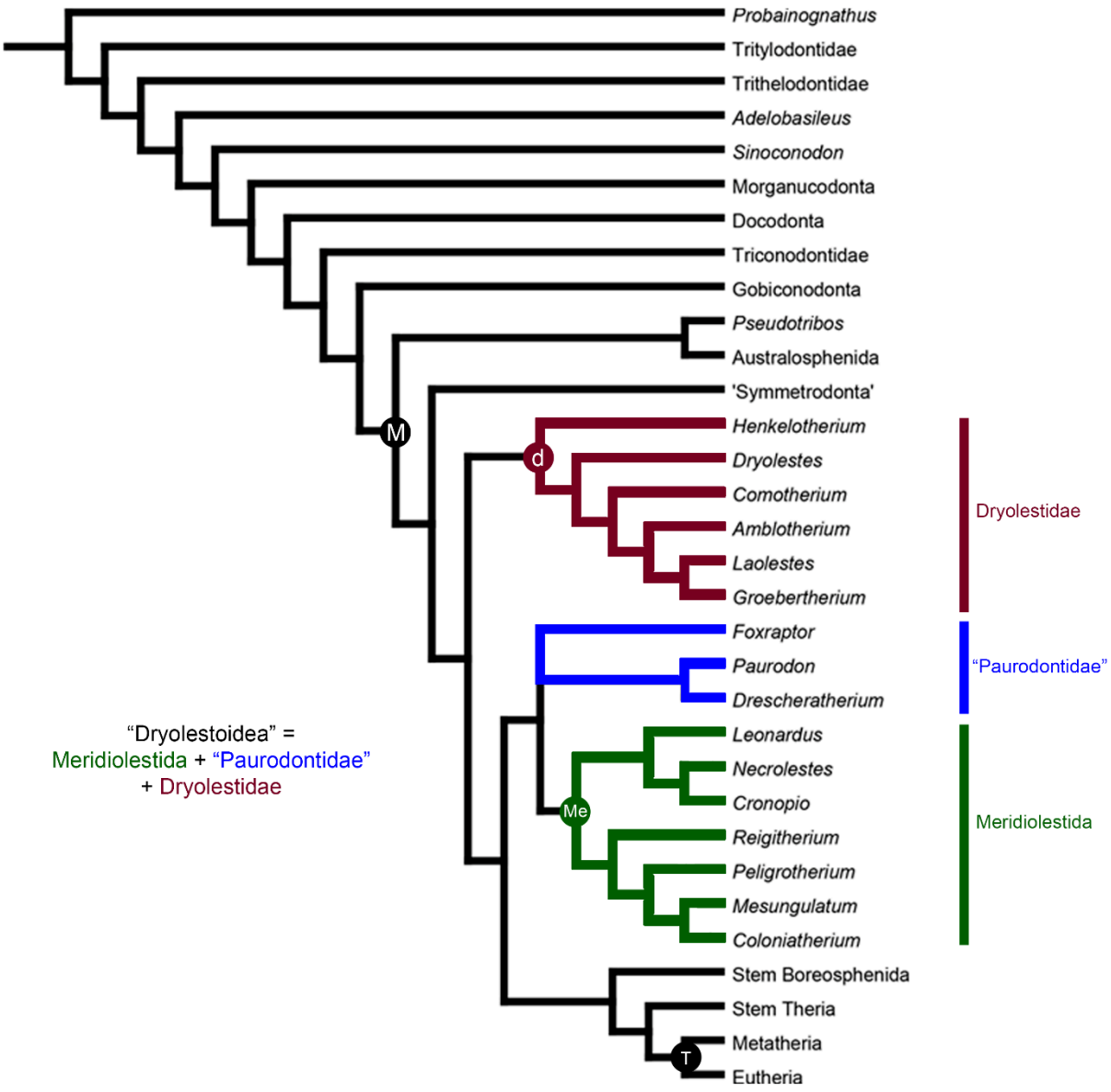


Figure 78. Arbre phylogénétique simplifié obtenu par O'Meara & Thompson, 2014, où les « Dryolestoidea » ne forment plus un groupe monophylétique. Les Dryolestidae sont séparés des autres « Dryolestoidea » traditionnels et sont en groupe-frère d'un clade ((Paurodontidae, Meridiolestida), Boreosphenida). Cette topologie correspond à un consensus strict de 37 arbres également parcimonieux (1242 pas) sur une matrice de 317 caractères et 61 taxons. Les lettres aux nœuds indiquent certains clades : d = Dryolestidae ; M = Mammalia ; Me = Meridiolestida ; T = Theria.

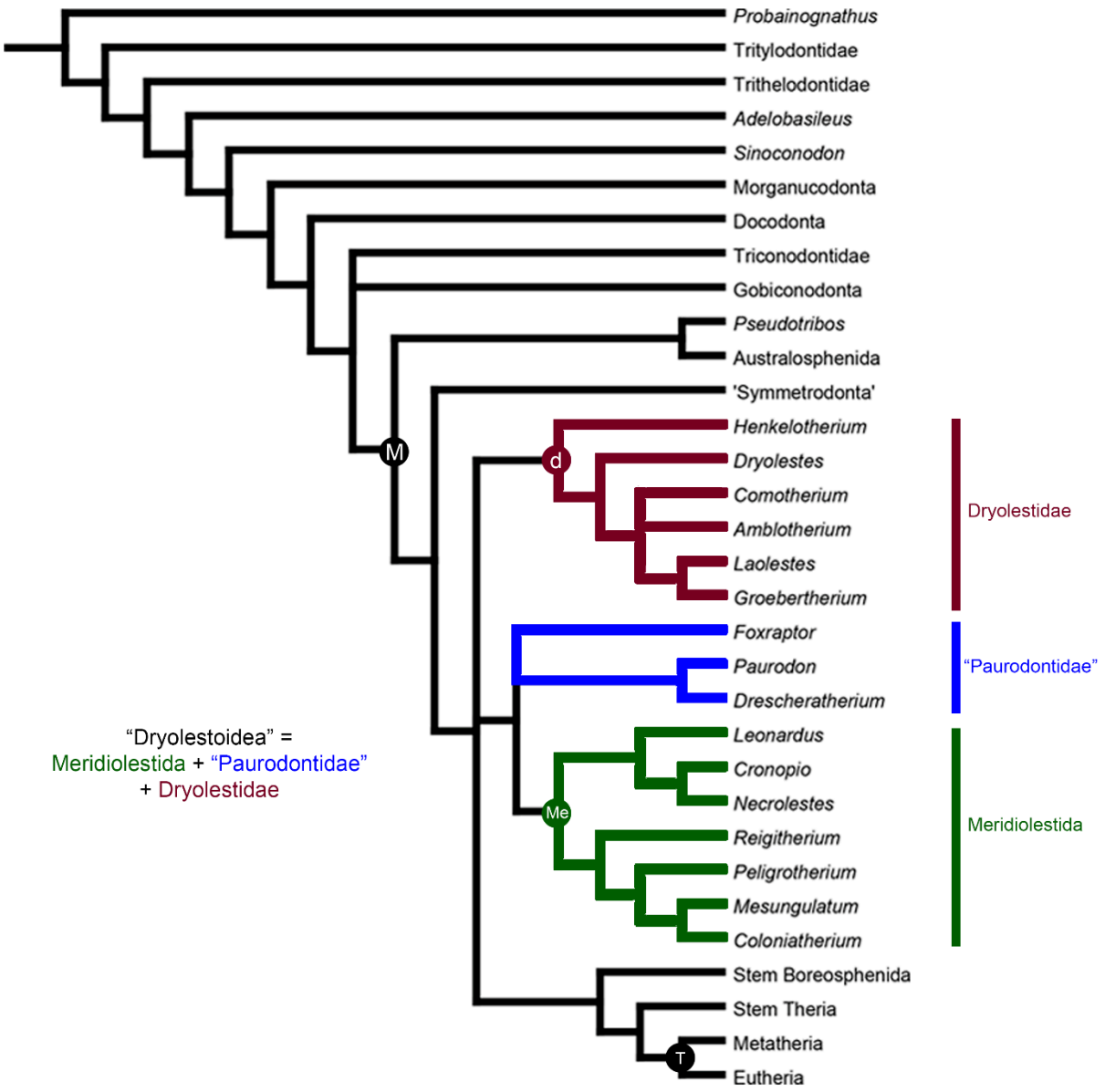


Figure 79. Arbre phylogénétique simplifié obtenu par Wible & Rougier, 2017, où les « Dryolestoidea » ne forment plus un groupe monophylétique. Les Dryolestidae sont séparés des autres « Dryolestoidea » traditionnels et sont en groupe-frère d'un clade ((Paurodontidae, Meridiolestida), Boreosphenida). Cette topologie correspond à un consensus strict de 90 arbres également parcimonieux (1151 pas) sur une matrice de 317 caractères et 58 taxons. Les lettres aux nœuds indiquent certains clades : d = Dryolestidae ; M = Mammalia ; Me = Meridiolestida ; T = Theria.

Tableau 4. Systématique des taxons communément rattachés aux « Dryolestoidea », d'après Kielan-Jaworowska *et al.* (2004) (1), Rougier *et al.* (2011) et Chimento *et al.* (2012) (2), Rougier *et al.* (2012), O'Meara & Thompson (2014) et Wible & Rougier (2017) (3), et Averianov *et al.* (2013, 2014) (4). Les étoiles (*) indiquent les différentes positions occupées par un genre selon les analyses.

1	2	3	4
Cladotheria	Cladotheria	Cladotheria	Alethinotheria
Dryolestoidea	Dryolestoidea	Dryolestidae	Meridolestida
Dryolestida	Dryolestida	*Dryolestes*	*Cronopio*
Dryolestidae	*Crusafontia*	*Amblotherium*	*Necrolestes*
Dryolestes	Dryolestidae	*Comotherium*	*Leonardus*
Amblotherium	*Dryolestes*	*Groebertherium*	Mesungulatoidea
Crusafontia	*Amblotherium*	*Henkelotherium*	*Mesungulatum*
Groebertherium	*Comotherium*	*Laolestes*	*Coloniatherium*
Guimarotodus	*Groebertherium**	Paurodontidae	*Reigitherium*
Krebsotherium	*Henkelotherium*	*Paurodon*	*Peligrotherium*
Laolestes	*Laolestes*	*Drescheratherium*	Cladotheria
Leonardus	Paurodontidae	*Foxraptor*	Paurodontidae
Peraspalax	*Paurodon*	Meridiolestida	*Paurodon*
Phascolestes	*Drescheratherium*	*Cronopio*	*Henkelotherium*
Portopinheirodon	*Foxraptor*	*Leonardus*	*Drescheratherium*
Paurodontidae	Meridolestida	*Necrolestes*	Dryolestidae
Paurodon	*Cronopio*	Mesungulatoidea	*Crusafontia*
Araeodon	*Leonardus*	*Coloniatherium*	*Achyrodon*
Archaeotrigon	*Necrolestes*	*Mesungulatum*	*Phascolestes*
?Brancatherium	*Groebertherium**	*Reigitherium*	*Amblotherium*
Comotherium	Mesungulatoidea	*Peligrotherium*	*Laolestes*
Dorsetodon	*Coloniatherium*		*Krebsotherium*
Drescheratherium	*Mesungulatum*		*Dryolestes*
Euthlastus	*Reigitherium*		*Guimarotodus*
Foxraptor	*Peligrotherium*		*Groebertherium*
Henkelotherium	*Paraungulatum*		
Tathiodon			
Donodontidae			
Donodon			
Mesungulatidae			
Mesungulatum			
Brandoniidae			
Brandonia			
?Casamiquelia			

Les « dryolestoïdes » sont connus en Laurasie et dans le Gondwana depuis le Jurassique moyen (Bathonien ; Freeman, 1976, 1979 ; Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004 ; Haddoumi *et al.*, 2016 ; Lasseron *et al.*, 2020) jusqu'au Paléocène (Gelfo & Pascual, 2001 ; Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004), et même jusqu'au Néogène avec le genre *Necrolestes* (Ameghino, 1891) du Miocène argentin (Chimento *et al.*, 2012 ; Rougier *et al.*, 2012 ; Averianov *et al.*, 2013 ; O'Meara & Thompson, 2014). Dans les sites où ils sont présents, les « dryolestoïdes » sont souvent parmi les mammifères les plus abondants (Forasiepi *et al.*, 2012), comme c'est le cas par exemple à Guimarota, dans le Jurassique supérieur du Portugal (Martin, 2001, 2019), tout comme à Cherves-de-Cognac et Angeac-Charente, dans le Crétacé basal de France (Allain *et al.*, in prep.), ou dans le Crétacé supérieur des formations de Los Alamitos et de La Colonia, en Argentine (Bonaparte, 1990 ; Rougier *et al.*, 2009).

On retrouve à Ksar Metlili cette prédominance des « dryolestoïdes » par rapport aux autres mammifères, en termes d'abondance. Ils représentent en effet plus de 34% de tous les spécimens de mammifères identifiés découverts dans les différents locus, anciennes et nouvelles collections confondues, soit plus du tiers de toute la population de mammifères de Ksar Metlili. Toutefois et paradoxalement, une seule espèce a été décrite, sur la base de trois spécimens : *Donodon perscriptoris*, appartenant à la famille monotypique des Donodontidae (Sigogneau-Russell, 1991a). Ceci alors que 36 autres spécimens du matériel des années 1980 sont identifiés comme des « Dryolestoidea », auxquels viennent s'ajouter 11 autres spécimens des nouvelles récoltes. Parmi eux, on retrouve du matériel appartenant à *D. perscriptoris*, mais aussi des spécimens de quatre morphologies et dimensions différentes. Ces morphotypes sont bien distincts entre eux et de *D. perscriptoris*, et ils présentent suffisamment de caractères diagnostiques pour justifier leur attribution à autant d'espèces différentes et nouvelles. Celles-ci sont décrites ci-après et seront nommées dans de futures publications. Au total, ce sont donc 50 dents appartenant à cinq espèces de dryolestoïdes qui sont identifiées à Ksar Metlili, ce qui en fait non seulement le groupe de mammifères le plus abondant de la faune, mais aussi l'un des plus diversifiés, avec les trechnothères. Il s'agit pour l'essentiel de molaires, permanentes ou déciduales, ainsi que d'une prémolaire ; quelques incisives et canines mammaliennes isolées ont été découvertes dans le site de KM, mais il est difficile de déterminer à quel groupe de mammifères elles appartiennent, elles ne sont donc pas considérées ici.

La **Figure 80** présente la nomenclature dentaire utilisée dans les descriptions et comparaisons qui suivent.

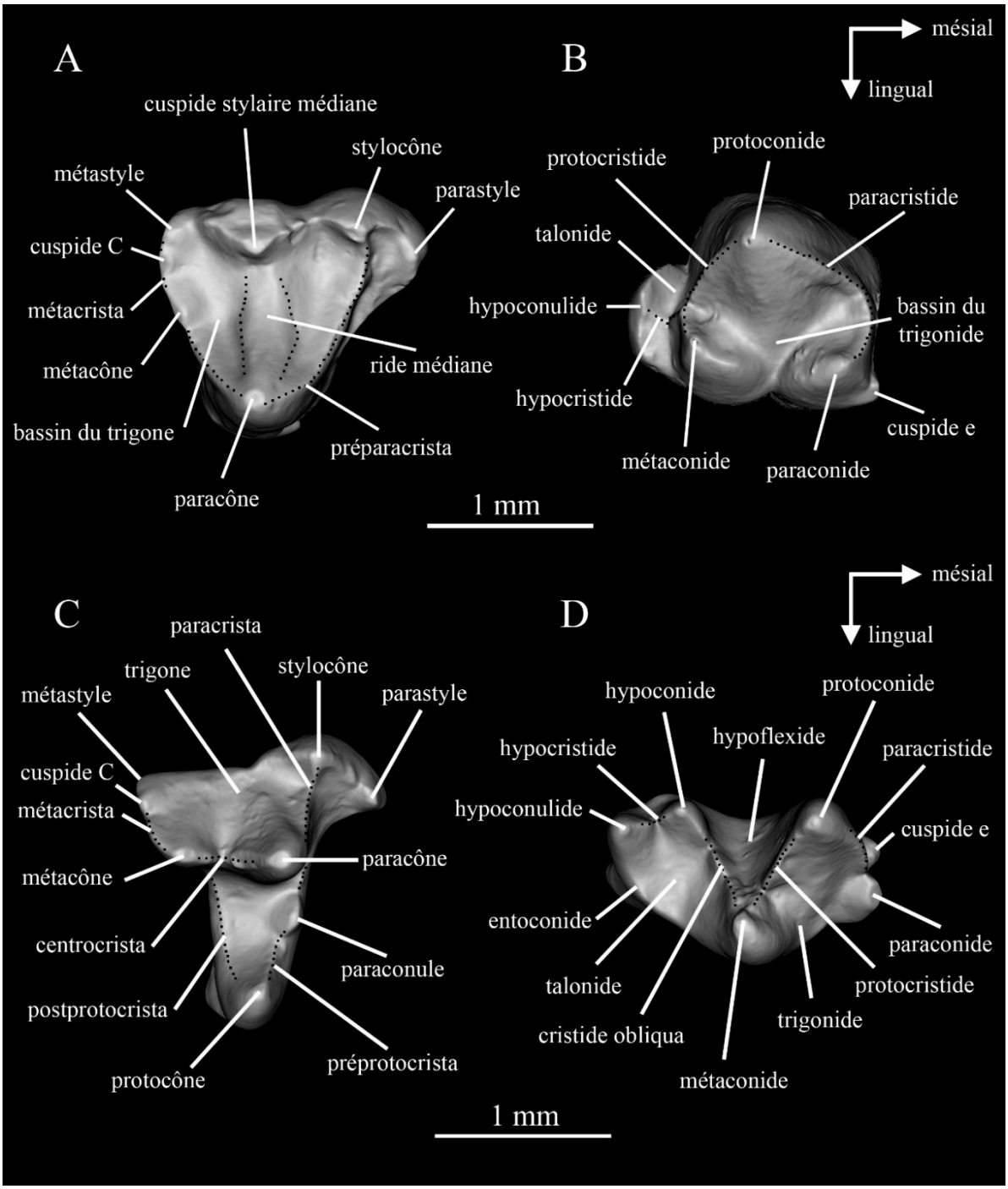


Figure 80. Anatomie et nomenclature dentaire des « Dryolestoidea » et des Boreosphenida. **A, B.** Anatomie dentaire des « Dryolestoidea » illustrée par une molaire supérieure droite (A : MCM 557) et une molaire inférieure gauche (B : MCM 558) de *Donodon perscriptoris* Sigogneau-Russell, 1991a. **C, D.** Anatomie dentaire des Boreosphenida illustrée par une molaire supérieure droite de *Tribotherium africanum* Sigogneau-Russell, 1991c (C : KM-B'-5) et une molaire inférieure gauche d'*Hypomylos phelizoni* Sigogneau-Russell, 1992 (D : KM-B'-4). Modélisations 3D à partir de données CT-scan.

Famille **Donodontidae** Sigogneau-Russell, 1991a

Diagnose (d'après Sigogneau-Russell, 1991a et Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004) : *Molaires supérieures* – Contrairement à ce qui est observé chez les Dryolestidae, les molaires supérieures des Donodontidae ne sont pas compressées mésio-distalement. Elles présentent un haut cingulum labial avec deux cuspides proéminentes, la cuspide stylaire médiane et le stylocône, ce qui les distingue des Dryolestidae et des Paurodontidae. La cuspide stylaire médiane est plus haute que le stylocône. Une ride médiane basse et large s'étend de la cuspide stylaire médiane au paracône et divise le bassin du trigone en deux concavités peu profondes. La région parastylaire, ou lobe parastylaire, est très élargie, en forme de crochet portant un petit parastyle. Le paracingulum est bas. Le petit sillon cingulaire lingual du lobe parastylaire (*parastylar groove*) reçoit le protoconide pendant l'occlusion ; son développement ici correspond à un protoconide bien développé sur les molaires inférieures. La préparacrista est marquée et acérée. La postparacrista porte un métacône près de sa mi-longueur. La racine distale est significativement plus grosse que la racine mésiale. L'association de ces caractères est diagnostique des Donodontidae.

Molaires inférieures – Les molaires inférieures sont constituées d'un trigonide avec un protoconide haut et aigu, un métaconide et un paraconide plus bas et subégaux. Le talonide, circonscrit disto-lingualement et en forme de croissant, est très étroit, contrairement aux Zatheria, étendu transversalement derrière le métaconide et resserré dans le sens mésiodistal. Le paraconide est orienté verticalement sans être incliné vers l'avant, aligné longitudinalement avec le métaconide sur le flanc lingual de la dent, ou légèrement plus lingual que celui-ci, comme chez les Dryolestidae. Ces molaires inférieures diffèrent de celles des Dryolestidae par leurs racines de taille subégale. Enfin, le protoconide est relativement moins élevé et le paraconide plus grand que chez les Paurodontidae.

Remarque : La morphologie et les résultats de l'analyse phylogénétique nous conduisent à classer toutes les espèces de « Dryolestoidea » de KM au sein d'un clade unique, la famille des Donodontidae, dont nous proposons une diagnose émendée. Celle-ci est présentée plus loin dans la conclusion de l'analyse phylogénétique. À partir d'ici, le terme « Donodontidae » est utilisé dans sa nouvelle définition, comprenant l'ensemble des cinq espèces de « Dryolestoidea » de KM. Les diagnoses génériques et spécifiques présentées ci-dessous sont émendées en tenant compte de cette nouvelle acception des Donodontidae.

Genre ***Donodon*** Sigogneau-Russell, 1991a

Espèce-type : *Donodon perscriptoris* Sigogneau-Russell, 1991a

Espèces rapportées : *Donodon* sp.

Diagnose émendée : De façon générale, la dentition de *Donodon* est très bunodonte, les dents sont particulièrement robustes pour un dryolestoïde, suggérant un régime alimentaire durophage.

Molaires supérieures – Les espèces du genre *Donodon* se caractérisent par un haut cingulum labial portant deux cuspides, la cuspide stylaire médiane et le stylocône, ce qui les distingue des Dryolestidae, des Paurodontidae et du Donodontidae gen. et sp. indet. 1. La cuspide stylaire médiane est légèrement plus haute que le stylocône (ce qui diffère du Donodontidae gen. et sp. indet. 1, où le stylocône est la plus haute cuspide et où il n'y a pas de cuspide stylaire médiane), lui-même plus développé que le métastyle. Le paracône est relié à la cuspide stylaire médiane par une ride médiane basse et large, qui n'existe pas chez le Donodontidae gen. et sp. indet., chez les Dryolestidae (à l'exception de *Laolestes*) ni chez les Meridiolestida (à l'exception de *Leonardus* et *Mesungulatum*). Celle-ci divise le trigone en deux petits bassins. La région parastylaire, ou lobe parastylaire, est très élargie, en forme de crochet et porte un petit parastyle. L'angle des crêtes du paracône est large et elles sont asymétriques, la préparacrista étant plus pentue que la postparacrista, ce qui rapproche ces dents de celles des Zatheria et de certains Dryolestidae (*Crusafontia*, *Krebsotherium*) mais les distingue des Meridiolestida. La postparacrista est toujours plus longue et plus oblique que la préparacrista. Le paracingulum est très peu incliné, à environ 45°.

Molaires inférieures – Le paraconide a une forme pyramidale en vues occlusale et mésiale. Le talonide est très étroit, contrairement Donodontidae gen. et sp. indet. 2 et aux Zatheria. Il porte une hypocristide qui monte sur le trigonide et divise le bassin du talonide en deux dans le sens labiolingual. Les molaires inférieures de *Donodon* se caractérisent par des racines de taille subégale.

Note à propos du régime alimentaire des espèces du genre *Donodon* – Les dents très bunodontes de *Donodon perscriptoris* et de *Donodon* sp. (**Figs. 81–84**) suggèrent un régime alimentaire durophage : il est possible que ces espèces se soient nourries de mollusques à coquille (gastéropodes, mollusques bivalves d'eau douce ?), d'insectes à forte carapace ou de plantes coriaces, ou encore tout cela à la fois. Un tel régime est inédit chez les « Dryolestoidea ». Ceux-ci

sont généralement considérés comme des insectivores généralistes, à l'exception des Meridiolestida, considérés comme omnivores ou herbivores par Rougier *et al*. (2011), du fait de l'émail épais de leurs dents et de leur système d'occlusion dent sur aire complexe.

Donodon perscriptoris Sigogneau-Russell, 1991a

Figs. 81, 82

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH, KM-A1, KM-B', KM-D2.

Distribution : Jurassique terminal – Crétacé basal (Purbeckien) de Ksar Metlili, Formation de Ksar Metlili, synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, Maroc.

Holotype : MCM 557 (=SA 31, Sigogneau-Russell, 1991a), molaire supérieure droite (**Fig. 81A**).

Matériel rapporté : *Matériel publié* (Sigogneau-Russell, 1991a) – 1 molaire supérieure : MCM 559 (= SA 1, gauche ; **Fig. 81B**). 2 molaires inférieures : MCM 558 (= SA 44, fragment de mandibule gauche avec deux molaires ; **Fig. 82A**). *Matériel inédit* – 7 molaires supérieures : MCM 603 (gauche ; **Fig. 81C**), MCM 604 (gauche), MCM 605 (droite), MCM 615 (gauche), KM-A1-2 (gauche ; **Fig. 81D**), KM-B'-11 (droite ; **Fig. 81E**), KM-B'-95 (droite ; **Fig. 81F**). 10 molaires inférieures : MCM 501 (droite, déciduale), MCM 581 (gauche ; **Fig. 82B**), MCM 587 (droite, déciduale), MCM 589 (gauche, déciduale), MCM 617 (gauche), MCM 621 (gauche), MCM 622 (droite), KM-B'-37 (droite), KM-B'-96 (droite), KM-D2-4 (gauche).

Dimensions : Voir **Tableau 5**.

Diagnose émendée : *Molaires supérieures* – Les molaires supérieures ont un contour occlusal symétrique. Leur paracône, qui est légèrement incliné postérieurement et peu incliné labialement, est situé bien en face de la cuspide stylaire médiane, ce qui les distingue des molaires supérieures de *Donodon* sp. Elles diffèrent aussi des dents de *Donodon* sp. par la ride médiane qui atteint le rebord labial et est située dans le même axe que la cuspide stylaire médiane en vue labiale. L'ectoflexus est absent ou très peu marqué. En vues mésiale et distale, le profil lingual du paracône est presque plat.

Molaires inférieures – Les molaires inférieures sont presque circulaires en vue occlusale, le trigonide étant compact et trapu. En vue postérieure, le talonide est horizontal ou très peu

incliné lingualement. Sa crête postérieure porte un hypoconulide ainsi que deux petits cuspules très faiblement développés lingualement à l'hypoconulide. L'hypocristide prend naissance à la base de la face labiale de l'hypoconulide, divise le bassin du talonide en deux et remonte sur le trigonide, atteignant l'encoche de la protocristide, entre le paraconide et le métaconide. Le paraconide est plus proche du métaconide que chez *Donodon* sp. et n'est pas détaché vers l'avant de la dent.

Description

Molaires supérieures – Les trois cuspides principales des molaires supérieures de *Donodon perscriptoris* donnent une forme presque triangulaire au bassin du trigone en vue occlusale (**Fig. 81A1, B1, C1, D1, F1**). Chez certains spécimens (MCM 603 ; **Fig. 81C1**), la partie distale du bassin du trigone, derrière la ride médiane, est significativement moins profonde que ce qu'on observe sur l'holotype (MCM 557 ; **Fig. 81A1**) ; cela pourrait indiquer une position plus antérieure dans la rangée dentaire. Le métacône est parfois presque absent, seulement marqué par un petit cuspule renflé sur la métacrista (MCM 605, KM-B'-95 ; **Fig. 81F1, E3**). La cuspide médiane stylaire, habituellement plus développée que le stylocône, peut être d'une taille similaire (KM-B'-11 ; **Fig. 81E**). Certains spécimens portent des traces d'usure : le métastyle est ainsi très érodé chez MCM 605 ; la dent KM-B'95, plus petite que les autres, montre, à taille égale, des cuspides proportionnellement moins hautes que chez l'holotype, peut-être du fait d'une usure due à l'âge (**Fig. 81F**). Le métacône est également très réduit chez ce spécimen. Enfin, la molaire supérieure KM-A1-2 (**Fig. 81D**) est en tout point similaire à l'holotype de *D. perscriptoris* mais elle présente un petit cuspule supplémentaire sur la région parastylaire, le préparastyle, en plus du parastyle (**Fig. 81D1, D2**). Sous le métacône, on peut observer une trace de cingulum chez certains spécimens (MCM 557, MCM 603, KM-B'-11 ; **Fig. 81A3, C3**), correspondant à un paracingulum naissant.

Molaires inférieures – Les molaires inférieures de *Donodon perscriptoris* présentent chez certains spécimens (MCM 622) une petite concavité à la base du profil labial du protoconi de, en vues mésiale et distale. La cuspide e, présente sur tous les spécimens dont la partie mésiolinguale est suffisamment bien préservée (**Fig. 82A, B**), est parfois très réduite et à peine visible (KM-B'-96), formant plutôt un minuscule renflement qu'une véritable cuspide.

Dents déciduales – Certaines molaires inférieures (MCM 501, MCM 587, MCM 589) ont une morphologie générale semblable à de celle de *D. perscriptoris*. Toutefois, les racines sont divergentes, le paraconide et le métaconide sont divergents et très espacés et séparés par un replat, et le talonide est très incliné labialement en vue distale. Ces caractères, en particulier la

divergence des racines, associés à une taille inférieure aux autres spécimens de *D. perscriptoris*, permettent d'identifier ces spécimens comme des dents déciduales. La dent MCM 587 est très usée : les facettes d'usure sont très grandes et l'émail semble avoir complètement disparu. Il est possible qu'il s'agisse d'une dent digérée.

Sur les molaires supérieures, une facette d'usure 1 est visible sur le flanc mésial du paracône, ainsi qu'une facette d'usure 2 sur son flanc distal. On observe également un sillon d'usure au niveau de l'aile parastylaire. Sur les molaires inférieures, une facette d'usure 1 est visible sur le flanc distal du protoconide, une facette 2 sur son flanc mésial, et une facette 3 au niveau du bassin naissant du talonide. Aucune dent, autre que des molaires, n'a été identifiée.

Discussion : Si l'attribution des molaires supérieures de *D. perscriptoris* aux « Dryolestoidea » ne fait aucun doute, il faut noter qu'Averianov (2002) juge que ce n'est pas le cas du fragment de dentaire MCM 558, rapporté à cette espèce par Sigogneau-Russell (1991a). Pour lui, l'angle aigu du trigonide (environ 70°), les paraconide et métaconide petits et sensiblement de même taille, la talonide réduit et la racine postérieure non réduite rapproche plutôt ce spécimen des « Symmetrodonta » (Averianov, 2002). L'orientation des para- et protocristide dans leur région linguale, qui s'infléchissent respectivement vers le paraconide et le métaconide, montre selon lui que la surface cisaillante transverse caractéristique des Cladotheria n'existait pas sur ces dents. Enfin, il observe que la réduction du cingulide lingual et la présence d'un cuspule f sur le cingulide mésial (caractère que nous n'observons pas) sont des similitudes avec le « Symmetrodonta » *Gobiotheriodon*. L'attribution de ces molaires inférieures à *Donodon perscriptoris* n'ayant pas été mise en doute par ailleurs, qui sont de plus compatibles par leurs proportions et leur morphologie avec les molaires supérieures de cette espèce, nous préférons suivre ici l'interprétation originale de Sigogneau-Russell (1991a).

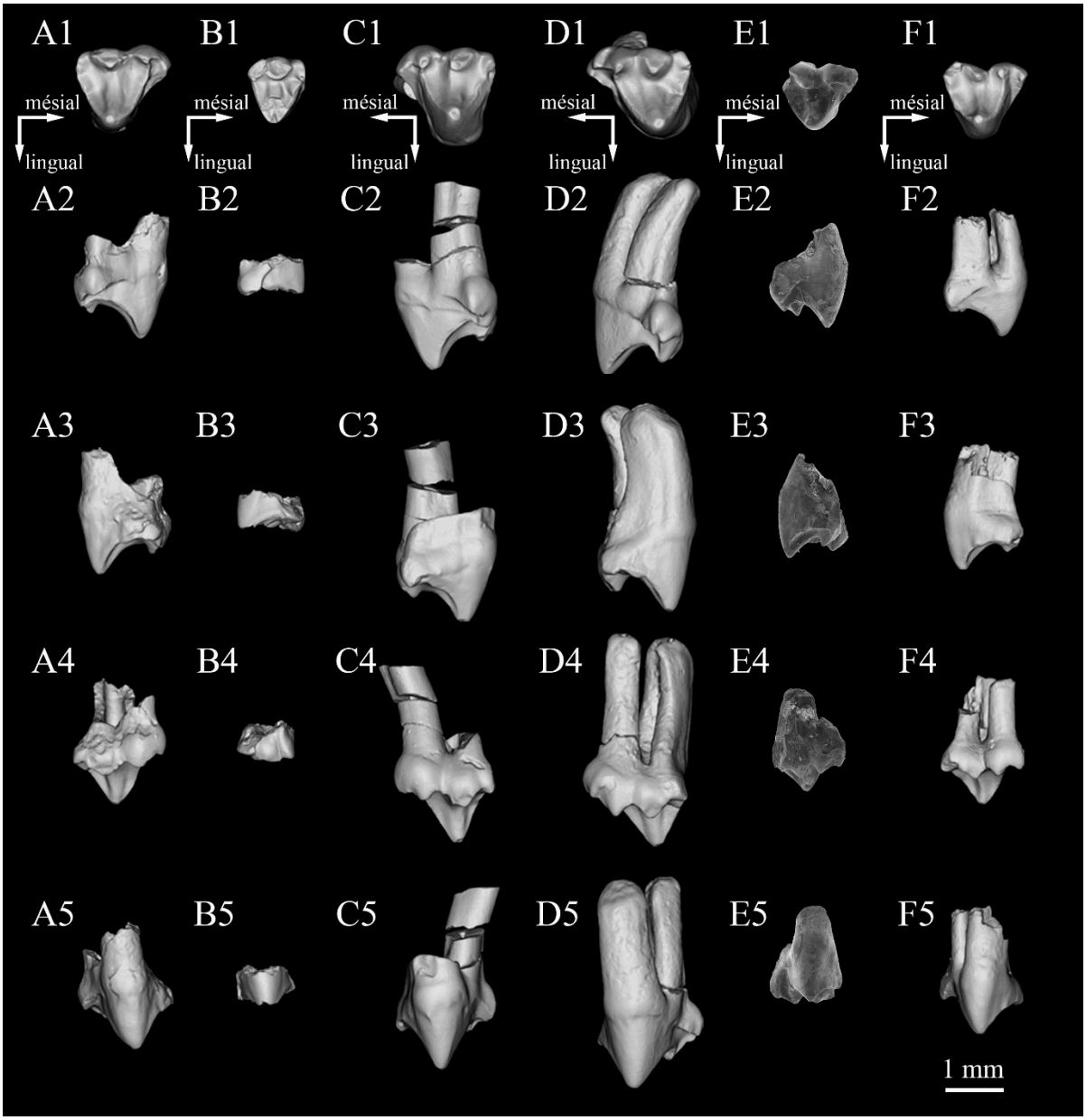


Figure 81. *Donodon perscriptoris* Sigogneau-Russell, 1991a, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. Molaires supérieures. **A.** MCM 557 (holotype), molaire supérieure droite. **B.** MCM 559, molaire supérieure gauche. **C.** MCM 603, molaire supérieure gauche. **D.** KM-A1-2, molaire supérieure gauche. **E.** KM-B'-11, molaire supérieure droite. **F.** KM-B'-95, molaire supérieure droite. Vues occlusale (1), mésiale (2), distale (3), labiale (4) et linguale (5). (A–D, F : modélisations 3D à partir de données CT-scan).

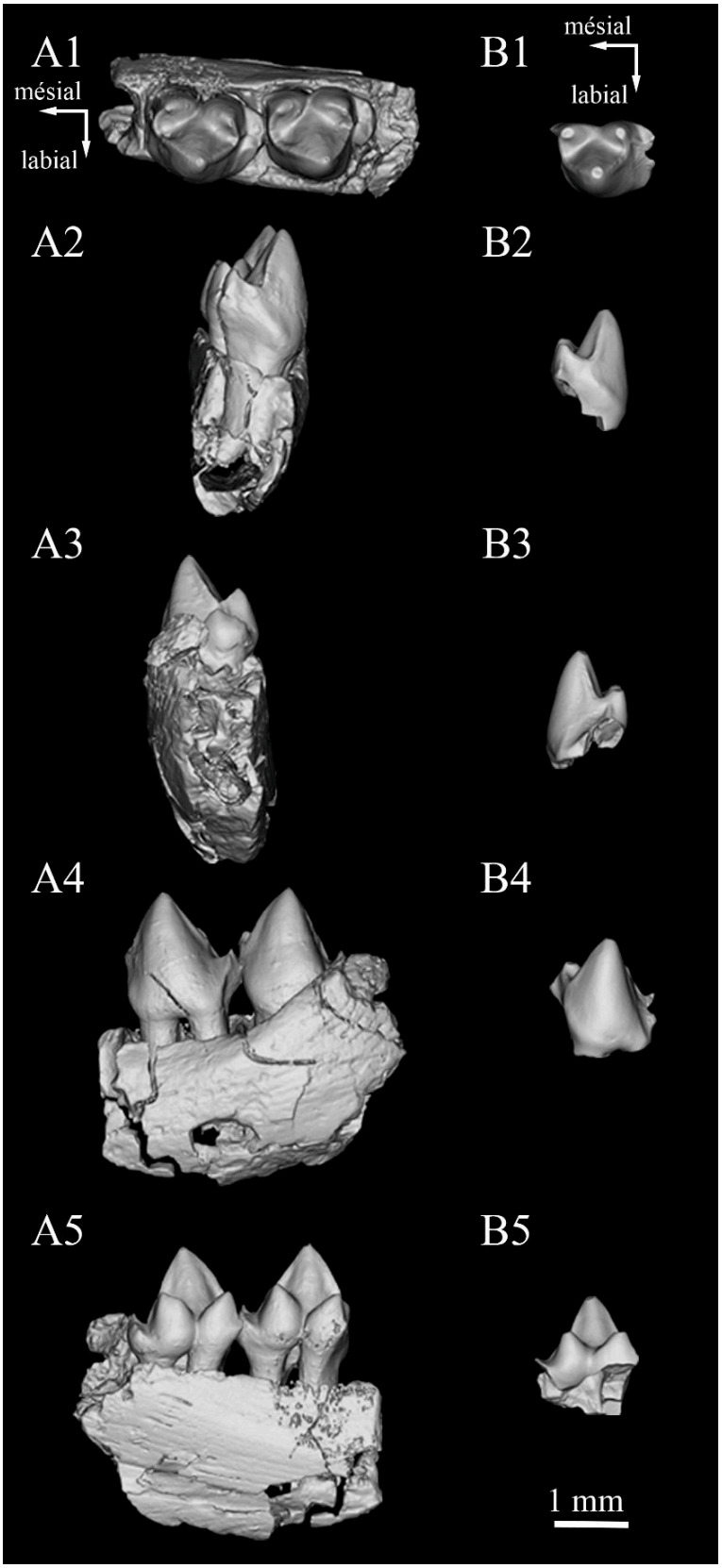


Figure 82. *Donodon perscriptoris* Sigogneau-Russell, 1991a, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. Molaires inférieures. **A.** MCM 558, fragment de mandibule gauche avec les deux dernières molaires. **B.** MCM 581, molaire inférieure gauche. Vues occlusale (1), mésiale (2), distale (3), labiale (4) et linguale (5). Modélisations 3D à partir de données CT-scan.

***Donodon* sp.**

Figs. 83, 84

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH, KM-D2.

Distribution : Jurassique terminal – Crétacé basal (Purbeckien) de Ksar Metlili, Formation de Ksar Metlili, synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, Maroc.

Holotype : MCM 595, molaire supérieure droite (**Fig. 83A**).

Localité-type : Ksar Metlili, Formation de Ksar Metlili, synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, Maroc.

Matériel rapporté : 4 molaires supérieures : MCM 594 (droite, déciduale ; **Fig. 83B**), MCM 596 (droite), MCM 598 (gauche), KM-D2-5 (gauche, déciduale ; **Fig. 83C**). 4 molaires inférieures : MCM 588 (gauche ; **Fig. 84A**), MCM 586 (gauche, déciduale ; **Fig. 84B**), MCM 591 (droite, déciduale), MCM 592 (gauche).

Dimensions : Voir **Tableau 5**.

Diagnose : Espèce aux dents très similaires à celles de *D. perscriptoris*, mais beaucoup plus petite.

Molaires supérieures – Le paracône est légèrement déporté mésialement vers la région parastylaire : en vue labiale, il n'est plus dans l'axe de la cuspide stylaire médiane, comme chez *D. perscriptoris*, mais il fait face à la crête qui relie cette cuspide stylaire médiane au stylocône. Le contour occlusal est plus long que large, avec un métastyle déjeté postérieurement et labialement (inédit chez les dryolestoïdes). Le bassin du trigone est moins symétrique que chez *D. perscriptoris*, avec un angle d'ouverture plus important en vue occlusale. Le métastyle est significativement plus développé que chez *D. perscriptoris*.

Molaires inférieures – Les molaires inférieures sont moins bunodontes que chez *D. perscriptoris*. Le talonide est plus incliné labialement en vue distale. Le paraconide est déjeté vers l'avant et vers la face linguale, plus individualisé et plus écarté du protoconide et du métaconide. Le trigonide est plus dilaté mésio-distalement. L'hypocristide prend naissance à la base de

l'hypoconulide, comme chez *D. perscriptoris*, mais atteint la protocristide en un point beaucoup plus haut sur le métaconide, presque au niveau de son apex.

Description

Caractères généraux – Sur les molaires supérieures, le stylocône et la cuspide stylaire médiane sont plus développés relativement au paracône que chez *D. perscriptoris* (**Fig. 83A2, B2, C2, A4, B4, C4**). Le métastyle est plus court transversalement (**Fig. 83A1, B1, C1**). L'ectoflexus est plus long (**Fig. 83A1, B1, C1**). En vues mésiale et distale (**Fig. 83A2-3, B2-3, C2-3**), le profil lingual du paracône est plus convexe que chez *D. perscriptoris*. La molaire supérieure MCM 596 est très abimée, mais sa morphologie générale rappelle le genre *Donodon*. Sa petite taille la rapproche plus de l'espèce *Donodon* sp. que de *D. perscriptoris*. Le spécimen MCM 598 présente un angle d'ouverture des crêtes en vue occlusale moins important, ainsi qu'un profil lingual du paracône moins convexe en vues mésiale et distale. Cela pourrait favoriser une attribution du spécimen à *D. perscriptoris*, mais le spécimen est moitié plus petit et ne correspond pas à une dent de lait ; on sait qu'il existe une variation de taille selon la position de la dent dans la rangée dentaire chez les dryolestoïdes, mais une telle différence (50%) n'a encore jamais été documentée et semble hautement improbable (T. Martin, comm. pers., Janvier 2020). En revanche, sa taille est proche de celle des dents rapportées à *Donodon* sp., c'est pourquoi nous préférons ici l'attribuer à cette espèce. Sur les molaires inférieures, le protoconide est très vertical (**Fig. 84A2-3, B2-3**). Le sillon lingual entre le paraconide et le métaconide est plus large et plus arrondi que chez *D. perscriptoris* (**Fig. 84A1, B1**). La crête postérieure du talonide ne porte que deux petits cuspules très faibles, il ne s'agit que de faibles renflements sans véritable pointe (**Fig. 84A3, B3**).

Dents déciduales – Certaines molaires supérieures, de taille légèrement inférieure, présentent une morphologie très proche des molaires supérieures permanentes de *Donodon* sp., à quelques exceptions près (MCM 594, KM-D2-5 ; **Fig. 83B, C**) : elles sont moins bunodontes ; la cuspide stylaire médiane et le stylocône sont de taille équivalente (**Fig. 83B4, C4**) ; le paracône est plus grand relativement aux cuspides labiales (**Fig. 83B2-4, C2-C4**) ; l'ectoflexus, s'il reste large, est moins marqué (**Fig. 83B1, C1**), presque plat en vue la labiale (**Fig. 83B4, C4**) ; et le lobe parastylaire est plus incliné lingualement en vue mésiale (**Fig. 83B2, C2**), alors qu'il est presque horizontal sur les autres spécimens. Ces différences morphologiques, associées à une faible minéralisation, nous conduisent à les identifier comme des molaires supérieures déciduales de *Donodon* sp. Quelques molaires inférieures déciduales de cette espèce sont également répertoriées (MCM 586, MCM591 ; **Fig. 84B**). Là encore, leur morphologie générale est

identique à celle des molaires inférieures permanentes, mais la minéralisation est plus faible, les dents sont moins bunodontes et le flanc lingual du protoconide est moins renflé que ce qu'on peut observer sur les dents permanentes (**Fig. 84B1-2**).

Variations individuelles – La molaire supérieure MCM 598 déjà évoquée pourrait représenter une dent très postérieure de *Donodon* sp., ce qui expliquerait son angle d'ouverture des crêtes en vue occlusale plus réduit que chez les autres spécimens de cette espèce. Chez MCM 586 (**Fig. 84B**), le paraconide et le métaconide sont encore plus espacés que sur les dents permanentes, avec un petit replat entre les deux cuspides (**Fig. 84B1, B4**), mais ce n'est pas le cas sur la dent MCM 591 malgré son caractère décidual ; cette dernière pourrait donc représenter un emplacement plus postérieur dans la rangée dentaire.

Sur les molaires supérieures, une facette d'usure 1 est visible sur le flanc mésial du paracône. On observe également un sillon d'usure au niveau de l'aile parastylaire. La facette d'usure 2, sur le flanc distal du paracône, est moins discernable. Sur les molaires inférieures, une facette d'usure 1 est visible sur le flanc disto-lingual du protoconide, une facette 2 sur son flanc méso-lingual, et une facette 3 au niveau du bassin naissant du talonide. Aucune dent, autre que des molaires, n'a été identifiée.

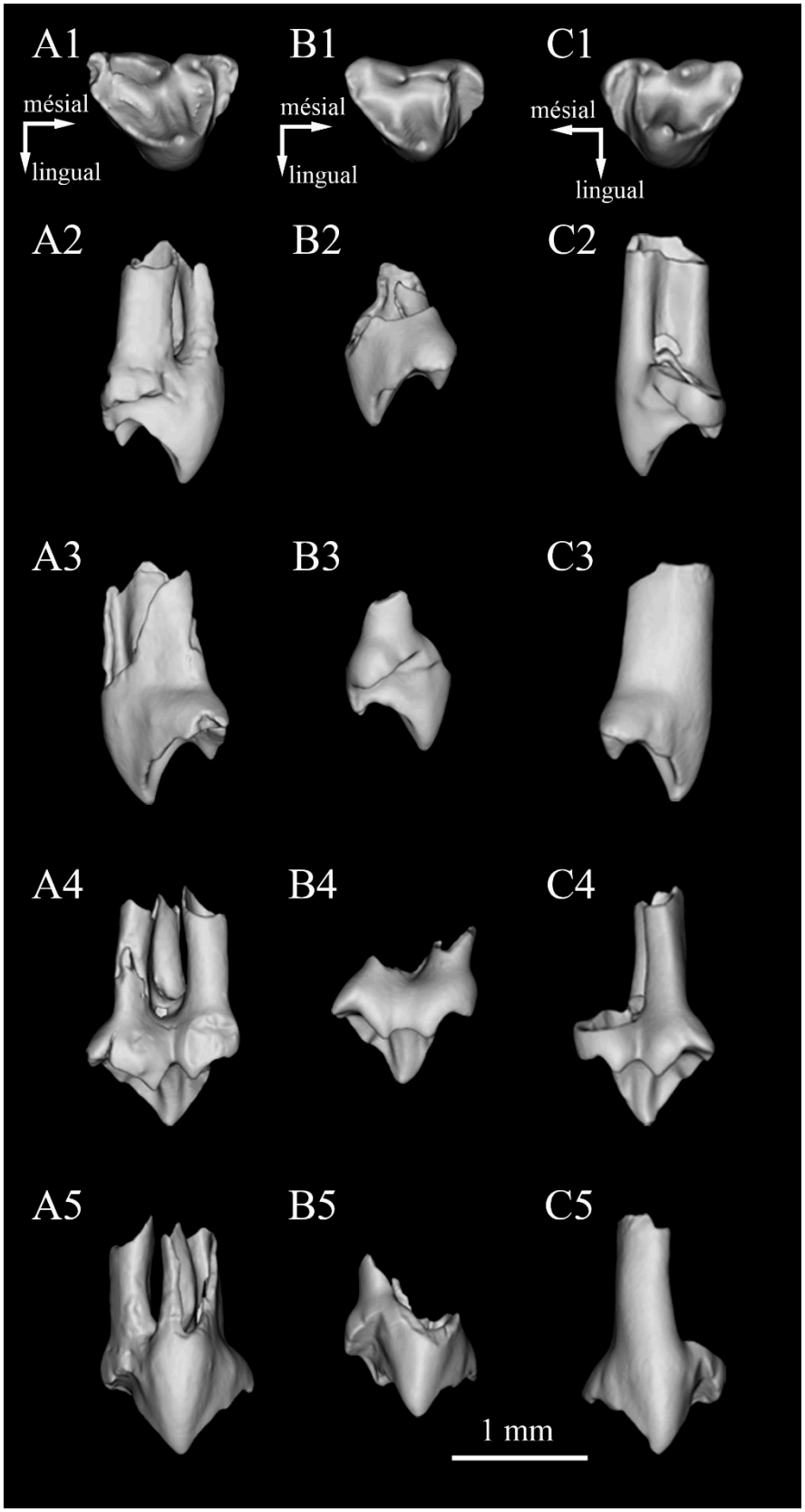


Figure 83. *Donodon* sp.., Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. Molaires supérieures. **A.** MCM 595 (holotype), molaire supérieure droite. **B.** MCM 594, molaire supérieure droite déciduale. **C.** KM-D2-5, molaire supérieure gauche déciduale. Vues occlusale (1), mésiale (2), distale (3), labiale (4) et linguale (5). Modélisations 3D à partir de données CT-scan.

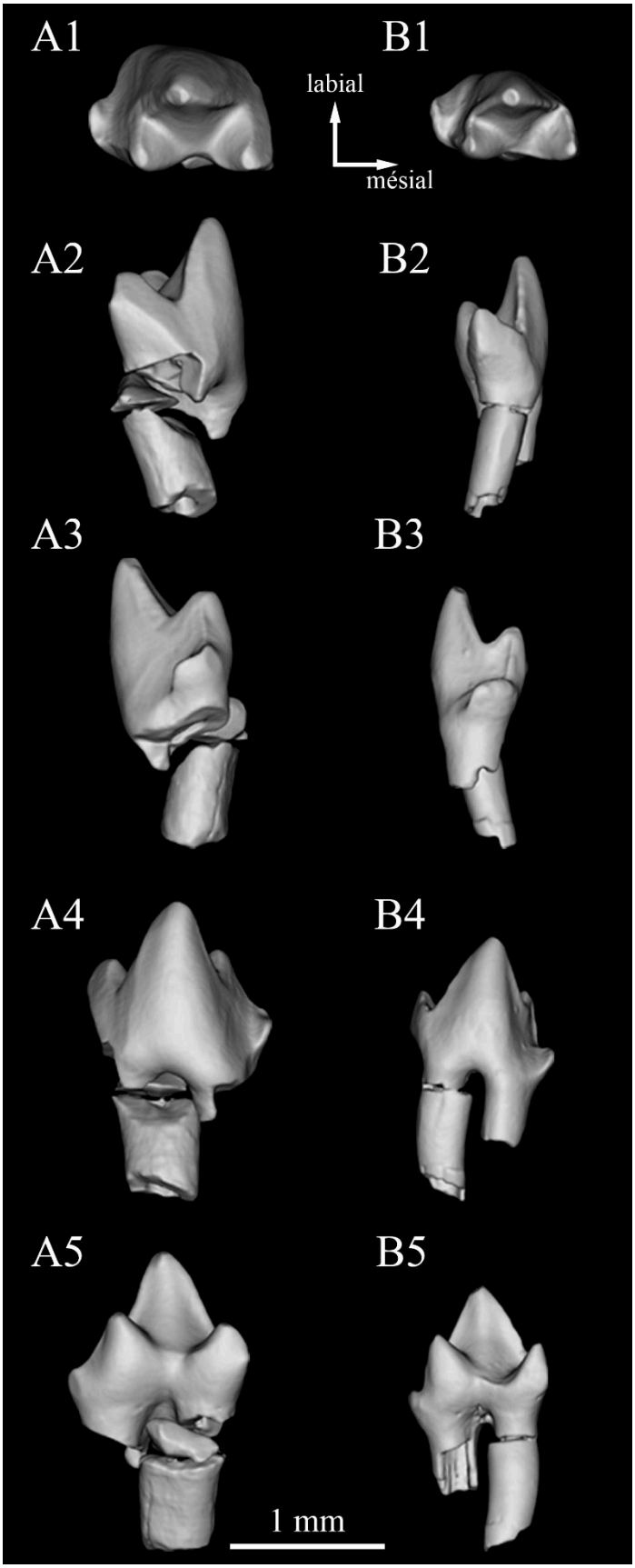


Figure 84. *Donodon* sp., Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. Molaires inférieures. A. MCM 588, molaire inférieure gauche. B. MCM 586, molaire inférieure gauche déciduale. Vues occlusale (1), mésiale(2), distale (3), labiale (4) et linguale (5). Modélisations 3D à partir de données CT-scan.

Donodontidae gen. et sp. indet. 1

Fig. 85

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH.

Distribution : Jurassique terminal – Crétacé basal (Purbeckien) de Ksar Metlili, Formation de Ksar Metlili, synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, Maroc.

Holotype : MCM 578, molaire supérieure droite (**Fig. 85A**).

Localité-type : Ksar Metlili, Formation de Ksar Metlili, synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, Maroc.

Matériel rapporté : MCM 579, molaire supérieure droite (**Fig. 85B**).

Dimensions : Voir **Tableau 5**.

Diagnose : Les molaires supérieures se distinguent de celles des autres « dryolestoïdes », et notamment de *Donodon*, par un stylocône haut et large, fortement développé et atteignant en hauteur environ les deux tiers de la hauteur du paracône. Le métastyle est très bas, très déporté vers la face labiale et presque à l'horizontale, formant un replat en vue labiale. Elles se distinguent des molaires supérieures de *Donodon* par une région parastylaire étroite et très inclinée, ne formant pas une aile protubérante comme chez *Donodon*. Elles diffèrent également des molaires supérieures de Donodontidae par l'absence de cuspide stylaire médiane. Le parastyle est bien marqué et placé relativement bas par rapport à la hauteur de la couronne. Contrairement à *Donodon*, il n'y a pas de ride médiane, le bassin du trigone est plat.

Description

Caractères généraux – Seules deux dents sont connues pour le Donodontidae gen. et sp. indet. 1, et toutes deux sont des molaires supérieures droites (**Fig. 85**). Les racines manquent. En vue labiale, le paracône apparaît court transversalement, il ne présente pas d'élargissement mésial ni distal (**Fig. 85A4, B4**). Le métacône est brisé sur les deux spécimens disponibles, mais sa base reste bien visible au centre de la postparacrista (**Fig. 85A1, B1**) ; sa taille laisse supposer que le

métacône était large et significativement plus développé que chez *D. perscriptoris*. Une petite protubérance est visible sur la crête reliant paracône et stylocône (**Fig. 85A1, B1**).

Variations individuelles – Le spécimen MCM 578 est relativement bien préservé, à l'exception du métacône et du paracône dont il manque une partie. La préparacrista et la postparacrista sont présentes bien qu'elles ne soient pas aussi aigües que chez *D. perscriptoris* (**Fig. 85A1, A4**). La dent MCM 579 est de morphologie très proche, si ce n'est que le lobe parastylaire est plus développé (**Fig. 85B2**). Toutefois, il reste bien plus réduit que chez le genre *Donodon*.

Les molaires supérieures présentent une large facette d'usure 1 sur le flanc mésial du paracône. S'il y a d'autres facettes d'usure, elles sont difficiles à discerner.

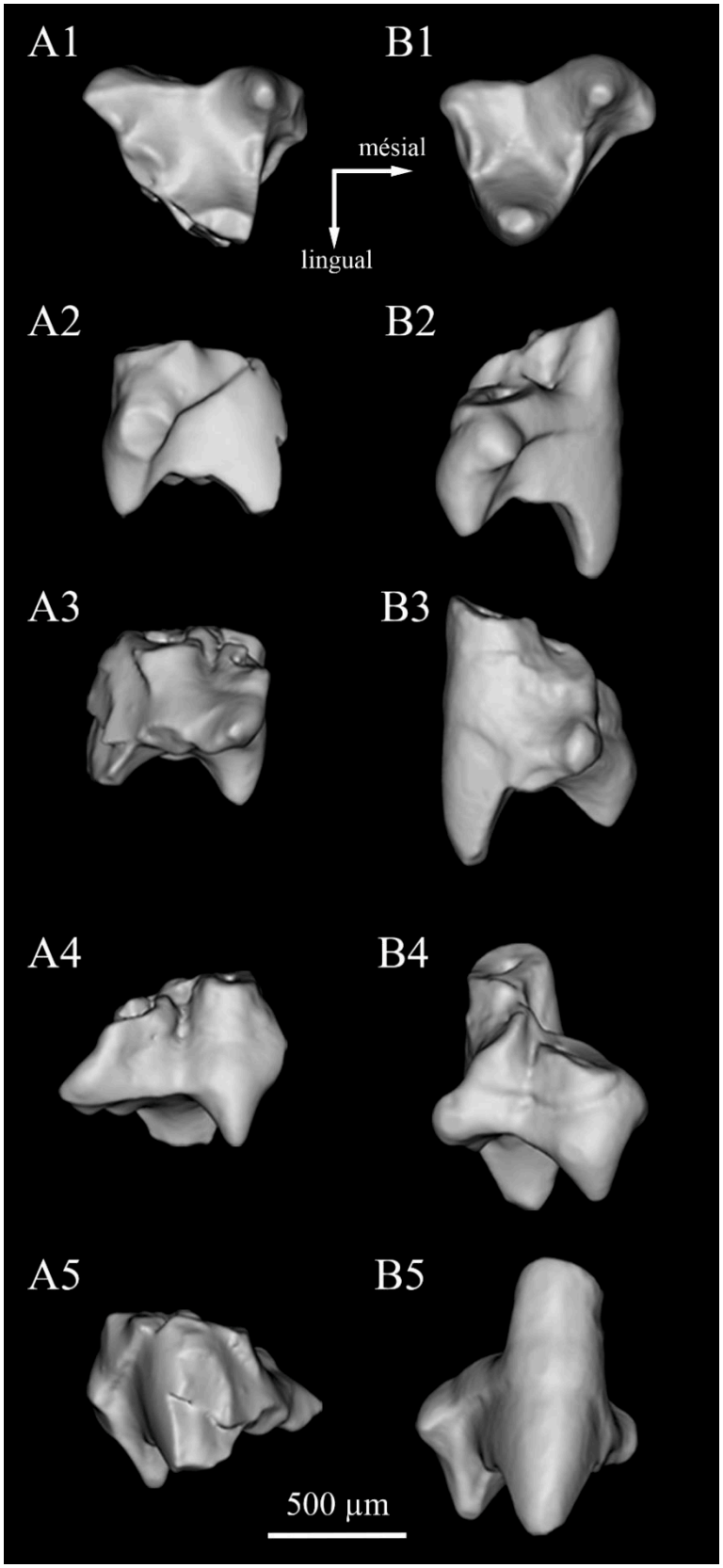


Figure 85. Donodontidae gen. et sp. indet. 1, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. Molaires supérieures. **A.** MCM 578 (holotype), molaire supérieure droite. **B.** MCM 579, molaire supérieure droite. Vues occlusale (1), mésiale (2), distale (3), labiale (4) et linguale (5). Modélisations 3D à partir de données CT-scan.

Donodontidae gen. et sp. indet. 2

Fig. 86

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH, KM-A1, KM-B'.

Distribution : Jurassique terminal – Crétacé basal (Purbeckien) de Ksar Metlili, Formation de Ksar Metlili, synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, Maroc.

Holotype : KM-B'-97, molaire inférieure gauche (**Fig. 86A**).

Localité-type : Ksar Metlili, Formation de Ksar Metlili, synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, Maroc.

Matériel rapporté : 4 molaires inférieures : MCM 620 (gauche), MCM 623 (droite), KM-B'-1 (droite ; **Fig. 86B**), KM-A1-1 (gauche ; **Fig. 86C**).

Dimensions : Voir **Tableau 5**.

Diagnose : Les molaires inférieures sont allongées mésio-distalement et plus longues que larges. Les racines sont fortes, parallèles et de taille sensiblement équivalente. Le trigonide est très ouvert lingualement : les cuspides linguales sont divergentes et très espacées, séparées l'une de l'autre par un replat, contrairement à *Donodon perscriptoris* et au Donodontidae gen. et sp. indet. 3 et de façon plus marquée que chez *Donodon* sp. Elles restent toutefois proches du protoconide, avec des vallées très marquées. L'encoche de la paracristide et celle de la protocristide montrent chacune une incisure verticale, qui pourrait constituer une encoche carnassière, caractère unique chez les « Dryolestoidea ». En vue linguale, le paraconide s'oriente vers l'avant à sa base avant de se recourber vers le haut. Il est ainsi légèrement incliné vers l'avant en vue linguale, ce qui distingue cette espèce des autres Donodontidae. Le talonide est très développé pour une dent prétribosphénique, rappelant les Zatheria, et diffère également de ce qui est observé chez les autres Donodontidae, chez qui le talonide est étroit. Sa crête postérieure porte un hypoconulide bien distinct, entouré labiolingualement par deux cuspules accessoires plus petits (hypoconide et entoconide ?), le cuspule le plus lingual étant nettement moins développé et réduit à un petit renflement. L'hypocristide part de l'apex de la cuspide centrale du talonide, divise le talonide en deux parties labiolingualement et rejoint la protocristide au milieu de la hauteur du métaconide.

Description

Caractères généraux – Ce genre n'est connu que par des dents inférieures. Le paraconide est de forme pyramidale en vues occlusale et mésiale et il est légèrement déporté vers l'avant (**Fig. 86A1-2, B1-2**). Il est moins développé que le métaconide et plus lingual que celui-ci (**Fig. 86A1-2, B1-2**). Le flanc lingual du protoconide est convexe (**Fig. 86A1-3, B1-3**). Le protoconide est orienté verticalement et légèrement recourbé vers l'extrémité distale (**Fig. 86A4-5, B4-5**). La crête antérieure du protoconide est plus longue et moins pentue que la crête postérieure, le protoconide est donc plus large mésialement que distalement en vue linguale (**Fig. 86A5, B5**). Une cuspide e très nette est présente sous le paraconide ; elle est prolongée d'une petite crête verticale qui la relie à l'apex de celui-ci (**Fig. 86A1-2, A4, B1-2, B4**).

Variations individuelles – Le spécimen type, KM-B'-97, ainsi que la dent KM-B'-1, présentent un petit renflement bien distinct sur chacune des crêtes mésiale et distale du protoconide (**Fig. 86A2-3, B2-3**). Ces renflements sont situés à l'endroit où les crêtes atteignent leur point le plus bas, c'est-à-dire au niveau du bassin du trigonide, là où la crête s'infléchit avant de remonter vers les cuspides linguales, formant ainsi une encoche carnassière. Toutefois, ces renflements ne sont pas toujours présents : ainsi, le renflement distal est absent chez le spécimen MCM 623. Chez les spécimens MCM 620 et KM-A1-1, les deux renflements, mésial et distal, sont absents. La ride médiane observée sur l'holotype est parfois plus large (MCM 620, MCM 623, KM-B'-1 ; **Fig. 86B5**), mais elle est parfois moins distincte (MCM 623), voire absente (KM-A1-1). La dent MCM 620 est plus compacte, plus courte mésio-distalement que l'holotype, à peine plus longue que large ; son protoconide est également plus haut, puisque le métaconide n'atteint que le tiers de sa hauteur, et non la moitié comme c'est le cas chez l'holotype. Cela suggère une dent plus postérieure. De la même façon, le métaconide n'atteint que le tiers de la hauteur du protoconide chez KM-B'-1 (**Fig. 86B5**), mais cette fois c'est le métaconide qui semble moins développé, puisqu'il est de taille sensiblement équivalente au paraconide (alors qu'il est plus développé que le paraconide chez l'holotype) et que le protoconide a des proportions similaires à ce qui est observé chez l'holotype. Chez MCM 623, le métaconide est cassé, mais la taille de sa base montre qu'il était plus développé que le paraconide, comme chez l'holotype. Le paraconide, normalement légèrement incliné vers l'avant, est parfois presque vertical (KM-B'-1 ; **Fig. 86B5**). Le talonide n'est pas toujours préservé (MCM 620, KM-B'-1 ; **Fig. 86B1, B3-5**). Il est présent mais très abimé chez MCM 623, ce qui rend les trois cuspules de la muraille postérieure, déjà plus réduits que sur l'holotype, difficiles à distinguer. Du fait de cette altération complète ou partielle du talonide, il arrive que la partie distale de l'hypocristide ne soit pas préservée, mais que sa partie antérieure, montant sur le trigonide, soit toujours observable (MCM

623, KM-B'-1 ; **Fig. 86B1**). La dent KM-A1-1 (**Fig. 86C**) a une conformation très différente des autres spécimens rapportés à cette espèce : elle est usée et n'apparaît donc plus vraiment cristiforme. Ses racines sont parallèles, mais la racine postérieure est beaucoup plus grosse que la racine antérieure (**Fig. 86C4, C5**). Le protoconide est très bas et les cuspides linguales sont peu développées, le métaconide étant réduit à un renflement à l'extrémité de la protocristide, et non plus développé que le paraconide (**Fig. 86C1-C3**). Ces cuspides linguales sont très resserrées sur le protoconide, presque alignées mésio-distalement avec lui en vue occlusale (**Fig. 86C1**). Les cristides sont très peu marquées, les vallées inexistantes (**Fig. 86C1**). La cuspide e est présente, mais pas la crête qui la relie au paraconide, à peine plus développé qu'elle. Le talonide est large, mais sa muraille postérieure n'est pas préservée (**Fig. 86C1**). Malgré ces différences, la largeur du talonide la rapproche de cette espèce à laquelle nous l'attribuons donc, au moins provisoirement, et dont ce spécimen pourrait représenter une prémolaire.

Discussion : Les molaires inférieures de cette espèce sont clairement distinctes de celles rapportées aux deux espèces du genre *Donodon*. Toutefois, l'espèce n'étant représentée que par des molaires inférieures, la question d'un éventuel rattachement au Donodontidae gen. et sp. indet. 1, dont on ne connaît que les molaires supérieures, doit se poser. Les dents du Donodontidae gen. et sp. indet. 1 sont cependant nettement plus petites que les molaires inférieures décrites ici, et toutes ces dents sont des dents permanentes, la différence de taille ne peut donc pas s'expliquer par un critère ontogénique. Une telle différence de taille entre les dents inférieures et supérieures d'une même espèce est hautement improbable. De plus, les proportions des dents sont incompatibles : les molaires supérieures du Donodontidae gen. et sp. indet. 1 sont très larges labiolingualement, quand les molaires inférieures décrites ici sont allongées mésio-distalement et plus longues que larges. L'hypothèse que ces molaires inférieures puissent appartenir à Donodontidae gen. et sp. indet. 1 semble ainsi très peu probable et peut donc être raisonnablement exclue, c'est pourquoi nous attribuons ces dents à une espèce distincte. La présence d'encoches carnassières est remarquable pour un mammifère prétribosphénique et signale un possible régime alimentaire carnivore.

Ces molaires inférieures présentent une facette d'usure 1 sur le flanc distal du protoconide, une facette d'usure 2 sur son flanc mésial, ainsi qu'une facette d'usure 3 dans le bassin du talonide. On observe aussi une facette d'usure sur le flanc mésial du paraconide.

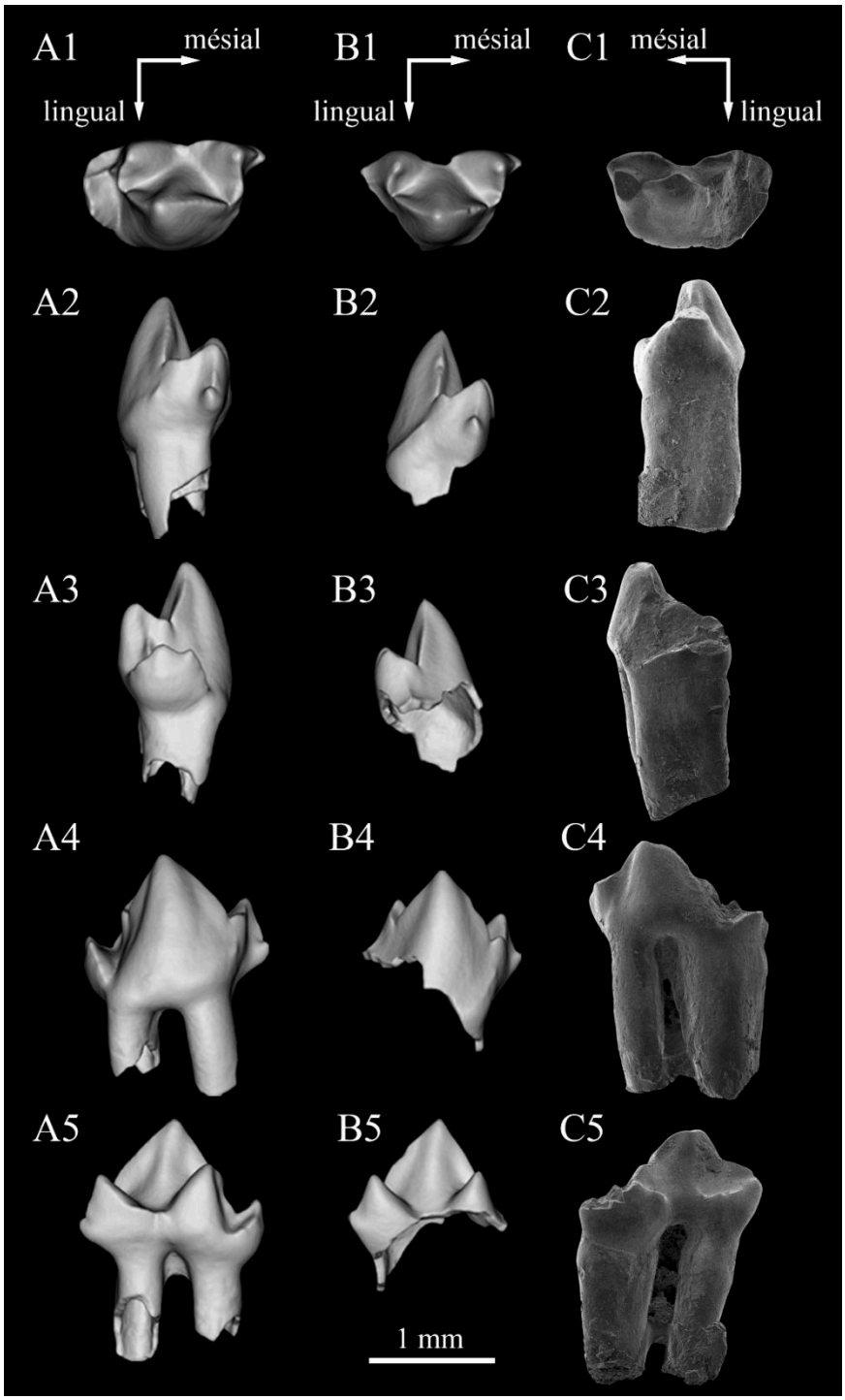


Figure 86. Donodontidae gen. et sp. indet. 2, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. Molaires inférieures. **A.** KM-B'-97 (holotype), molaire inférieure gauche. **B.** KM-B'-1, molaire inférieure droite. **C.** KM-A1-1, ?prémolaire inférieure gauche. Vues occlusale (1), mésiale (2), distale (3), labiale (4) et linguale (5). (A, B : modélisations 3D à partir de données CT-scan).

Donodontidae gen. et sp. indet. 3

Fig. 87

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH, KM-B'.

Distribution : Jurassique terminal – Crétacé basal (Purbeckien) de Ksar Metlili, Formation de Ksar Metlili, synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, Maroc.

Holotype : MCM 618, molaire inférieure gauche (**Fig. 87A**).

Localité-type : Ksar Metlili, Formation de Ksar Metlili, synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, Maroc.

Matériel rapporté : KM-B'-2, molaire inférieure droite (**Fig. 87B**).

Dimensions : Voir **Tableau 5**.

Diagnose : Les molaires inférieures sont de petite taille, plus petites encore que celles de *Donodon* sp. Elles ont une forme générale trapue et globuleuse, et dont le contour occlusal est circulaire. Le protoconide est bas, sa hauteur est environ le double de celle du paraconide. En vue occlusale, les deux crêtes du protoconide sont courbes et recourbées l'une vers l'autre dans leur partie linguale, ce qui distingue cette espèce de tous les autres « Dryolestoidea ». En vues mésiale et distale, le protoconide est très droit, peu convexe labialement. Le talonide est peu développé, resserré mésio-distalement, comme chez *Donodon*. Sa crête postérieure comporte deux cuspules peu distincts : un hypoconulide et un autre cuspule plus labial. En vue occlusale, la partie distale de l'hypocristide est oblique vers la face labiale, ce qui distingue cette espèce du genre *Donodon* et du Donodontidae gen. et sp. indet. 2 où l'hypocristide est droite ou peu inclinée. Elle atteint la protocristide légèrement plus labialement que son encoche. La racine mésiale est plus large que la racine distale, ce qui distingue cette espèce des autres Donodontidae, chez qui les racines des molaires inférieures sont subégales.

Description

Caractères généraux – Cette espèce n'est connue que par deux molaires inférieures. Leur morphologie très particulière justifie l'érection d'un nouveau taxon. Le paraconide est très long

en vue linguale (**Fig. 87A5, B5**) et porte une cuspide e distincte, mais de petite taille (**Fig. 87A1-2, A4-5, B1-2, B4-5**). Il est légèrement plus haut que le métaconide. Les cuspides linguales sont espacées et divergentes (**Fig. 87A1, A5, B1, B5**). La paracristide est plus longue et moins pentue que la protocristide (**Fig. 87A5, B5**). Les deux racines sont fusionnées sur la partie préservée, seul un sillon en vue linguale permet de les distinguer (**Fig. 87B2-B5**).

Variations individuelles – Le talonide du spécimen KM-B'-2 est plus large et se place plus bas par rapport au trigonide que chez MCM 618 (**Fig. 87B1, B3-5**). L'hypocristide est proportionnellement plus courte chez MCM 618. Le cingulum lingual est plus bombé chez KM-B'-2 (**Fig. 87B5**). En vue distale, l'angle formé par les segments labial et lingual de la protocristide est plus ouvert chez MCM 618 que chez KM-B'-2 (**Fig. 87A3**). Enfin, en vues mésiale et distale, les profils linguaux du paraconide et du métaconide sont orientés presque verticalement chez KM-B'-2 (**Fig. 87B2-3**), alors qu'ils sont très inclinés lingualement chez MCM 618 (**Fig. 87A2-3**).

Le paraconide porte une facette d'usure sur son flanc mésial. Une facette d'usure 1 est visible sur le flanc distal du protoconide, ainsi qu'une facette d'usure 3 dans le bassin naissant du talonide, et une facette 2, moins nette, sur le flanc mésial du protoconide.

Discussion : Comme précédemment, cette espèce n'étant connue que par des dents inférieures, il est possible qu'elle soit conspécifique du Donodontidae gen. et sp. indet. 1, connu uniquement par des dents supérieures. Toutefois, il y a là encore une importante différence de taille, ces molaires inférieures étant environ 1,5 fois plus grandes que les molaires supérieures du Donodontidae gen. et sp. indet. 1. Il s'agit là encore de dents permanentes, une différence de stade de croissance ne peut donc pas expliquer cette différence de taille, qui est plus probablement d'ordre taxonomique.

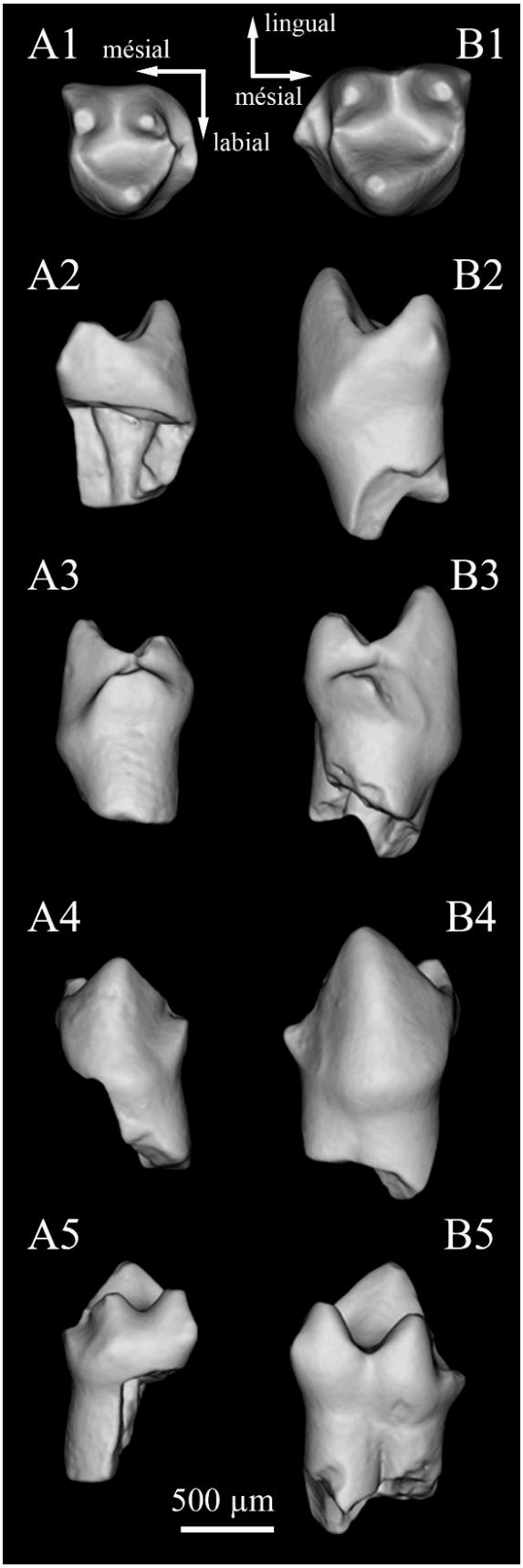


Figure 87. Donodontidae gen. et sp. indet. 3, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. Molaires inférieures. A : MCM 618 (holotype), molaire inférieure gauche. B : KM-B'-2, molaire inférieure droite. Vues occlusale (1), mésiale (2), distale (3), labiale (4) et linguale (5). Modélisations 3D à partir de données CT-scan.

Tableau 5. Dimensions des « Dryolestoidea » de Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. Les valeurs sont indiquées en millimètres et correspondent aux dimensions minimales et maximales observées chez les individus de chaque espèce.

		Donodon perscriptoris	*Donodon* sp.	Donodontidae gen. et sp. indet. 1	Donodontidae gen. et sp. indet. 2	Donodontidae gen. et sp. indet. 3
Molaires supérieures	Hauteur maximale de la couronne (mm)	0,99 – 1,21	0,67 – 0,78	0,55 – 0,61	?	?
	Longueur maximale de la couronne en vue occlusale (mm)	0,92 – 1,71	1,01 – 1,09	0,78 – 0,80	?	?
	Largeur maximale de la couronne en vue occlusale (mm)	1,01 – 1,29	0,56 – 0,68	0,63 – 0,64	?	?
Molaires inférieures	Hauteur maximale de la couronne (mm)	1,27 – 1,40	0,78 – 0,99	?	0,71 – 1,06	0,61 – 0,84
	Longueur maximale de la couronne en vue occlusale (mm)	1,38 – 1,47	0,91 – 1,14	?	1,28 – 1,46	0,72 – 0,95
	Largeur maximale de la couronne en vue occlusale (mm)	0,93 – 1,13	0,51 – 0,75	?	0,69 – 0,78	0,68 – 0,77

cf. DRYOLESTIDA Prothero, 1981

cf. Dryolestida gen. et sp. indet.

Fig. 88

Provenance : Guelb el Ahmar, locus GEA2.

Matériel rapporté : GEA2-33, fragment de molaire supérieure gauche (**Fig. 88**).

Description : Haddoumi *et al*. (2016) ont signalé et décrit à GEA un fragment de dent, identifié comme appartenant à un mammifère, dont une racine et une cuspide sont préservées (**Fig. 88**). Longue de 3 mm dans sa plus grande longueur préservée, il s'agit d'une dent plutôt grande par rapport aux standards des mammifères mésozoïques, proche en taille des dents de *Donodon perscriptoris*. La cuspide préservée est basse et large (**Fig. 88B**), son contour occlusal est

subcirculaire (**Fig. 88A**). Elle porte deux crêtes. La racine est large et haute (environ 3 fois plus haute que large), plus étendue d'un côté que sur le côté opposé. Il y a une légère constriction entre la racine et la couronne (**Fig. 88B**).

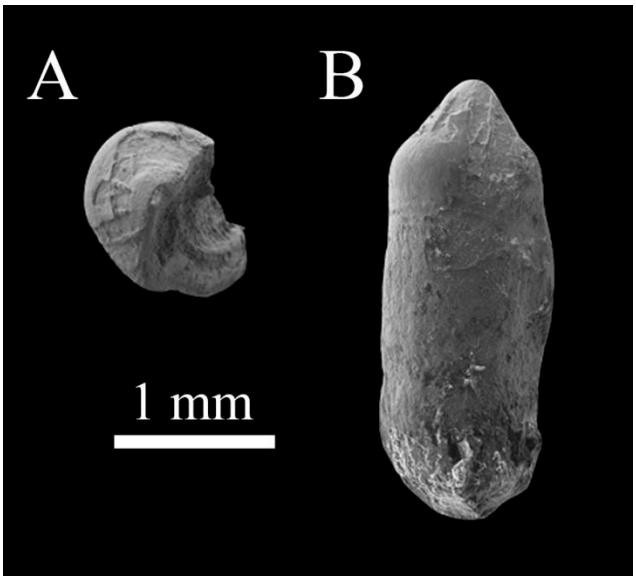


Figure 88. Molaire supérieure gauche (GEA2-33) de cf. Dryolestida gen. et sp. indet., Guelb el Ahmar (Oriental, Maroc), Bathonien. **A.** Vue occlusale. **B.** Vue latérale.

Discussion : La grande taille, la robustesse et la grande racine de ce spécimen rappellent les « Dryolestoïdes », et en particulier *Donodon perscriptoris*, qui est une grande espèce. La racine de grande taille et asymétrique rappelle la grosse racine distale des Donodontidae : la face distale s'étend entre le paracône et la face labiale (jusque sous le métastyle), tandis que la face mésiale est arrondie et séparée d'une racine mésiale et plus labiale, ici cassée, sous le parastyle. Cela identifierait donc la seule cuspide préservée comme un paracône. Comme les Dryolestida, les deux crêtes de ce paracône sont asymétriques également, avec une préparacrista fortement pentue, presque verticale, et une postparacrista plus longue et de pente moins forte. La postparacrista porte postérieurement la trace d'un cuspule, peut-être un métacône, sans doute bien développé. Tous ces caractères (grande taille, robustesse, racine de grande taille et asymétrique, crêtes du paracône asymétriques, présence d'un métacône) rappellent *Donodon perscriptoris*, présent dans la Formation de Ksar Metlili sus-jacente. Toutefois, il est difficile de privilégier cette attribution plutôt qu'une autre, au vu de la mauvaise préservation du spécimen, c'est pourquoi nous suivons l'identification de Haddoumi *et al*. (2016) comme cf. Dryolestida gen. et sp. indet. Quoi qu'il en soit, la présence de cette espèce à GEA met en lumière le partage des « Dryolestoidea » entre les faunes de GEA et de KM.

? « Dryolestoidea » indet.

Matériel rapporté : MCM 599, molaire supérieure droite. MCM 600, fragment de maxillaire droit avec trois molaires. MCM 601, molaire supérieure gauche. MCM 607, deux fragments de mandibule droite édentés et fragment de mandibule gauche édenté. MCM 614, fragment de dent molariforme supérieure droite. MCM 616, fragment de molaire.

Description : Certains spécimens, incomplets ou très usés, sont difficiles à identifier. Leur forme générale permet une tentative d'attribution aux « Dryolestoidea », mais leur caractère fragmentaire rend impossible une identification à un niveau taxonomique inférieur. Pour le spécimen MCM 599, seule la partie mésiale est préservée, avec le parastyle (très usé), le stylocône, une partie de la cuspide stylaire médiane et une partie du flanc mésial du paracône, là aussi très usé. Sa taille exclut tout rapprochement à *D. perscriptoris* et au Donodontidae gen. et sp. indet. 2, mais correspond à ce que l'on observe chez *Donodon* sp., chez le Donodontidae gen. et sp. indet. 1 et chez le Donodontidae gen. et sp. indet. 3. Le fragment de maxillaire droit MCM 600 comporte trois molaires presque complètement détruites dont ne subsiste plus que la base ; la position originelle des cuspides est donc difficile à déterminer, et l'attribution au-delà de l'ordre des dryolestoïdes impossible. Les dents avoir été sensiblement de même taille, laquelle est de l'ordre de ce que l'on observe chez le Donodontidae gen. et sp. indet. 2. La dent MCM 601 ne comporte plus de paracône et toutes les autres cuspides sont fortement abrasées ; le stylocône est difficilement identifiable, la région parastylaire n'est pas clairement définie. Complète, elle a pu être d'une taille proche de celle des dents de *D. perscriptoris* et du Donodontidae gen. et sp. indet. 2. Les spécimens MCM 607 correspondent à trois fragments (postérieurs ?) de mandibules édentés. Les alvéoles indiquent des dents de tailles subégales et suggèrent des racines d'un diamètre de l'ordre de celles de *D. perscriptoris*. Ces fragments ne portent pas d'information diagnostique et sans caractère dentaire, il est impossible de proposer une attribution taxonomique plus précise. Le spécimen MCM 614 présente une cuspide haute, le paracône, ainsi qu'une petite région parastylaire. La grande taille de ce fragment interdit tout rapprochement avec les espèces de « Dryolestoidea » de KM à l'exception de *D. perscriptoris*. Du spécimen MCM 616 ne subsiste plus que la partie apicale d'une cuspide haute, sans qu'il soit possible de déterminer s'il s'agit d'un paracône ou d'un protoconide. À l'état complet, elle a pu être d'une taille similaire aux cuspides dominantes des dents de *D. perscriptoris* et du Donodontidae gen. et sp. indet. 2. Faute de caractère permettant une identification taxonomique précise, tous ces spécimens sont considérés comme « Dryolestoidea » indet.

Comme cela a été soulevé par Kielan-Jaworoswka *et al*. (2004), les molaires supérieures de *Donodon* ressemblent à celles du genre *Brandonia*, un dryolestoïde du Crétacé supérieur d'Argentine, de fait de la présence d'un stylocône et d'un parastyle en vue occlusale. Cependant, elles en diffèrent par leur absence d'ectoflexus, qui est très marqué sur les molaires supérieures de *Brandonia*. Par la dominance de la cuspide stylaire médiane sur le stylocône, elles diffèrent des Dryolestidae mais ressemblent à ce qu'on trouve chez certains genres de « symmétrodontes », en particulier *Atlasodon* et *Symmetrodontoides* (Sigogneau-Russell, 1991a). La ride médiane, quant à elle, est également présente chez *Mesungulatum*. Comme chez *Mesungulatum*, les autres Mesungulatidae, ainsi que les genres *Groebertherium* et *Leonardus*, la racine distale des molaires inférieures est plus grosse que la racine mésiale (Bonaparte, 1986 ; Sigogneau-Russell, 1991a ; Chornogubsky, 2011). Une ressemblance avec *Mathacolestes* peut également être notée, puisque les deux genres partagent cette très faible compression mésiodistale (Sigogneau-Russell, 1991a).

Analyses phylogénétiques

Comme nous l'avons évoqué plus haut, la phylogénie et la composition taxonomique des « Dryolestoidea » sont encore débattues. Si la polyphylie du groupe est aujourd'hui souvent acceptée (Rougier *et al.*, 2012 ; Averianov *et al.*, 2013, 2014 ; O'Meara & Thompson, 2014 ; Wible & Rougier, 2017), il arrive encore qu'il soit considéré monophylétique par certaines études (Chimento *et al.*, 2012). De plus, et bien que le genre *Donodon* soit connu et attribué aux « Dryolestoidea » depuis 1991, il n'a encore jamais été intégré dans une étude phylogénétique. Certains auteurs (Bonaparte, 1992, 1994, 2002) ont suggéré une proximité entre les « Dryolestoidea » de Ksar Metlili et les Meridiolestida sud-américains, mais sans vraiment pousser leurs comparaisons. Ils ont proposé que les « Dryolestoidea » de KM soient issus d'une radiation africaine du groupe, laquelle aurait été à l'origine, ensuite, de la radiation des Meridiolestida en Amérique du Sud. Bonaparte (1994) écrit ainsi que « the presence of this species [*Donodon perscriptoris*] in the Early Cretaceous of Morocco… suggests that the Dryolestida of North Africa were related to those from the Late Cretaceous Los Alamitos Formation". Il suggère aussi (Bonaparte, 2002) que les différences notables entre *Mesungulatum* et *Donodon*, à savoir l'absence de cingula et la présence d'une aile parastylaire chez *Donodon*, ne seraient que des caractéristiques plésiomorphes chez ce dernier.

Afin de discuter de la monophylie ou de la polyphylie des « Dryolestoidea » et de l'hypothèse de relations de parenté étroites entre les représentants nord-africains et sud-

américains de ce groupe, ainsi que pour tenter de déterminer les relations de parenté au sein des « Dryolestoidea » du synclinal d'Anoual, nous proposons ici une analyse phylogénétique préliminaire, incluant pour la première fois les espèces de Ksar Metlili. La matrice utilisée est basée sur celles de Rougier *et al*. (2011, 2012), Wible & Rougier (2017) et d'Averianov *et al*. (2013, 2014) dont ont été extraits et compilés les caractères dentaires et mandibulaires. Certains taxons (*Groebertherium*, *Maotherium asiaticum*, *Achyrodon*, *Phascolestes* et *Mozomus*) ont été supprimés pour cause de manque d'informations et d'illustrations des caractères. On obtient ainsi une matrice de 46 taxons pour 190 caractères. Parmi ces 190 caractères, 152 sont des caractères dentaires et 38 sont des caractères mandibulaires. 32 sont ordonnés (car ils illustrent des morphoclines) et 158 sont non ordonnés, 17 sont constants et 13 sont non informatifs. 109 (57,37 %) sont issus des travaux d'Averianov *et al*. (2013, 2014), 73 (38,42 %) proviennent des matrices de Rougier *et al*. (2011, 2012) et de Wible & Rougier (2017), et 8 (4,21 %) sont nouveaux. Le détail des caractères et de leur codage est donné en annexe (**Tab. 1 - Annexe II**). Les proportions de caractères dentaires et mandibulaires qui ont pu être codés pour chaque espèce sont données en **Tableau 6**.

Tableau 6. Proportions (en %) de caractères dentaires et mandibulaires codés pour chaque espèce, et proportion totale de caractères codés.

	Caractères dentaires	Caractères mandibulaires	Total
Phascolotherium bucklandi	51,97	89,47	59,47
Amphilestes broderipi	57,89	84,21	63,16
Tinodon bellus	76,32	84,21	77,89
Yermakia domitor	65,79	84,21	69,47
Gobiotheriodon inifinitus	55,92	68,42	58,42
Kiyatherium cardiodens	85,53	84,21	85,26
Zhangheotherium quiquescuspidens	76,97	84,21	78,42
Maotherium sinense	82,89	57,89	77,89
Spalacotherium tricuspidens	83,55	81,58	83,16
Spalacolestes cretulablatta	67,11	52,63	64,21
Dryolestes priscus	84,21	92,11	85,79
Dryolestes leiriensis	92,76	100	94,21
Laolestes eminens	89,47	100	91,58
Krebsotherium lusitanicum	51,97	92,11	60
Guimarotodus inflatus	59,92	42,11	53,16

Tableau 6. (Suite).

	Caractères dentaires	Caractères mandibulaires	Total
Amblotherium gracile	83,55	100	86,84
Amblotherium pusillum	82,89	100	86,32
Crusafontia cuencana	76,97	100	81,58
Euthlastus cordiformis	25,66	2,63	21,05
Tathiodon agilis	61,84	5,26	50,53
Paurodon valens	75	65,79	73,16
Henkelotherium guimarotae	80,26	86,84	81,58
Drescheratherium acutum	38,16	0	30,53
Amphitherium prevostii	67,76	100	74,21
Palaeoxonodon ooliticus	61,18	2,63	49,47
Amphibetulimus krasnolutskii	26,32	31,59	41,05
Nanolestes drescherae	71,71	55,26	68,42
Arguimus khosbajari	53,29	31,59	48,95
Peramus tenuirostris	88,82	100	91,05
Kielantherium gobiense	71,05	68,42	70,53
Prokennalestes spp.	99,34	78,95	95,26
Vincelestes neuquenianus	92,11	94,74	92,63
Cronopio dentiacutus	76,63	86,84	79,47
Leonardus cuspidatus	71,71	5,26	58,42
Reigitherium bunodontum	63,16	39,47	58,42
Mesungulatum houssayi	69,08	13,16	57,89
Coloniatherium cilinskii	85,53	65,79	81,58
Peligrotherium tropicalis	83,55	84,21	83,68
Nanolestes patagonensis	75,66	94,74	79,47
Anthracolestes sergei	36,18	50	38,95
Donodon perscriptoris	61,84	7,89	51,05
Donodon sp.	61,18	0	48,95
Donodontidae gen. et sp. indet. 1	25	0	20
Donodontidae gen. et sp. indet. 2	43,42	0	34,74
Donodontidae gen. et sp. indet. 3	36,18	0	28,95
Thereuodon dahmani	21,71	0	17,37

L'espèce *Phascolotherium bucklandi* Broderip 1828, du Jurassique moyen de Grande-Bretagne (Butler & Sigogneau-Russell, 2016), est choisie comme groupe externe, suivant les analyses d'Averianov *et al*. (2013, 2014). En effet, la dentition triconodonte de cet Amphilestidae, avec trois cuspides principales alignées mésio-distalement constitue probablement la condition initiale dans la radiation du clade contenant les « Dryolestoidea » et les Theria (Mills, 1971 ; Kielan-Jaworowska & Dashzeveg, 1998 ; Rougier, Isaji *et al.*, 2007 ; Averianov & Lopatin, 2011). Il est préféré à *Probainognathus*, utilisé comme extragroupe dans les analyses de Rougier *et al*. (2011, 2012), Chimento *et al*. (2012), O'Meara & Thompson (2014) et Wible & Rougier (2017), mais trop éloigné du groupe d'intérêt et qui pourrait poser des problèmes en termes d'homologies et d'applicabilité des caractères, contrairement à *Phascolotherium*. Le choix des matrices sur lesquelles nous nous sommes basés pour construire la nôtre se justifie par le grand nombre de « Dryolestoidea » qu'elles contiennent, et en particulier les Meridiolestida, potentiellement apparentés aux spécimens de KM. Le choix de restreindre l'analyse aux caractères dentaires et mandibulaires, sans prendre en compte les autres caractères crâniens et postcrâniens codés dans ces matrices, a pour objectif d'optimiser la résolution de la matrice, de limiter la quantité de données manquantes pour les espèces de KM, qui ne sont représentées que par des dents et de rares fragments de mandibules.

Les analyses ont été menées en parallèle sous les logiciels TNT et PAUP. Nous discuterons ici principalement les résultats issus de TNT, ceux issus de PAUP étant pratiquement identiques. Les différences notables seront précisées.

Lors d'une analyse traditionnelle en parcimonie avec TNT (heuristique, 100 réplicats, random seed = 10, méthode TBR), les arbres les plus parcimonieux sont au nombre de 63, pour une longueur (L) de 591 pas. Le consensus strict de ces arbres est présenté en **Figure 89**. Le consensus majoritaire donne sensiblement la même topologie (**Fig. 90**).

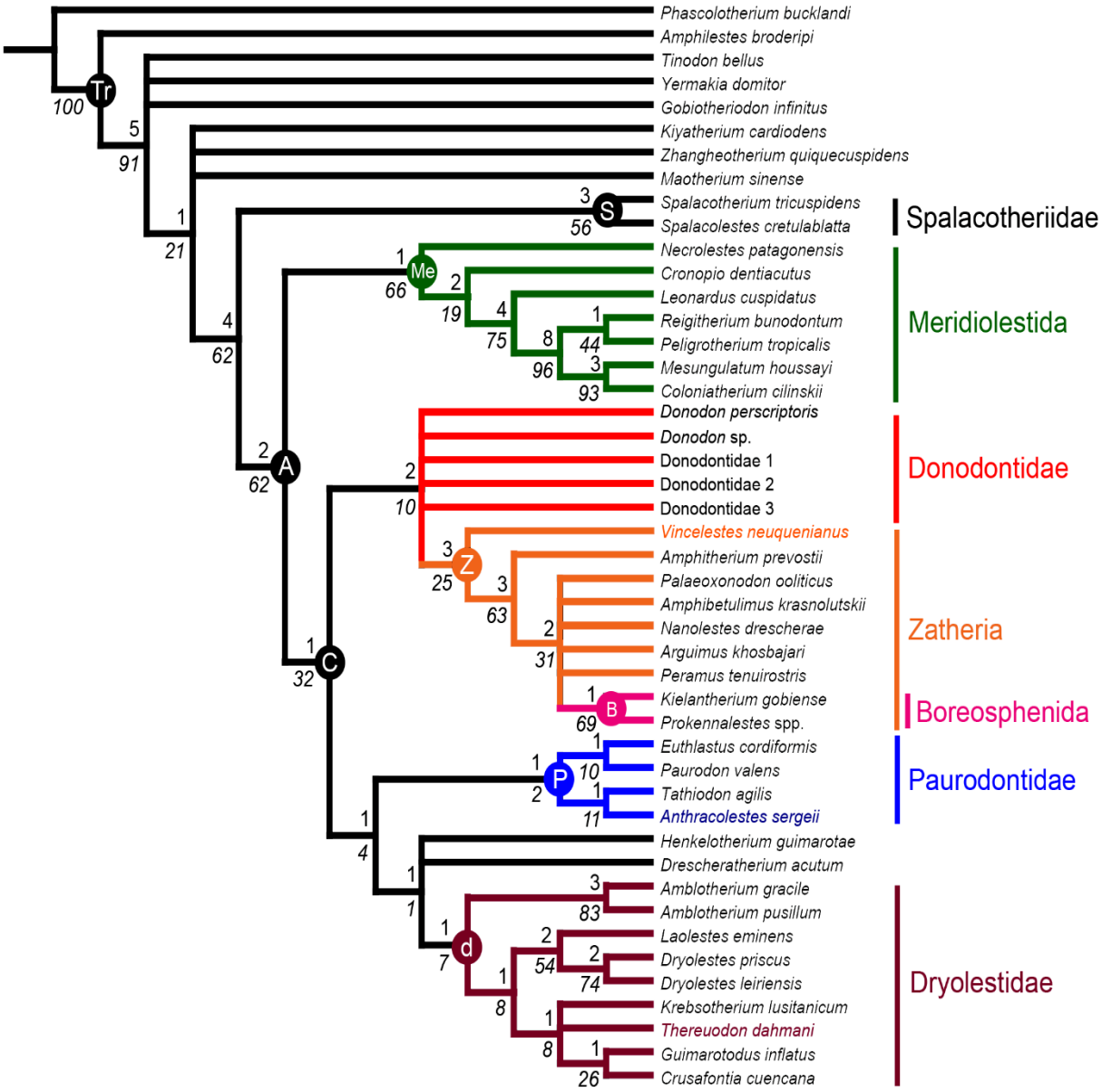


Figure 89. Arbre de consensus strict obtenu sous TNT à partir de 63 arbres également parcimonieux de 591 pas, résultant d'une analyse heuristique de 100 réplicats en méthode TBR. L = 631 pas ; IC = 0,374 ; IR = 0,679. Les valeurs au-dessus des nœuds correspondent aux indices de Bremer. Les valeurs en italique en dessous des nœuds correspondent aux valeurs de bootstrap. Les lettres aux nœuds indiquent certains clades : A = Alethinotheria ; B= Boreosphenida ; C = Cladotheria ; d = Dryolestidae ; Me = Meridiolestida ; P = Paurodontidae ; S = Spalacotheriidae ; Tr = Trechnotheria ; Z = Zatheria.

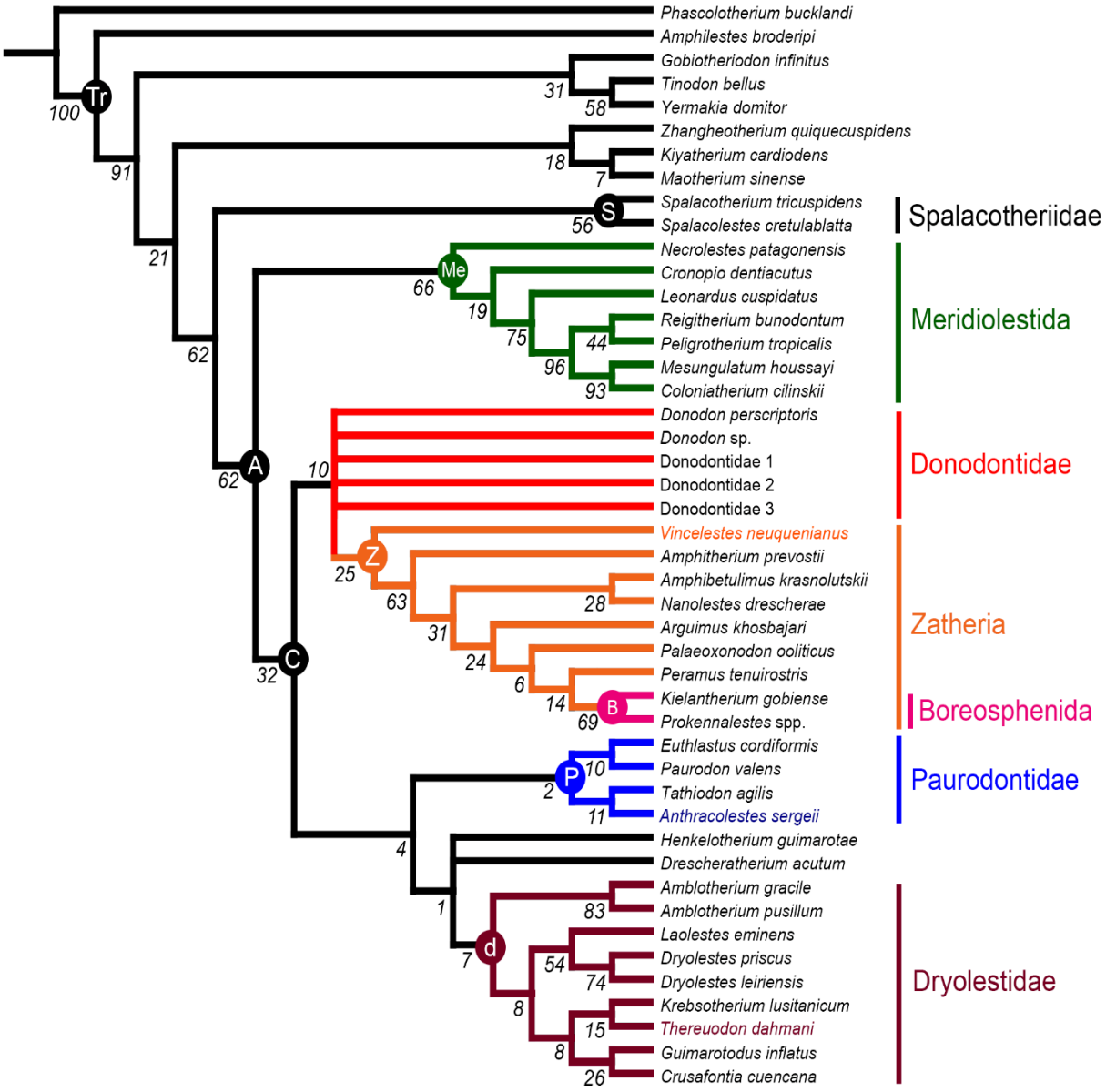


Figure 90. Arbre de consensus majoritaire à 50% obtenu sous TNT à partir 63 arbres également parcimonieux de 591 pas, résultant d'une analyse heuristique de 100 réplicats en méthode TBR. L = 606 pas ; IC = 0,389 ; IR = 0,699. Les valeurs en italique en dessous des nœuds correspondent aux valeurs de bootstrap. Les lettres aux nœuds indiquent certains clades : A = Alethinotheria ; B = Boreosphenida ; C = Cladotheria ; d = Dryolestidae ; Me = Meridiolestida ; P = Paurodontidae S = Spalacotheriidae ; Tr = Trechnotheria ; Z = Zatheria.

La topologie générale est cohérente avec les travaux antérieurs (Rougier *et al.*, 2012 ; Averianov *et al.*, 2013, 2014 ; O'Meara & Thompson, 2014 ; Wible & Rougier, 2017). On retrouve globalement, à quelques exceptions près, la topologie déjà obtenue dans les études d'Averianov *et al*. (2013, 2014), qui ont fourni plus de la moitié des caractères utilisés dans notre matrice. Les différences sont les suivantes (**Fig. 89**) :

- Les Spalacotheriidae ne sont plus en groupe frère des seuls Meridiolestida, mais du clade (Meridiolestida, Cladotheria). Le nœud correspondant, celui des Alethinotheria, est moyennement soutenu, avec un indice de Bremer de 2 ;
- Au sein des Meridiolestida, on retrouve le clade (*Mesungulatum*, *Coloniatherium*) qui était présent dans les analyses de Rougier *et al*. (2011, 2012), Chimento *et al*. (2012), O'Meara & Thompson (2014) et Wible & Rougier (2017), mais pas dans les analyses d'Averianov *et al*. (2013, 2014). Il est ici très bien soutenu avec un indice de Bremer égal à 3 ;
- *Vincelestes* se place en groupe-frère d'*Amphitherium*, à la base des Zatheria, alors qu'il se plaçait à la base des Dryolestida (Paurodontidae et Dryolestidae) dans les travaux d'Averianov *et al*. (2013, 2014). Ce regroupement apparaît bien soutenu, avec un indice de Bremer égal à 3 ;
- *Paurodon* et *Euthlastus* forment un clade groupe-frère du clade (*Anthracolestes*, *Tathiodon*). *Anthracolestes* se classe ainsi parmi les Paurodontidae et non plus parmi les Dryolestidae. Toutefois, ce regroupement est faiblement soutenu (indice de Bremer de 1) ;
- *Henkelotherium* et *Drescheratherium* ne forment plus un clade mais se placent en multifurcation à la base des Dryolestidae, alors que *Drescheratherium* est habituellement considéré comme un Paurodontidae ;
- *Laolestes* se retrouve en groupe-frère du genre *Dryolestes* à la place de *Krebsotherium*, regroupement qui est moyennement soutenu (indice de Bremer de 2) ;
- *Krebsotherium* se place lui, en multifurcation avec *Thereuodon*, en groupe-frère d'un clade (*Crusafontia*, *Guimarotodus*) inexistant dans les phylogénies précédentes. Dans leurs travaux, Averianov *et al*. (2013, 2014) obtiennent *Guimarotodus* en multifurcation avec les deux espèces de *Dryolestes* et *Crusafontia* est en position plus basale. Il faut toutefois prendre en compte le fait qu'*Achyrodon* et *Phascolestes*, que l'on retrouve en un clade groupe-frère de *Crusafontia* dans ces travaux, ont ici été retirés de l'analyse, ce qui explique la présence de ce clade (*Crusafontia*, *Guimarotodus*) et son faible soutien (indice de Bremer de 1) ;

Certaines de ces différences topologiques sont particulièrement intéressantes à discuter. Ainsi, la position de *Vincelestes* à la base des Zatheria (**Figs. 89, 90**) est plus conforme au consensus actuel (groupe-frère des marsupiaux et des placentaires) que ce qui était obtenu par Averianov *et al*. (2013, 2014). D'autre part, *Anthracolestes* était obtenu comme le Dryolestidae ayant divergé le plus tôt (Averianov *et al.*, 2014), mais il se place en groupe-frère de *Tathiodon* dans notre analyse et apparaît donc comme un Paurodontidae, plus proche encore donc de la base de l'arbre (**Figs. 89, 90**). Enfin, dans cette analyse, *Anthracolestes* se classe avec *Paurodon*, *Euhtlastus* et *Tathiodon* et apparaît donc comme un Paurodontidae. À l'inverse, *Drescheratherium* est habituellement considéré comme un Paurodontidae, mais ce n'est pas le cas dans notre analyse, où il se place en multifurcation avec *Henkelotherium* à la base des Dyolestidae (**Figs. 89, 90**). Cela peut s'expliquer par le grand nombre de données manquantes pour *Drescheratherium* (130 caractères sur 190, soit 68% de données manquantes), qui n'est connu que par des dents supérieures. Comme chez Averianov *et al*. (2013, 2014), *Henkelotherium* se place donc en multifurcation avec *Drescheratherium*, et sa position au sein des Dryolestidae, telle que l'avaient obtenue Rougier *et al*. (2011, 2012), O'Meara & Thompson (2014) et Wible & Rougier (2017), n'est plus claire : il pourrait en fait s'agir d'un Paurodontidae c'est-à-dire d'un Dryolestidae souche. *Thereuodon*, nouvellement inclus dans l'analyse, se place parmi les Dryolestidae, proche de *Krebsotherium*, *Guimarotodus* et *Crusafontia* (**Figs. 89**), et même en groupe-frère de *Krebsotherium* dans le consensus majoritaire (**Fig. 90**). Cela se rapproche des interprétations de Martin (1999, 2002), Bonaparte (2002) et Chornogubsky (2011), qui avaient suggéré que les dents de *Thereuodon* étaient en fait des prémolaires déciduales de Zatheria souche. Pourtant, nous avons codé le matériel de *Thereuodon* en suivant l'interprétation originelle de Sigogneau-Russell & Ensom (1998), qui les identifiaient comme des molaires ; les résultats de notre analyse phylogénétique rendent donc possible une interprétation de ces dents comme des molaires.

Dans notre analyse, les Meridiolestida sont exclus des Cladotheria, tels que définis par Averianov *et al*. (2013), c'est-à-dire un clade composé des Zatheria (plus leurs taxons souches, incluant *Amphitherium*) et les Dryolestida (Dryolestidae et Paurodontidae). Les Meridiolestida sont ici groupe-frère des Cladotheria et sont donc séparés des « Dryolestoidea » laurasiatiques (Paurodontidae + Dryolestidae), lesquels sont plus proches des Zatheria, comme dans les analyses d'Averianov *et al*. (2013, 2014). Cette séparation des Meridiolestida est des Cladotheria est bien soutenue (indice de Bremer de 2) et tend donc à confirmer la polyphylie des « Dryolestoidea ». Les espèces de KM, quant à elles, se retrouvent en multifurcation juste en dehors du nœud des Zatheria, avec un indice de Bremer élevé (2). Cette proximité avec les Zatheria est discutée plus loin.

La même analyse sous PAUP résulte en 768 arbres également parcimonieux de 591 pas. La topologie du consensus strict issu de l'analyse sous PAUP ne présente qu'une seule différence avec celle sous TNT, c'est l'absence du clade (*Thereuodon*, *Krebsotherium*), les deux genres se plaçant en multifurcation avec le clade (*Crusafontia*, *Guimarotodus*). Au niveau du consensus majoritaire à 50%, la succession *Arguimus*, *Palaeoxonodon* et *Peramus* est remplacée par une polytomie ou vient se brancher le clade des Boreosphenida. L'autre différence notable est que le Donodontidae gen. et sp. indet. 1 n'est pas inclus dans le clade des espèces de KM, mais se trouve en polytomie avec lui.

Afin de minimiser l'homoplasie, nous avons mené une deuxième analyse en parcimonie en utilisant la méthode de l'*implied weighting* (Goloboff, 1993, 2014 ; Goloboff *et al.*, 2008, 2018), qui maximise l'homologie par pondérations successives. On obtient ainsi 16 arbres également parcimonieux de 57,13312 pas, dont le consensus strict est présenté en **Figure 91**. La topologie est sensiblement la même que précédemment à quelques exceptions près. On retrouve ainsi le clade (*Cronopio*, *Necrolestes*), bien que faiblement soutenu (indice de Bremer de 0,04). Ce clade était déjà connus dans les travaux antérieurs (Rougier *et al.*, 2012 ; O'Meara & Thompson, 2014 ; Wible & Rougier, 2017), mais n'était pas présent dans notre topologie précédente. Les Paurodontidae se retrouvent cette fois dispersés : *Paurodon* et *Drescheratherium* forme une polytomie, groupe-frère de *Tathiodon*, lui-même groupe-frère des Dryolestidae. *Euthlastus*, lui, se place lui en polytomie avec *Peramus* juste en dehors des Boreosphenida. Ces deux regroupements sont faiblement soutenus (indices de Bremer de 0,01 et 0,04 respectivement). *Anthracolestes* se place en groupe-frère de tous les Dryolestidae (à l'exception d'*Henkelotherium*, qui se place une fois encore en polytomie avec certains Paurodontidae et semble devoir être exclu des Dryolestidae au sens strict) et retrouve ainsi la position de Dryolestidae souche qu'avaient obtenue Averianov *et al*. (2014), avec toutefois un faible soutien (indice de Bremer de 0,01). Le clade (*Nanolestes*, *Amphibetulimus*) est remplacé par une polytomie. De façon notable, les espèces d'Anoual sont une fois encore plus proches des Zatheria que des autres « Dyolestoidea » et se placent en polytomie en groupe-frère du clade des Zatheria. On note toutefois l'apparition, dans cette topologie, d'un clade (*Donodon perscriptoris*, Donodontidae gen. et sp. indet. 3) (soutenu par un indice de Bremer relativement faible (<1)), qui paraît cohérent avec la morphologie, les dents du Donodontidae gen. et sp. indet. 3 étant proches, sur beaucoup de points, des molaires inférieures de *D. perscriptoris*.

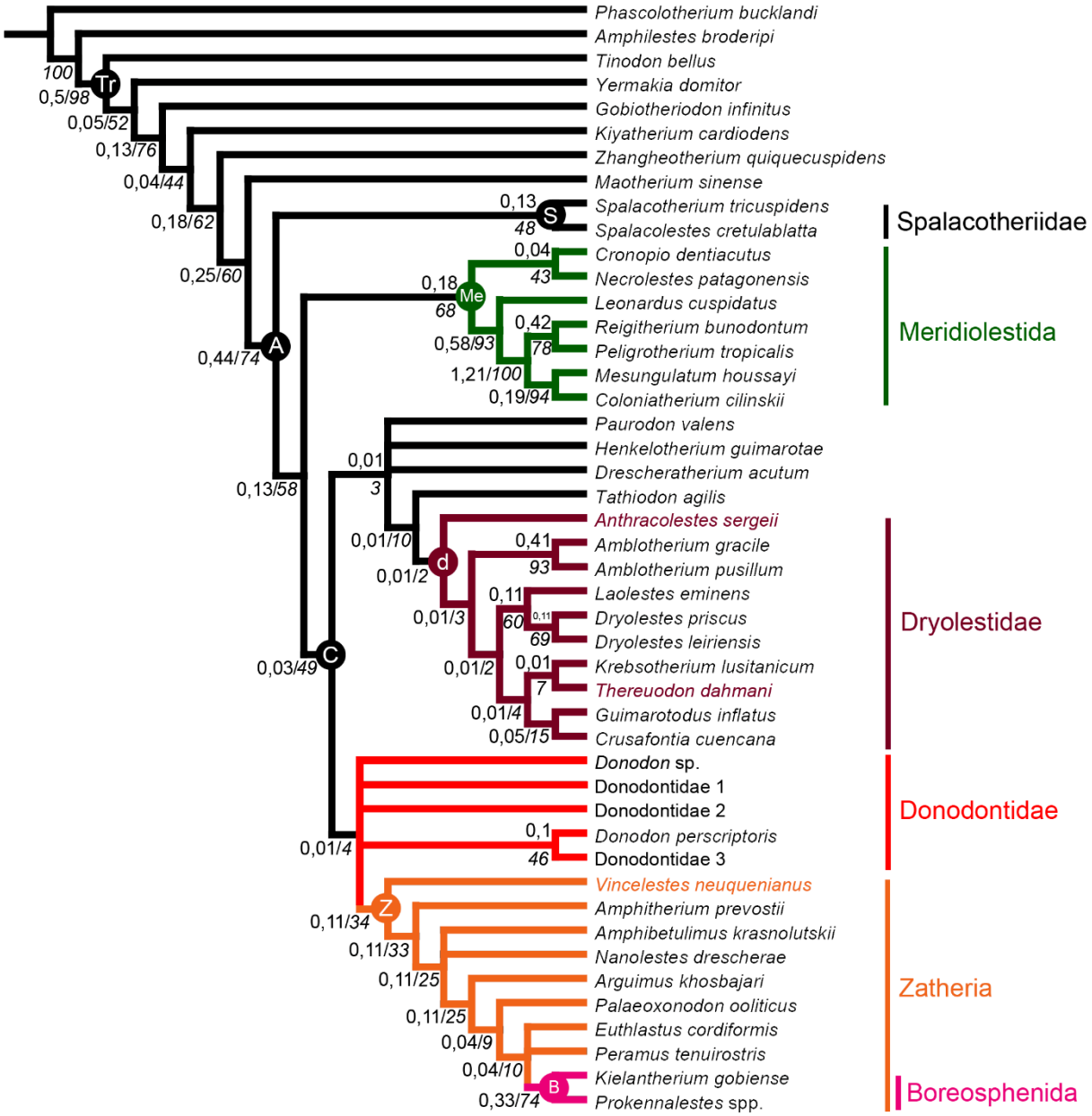


Figure 91. Arbre de consensus strict obtenu sous TNT à partir de 16 arbres également parcimonieux de 57,13312 pas, résultant d'une analyse heuristique de 100 réplicats en méthode TBR. L = 58,49978 pas ; IC = 0,386 ; IR = 0,694. Les valeurs au-dessus des nœuds, ou en dessous des nœuds à gauche des barres de fraction et non en italique, correspondent aux indices de Bremer (arrondis à la deuxième décimale). Les valeurs en italique en dessous des nœuds, à droite des barres de fraction, correspondent aux valeurs de bootstrap. Les lettres aux nœuds indiquent certains clades : A = Alethinotheria ; B = Boreosphenida ; C = Cladotheria ; d = Dryolestidae ; Me = Meridiolestida ; S = Spalacotheriidae ; Tr = Trechnotheria ; Z = Zatheria.

Toutefois, la morphologie rapproche plus encore les molaires inférieures comme les molaires inférieures de *Donodon* sp. et de *D. perscriptoris*, qui ne forment pourtant pas de clade dans notre topologie. Tout cela pourrait indiquer que des caractères potentiellement génériques de *Donodon* n'ont pas été reconnus et codés, et/ou que les caractères génériques de *Donodon* sont très homoplastiques. Le consensus majoritaire à 50% donne sensiblement la même topologie, la seule différence étant la disparition de la petite polytomie avec *Amphibetulimus* et *Nanolestes*, qui se succèdent dans l'arbre de consensus majoritaire.

La même analyse sous PAUP résulte en 10 arbres également parcimonieux de 168,47478 pas. Il y a quelques petites différences à noter entre les arbres de consensus issus de l'analyse avec TNT et ceux issus de l'analyse sous PAUP. En effet, dans les arbres de consensus obtenus sous PAUP, *Krebsotherium* ne forme plus un clade avec *Thereuodon*, mais vient se placer seul en groupe-frère du clade (*Guimarotodus*, *Crusafontia*) (**Figs. 92, 93**). *Thereuodon* est quant à lui relégué en groupe-frère du clade regroupant les espèces de KM et les Zatheria dans l'arbre de consensus strict (**Figs. 92**), une position qui rappelle les interprétations de ce genre comme un Zatheria souche de Martin (2002), Bonaparte (2002) et Chornogubsky (2011) (voir aussi plus loin dans la section consacrée à *Thereuodon*). Dans l'arbre de consensus majoritaire, il se retrouve en groupe-frère de tous les autres Cladotheria (**Fig. 93**). Une autre différence est la position d'*Euthlastus* dans un clade avec *Paurodon*, et non plus dans une polytomie avec *Peramus* et le clade Boreosphenida (**Figs. 92, 93**). Dans cette interprétation, Les Paurodontidae seraient donc soit paraphylétiques, soit constitués de seuls *Paurodon* et *Euthlastus*, à l'exclusion de *Drescheratherium* et de *Tathiodon*. Le clade (*Necrolestes*, *Cronopio*) n'existe plus dans les consensus strict et majoritaire de PAUP, où les deux genres forment deux groupes-frères successifs (**Fig. 92, 93**). Enfin, contrairement aux arbres de consensus issus de TNT, les analyses de PAUP donnent un clade africain contenant les espèces de KM, à l'exception du Donodontidae gen. et sp. indet. 1 : ce clade africain est constitué d'une polytomie entre le Donodontidae gen. et sp. indet. 2, *Donodon* sp. et un clade (Donodontidae gen. et sp. indet. 3, *Donodon perscriptoris*), et vient se placer en polytomie avec le Donodontidae gen. et sp. indet. 1 en groupe-frère des Zatheria (**Fig. 92, 93**).

Figure 92. Arbre de consensus strict obtenu sous PAUP à partir de 10 arbres également parcimonieux de 168,47478 pas, résultant d'une analyse heuristique de 100 réplicats en méthode TBR. L = 168,47478 pas ; IC = 0,614 ; IR = 0,839. Les lettres aux nœuds indiquent certains clades : A = Alethinotheria ; B = Boreosphenida ; C = Cladotheria ; d = Dryolestidae ; Me = Meridiolestida ; P = Paurodontidae ; S = Spalacotheriidae ; Tr = Trechnotheria ; Z = Zatheria.

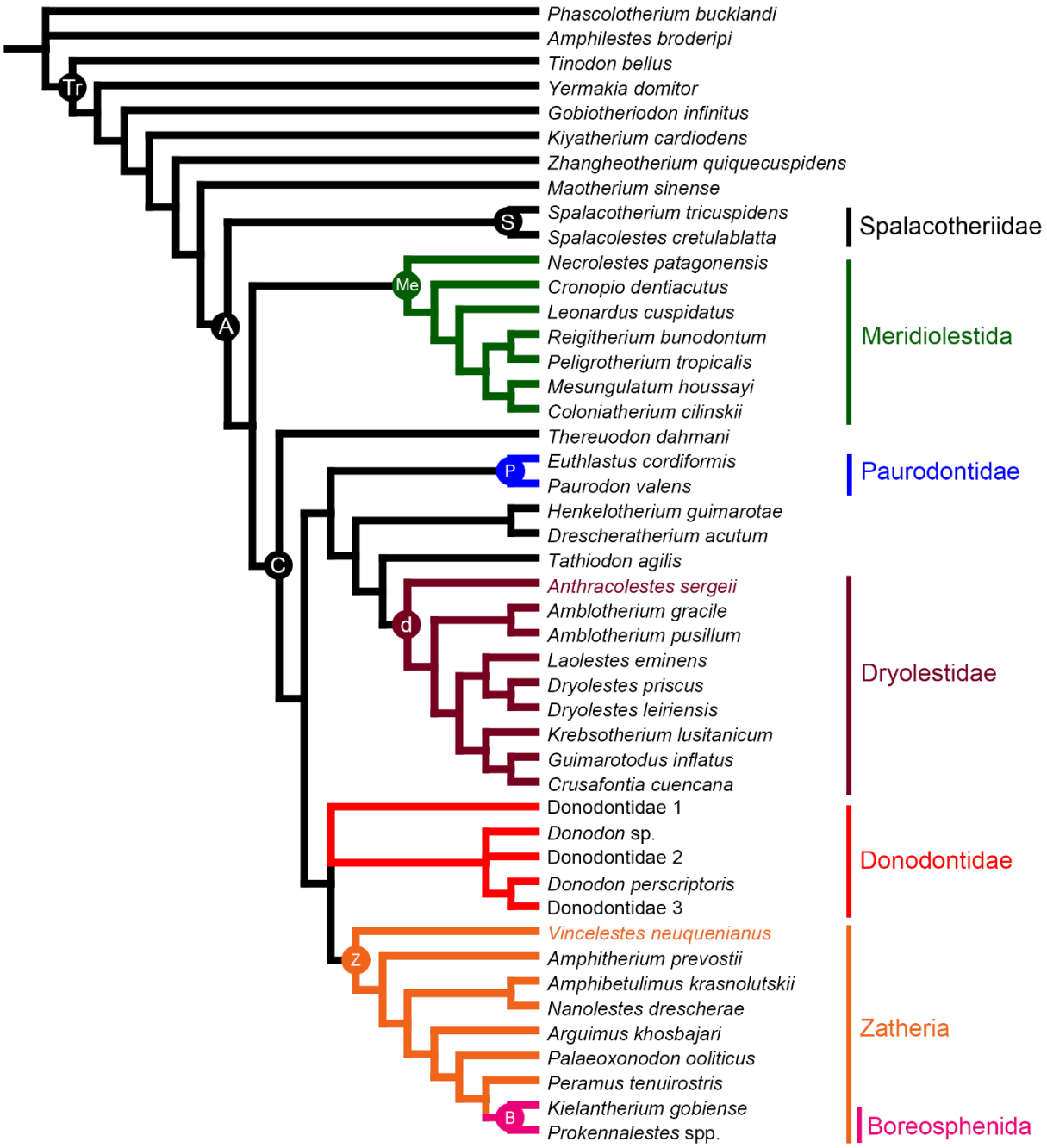


Figure 93. Arbre de consensus majoritaire à 50% obtenu sous PAUP à partir de 10 arbres également parcimonieux de 168,47478 pas, résultant d'une analyse heuristique de 100 réplicats en méthode TBR. L = 168,47478 pas ; IC = 0,614 ; IR = 0,839. Les valeurs aux nœuds correspondent aux valeurs de bootstrap. Les lettres aux nœuds indiquent certains clades : A = Alethinotheria ; B = Boreosphenida ; C = Cladotheria ; d = Dryolestidae ; Me = Meridiolestida ; P =Paurodontidae ; S = Spalacotheriidae ; Tr = Trechnotheria ; Z = Zatheria.

Parmi les « Dryolestoidea » marocains, la morphologie justifie la création d'une nouvelle espèce du genre *Donodon*, *Donodon* sp. En effet, comme présenté plus haut, mis à part leur petite taille, les dents de *Donodon* sp. sont morphologiquement très proches de celles *D. perscriptoris*. Les différences ne semblent pas suffisantes pour justifier l'érection d'un nouveau genre pour cette espèce, qui devrait donc se retrouver dans un clade avec *D. perscriptoris*. Or, ce n'est pas le cas ici, ce qui suggère que les caractères génériques de *Donodon* sont très homoplastiques. L'ajout d'une contrainte à l'analyse pour obtenir le clade (*Donodon perscriptoris*, *Donodon* sp.) n'augmente que très peu le nombre de pas, qui passe à 57,22955. 15 arbres également parcimonieux sont trouvés, dont le consensus strict est présenté en **Figure 94**. Ce clade contraint n'apparaît pas sur l'arbre de consensus, mais il est présent sur l'arbre de consensus majoritaire à 50% (**Fig. 95**). À l'exception de ce nouveau clade contraint, et la présence d'un clade (Donodontidae gen. et sp. indet. 2, Donodontidae gen. et sp. indet. 3) sur l'arbre de consensus majoritaire, la topologie des deux arbres est identique. La topologie reste proche de la précédente, mais on retrouve le clade (*Amphibetulimus*, *Nanolestes*) que nous avions dans le consensus majoritaire de la première analyse. Il est donc très probable que l'absence de ce clade générique sans contrainte ne soit due qu'à un manque de résolution de la matrice et que l'on puisse rassembler ces deux espèces au sein d'un même genre, comme le suggère fortement la morphologie.

La même analyse sous PAUP résulte en 2 arbres également parcimonieux de 168,81228 pas. Les arbres de consensus strict et majoritaire obtenus sous PAUP sont identiques, seul le consensus strict est donc présenté ici (**Fig. 96**). Il apparait un peu mieux résolu et présente quelques différences avec les arbres de consensus de TNT. Ainsi, le clade (*Necrolestes*, *Cronopio*) est remplacé par une succession des deux genres dans l'arbre, *Euthlastus* forme un clade avec *Paurodon*, groupe-frère de *Drescheratherium*, *Tathiodon*, *Henkelotherium* et des Dryolestidae, au lieu de se placer près des Boreosphenida, *Krebsotherium* se place seul en groupe-frère du clade (*Crusafontia*, *Guimarotodus*) et ne forme plus un clade avec *Thereuodon*, qui vient se placer en groupe-frère de tous les autres Cladotheria (**Fig. 96**). Dans les deux arbres de consensus, les espèces de KM se placent non plus en polytomie juste en dehors des Zatheria, comme dans le consensus strict de TNT, mais en un clade groupe-frère des Zatheria. À l'intérieur de ce clade africain, le clade générique *Donodon* est groupe-frère d'un clade (Donodontidae gen. et sp. indet. 2, Donodontidae gen. et sp. indet. 3), et le Donodontidae gen. et sp. indet. 1 se place en groupe-frère du groupe monophylétique réunissant ces deux clades. La présence de ce clade (Donodontidae gen. et sp. indet. 2, Donodontidae gen. et sp. indet. 3) n'est pas cohérente avec la morphologie, les dents de ces deux espèces étant très différentes (e.g., large talonide chez le

Donodontidae gen. et sp. indet. 2 mais pas chez le Donodontidae gen. et sp. indet. 3, encoche carnassière absente chez le Donodontidae gen. et sp. indet. 3, convergence des crêtes du protoconide dans leur partie linguale non observée chez le Donodontidae gen. et sp. indet. 2, nette différence de taille, etc.). Il est probable que ce clade apparaisse dans la majorité des arbres les plus parcimonieux simplement parce que ces deux espèces ne sont connues que par des molaires inférieures, alors que le Donodontidae gen. et sp. indet. 1 n'est connu que par des molaires supérieures : les Donodontidae gen. et sp. indet. 2 et 3 apparaissent donc artificiellement plus proches l'une de l'autre que du Donodontidae gen. et sp. indet. 1 par un biais de représentation qui impacte le codage.

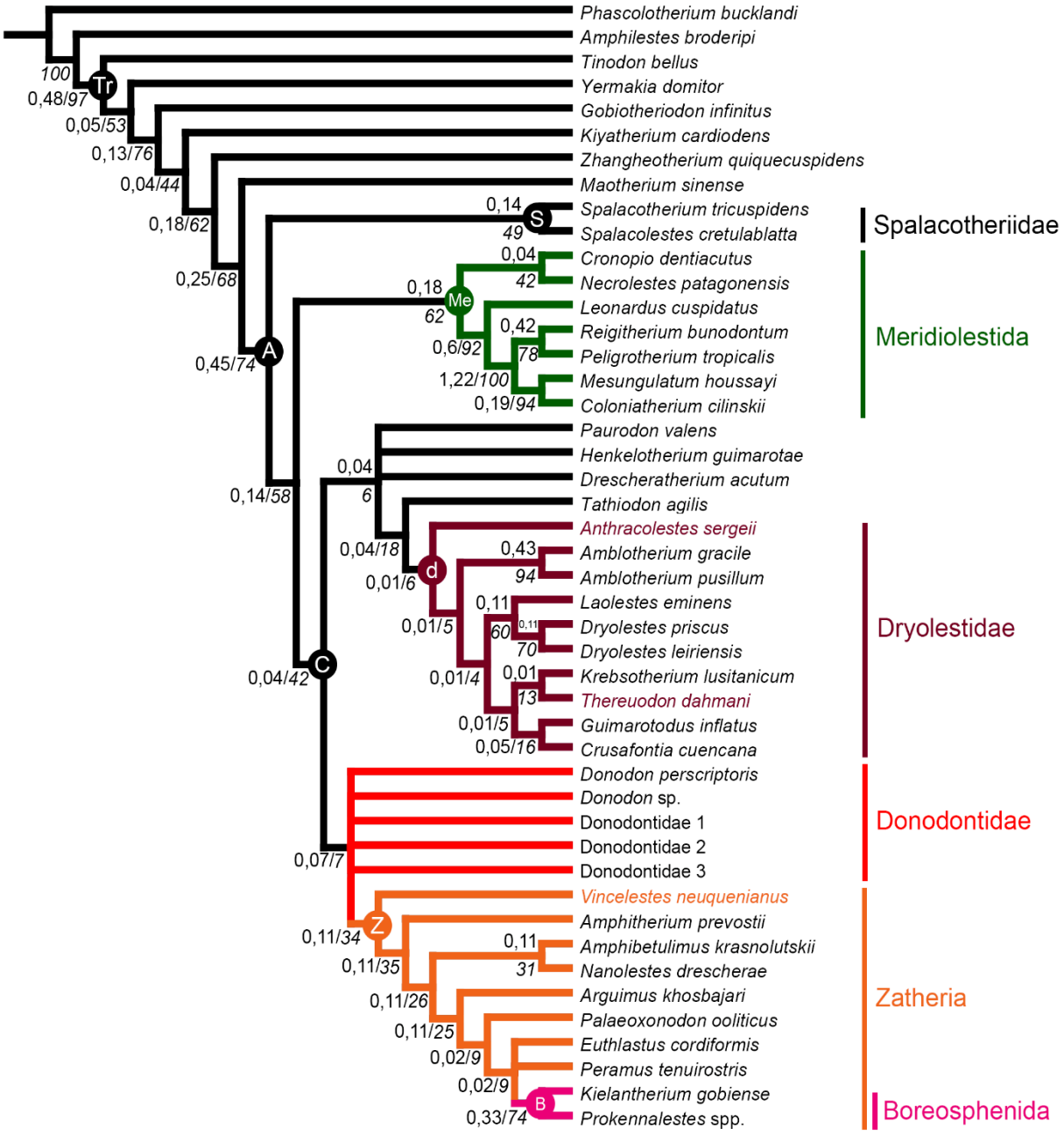


Figure 94. Arbre de consensus strict obtenu sous TNT à partir de 15 arbres également parcimonieux de 57,22955 pas, résultant d'une analyse heuristique de 100 réplicats en méthode TBR, avec une contrainte du clade (*Donodon perscriptoris*, *Donodon* sp.). L = 58,59621 ; IC = 0,386 ; IR = 0,694. Les valeurs au-dessus des nœuds, ou en dessous des nœuds à gauche des barres de fraction et non en italique, correspondent aux indices de Bremer (arrondis à la deuxième décimale). Les valeurs aux nœuds correspondent aux valeurs de bootstrap. Les lettres aux nœuds indiquent certains clades : A = Alethinotheria ; B = Boreosphenida ; C = Cladotheria ; d = Dryolestidae ; Me = Meridiolestida ; S = Spalacotheriidae ; Tr = Trechnotheria ; Z = Zatheria.

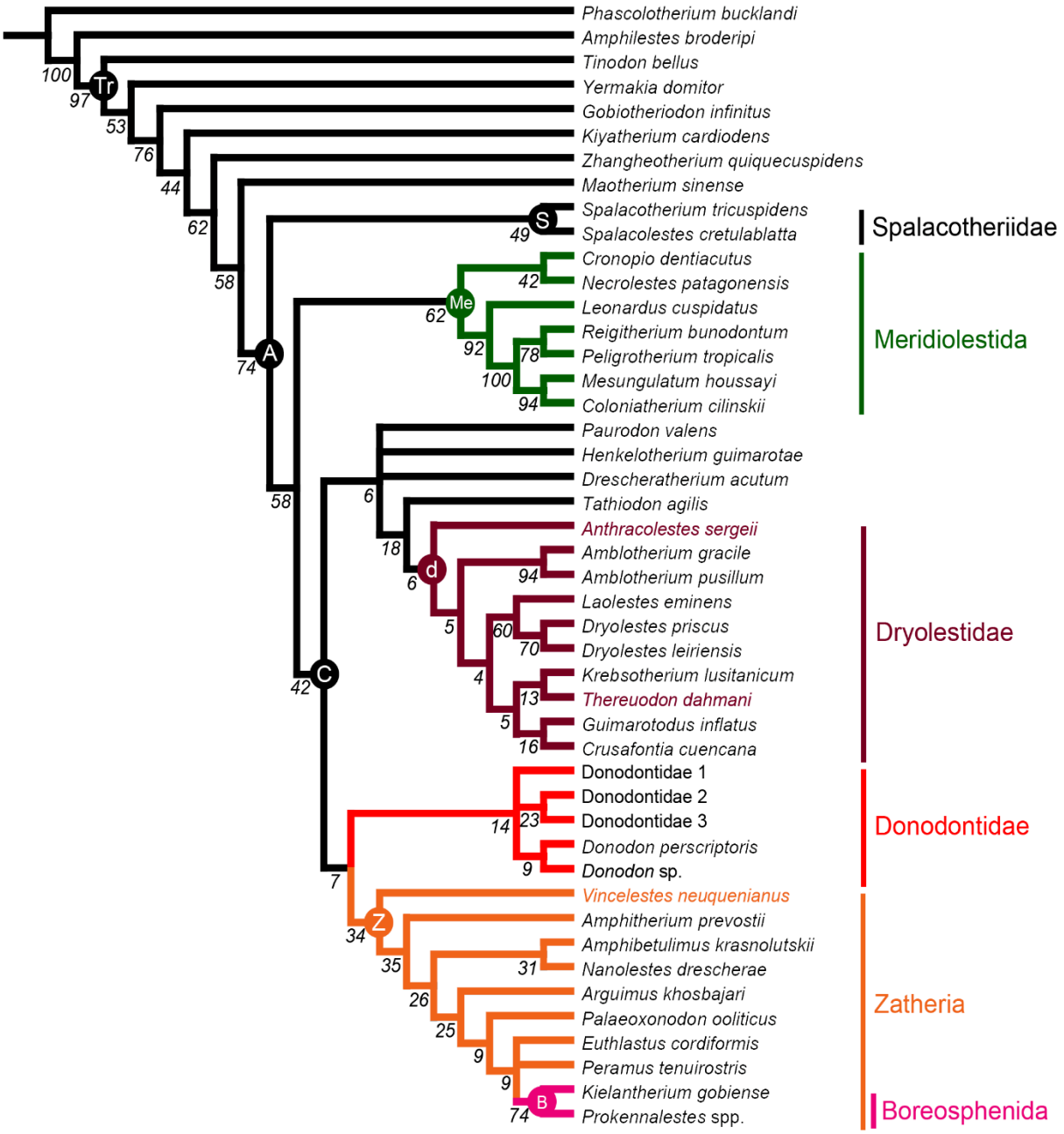


Figure 95. Arbre de consensus majoritaire obtenu sous TNT à partir de 15 arbres également parcimonieux de 57,22955 pas, résultant d'une analyse heuristique de 100 réplicats en méthode TBR, avec une contrainte du clade (*Donodon perscriptoris*, *Donodon* sp.). L = 57,35455 ; IC = 0,395 ; IR = 0,706. Les valeurs aux nœuds correspondent aux valeurs de bootstrap. Les lettres aux nœuds indiquent certains clades : A = Alethinotheria ; B = Boreosphenida ; C = Cladotheria ; d = Dryolestidae ; Me = Meridiolestida ; S = Spalacotheriidae ; Tr = Trechnotheria ; Z = Zatheria.

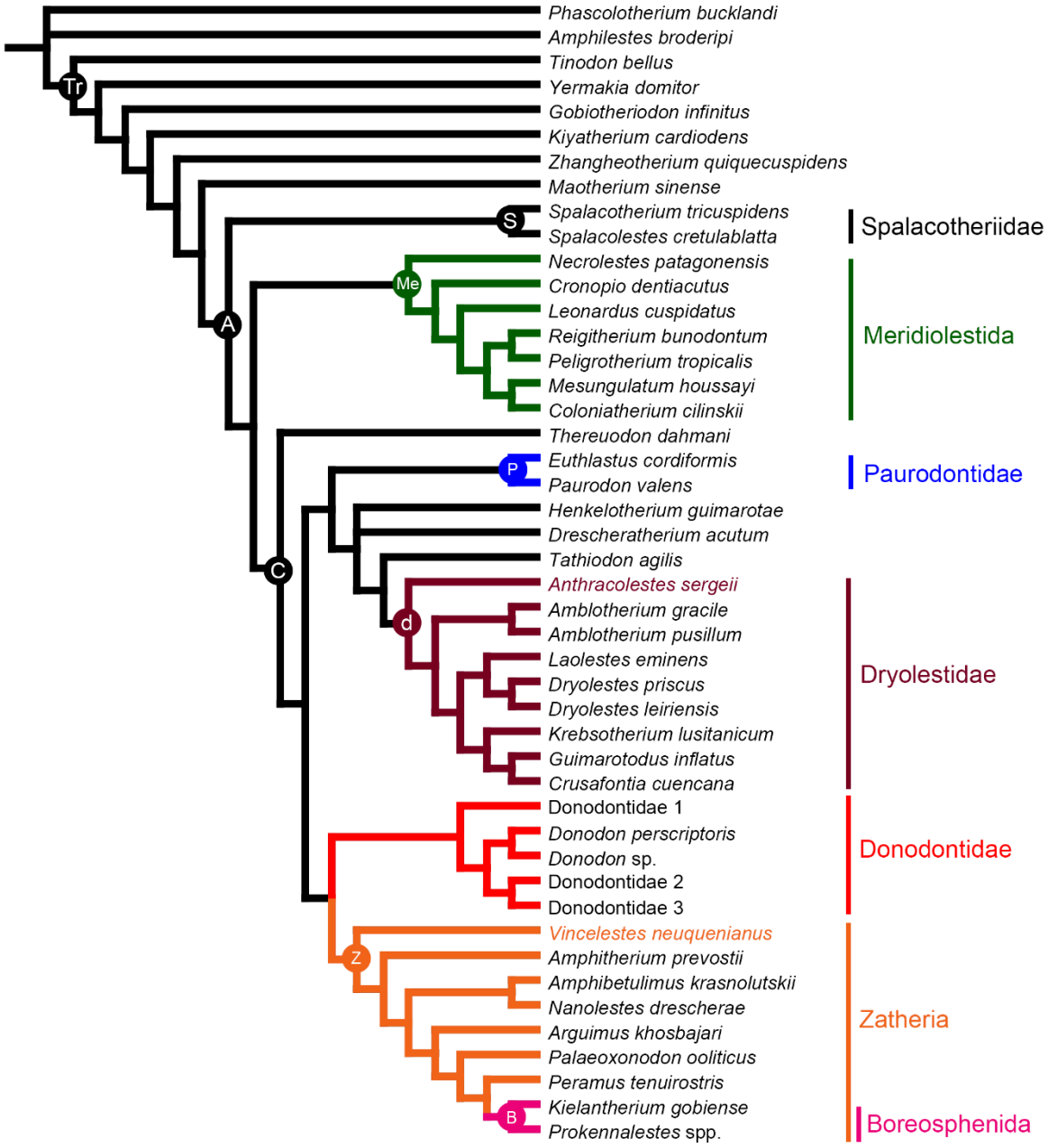


Figure 96. Arbre de consensus strict obtenu sous PAUP à partir de 2 arbres également parcimonieux de 168,81228 pas, résultant d'une analyse heuristique de 100 réplicats en méthode TBR, avec une contrainte du clade (*Donodon perscriptoris*, *Donodon* sp.). L = 168,81228 pas ; IC = 0,613 ; IR = 0,838. Les lettres aux nœuds indiquent certains clades : A = Alethinotheria ; B = Boreosphenida ; C = Cladotheria ; d = Dryolestidae ; Me = Meridiolestida ; S = Spalacotheriidae ; Tr = Trechnotheria ; Z = Zatheria.

Dans toutes nos analyses, les « Dryolestoidea » marocains se retrouvent en groupe-frère Zatheria, et non parmi les Meridiolestida comme on le pensait et comme cela avait été suggéré (Bonaparte, 1992, 1994, 2002). Au contraire, les « Dryolestoidea » marocains sont, d'après la topologie des arbres de consensus obtenus, plus apicaux que les Meridiolestida, ce qui indique que la radiation des « Dryolestoidea » en Afrique du Nord n'est pas à l'origine de celles des Meridiolestida en Amérique du Sud, contrairement à suggestion de Bonaparte (1992, 1994, 2002). La position des « Dryolestoidea » d'Anoual en groupe-frère des Zatheria, même si elle apparaît faiblement soutenue dans nos analyses, est en fait cohérente avec le registre fossile africain, des Zatheria étant déjà connus en Afrique au Mésozoïque. Ainsi, les Amphitheriidae, que l'on pensait initialement restreints au Jurassique moyen du Royaume-Uni, sont connus par deux spécimens dans le Bathonien de Guelb el Ahmar (Haddoumi *et al.*, 2016), ainsi que par les deux dents nouvelles décrites plus haut dans ce travail. Au Jurassique supérieur, la Formation de Tendaguru en Tanzanie a livré deux Zatheria souches, *Brancatherulum* et *Tendagurutherium* (Branca, 1916 ; Dietrich, 1927 ; Heinrich, 1991, 1998), ce dernier étant rattaché aux Peramuridae ; on connaît également des Peramuridae indéterminés en Éthiopie à la même époque. À la transition Jurassique – Crétacé, les Peramuridae sont représentés par une espèce de *Peramus* à Ksar Metlili, qui a aussi livré deux genres de Boreosphenida parmi les plus anciens du monde et les plus vieux d'Afrique, *Hypomylos* et *Tribotherium*. Enfin, les Zatheria sont aussi présents au Cameroun au Crétacé inférieur avec le genre *Abelodon* (Brunet *et al.*, 1990).

On attribue aujourd'hui une origine laurasiatique aux Zatheria (Luo *et al.*, 2001). Leur parenté avec les « Dryolestoidea » marocains de la transition Jurassique – Crétacé retrouvée dans notre étude renouvelle cependant considérablement cette question. Elle pourrait indiquer une origine pangéenne des Zatheria au cours du Jurassique moyen. Elle n'exclut pas non plus une origine africaine des Zatheria.

Toutefois, il faut évaluer plus avant l'hypothèse d'une proche parenté entre les Donodontidae (dans leur nouvelle définition, i.e. incluant les cinq espèces de « Dryolestoidea » de KM ; voir la diagnose émendée plus bas) et les Zatheria à la lumière d'un retour aux caractères et vérifier si les caractères qui soutiennent ce clade sont cohérents avec la morphologie. Nous discutons pour cela les synapomorphies proposées par TNT (qui ne permet pas de choisir un critère d'optimisation ACCTRAN ou DELTRAN) et PAUP (optimisation ACCTRAN par défaut).

Pour la première analyse, TNT propose une liste de 6 synapomorphies au nœud regroupant les Donodontidae et les Zatheria, dont 2 sont non ambiguës. Pour la deuxième analyse (avec *implied weighting*), TNT propose 13 synapomorphies, dont 4 sont non ambiguës, et qui comprend les 6

synapomorphies de la première analyse. Les synapomorphies proposées pour la troisième et dernière analyse (*implied wieghting* + contrainte du clade générique *Donodon*) sont les mêmes 13 synapomorphies que dans l'analyse précédente. PAUP (en ACCTRAN) propose 20 synapomorphies, dont 13 non ambiguës, pour la première analyse, 2 synapomorphies non ambiguës pour la deuxième analyse, et les mêmes 2 synapomorphies non ambiguës pour la troisième analyse. Dans chaque cas, les synapomorphies non ambiguës proposées par PAUP incluent ou sont incluses dans les synapomorphies obtenues avec TNT. Nous nous contenterons ici de discuter ces synapomorphies non ambiguës (il faut toutefois noter que certaines des synapomorphies discutées ci-dessous (65, 69, 80, 147, 162, 169, 177), si elles sont non ambiguës d'après PAUP, le sont avec TNT). Ainsi, le clade (Donodontidae, Zatheria) est défini par au plus 13 synapomorphies dentaires et mandibulaires non ambiguës (l'indice de rétention IR est indiqué pour chaque synapomorphie) : des molaires supérieures aussi longues que larges, ou plus longues que larges (rapport longueur/largeur >0,99) (30 ; IR = 0,760), caractère que nous identifié comme distinctif pour les « Dryolestoidea » de KM par rapport aux autres « Dryolestoidea » dans notre étude morphologique ; une protocristide orientée transversalement sur les molaires inférieures (65 ; IR = 0,833) ; un métaconide grossier, en biseau ou bifide (grossier dans le cas des espèces de KM) sur les molaires inférieures (69 ; IR = 0,625) ; un ratio de hauteur entre le talonide et le protoconide de 20% ou plus (76 ; IR = 1) ; la présence d'un cuspule e sur le cingulide des molaires inférieures (80 ; IR = 0,667) ; un hypoconulide plus élevé que le niveau du cingulide (85 ; IR = 1) ; des bordures alvéolaires labiale et linguale sensiblement de même hauteur (ratio d'au moins 80% entre les deux) sur le dentaire (94 ; IR = 0,643) ; une surface mésiolinguale du paraconide en forme de quille (147 ; IR = 0,5) ; une encoche entre le paraconide et le métaconide sur la bordure linguale des molaires inférieures (162 ; IR = 0,375) ; la présence d'un patron d'usure sur le talonide (169 ; IR = 0,444) ; un paracône haut et vertical, ne tombant pas vers l'avant (174 ; IR = 0,364) ; l'existence d'un remplacement d'au moins une partie des dents molariformes fonctionnelles (177 ; IR = 0,5). Parmi ces synapomorphies, seuls les caractères 76 et 85 sont non homoplastiques (IR = 1). Les caractères 30 et 65 apparaissent également comme peu homoplastiques (IR ≥ 0,75), contrairement aux caractères restants, dont l'indice de rétention varie entre 0,364 et 0,667. D'autres caractères, qui semblent distinctifs des Donodontidae par rapport aux « Dryolestoidea » selon notre étude morphologique et qui sont proches des caractères des Zatheria, comme le développement relativement important du talonide (caractère 74, IR = 0,952), n'apparaissent pas dans cette liste de synapomorphies.

Afin de quantifier le degré de soutien de ce clade rapprochant les Donodontidae des Zatheria, les indices de Bremer (b) ont été calculés pour les arbres les plus parcimonieux de chaque

analyse, par le biais de la recherche d'arbres suboptimaux (i.e., dont la longueur atteint jusqu'à 10 pas de plus que le nombre de pas des arbres les plus parcimonieux). Pour la première analyse (**Fig. 89**), le clade apparaît plutôt bien soutenu, avec un indice de Bremer égal à 2, même s'il existe des clades encore mieux soutenus (e.g., Spalacotheriidae, b = 3 ; Zatheria, b = 3 ; Mesungulatoidea (le clade contenant *Peligrotherium*, *Reigitherium*, *Coloniatherium* et *Mesungulatum*), b = 8, etc.). En revanche, il apparaît comme l'un des clades les plus faiblement soutenus dans la deuxième analyse (**Fig. 91**), utilisant l'*implied weighting*, avec un indice de Bremer inférieur à 0,01 (b = 0,006), à comparer avec l'indice de Bremer à 1,2 pour les Mesungulatoidea ou à 0,4 pour les Alethinotheria. Il apparaît un peu mieux soutenu dans la troisième analyse (**Fig. 94**), même s'il reste bien plus faiblement soutenu que dans la première, avec un indice de Bremer de 0,1, contre 0,5 pour les Mesungulatoidea, mais 0,007 pour les Dryolestidae. D'une façon générale, les très faibles valeurs des indices de Bremer d'un grand nombre de nœuds dans la deuxième analyse, et dans une moindre mesure dans la troisième analyse, posent la question des limites de la méthode de l'*implied weighting*, et sans doute plus généralement des méthodes de pondération *a posteriori*. En effet, avec des valeurs aussi faibles, les nœuds concernés ne devraient jamais se retrouver dans les arbres de consensus. Il semble donc qu'il faille privilégier, dans la mesure du possible, les résultats ne faisant pas intervenir ces méthodes. Quoi qu'il en soit, le clade regroupant les Donodontidae et les Zatheria apparaît dans les arbres de toutes les analyses, est soutenu par 13 synapomorphies non ambiguës et cohérentes avec la morphologie, dont 2 sont non homoplastiques et deux autres très peu homoplastiques, et est relativement bien supporté lorsqu'aucune méthode de pondération n'est utilisée. L'hypothèse d'une proche parenté entre les Donodontidae et les Zatheria est donc forte et bien soutenue dans ce travail.

Parmi les trois analyses que nous avons menées, l'arbre de consensus majoritaire de la troisième analyse (avec utilisation de l'*implied weighting* et avec contrainte topologique du genre *Donodon*) obtenu sous TNT et les arbres de consensus de la troisième analyse obtenus avec PAUP semblent les plus cohérents avec la conception de la taxonomie supraspécifique des espèces de « Dryolestoidea » d'Anoual que nous inférons de la morphologie. En effet, notre étude morphologique de ces différentes espèces suggère qu'elles sont bien distinctes de toutes les autres espèces de « Dryolestoidea » et qu'elles sont plus proches entre elles qu'elles ne le sont des autres espèces de « Dryolestoidea », ce qui ressort dans ces arbres avec la présence d'un clade regroupant toutes les espèces d'Anoual, et seulement elles. De plus, si le clade générique *Donodon* est contraint, le Donodontidae gen. et sp. indet. 2 et le Donodontidae gen. et sp. indet. 3

forment également un clade, sans contrainte, et le Donodontidae gen. et sp. indet. 1 se place en groupe-frère de toutes les autres espèces d'Anoual ou en polytomie avec elles.

D'après notre étude morphologique, les espèces de « Dryolestoidea » de KM pourraient former un clade. Ce clade comportant l'ensemble des espèces de KM est présent dans 40 arbres sur les 63 arbres les plus parcimonieux de la première analyse avec TNT (63,49%), même si les relations entre ces espèces varient au sein de ce clade. Il est donc également intéressant de tester les caractères susceptibles de soutenir un unique clade africain (Donodontidae) pour l'ensemble des espèces de KM. Trois synapomorphies non ambiguës soutiennent ainsi l'existence d'un clade africain contenant les espèces de KM dans les topologies issues de la première analyse : métaconide mesurant plus de 40% de la hauteur du paraconide (62 ; IR = 0,706) ; présence d'un cingulide mésial transverse formant un replat sous le trigonide, mais sans fonction occlusale (79 ; IR = 0,737) ; paracristide transverse par rapport à l'axe longitudinal des molaires inférieures (145 ; IR = 0,5). Sept autres synapomorphies ambiguës (65, 69, 80, 147, 162, 169, 177) ne sont pas discutées ici. Les mêmes synapomorphies sont obtenues pour les deuxième et troisième analyses, où le clade africain apparaît dans respectivement 10 des 16 arbres également parcimonieux (62,5%) et dans 12 des 15 arbres également parcimonieux (80%).

Par manque de temps, nous n'avons pas pu déterminer la liste des synapomorphies du clade africain proposée par PAUP pour les 768 arbres de la première analyse. Pour la deuxième analyse, le clade africain apparaît dans trois des arbres les plus parcimonieux, et PAUP propose une liste plus large de 16 synapomorphies (optimisation ACCTRAN), dont 10 sont identiques à celles obtenues avec TNT (62, 65, 69, 79, 80, 145, 147, 162, 169, 177). La totalité des six synapomorphies qui n'étaient pas obtenues avec TNT (20, 21, 35, 54, 64, 121) sont ambiguës. Les caractères 21, 35 et 64 ont cependant des indices de rétention supérieurs à 0,75 (respectivement 0,75, 0,857 et 0,842) et sont donc peu homoplastiques. Pour la troisième analyse avec PAUP (optimisation ACCTRAN), le clade africain apparaît dans les deux arbres les plus parcimonieux, et on retrouve les mêmes 16 synapomorphies, toutes ambiguës.

En conclusion, l'étude phylogénétique des « Dryolestoidea » met en évidence l'hypothèse, bien soutenue dans ce travail, d'une proche parenté entre les espèces de KM et les Zatheria, les premières se plaçant en groupe-frère des seconds. Cette hypothèse, si elle nécessite d'être testée plus avant par d'autres analyses phylogénétiques, renouvelle considérablement la question de l'origine des Zatheria, jusqu'alors considérés d'origine laurasiatique. Leur position en groupe-frère des « Dryolestoidea » de KM laisse supposer une origine pangéenne ou africaine des Zatheria au cours du Jurassique moyen.

Les études morphologique et phylogénétique des « Dryolestoidea » de KM mettent aussi en évidence l'existence d'un clade africain regroupant les cinq espèces de KM. Celles-ci apparaissent morphologiquement très particulières et plus proches entre elles que d'aucun autre « Dryolestoidea », ce qui est confirmé par les résultats de l'analyse phylogénétique, qui fournissent trois synapomorphies non ambiguës soutenant ce clade et cohérentes avec la morphologie : la présence d'un métaconide mesurant plus de 40% de la hauteur du paraconide (62 ; IR = 0,706), les deux cuspides étant subégales chez les spécimens disponibles des espèces de KM ; la présence d'un cingulide mésial transverse formant un replat sous le trigonide, mais sans fonction occlusale (79 ; IR = 0,737) ; et la présence d'une paracristide transverse par rapport à l'axe longitudinal des molaires inférieures (145 ; IR = 0,5). Au vu de ces résultats, nous proposons donc d'inclure les cinq espèces de « Dryolestoidea » de KM au sein de la famille des Donodontidae, définie pour *Donodon perscriptoris* par Sigogneau-Russell (1991a), et dont nous proposons ici une diagnose émendée.

Famille **Donodontidae** Sigogneau-Russell, 1991a

Diagnose émendée : *Molaires supérieures* – Contrairement à ce qui est observé chez les Dryolestidae, les molaires supérieures des Donodontidae ne sont pas compressées mésio-distalement : elles sont presque aussi longues que larges, et même parfois plus longues que larges (*Donodon* sp., Donodontidae gen. et sp. indet. 2), ce qui est inédit chez les « Dryolestoidea ». Le paracingulum est bas. Le petit sillon cingulaire lingual du lobe parastylaire (*parastylar groove*) reçoit le protoconide pendant l'occlusion ; son développement ici correspond à un protoconide bien développé sur les molaires inférieures. La préparacrista est marquée et acérée. La postparacrista porte un métacône près de sa mi-longueur. La racine distale est significativement plus grosse que la racine mésiale. L'association de ces caractères est diagnostique des Donodontidae.

Molaires inférieures – Les molaires inférieures sont constituées d'un trigonide avec un protoconide haut et aigu, un métaconide et un paraconide plus bas. Le métaconide mesure plus de 40% de la hauteur du paraconide. Le paraconide est aligné longitudinalement avec le métaconide sur le flanc lingual de la dent, ou légèrement plus lingual que celui-ci, comme chez les Dryolestidae. Le talonide est circonscrit disto-lingualement et en forme de croissant. Il s'étend transversalement derrière le métaconide et est resserré dans le sens mésiodistal par rapport aux Zatheria. Le protoconide est relativement moins élevé et le paraconide plus grand que chez les Paurodontidae. Un cingulide mésial transverse forme un replat sous le trigonide, mais n'a pas de

fonction occlusale. La paracristide est transverse par rapport à l'axe longitudinal des molaires inférieures.

Ces résultats phylogénétiques restent préliminaires ; une étude phylogénétique plus complète et plus poussée sera menée ultérieurement pour tester les importantes hypothèses nouvelles qui ressortent de ce travail préliminaire.

ZATHERIA McKenna, 1975

Famille *incertae sedis*

Genre *ATLASODON* Sigogneau-Russell, 1991a

Atlasodon monbaroni Sigogneau-Russell, 1991a

Fig. 97

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH.

Distribution : Jurassique terminal – Crétacé basal (Purbeckien) de Ksar Metlili, Formation de Ksar Metlili, synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, Maroc.

Holotype : MCM 555 (=SA 27, Sigogneau-Russell, 1991a), prémolaire supérieure droite déciduale (**Fig. 97**).

Diagnose émendée (d'après Sigogneau-Russell, 1991a, Sigogneau-Russell & Ensom, 1998 et Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004) : Mammifère dont les prémolaires supérieures présentent des couronnes hautes et étroites. Elles diffèrent des Spalacotheriidae par leur forte dissymétrie et leur angle presque obtus (>80°) en vue occlusale. Elle se distingue aussi des Tinodontidae par la présence d'une cuspide bien développée dans la fraction distale de l'aire parastylaire (tubercule stylaire D ou cuspide stylaire distale), indépendante du métastyle, l'incorporation du métacône dans le mur distal du trigone dont il est mal détaché et la présence d'une seule grande surface cisaillante postvallum. Le paracône est peu recourbé, le bassin du trigone se limite à un bassin transversal. Le métastyle et le stylocône sont bien développés, mais il n'y a pas de parastyle. Il n'y a qu'une seule facette d'usure sur la face postérieure du trigone.

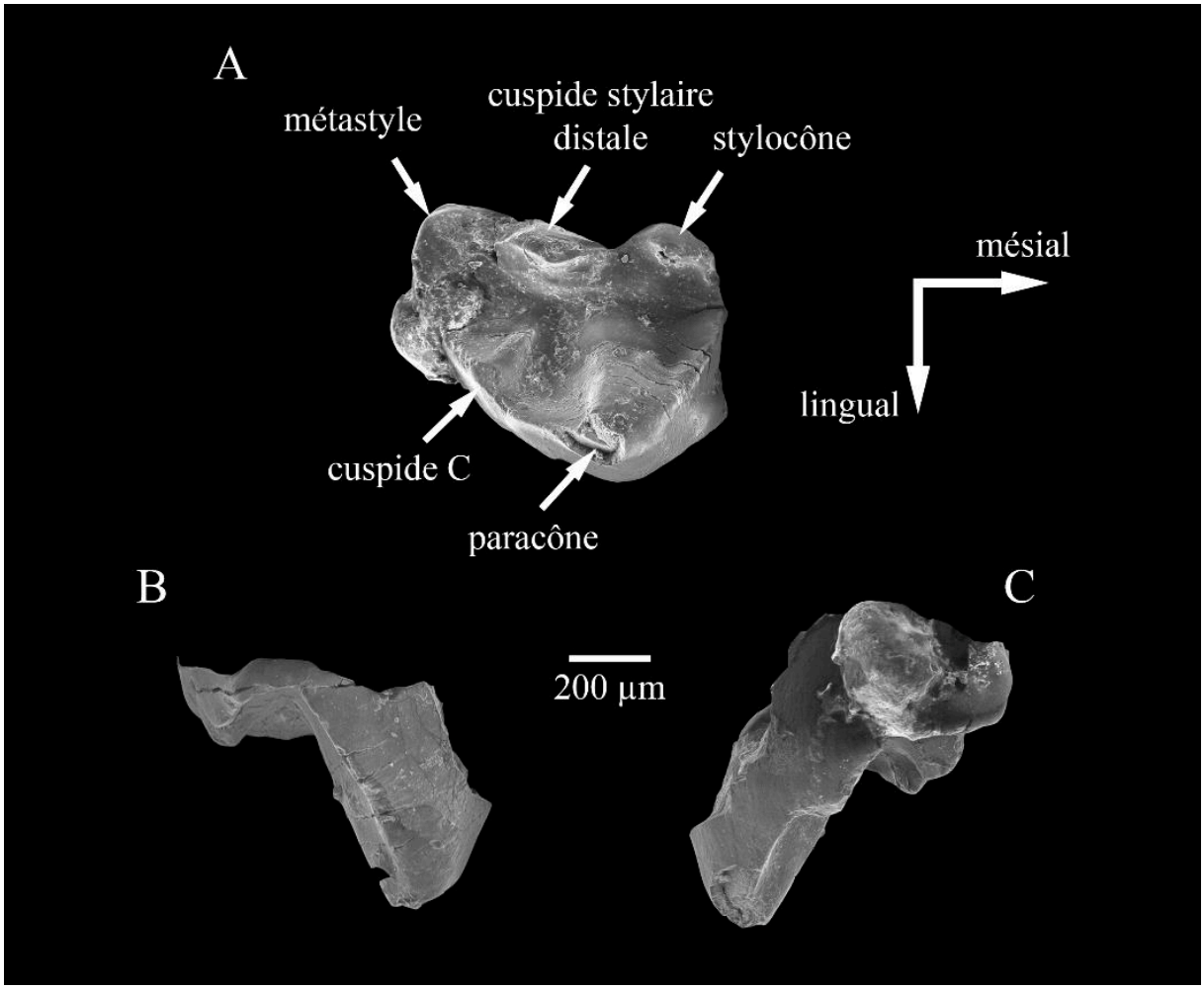


Figure 97. *Atlasodon monbaroni* Sigogneau-Russell, 1991a, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. **A – C.** MCM 555 (holotype), molaire supérieure droite, en vues occlusale (A), mésiale (B) et distale (C).

Description : Ce genre monotypique n'est connu que par une seule dent, MCM 555, signalée par Sigogneau-Russell (1991a) et brièvement redécrite ici (**Fig. 97**). Il s'agit d'une prémolaire supérieure droite déciduale mal préservée, dont la base linguale de la couronne est manquante. Elle se distingue de la prémolaire de *Thereuodon* par une angulation plus marquée, l'absence de crêtes dans le bassin du trigone et par la présence d'une côte verticale sur le paracône, qui n'atteint pas le bord labial. Le trigone se réduit à un bassin transversal étroit. La facette d'usure sur la face postérieure du trigone, sur la métacrista, s'étend jusqu'au paracône, ce qui implique un mouvement de mastication très transversal. La cuspide C de Sigogneau-Russell (1991a) pourrait correspondre à une ébauche de métacône.

Discussion : Le genre *Atlasodon* a initialement été placé parmi les « Symmetrodonta » (Sigogneau-Russell, 1991a ; Sigogneau-Russell & Ensom, 1998), un groupe que l'on sait

aujourd'hui paraphylétique. Il a donc été considéré par la suite comme un Mammalia *incertae sedis* (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004) ou un Trechnotheria *incertae sedis* (Lasseron *et al.*, 2020). Il faut cependant noter qu'Averianov (2002) a suggéré que cette dent puisse en fait être une prémolaire déciduale de Dryolestida ou de Zatheria indéterminé, et non une molaire de type « symmétrodonte », comme le pensait Sigogneau-Russell (1991a). Cela est cohérent avec l'hypothèse formulée par Sigogneau-Russell & Ensom (1998) d'une parenté avec *Thereuodon*, qu'ils considèrent comme un « Symmetrodonta » mais que Martin (1999, 2002) et Bonaparte (2002) placent parmi les Dryolestida ou les Zatheria. Nous suivons donc ici Averianov (2002) et considérons ce genre comme un Zatheria souche.

Deux dents de cette espèce, MCM 567 (= SA 29) et MCM 568 (= SA 100), dans les anciennes collections, sont encore inédites et feront l'objet d'une description ultérieure.

Genre *Microderson* Sigogneau-Russel, 1991a

Microderson laaroussii Sigogneau-Russell, 1991a

Fig. 98

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH.

Distribution : Jurassique terminal – Crétacé basal (Purbeckien) de Ksar Metlili, Formation de Ksar Metlili, synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, Maroc.

Holotype : MCM 556 (= SA 40, Sigogneau-Russell, 1991a), molaire supérieure droite (**Fig. 98**).

Diagnose émendée (d'après Sigogneau-Russell, 1991a, Sigogneau-Russell & Ensom, 1998 et Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004) : Mammifère dont les molaires supérieures sont courtes et présentent une angulation aiguë (70°) qui les rapproche des Spalacotheriidae, dont elles diffèrent cependant par leur forte dissymétrie. Elles sont également caractérisées par l'étroitesse du bassin du trigone, qui les différencie encore des Spalacotheriidae, l'interruption du cingulum labial au niveau de l'extoflexus lui-même très prononcé, et un paracône pincé, élevé et recourbé. Contrairement aux Spalacotheriidae, la postparacrista porte trois lobes : un métastyle, une cuspide C de grande taille et bien détachée, doublée d'un métacône vestigial. Les cuspides stylaires antérieures (parastyle et stylocône) sont aiguës et subégales. Il y a deux facettes d'usure

postvallum et une ride médiane. Le stylocône présente une projection labiale. Il subsiste un cingulum lingual vestigial. La couronne est supportée par trois racines.

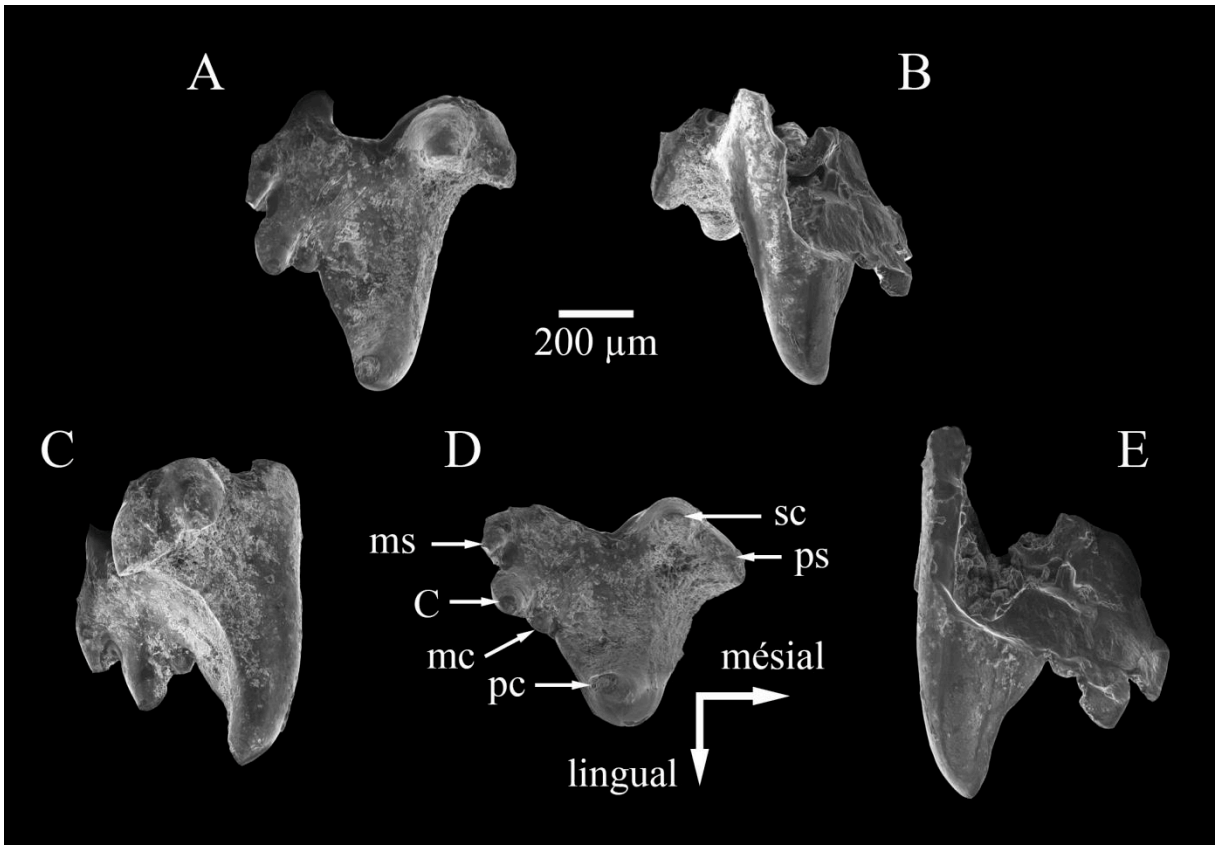


Figure 98. *Microderson laaroussii* Sigogneau-Russell, 1991a, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Jurassique terminal – Crétacé basal. **A – E.** MCM 556 (holotype), molaire supérieure droite, en vues labiale (A), linguale (B), mésiale (C), occlusale (D) et distale (E). C = cuspide C ; mc = métacône ; ms = métastyle ; pc = paracône ; ps = parastyle ; sc = stylocône.

Description : Ce genre monotypique n'est connu que par une seule dent, MCM 556, signalée par Sigogneau-Russell (1991a) et brièvement redécrite ici (**Fig. 98**). Il s'agit d'une molaire supérieure droite. À l'origine complète sauf pour une partie du cingulum labial et dont deux racines sur trois étaient préservées, elle a toutefois subi beaucoup de dommages depuis sa description initiale, et aujourd'hui il ne subsiste plus que la racine mésiale, et la partie linguale du paracône et du mur du trigone est en grande partie manquante. Le paracône est très élevé par rapport aux autres cuspides ; il est la seule cuspide à présenter un pincement apical sur son flanc interne (**Fig. 98C, E**) et la seule à être recourbée (**Fig. 98A, B**). Parmi les trois lobes de la postparacrista, la cuspide C'est le plus développé, plus grand que le métacône et le métastyle (**Fig. 98D**). Le parastyle et le stylocône sont subégaux, mais le parastyle est placé plus bas et tombe vers l'avant. Le pincement

du paracône, la netteté du métacône le développement du parastyle, qui fait saillie antérieurement, et la présence de trois racines et de deux facettes d'usure postérieures distinguent *Microderson* d'*Atlasodon*.

Discussion : Originellement considérée comme un Spalacotheriidae (Sigogneau-Russell, 1991a), cette espèce en a ensuite été exclue pour être considérée comme un « Symmetrodonta » *incertae sedis* par Sigogneau-Russell & Ensom (1998), du fait du bassin du trigone étroit, de la présence de trois lobes sur la postparacrista, de la présence de deux facettes d'usure postérieures, d'une ride médiane, d'une projection labiale du stylocône et de trois racines. Toutefois, pour Averianov (2002), la présence de trois racines et d'un métacône vestigial à la base de la cuspide C place cette espèce à part des « Symmetrodonta » et le rapproche plutôt des Peramura, qui sont de plus très diversifiés dans la faune d'Anoual (Sigogneau-Russell, 1999). *Microderson* serait ainsi un Zatheria souche, plus plésiomorphe par le développement de son métacône que *Nanolestes*, un Zatheria souche du Jurassique supérieur de Guimarota, au Portugal (Martin, 2002). C'est l'hypothèse que nous suivons ici.

Famille Thereuodontidae Sigogneau-Russell & Ensom, 1998

Genre *Thereuodon* Sigogneau-Russell & Ensom, 1998

Thereuodon dahmani Sigogneau-Russell, 1989

Fig. 99

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH.

Distribution : Jurassique terminal – Crétacé basal (Purbeckien) de Ksar Metlili, Formation de Ksar Metlili, synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, Maroc.

Holotype : MCM 560 (= SA 13, Sigogneau-Russell, 1989), prémolaire supérieure gauche (**Fig. 99**).

Diagnose (d'après Sigogneau-Russell & Ensom, 1998) : Espèce du genre *Thereuodon* qui se caractérise par des crêtes du paracône très aiguës sur les prémolaires supérieures, une dépression du cingulum labial en son milieu, un cingulum lingual très peu développé, la présence d'une cuspide stylaire distale, l'absence de facette d'usure A et la présence de deux racines.

Description : Ce genre monotypique n'est connu que par une seule dent, MCM 560, signalée par Sigogneau-Russell (1989) et brièvement redécrite ici (**Fig. 99**). Il s'agit d'une prémolaire supérieure gauche complète à l'exception d'une racine et d'une partie du mur antérieur. La couronne est haute (**Fig. 99A, B**), étroite transversalement et forme un angle obtus en vue occlusale (**Fig. 99C**). Elle présente un paracône relativement bas mais dominant par rapport aux autres cuspides, recourbé vers l'arrière et courbé labialement (**Fig. 99A, B**). La préparacrista est très pentue et se termine sur le parastyle (aujourd'hui brisé mais décrit originellement comme de très petite taille ; Sigogneau-Russell, 1989 ; **Fig. 99A**). La postparacrista est plus longue et moins pentue et porte deux cuspides larges et bas, à savoir le métacône et, plus labialement, la cuspide C (**Fig. 99A**). Elle rejoint le bord labial au niveau du métastyle, lequel est très réduit (**Fig. 99A**). La face labiale présente un haut cingulum, légèrement indenté en son centre et portant, de part et d'autre de cette encoche, un stylocône (mésialement à l'encoche) et une cuspide stylaire distale (distalement à l'encoche), qui évoque la cuspide stylaire médiane des Donodontidae (**Fig. 99A**). La cuspide stylaire distale est légèrement plus large et plus élevée que le stylocône. La description originale (Sigogneau-Russell, 1989) évoque un cingulum mésial, non observable aujourd'hui du fait des dommages subis par le spécimen depuis sa première description. Le cingulum lingual est quant à lui très peu marqué (**Fig. 99B**). Deux crêtes émanent du paracône et traversent le bassin du trigone jusqu'à rejoindre le cingulum labial, l'une, antérieure, au niveau du stylocône et l'autre, postérieure, juste en avant de la cuspide stylaire distale, évoquant dans le second cas la ride médiane des Donodontidae (**Fig. 99C**). Le bassin du trigone est ainsi divisé en trois parties : les parties postérieure et antérieure sont les plus profondes, mais la partie postérieure est plus grande que la partie antérieure. La partie médiane du bassin est étroite et peu profonde (**Fig. 99C**). La racine postérieure, seule racine préservée, est comprimée mésio-distalement. La racine antérieure semble avoir été d'un diamètre légèrement inférieur.

Discussion : Initialement identifiée comme un « Symmetrodonta » d'une famille indéterminée par Sigogneau-Russell (1989), cette espèce est ensuite placée dans une nouvelle famille, les Thereuodontidae, toujours incluse dans les « Symmetrodonta », après la découverte d'une seconde espèce du genre *Thereuodon, T. taraktes*, dans le Crétacé inférieur du Purbeck Group en Angleterre (Sigogneau-Russell & Ensom, 1998). Cependant, la découverte de prémolaires supérieures déciduales d'un Zatheria souche, *Nanolestes drescherae*, dans le Jurassique supérieur de Guimarota (Portugal ; Martin, 1999, 2002), a conduit à une réinterprétation de la dent MCM 560. Elle montre ainsi d'importantes similitudes avec les $DP^{?3-5}$ de *N. drescherae*, notamment l'angle obtus du trigone, un paracône relativement bas et recourbé, et un bassin du trigone

subdivisé par une crête reliant le paracône au stylocône. Ces caractéristiques sont distinctives des prémolaires déciduales supérieures d'Holotheria (clade qui inclut le dernier ancêtre commun à *Kuehneotherium* et aux Theria et tous ses descendants ; Hopson, 1994 ; Wible *et al.*, 1995). Les dents de *T. taraktes*, si elles diffèrent légèrement de celles de *T. dahmani*, montre les mêmes caractéristiques, notamment la ride médiane et l'étroitesse labiolinguale de la couronne. Martin (2002) réinterprète donc la dent MCM 560 comme une prémolaire postérieure supérieure déciduale ($DP^{?3-5}$) d'Holotheria, probablement de Zatheria. Bonaparte (1990) et Sigogneau-Russell & Ensom (1998) avaient observé une ressemblance générale entre la dent de *T. dahmani* et les dents jugales supérieures de *Barberenia*, dans le Crétacé supérieur d'Argentine ; or, ces dents ont été réinterprétées par Martin (1999) comme des prémolaires supérieures déciduale, appartenant possiblement au « Dryolestoidea » *Brandonia*, une interprétation suivie ensuite par Bonaparte (2002). Nous suivons ici l'opinion de Martin (2002) et considérons *T. dahmani* comme un Zatheria souche.

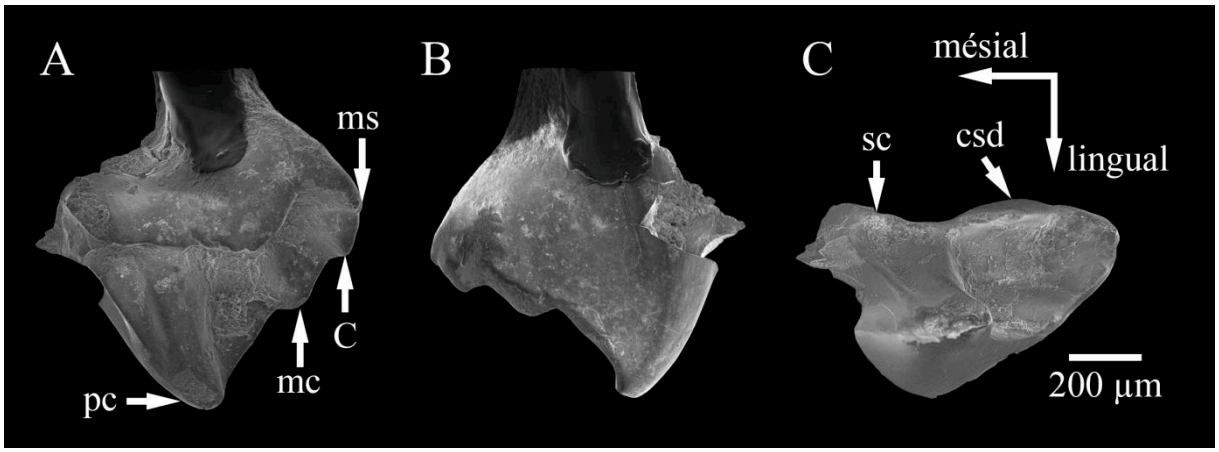


Figure 99. *Thereuodon dahmani* Sigogneau-Russell, 1989, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. **A – C.** MCM 560 (holotype), prémolaire supérieure gauche, en vues labiale (A), linguale (B) et occlusale (C). C=cuspide C ; csd = cuspide stylaire distale ; mc = métacône ; ms = métastyle ; pc = paracône ; sc = stylocône.

Famille *incertae sedis*

Genre *Minimus* Sigogneau-Russell, 1999

Minimus richardfoxi Sigogneau-Russell, 1999

Fig. 100

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH.

Distribution : Jurassique terminal – Crétacé basal (Purbeckien) de Ksar Metlili, Formation de Ksar Metlili, synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, Maroc.

Holotype : MCM 561 (= SA 122, Sigogneau-Russell, 1999), molaire inférieure gauche (**Fig. 100**).

Matériel rapporté : MCM 562 (= SA 10), molaire inférieure droite, MCM 563 (= SA 64), molaire inférieure gauche.

Diagnose (d'après Sigogneau-Russell, 1999 et Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004) : Très petit mammifère caractérisé par des molaires inférieures possédant un cuspule antérolingual e bien développé, prolongé par un cingulum antérolingual. Le trigonide est très étroit labiolingualement. Le cuspule antéro-labial peut se prolonger en un cingulum. La facette d'usure A est présente. La face postérieure du métaconide est creusée en un sillon. Une métacristide distale est individualisée. Le talonide s'étend peu distalement ; il ne porte qu'une seule cuspide et esquisse un bassin incliné lingualement. Il se distingue de *Peramus* et de *Palaeoxonodon* par la présence d'un cuspule antéro-labial, par son trigonide plus resserré, la persistance de son cingulum lingual, la présence d'un cingulum labial, son talonide moins développé et par la séparation plus nette des deux facettes d'usure postérieures du trigonide. Il se distingue aussi de *Palaeoxonodon* par la persistance du cuspule antérolingual. Il diffère d'*Arguimus* par l'étroitesse du trigonide et la présence du cuspule antérolingual et du cingulum labial, ainsi que par ses para- et métaconide relativement plus développés. L'inégalité des racines est plus importante que chez *Peramus*, *Palaeoxonodon* et *Arguimus*. Il ressemble à *Magnimus* par la présence du cuspule antéro-labial, mais en diffère par son trigonide relativement plus large labiolingualement et par son talonide plus petit.

Description : L'ensemble du matériel ayant déjà été décrit par Sigogneau-Russell (1999), nous nous limitons ici à redécrire brièvement l'holotype MCM 561 que nous figurons. Il s'agit d'une molaire inférieure gauche de petite taille (**Fig. 100**) présentant un trigonide très resserré labiolingualement et un protoconide légèrement incliné vers l'arrière, nettement convexe labialement et faiblement concave lingualement. Le métaconide est légèrement moins grand que le paraconide ; il est placé plus bas et plus lingualement. Le paraconide est, lui, légèrement incliné antérieurement et souligné par un cingulum lingual formant mésialement un cuspule antérolingual. Un cuspule plus petit et labial est également observable, prolongé par un cingulum

labial. La talonide est court mésio-distalement et porte un hypoconide relié au métacône par une métacristide distale nette. Une entocristide est visible lingualement à l'hypoconide. Une facette d'usure transversale est visible sur la base postérieure du protoconide, et une autre moins nette sur la face antérieure de l'hypoconulide. Le métaconide est creusé par un net sillon. Le talonide porte également une facette d'usure sur sa face distale.

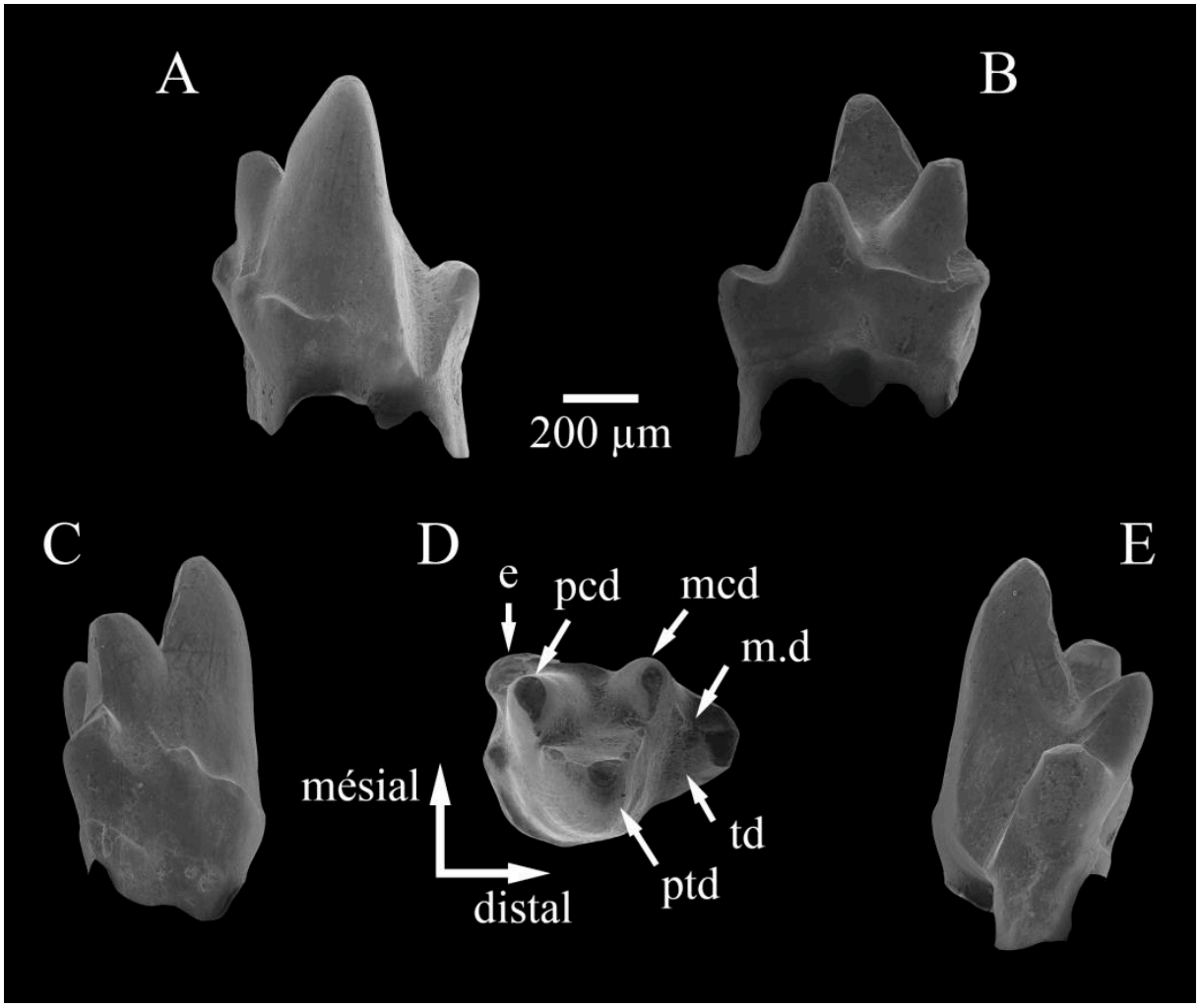


Figure 100. *Minimus richardofxi* Sigogneau-Russell, 1999, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. **A – E.** MCM 561 (holotype), molaire inférieure gauche, en vues labiale (A), linguale (B), mésiale (C), occlusale (D) et distale (E). e = cuspule antérolingual e ; mcd = métaconide ; m.d = métacristide distale ; pcd = paraconide ; ptd = protoconide ; td = talonide.

Discussion : Même si les dents de *Minimus* présentent une morphologie générale proche de celle des dents des Peramura (sillon d'usure sur le métacône, métacristide distale, ébauche de bassin du talonide), le genre a été placé dans une famille indéterminée de Zatheria, hors des Peramura, par Sigogneau-Russell (1999), du fait de la morphologie du trigonide (cuspides aiguës et resserrées,

grand développement du cuspule antérolingual, présence d'un cingulum antérolingual). Cette position de *Minimus* parmi les Zatheria mais en dehors des Peramura est également donnée par Davis (2012), qui indique que la présence d'une seule cuspide sur le talonide rend peu probable l'existence d'une facette d'usure 4 sur les molaires supérieures. Or, selon lui, les Peramura sont restreints aux taxons possédant une facette d'usure 4 ou la morphologie requise pour la produire (c'est-à-dire un métacône positionné lingualement ou un hypoconulide différencié ; Davis, 2012). Il semble donc qu'il faille considérer *Minimus* comme un Zatheria souche.

Sigogneau-Russell (1999) a également décrit une prémolaire inférieure, MCM 564 (= SA 11), identifiée comme Zatheria gen. et sp. indet., peut-être distinct de *Minimus richardfoxi* mais sans certitude. Cette dent n'est pas redécrite ici.

Famille *incertae sedis*

Genre *Afriquiamus* Sigogneau-Russell, 1999

Afriquiamus nessovi Sigogneau-Russell, 1999

Fig. 101

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH.

Distribution : Jurassique terminal – Crétacé basal (Purbeckien) de Ksar Metlili, Formation de Ksar Metlili, synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, Maroc.

Holotype : MCM 565 (= SA 84, Sigogneau-Russell, 1999), molaire supérieure gauche (**Fig. 101**).

Diagnose (d'après Sigogneau-Russell, 1999 et Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004) : Mammifère dont les molaires supérieures se caractérisent par un paracône bas, une paracrista peu marquée, un stylocône labial dédoublé, et une région parastylaire non étendue en un lobe antérieur. Ces molaires supérieures diffèrent de celles de *Peramus* et de *Magnimus* par les proportions relatives du paracône et par l'absence d'une troisième racine. Elles diffèrent aussi des molaires supérieures de *Peramus* par l'absence de cingulum lingual et un plus grand développement du stylocône. Elles se distinguent des molaires supérieures de *Magnimus* par la présence d'un ectoflexus et une région parastylaire moins développée. Ce dernier caractère les distingue aussi des molaires supérieures d'*Abelodon*, dont elles diffèrent aussi par un métacône plus lingual.

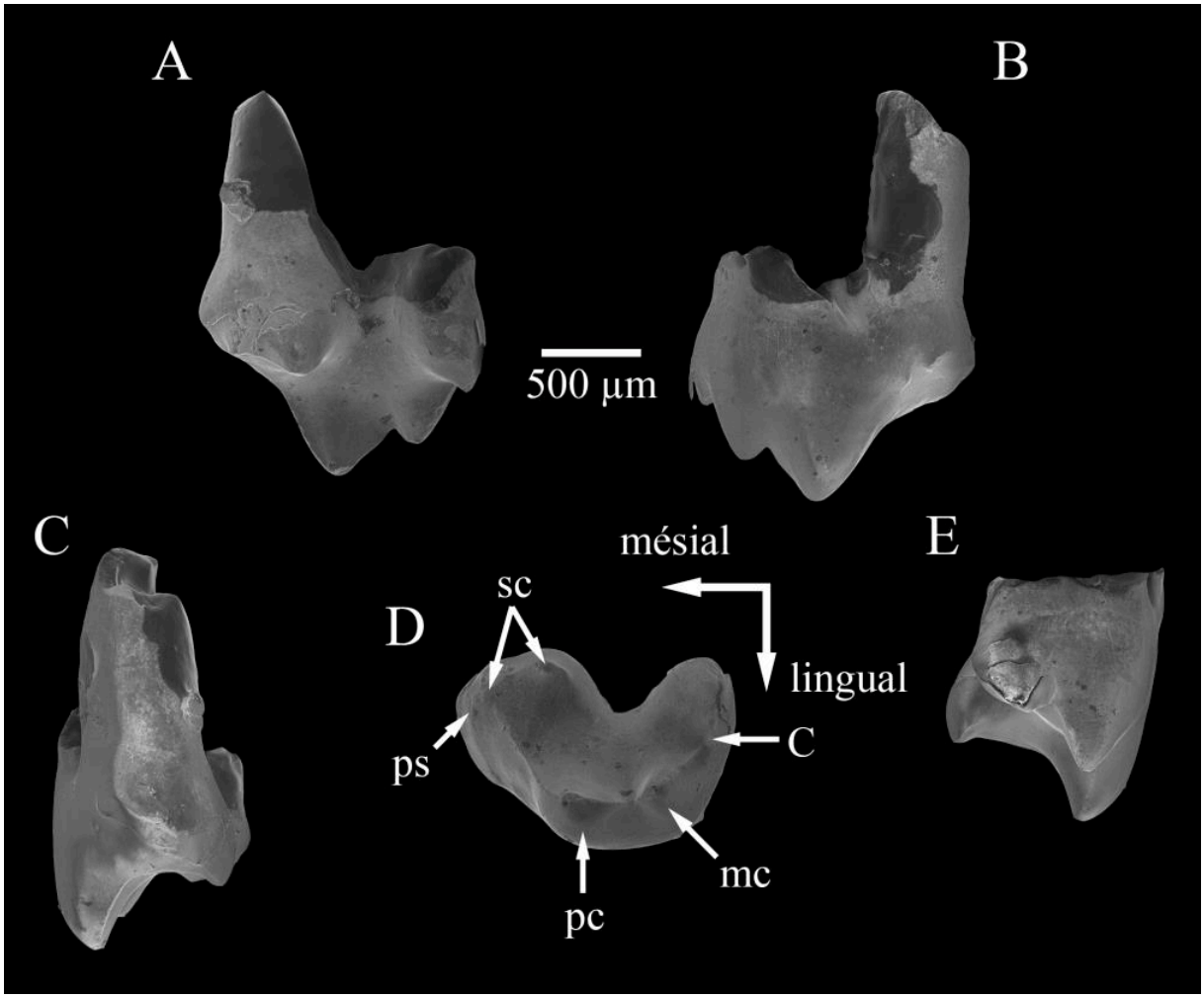


Figure 101. *Afriquiamus nessovi* Sigogneau-Russell, 1999, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. **A – E.** MCM 565 (holotype), molaire supérieure gauche, en vues labiale (A), linguale (B), mésiale (C), occlusale (D) et distale (E). C = cuspide C ; mc = métacône ; pc = paracône ; ps = parastyle ; sc = stylocône (ici dédoublé). En vue distale (E), la racine antérieure préservée est cachée par l'aiguille sur laquelle est monté le spécimen.

Description : Cette espèce n'est connue que par une seule dent, brièvement redécrite ici. Il s'agit d'une molaire supérieure gauche dont les racines sont brisées (**Fig. 101**). Celle-ci porte un profond ectoflexus et est relativement étendue mésio-distalement (**Fig. 101D**). Le paracône est bas et ne fait pas saillie lingualement, il se situe dans le même plan lingual que le métacône (**Fig. 101D**). La cuspide C est haute, orientée verticalement et bien détachée du métacône (**Fig. 101A**). Le métastyle est très réduit et difficilement discernable. La préparacrista rejoint le petit tubercule antérieur d'un stylocône dédoublé, qui comprend d'autre part un tubercule plus gros et plus labial (**Fig. 101D**). Une facette d'usure est visible sur la face antérieure du petit tubercule du stylocône. Il existe également une étroite facette d'usure sur la face antérieure du paracône (facette 4). La racine postérieure est brisée, mais sa base indique qu'elle était large, comprimée mésio-

distalement et disposée transversalement. La racine antérieure, dont une plus grande partie est préservée, est plus étroite, moins comprimée et disposée plus obliquement (**Fig. 101A–C**).

Discussion : Lors de son identification, ce spécimen a été considéré comme un Cladotheria d'affinité indéterminée (Sigogneau-Russell, 1999), bien que présentant des caractéristiques proches des péramuridés. C'est Davis (2012) qui rattache provisoirement le genre aux ?Peramuridae, car si une facette d'usure 4 est présente sur les molaires supérieures, le métacône n'est pas placé aussi lingualement que chez les autres Peramuridae. Or, ce sont ces deux caractères qui permettent de distinguer les Peramuridae selon lui (Davis, 2012), c'est pourquoi cette attribution doit être considérée avec attention.

Sigogneau-Russell (1999) a aussi décrit une molaire supérieure (ou peut-être une prémolaire ?), MCM 569 (= SA 59). Cette dent, restée indéterminée, n'est pas redécrite ici, mais semble proche d'*Afriquiamus*.

Famille *incertae sedis*

Genre *Peramus* Owen, 1871

Peramus sp.

Fig. 102

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH.

Matériel rapporté : MCM 566 (= SA 37, Sigogneau-Russell, 1999), prémolaire supérieure (P5) (**Fig. 102**).

Description : Déjà signalé par Sigogneau-Russell (1999), ce spécimen (**Fig. 102**) correspond à une prémolaire supérieure de très petite taille, dont la région parastylaire est brisée ainsi que le stylocône. Le trigone est étroit transversalement et l'ectoflexus peu profond. Le paracône est bas. Situé sur le même plan lingual que le très petit métacône, il ne fait pas saillie lingualement (**Fig. 102**). La couronne porte sur sa face linguale un petit cuspule entre le métacône et le paracône, et un autre cuspule plus réduit encore à la base antérieure du paracône. Le cuspule C est bien détaché du métacône (**Fig. 102**). Le métastyle est prolongé labialement par un autre cuspule. La région parastylaire, bien que manquante, semble avoir été bifide. La racine postérieure est

conservée et disposée transversalement ; elle porte un sillon sur toute la longueur de sa face interne. Une facette d'usure est visible sur la face postérieure du paracône.

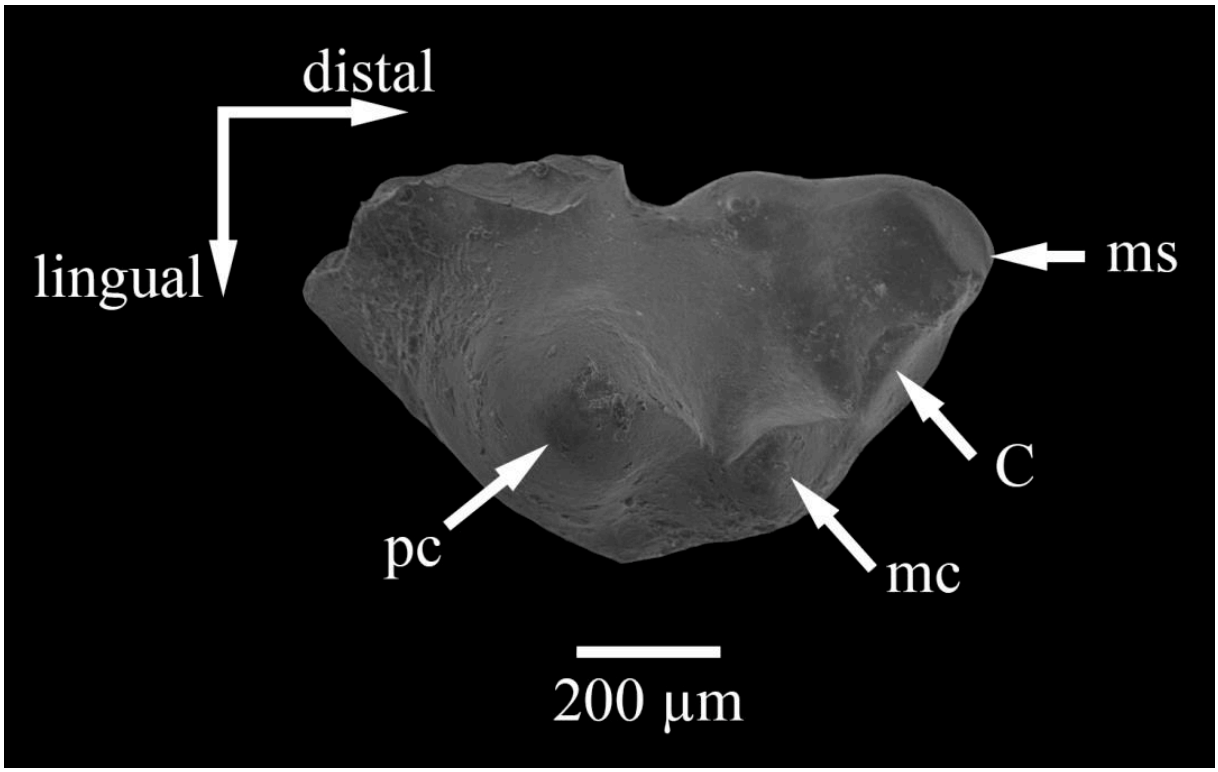


Figure 102. *Peramus* sp., Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. MCM 566, prémolaire supérieure (P5), en vue occlusale. C = cuspide C ; mc = métacône ; ms= métastyle ; pc = paracône.

Discussion : Du fait de la faible profondeur de l'ectoflexus, de sa taille, des proportions respectives du paracône et du métacône et la faiblesse de la préparacrista, Sigogneau-Russell (1999) a rapporté ce spécimen au genre *Peramus*, en nomenclature ouverte du fait de la préservation incomplète de la dent. Une autre dent (MCM 596 [= SA 59]) décrite par Sigogneau-Russell (1999), mais laissée en nomenclature ouverte (Cladotheria gen. et sp. indet.) pourrait appartenir à un Peramuridae (Davis, 2012), peut-être du genre *Peramus*.

Amphitheriida Owen, 1846

Amphitheriidae Owen, 1846

Genre indéterminé

Amphiteriidae gen. et sp. indet.

Figs. 103, 104

Provenance : Guelb el Ahmar, locus GEA2, GEA7.

Matériel : 2 ?molaires inférieures gauches (GEA7-1, GEA7-2 ; **Fig. 103**) ; 2 fragments de dentaires droits (GEA2-1, GEA2-32 ; **Fig. 104**).

Description : En plus des restes de mammifères déjà décrits par Haddoumi *et al*. (2016) (deux fragments de dentaire attribués à un Amphitheriidae indéterminé et un fragment de dent attribué à un Dryolestida [voir plus haut]), deux nouvelles dents mammaliennes ont été découvertes lors du tri du matériel provenant des nouveaux locus de GEA échantillonnés en 2015. L'une, GEA7-1, (**Fig. 103A**) consiste en une couronne complète ainsi qu'une petite partie des racines. L'autre, GEA7-2 (**Fig. 103B**), est plus complètement préservée : la couronne ainsi que la racine antérieure sont complètes, ainsi qu'une partie de la racine postérieure. Son état de conservation est toutefois assez mauvais : son paraconide est très usé, son métaconide et son talonide sont en partie brisés et elle présente de nombreuses fractures. Ces deux dents sont très aplaties labiolingualement, le paraconide et le métaconide étant placés à peine plus lingualement que le protoconide (**Fig. 103A3, B3**). Le paraconide et le métaconide sont bien séparés. Le protoconide est haut (environ deux fois la hauteur des cuspides linguales), aplati lingualement et large dans le sens antéro-postérieur (**Fig. 103A1, A2, B1, B2**). Le paraconide et le métaconide semblent avoir été sensiblement de même hauteur, bien que le métaconide soit brisé chez GEA7-2 et que le paraconide soit très usé chez les deux spécimens. Les crêtes du protoconide sont nettes. Le spécimen GEA7-1 présente un petit cuspule antéro-labial à la base de la face labiale du paraconide (**Fig. 103A1**) ; ce cuspule était vraisemblablement également présent chez GEA7-2. Le talonide est court dans le sens antéro-postérieur, mais relativement large et étendu labiolingualement et mésiodistalement (**Fig. 103A3, B3**), plus large en tout cas que chez les « Dryolestoidea » (à l'exception du Donodontidae gen. et sp. indet. 2). Il porte une unique cuspide, l'hypoconide, qui se place distalement dans l'axe du protoconide (**Fig. 103A3, A5, B3, B5**). L'entocristide apparaît anguleuse en vues occlusale et linguale, avec un petit cône disto-

lingual (hypoconulide naissant ? ; **Fig. 103A2, A3, B2, B3**). La base du paraconide du spécimen GEA7-1 présente, en face linguale, un aspect anguleux, avec un petit cône antérieur relié à l'apex du paraconide par une faible crête verticale et relié par une autre faible crête, horizontale celle-ci, à une minuscule cuspule distale (**Fig. 103A2**). La couronne est supportée par deux racines disposées de façon légèrement oblique par rapport à l'axe vertical. Elles sont légèrement comprimées labiolingualement et la racine antérieure semble très légèrement plus large que la racine postérieure (**Fig. 103A1, A2, A4, A5, B1, B2, B4, B5**). Si les deux racines sont parallèles chez le spécimen GEA7-2, elles semblent avoir été divergentes chez le spécimen GEA7-1 (dent de lait, déformation ?). Une facette d'usure est visible sur la face labiale du paraconide et du métaconide chez GEA7-1, ainsi que sur la face linguale de l'hypoconide. Le mauvais état de préservation de GEA7-2 rend difficile l'identification des facettes d'usure.

Les deux fragments de dentaires d'Amphitheriidae gen. et sp. indet. découverts dans le locus GEA2 ont été décrits en détail par Haddoumi *et al*. (2016) sont refigurés ici (**Fig. 104**), mais ne sont pas redécrits.

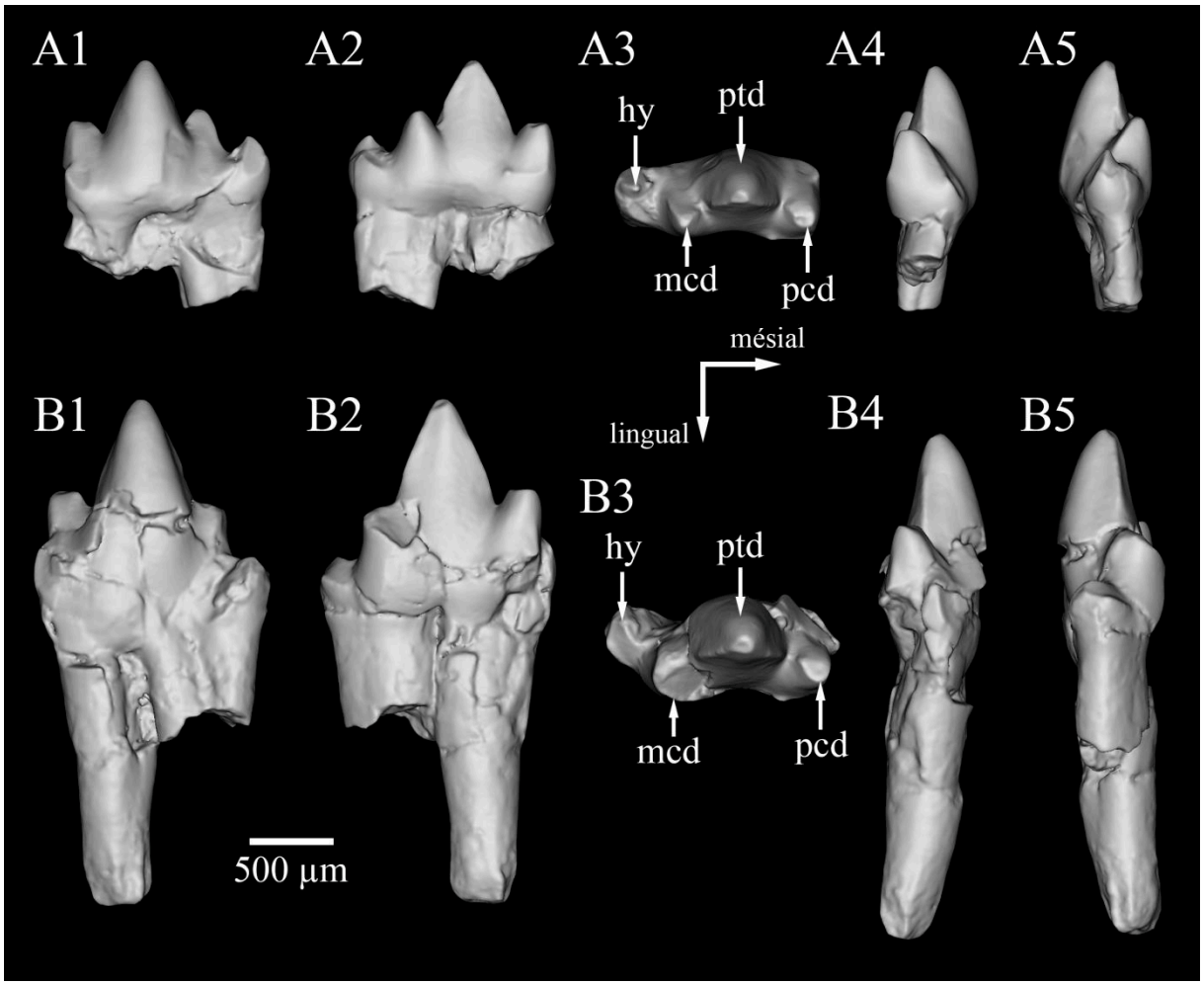


Figure 103. Amphitheriidae gen. et sp. indet., Guelb el Ahmar (Oriental, Maroc), Bathonien. **A.** GEA7-1, ?Molaire inférieure gauche. **B.** GEA7-2, molaire inférieure gauche. Vues labiale (1), linguale (2), occlusale (3), mésiale (4) et distale (5). Reconstructions 3D. hy = hypoconulide ; mcd = métaconide ; pcd = paraconide ; ptd = protoconide. Modélisations 3D à partir de données CT-scan.

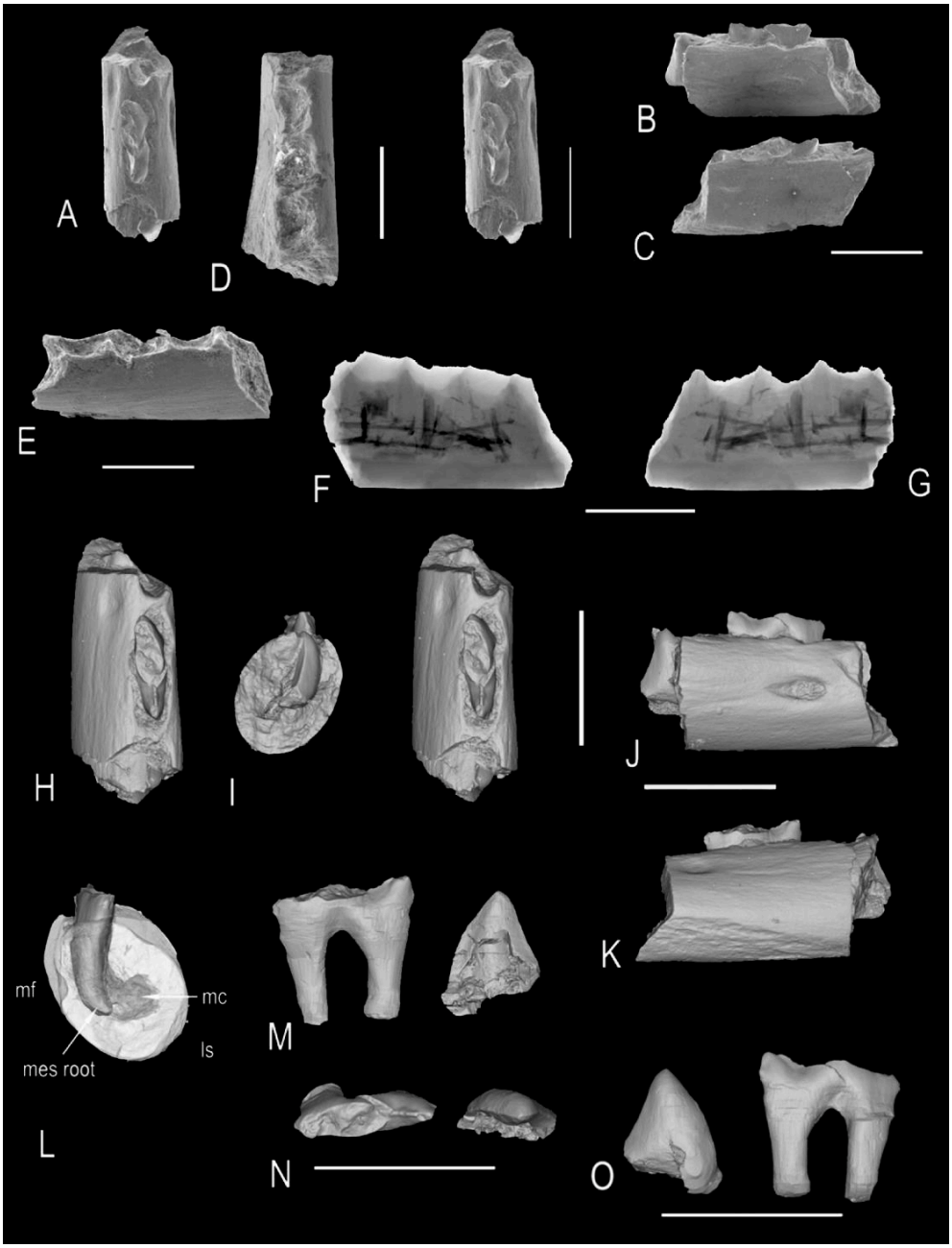


Figure 104. Amphitheriidae gen. et sp. indet., Guelb el Ahmar (Oriental, Maroc), Bathonien. **A – C.** GEA2-1, fragment de dentaire droit de juvénile avec une prémolaire complètement sortie (P_2 ou P_3 ?) et une prémolaireplus postérieure encore dans sa loge (P_3 ou P_4 ?) ; vues MEB occlusale stéréographique (A), labiale (B) et lingual(C). **D – G.** GEA2-32, fragment de dentaire droit avec 3 alvéoles (les dents sont cassées, mais une partie d'une racine est préservée) ; vues MEB occlusale (D) et labiale (E) ; radiographies à rayons X en vues labiale (F) et linguale(G). **H – L.** GEA2-1, modèles 3D à partir de données CT-scan du dentaire droit en vues occlusale (stéréographique ; H), distale (I), labiale (J), linguale (K) et mésiale (L). **M – O.** GEA2-1, modèles 3D à partir de données CT-scan des prémolaires antérieures P_2 ou P_3 ? et P_3 ou P_4 ? en vues linguale (M), occlusale (N) et labiale (O). ls = face linguale enflée ; mc = canal mandibulaire ; mes = mésial ; mf = foramen mentonnier. D'après Haddoumi *et al.*, 2016.

Discussion : Il y a deux hypothèses quant à la position phylogénétique des Amphiteriida : ils sont soit rapprochés des Dryolestidae et placés parmi les « Dryolestoidea », soit rapprochés des Zatheria et considérés comme des Zatheria souches (Lopatin & Averianov, 2007). Les résultats de nos analyse phylogénétiques (voir plus haut ; **Figs. 89–96**) et l'usage courant dans les publications récentes (Close *et al.*, 2016 ; Panciroli *et al.*, 2018) soutiennent cette seconde hypothèse, que nous suivons donc ici.

Les deux dents de GEA7 sont très similaires et appartiennent vraisemblablement à une même espèce, et pourraient même représenter un même individu, les deux dents appartenant selon toute vraisemblance à la même rangée dentaire. Une combinaison de caractères permet de les identifier comme des dents d'Amphitheriidae (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004 ; Lopatin & Averianov, 2007 ; Davis, 2011) : le talonide est plus grand que chez les « Dryolestoidea » (à l'exception du Donodontidae gen. et sp. indet. 2 décrit plus haut, dont le talonide est sensiblement de même longueur, mais plus large labiolingualement) ; le paraconide est orienté verticalement, alors qu'il est légèrement incliné vers l'avant chez les Dryolestidae ou très bas chez les Paurodontidae ; l'hypoconide est en position labiale et dans le même plan labial que le protoconide, quand il est en position médiane chez les Paurodontidae et linguale chez les Dryolestidae ; enfin, la racine postérieure est légèrement plus mince que la racine antérieure. Leur morphologie générale se rapproche de celle des dents d'*Amphitherium* (Butler & Clemens, 2001 ; Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004), d'*Amphibetulimus* (Lopatin & Averianov, 2007) et de *Palaeoxonodon* (Sigogneau-Russell, 2003b ; Close *et al.*, 2016 ; Panciroli *et al.*, 2018, 2020). Cependant, le protoconide est droit chez les spécimens de GEA7, et non recourbé comme c'est le cas chez ces genres. De plus, l'angle formé par les trois cuspides du trigonide est plus obtus, presque plat, chez les spécimens de GEA7. Il pourrait ainsi s'agir de molaires antérieures. L'état de préservation et l'incomplétude de ces deux spécimens rendent difficile et prématurée leur attribution à un genre en particulier ; c'est pourquoi ces dents sont pour l'instant identifiées comme Amphitheriidae gen. et sp. indet. Une étude plus complète sera menée ultérieurement pour tenter de préciser leur attribution.

Les spécimens de GEA2 ont également été identifiés comme Amphitheriidae gen. et sp. indet. et ont été considérés comme appartenant probablement à la même espèce (Haddoumi *et al.*, 2016). L'écartement des racines observé sur la prémolaire la plus antérieure de GEA2-1 distingue ce spécimen des deux dents de GEA7, chez qui les racines sont plus serrées, en particulier chez GEA7-2 : les spécimens de GEA2 et ceux de GEA7 pourraient donc représenter deux espèces différentes, mais on ne peut pas exclure l'hypothèse que cette distinction soit uniquement d'ordre ontogénétique et/ou due à une différence de position dans la rangée dentaire. L'hypothèse la plus

économique, et la plus probable, reste qu'ils appartiennent tous les quatre à une même espèce. Quoi qu'il en soit, Haddoumi *et al* (2016) ont conclu de leurs observations que les spécimens de GEA2 représentent probablement une nouvelle espèce d'Amphitheriidae proche d'*Amphitherium*, hypothèse qui reste encore à tester à ce jour.

Les spécimens de GEA2, auxquels viennent maintenant s'ajouter les deux dents de GEA7, sont les premiers et seuls Amphitheriidae découverts dans le Gondwana à ce jour (Haddoumi *et al.*, 2016). Avec les Amphitheriidae du Jurassique moyen de Grande-Bretagne (*Amphitherium*, *Palaeoxonodon* ; Butler & Clemens, 2001 ; Sigogneau-Russell, 2003b ; Close *et al.*, 2016 ; Panciroli *et al.*, 2018, 2020), de Russie (*Amphibetulimus ;* Lopatin & Averianov, 2007) et du Kirghizistan (Averianov, Martin *et al.*, 2005), les spécimens de GEA sont ainsi parmi les plus anciens Zatheria souches connus. Ils démontrent que les représentants précoces des lignées mammaliennes des Theria et de leurs groupes-souches prétribosphéniques étaient également présents dans le Gondwana, et non seulement en Laurasie, et appuient l'importance des Zatheria africains dans les questions relatives à l'origine des Theria.

Boreosphenida Luo, Cifelli & Kielan-Jaworowska, 2001

Famille *incertae sedis*

Genre *Hypomylos* Sigogneau-Russell, 1992

Espèce-type : *Hypomylos phelizoni* Sigogneau-Russell, 1992

Espèce rapportée : *Hypomylos micros* Sigogneau-Russell, 1995a

Diagnose (d'après Sigogneau-Russell, 1995a et Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004) : Mammifères tribosphéniques dont les molaires inférieures sont caractérisées par un haut protoconide aplati lingualement, une forte réduction du paraconide, un métaconide aplati et fortement incliné lingualement, un talonide long et très étroit, incliné lingualement et sans entoconide, et par la persistance d'une métacristide. Les bases du paraconide et du métaconide sont bien séparées, tout comme celles de l'hypoconide et de l'hypoconulide.

Remarque : Trois dents ont été décrites et identifiées par Sigogneau-Russell (1995a) comme ?*Hypomylos* sp. Ces dents ne sont pas redécrites ci-dessous.

Hypomylos phelizoni Sigogneau-Russell, 1992

Fig. 105A, B

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH, KM-B'.

Distribution : Jurassique terminal – Crétacé basal (Purbeckien) de Ksar Metlili, Formation de Ksar Metlili, synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, Maroc.

Holotype : MCM 549 (= SA 54, Sigogneau-Russell, 1992), molaire inférieure droite (**Fig. 105A**).

Matériel rapporté : KM-B'-4, molaire inférieure gauche (**Fig. 105B**), KM-B'-10, molaire inférieure droite.

Diagnose (d'après Sigogneau-Russell, 1995a) : Espèce d'*Hypomylos* qui se distingue d'*H. micros* par sa plus grande taille, son hypoconide plus haut et son bassin du talonide fortement incliné lingualement.

Description : Le spécimen type, MCM 549, est figuré de nouveau ici (**Fig. 105A**) : il a déjà été décrit par Sigogneau-Russell (1992). Le nouveau matériel issu des dernières récoltes de KM a livré une nouvelle dent, KM-B'-4 (**Fig. 105B**), pouvant être attribuée sans doute possible à cette espèce. Cette molaire inférieure gauche complète, dont les deux racines sont préservées, présente en effet toutes les caractéristiques du genre *Hypomylos* : le protoconide est haut et aplati lingualement (**Fig. 105B3**), le paraconide est très fortement réduit (**Fig. 105B1, B3**), le métaconide est aplati lingualement et fortement incliné (**Fig. 105B2, B3**), le talonide est long et très étroit (**Fig. 105B2**), incliné lingualement et sans entoconide (**Fig. 105B3**), et elle possède une métacristide. Les bases du paraconide et du métaconide sont bien séparées, tout comme celles de l'hypoconide et de l'hypoconulide (**Fig. 105B2, B3**). La largeur de son protoconide et de son métaconide, son hypoconide haut et la forte inclinaison linguale de son bassin du talonide la distinguent d'*H. micros* et l'identifient comme une molaire d'*H. phelizoni*. Le protoconide porte labialement à sa base une petite cuspide e (**Fig. 105B1**). L'entocristide est basse et peu marquée ; elle ne présente apparemment pas d'entoconide, mais porte toutefois une petite bosse lingualement (**Fig. 105B2, B3**). L'hypoconide est large et s'étend dans l'axe antéropostérieur. Les deux racines sont alignées dans un même plan antéro-postérieur : elles sont de section subcirculaire juste en dessous de la couronne, mais s'aplatissent légèrement distalement dans le sens labiolingual. La racine postérieure est plus large que la racine antérieure. Une facette d'usure

1 est visible dans l'hypoflexide, ainsi qu'une facette 5 sur le talonide, proche de la base de la métacristide, et une facette 5' au niveau du bassin du talonide.

Un autre spécimen, KM-B'-10 (non figuré), correspond à une molaire inférieure droite, plus abîmée, dont l'hypoconulide et l'apex du protoconide sont très abrasés et dont les racines sont en grande partie manquantes. Son long protoconide aplati lingualement, son paraconide très réduit, son métaconide fortement incliné lingualement et son bassin du talonide lui aussi très incliné lingualement l'identifient sans doute possible comme une molaire inférieure du genre *Hypomylos*. Bien qu'environ une fois et demie plus petite que l'holotype d'*H. phelizoni*, elle reste bien plus grande que l'holotype d'*H. micros*, mais se rapproche en taille du spécimen KM-B'-9, attribué à *H. micros* (voir ci-dessous). Cependant, son protoconide n'est pas étroit comme l'est celui d'*H. micros*, mais est similaire à celui d'*H. phelizoni*, de même que son métaconide. Son bassin du talonide est également plus incliné lingualement que celui d'*H. micros*. Nous attribuons donc cette nouvelle dent à *H. phelizoni*. Comme pour la dent précédente, une facette d'usure 1 est visible au niveau de l'hypoflexide. Les facettes du talonide sont moins discernables du fait de l'état de préservation de la dent.

Discussion : Cette espèce n'étant connue que par des dents inférieures, une éventuelle attribution au genre *Tribotherium*, pour lequel la seule molaire inférieure connue (en dehors d'un talonide isolé) fait l'objet d'une attribution en nomenclature ouverte par Sigogneau-Russell (1995a) (voir ci-dessous) a été envisagée. La faible hauteur du paraconide et la faible angulation antérieure du protoconide suggèrent une molaire supérieure avec une métacrista courte, et l'absence d'angulation de l'hypoconide indique une absence d'angulation entre le paracône et le métacône, des caractères observés sur les molaires supérieures de *Tribotherium*. Toutefois, la longue *cristida obliqua* d'*H. phelizoni* implique grand lobe parastylaire avec une longue préparacrista, que l'on n'observe pas chez *Tribotherium*. Celui-ci présente de plus une facette d'usure 6 sur le protocône, ce qui implique la présence d'un entoconide sur la molaire inférieure, lequel est absent sur les molaires inférieures d'*H. phelizoni*. Enfin, le bassin du talonide étroit d'*H. phelizoni* suggère que la molaire supérieure correspondante présentait un protocône étroit et court, et non étendu labiolingualement comme chez *Tribotherium*. D'autre part, la molaire inférieure rapportée à ?*Tribotherium africanum* (MCM 546) par Sigogneau-Russell (1995a) est plus courte que la molaire holotype d'*H. phelizoni*, avec un talonide plus court, un trigonide plus comprimé et un protoconide plus directement labial par rapport au métaconide et non aplati lingualement. Le protoconide est aussi plus court et plus comprimé labialement que chez *H. phelizoni*. Le métaconide est plus large à sa base que la protoconide sur cette molaire, alors que c'est l'inverse

pour *H. phelizoni*, et il est plus vertical. Sur la molaire rapprochée de *Tribotherium*, le para- et le métaconide sont presque alignés lingualement et leurs bases sont quasiment en contact, alors qu'elles sont bien séparées chez *H. phelizoni*. Le bassin du talonide est clairement plus incliné lingualement sur les molaires inférieures d'*H. phelizoni*, et elles se distinguent aussi de la molaire MCM 546 par la nette séparation de l'hypoconide et de l'hypoconulide, qui sont très rapprochés sur MCM 546. Ces différences ont conduit Sigogneau-Russell (1992, 1995a) à confirmer que les molaires inférieures d'*H. phelizoni* ne pouvaient vraisemblablement pas appartenir à *Tribotherium*, opinion que nous suivons ici. La taille de ces dents étant proche (1,5 mm pour la dent MCM 546 de *Tribotherium*, 1,2 à 1,8 mm pour les molaires inférieures d'*H. phelizoni*), cette hypothèse reste à tester par l'étude de schémas d'occlusion.

Avec *Tribotherium*, *Hypomylos* est le plus ancien mammifère boréosphénide d'Afrique, et ces deux Boreosphenida souches comptent parmi les plus anciens du monde.

Hypomylos micros Sigogneau-Russell, 1995a

Fig. 105C

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH.

Distribution : Jurassique terminal – Crétacé basal (Purbeckien) de Ksar Metlili, Formation de Ksar Metlili, synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, Maroc.

Holotype : MCM 550 (= SA 76, Sigogneau-Russell, 1995a), molaire inférieure droite (**Fig. 105C**).

Matériel rapporté : KM-B'-9, molaire inférieure droite.

Diagnose (d'après Sigogneau-Russell, 1995a) : Espèce d'*Hypomylos* qui se distingue d'*H. phelizoni* par sa taille réduite, son protoconide plus étroit, son métaconide relativement plus court et plus étroit, et un talonide plus large et sensiblement plus court, dont le bassin est moins incliné lingualement. L'hypoconide est plus étroit et plus pincé.

Description : L'holotype de cette espèce ayant déjà été décrit en détail par Sigogneau-Russell (1995a), nous nous limiterons ici à une description rapide. MCM 550 (**Fig. 105C**) est une molaire inférieure droite de petite taille, dont manquent l'apex du paraconide et du métaconide ainsi

qu'une partie de l'hypoconide et de l'hypoconulide. Bien que considérablement plus petite que les molaires inférieures d'*H. phelizoni* (plus petite de 3/5 par rapport à l'holotype de cette espèce), les ressemblances sont nombreuses. Ainsi, entre autres, le métaconide occupe la même position par rapport au protoconide (**Fig. 105C**), le métaconide et le paraconide sont bien séparés et ne sont pas alignés lingualement (**Fig. 105C2, C3**), et le cuspule antéro-labial est très réduit. Cependant, le métaconide est plus aplati labiolingualement chez *H. micros* (**Fig. 105C2, C3**), le protoconide est plus étroit et plus court (**Fig. 105C3**), l'entocristide est plus marquée et le bassin du talonide est moins incliné lingualement (**Fig. 105C3**). L'hypoconide est plus pincé et l'hypoconulide est moins proéminent. L'hypoflexide entre le talonide et le trigonide est plus profond et plus long.

Le nouveau matériel issu des dernières récoltes de KM a livré une nouvelle dent, KM-B'-9 (non figuré), correspondant à une molaire inférieure droite dont seule la couronne est préservée. Elle présente les caractéristiques des molaires inférieures d'*Hypomylos* (long protoconide aplati lingualement, paraconide réduit, métaconide fortement incliné lingualement, bassin du talonide lui aussi très incliné lingualement, absence d'entoconide). Sa taille, similaire à celle du spécimen KM-B'-10 décrit plus haut, la rapproche d'*H. phelizoni* : elle est ainsi près de deux fois plus grosse que le spécimen type d'*H. micros*. Cependant, son protoconide est plus étroit et son bassin du talonide est moins incliné lingualement que chez *H. phelizoni*, ce qui est caractéristique d'*H. micros*. Comme chez *H. micros* également, l'entocristide est plus marquée et l'hypoflexide est plus profond. Nous attribuons donc cette dent à l'espèce *H. micros*.

Discussion : Les dimensions de ces deux dents par rapport à l'holotype d'*Hypomylos phelizoni* pourraient l'identifier comme une prémolaire déciduale de cette espèce. Toutefois, certaines des différences qui existe entre ces spécimens et ceux identifiés comme *H. phelizoni* (protoconide plus étroit et plus court, métaconide plus aplati labiolingualement) semblent plus cohérentes avec une attribution à deux espèces distinctes. Les différences au niveau du trigonide entre la dent MCM 550 et la dent MCM 546 rapprochée de *Tribotherium* sont les mêmes qu'entre la dent MCM 546 et *H. phelizoni* (voir ci-dessus), notamment l'aplatissement lingual du protoconide et l'étroitesse labiolinguale du métaconide. Le talonide et ses deux cuspides, en revanche, ont des proportions plus proches de celles de MCM 546 que de celles d'*H. phelizoni*.

Le nouveau matériel de KM ayant livré deux dents de tailles similaires, mais appartenant à chacune des deux espèces d'*Hypomylos*, le critère de taille, utilisé par Sigogneau-Russell (1995a) comme l'un des aspects permettant de faire la distinction entre *H. phelizoni* et *H. micros*, semble

en réalité peu pertinent, c'est pourquoi le ratio de 3/5e défini par Sigogneau-Russell (1995a) n'apparaît pas dans notre diagnose émendée.

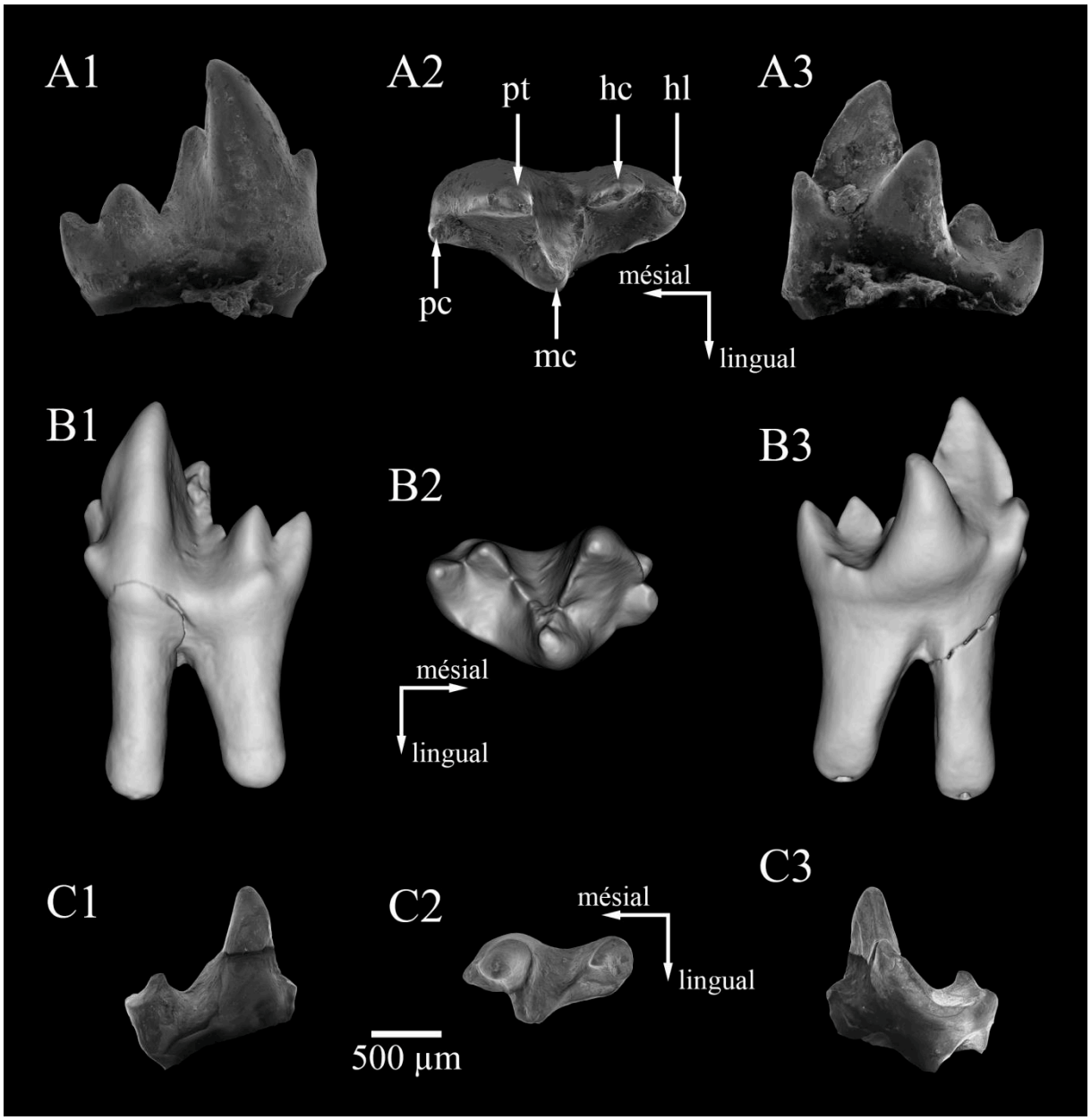


Figure 105. *Hypomylos* Sigogneau-Russell, 1992, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. **A, B.** *Hypomylos phelizoni* Sigogneau-Russell, 1992 (A : MCM 549 (holotype), molaire inférieure droite ; B : KM-B'-4, molaire inférieure gauche, reconstruction 3D). **C.** *Hypomylos micros* Sigogneau-Russell, 1995a, MCM 550 (holotype), molaire inférieure droite. hc = hypoconide ; hl= hypoconulide ; mc = métaconide ; pc = paraconide ; pt= protoconide. B : Modélisations 3D à partir de données CT-scan.

Genre *Tribotherium* Sigogneau-Russell, 1991c

Tribotherium africanum Sigogneau-Russell, 1991c

Fig. 106

Provenance : Ksar Metlili, locus KM-ASH.

Distribution : Jurassique terminal – Crétacé basal (Purbeckien) de Ksar Metlili, Formation de Ksar Metlili, synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, Maroc.

Holotype : MCM 540 (= SA 39, Sigogneau-Russell, 1991c), molaire supérieure droite (**Fig. 106**).

Matériel rapporté : MCM 541 (= SA 72), molaire supérieure droite, MCM 542 (= SA 71), fragment de molaire supérieure gauche, MCM 554 (= SA 56), fragment de molaire supérieure droite, MCM 546 (= SA 74), molaire inférieure gauche, KM-B'-5, molaire supérieure droite.

Diagnose : Mammifère à molaires tribosphéniques dont les molaires supérieures présentent un protocône courbé antérieurement, bien individualisé, mais étroit et plus petit que le métacône. Le paracône et le métacône sont situés très labialement, le paracône est bien plus grand que le métacône. De petits conules non ailés sont présents. Une cuspide C, petite, mais bien individualisée, est présente dans la région labiale de la métacrista. Le métastyle est réduit. Il n'y a pas de cingulum postérieur. Un cingulum antérieur court jusqu'au parastyle. Le stylocône est proéminent et placé antérieurement. Le lobe parastylaire, labial par rapport au paracône, est large et fait saillie antérieurement. Il n'y a pas d'ectoflexus et la région stylaire est étroite. Il se rapproche de *Picopsis*, *Comanchea*, *Falepetrus* et *Zygiocuspis* par sa marge labiale droite, mais diffère des deux premiers par l'absence de mésostyle. Les molaires inférieures attribuées à cette espèce diffèrent de celles d'*Hypomylos* par un protoconide plus directement labial par rapport au métaconide et des para- et métaconide aux bases plus rapprochées. Les proportions des para- et métaconide sont les mêmes que chez *Hypomylos*, et comme chez lui le paraconide est bien plus bas que le métaconide. Le talonide est petit et moins incliné lingualement que chez *Hypomylos*. Comme chez *Hypomylos*, *Kielantherium* et *Trinitherium*, on ne compte que deux cuspides sur le talonide.

Description : Cinq dents de cette espèce, dont l'holotype (**Fig. 106A**) et la seule molaire inférieure connue (**Fig. 106C**), ont déjà été décrites en détail antérieurement (Sigogneau-Russell, 1991c, 1995a). Une sixième dent, KM-B'-5 (**Fig. 106B**), a été découverte dans le matériel des nouvelles collections de KM est identifiée sans doute possible comme appartenant à *Tribotherium africanum*. Il s'agit d'une molaire supérieure droite complète. Le protocône est distinct, mais très étroit et de petite taille, plus petit que le métacône (**Fig. 106B1, B3**). La préprotocrista porte dans sa région labiale un paraconule bien marqué (**Fig. 106B1, B2**) ; en face, un métaconule réduit à une petite bosse sur la postprotocrista est difficilement discernable (**Fig. 106B1**). La préprotocrista est plus aiguë que la postprotocrista, à peine marquée (**Fig. 106B1**). Le paracône et le métacône sont situés sur un même plan et le protocône est placé très lingualement par rapport à eux (**Fig. 106B1**). Ils présentent une différence de taille très nette, le paracône étant bien plus haut que le métacône (**Fig. 106B1, B3**). Labialement au métacône, on observe une petite cuspide C, bien individualisée, dans la région labiale de la métacrista (**Fig. 106B1**). Un métastyle très réduit se situe labialement à cette cuspide C (**Fig. 106B1**). Un stylocône bien développé (environ 1/3 de la hauteur du paracône) se situe très labialement et est relié au paracône par une paracrista marquée. (**Fig. 106B1**) L'aile parastylaire est large et fait saillie mésialement ; elle porte un parastyle net, précédé distalement par une petite cuspule sur la crête qui le relie au stylocône (**Fig. 106B1**). En vue labiale, la région stylaire est étroite et aucun ectoflexus n'est visible (**Fig. 106B1**). Les deux racines sont préservées : la racine antérieure est fine et aplatie dans le sens labiolingual ; la racine postérieure s'étend sous toute la surface du trigone et est fortement aplatie mésiodistalement, reflétant l'étroitesse du protocône et du bassin du trigone (**Fig. 106B2, B3**). L'apex du paracône est nettement abrasé. Des facettes d'usure 1 et 3 sont visibles respectivement sur les faces antérieure et postérieure du paracône. On distingue difficilement une petite facette 4 sur la face antérieure du métacône. Aucune facette 2 n'est visible, malgré le développement de la métacrista. Enfin, le protocône porte une facette 5 sur sa face antérieure, mais aucune facette 6 n'est visible sur sa face postérieure.

Discussion : Les différences entre la molaire inférieure attribuée à cette espèce et celles d'*Hypomylos* ont déjà été discutées plus haut. Elles paraissent suffisantes pour permettre l'attribution de la molaire inférieure MCM 546 à *Tribotherium africanum*. Cette hypothèse est la plus économique, mais il faut garder à l'esprit qu'une attribution à une autre espèce de Boreosphenida reste possible, bien que peu probable. Avec *Hypomylos*, *Tribotherium* est le plus ancien mammifère boréosphénidé d'Afrique, et ces deux Boreosphenida souches comptent parmi les plus anciens du monde.

Deux dents encore inédites du matériel des anciennes récoltes, MCM 543 (= SA 58) et MCM 544 (= SA 125), semblent pouvoir se rapprocher de *Tribotherium africanum* et feront l'objet d'une étude ultérieure.

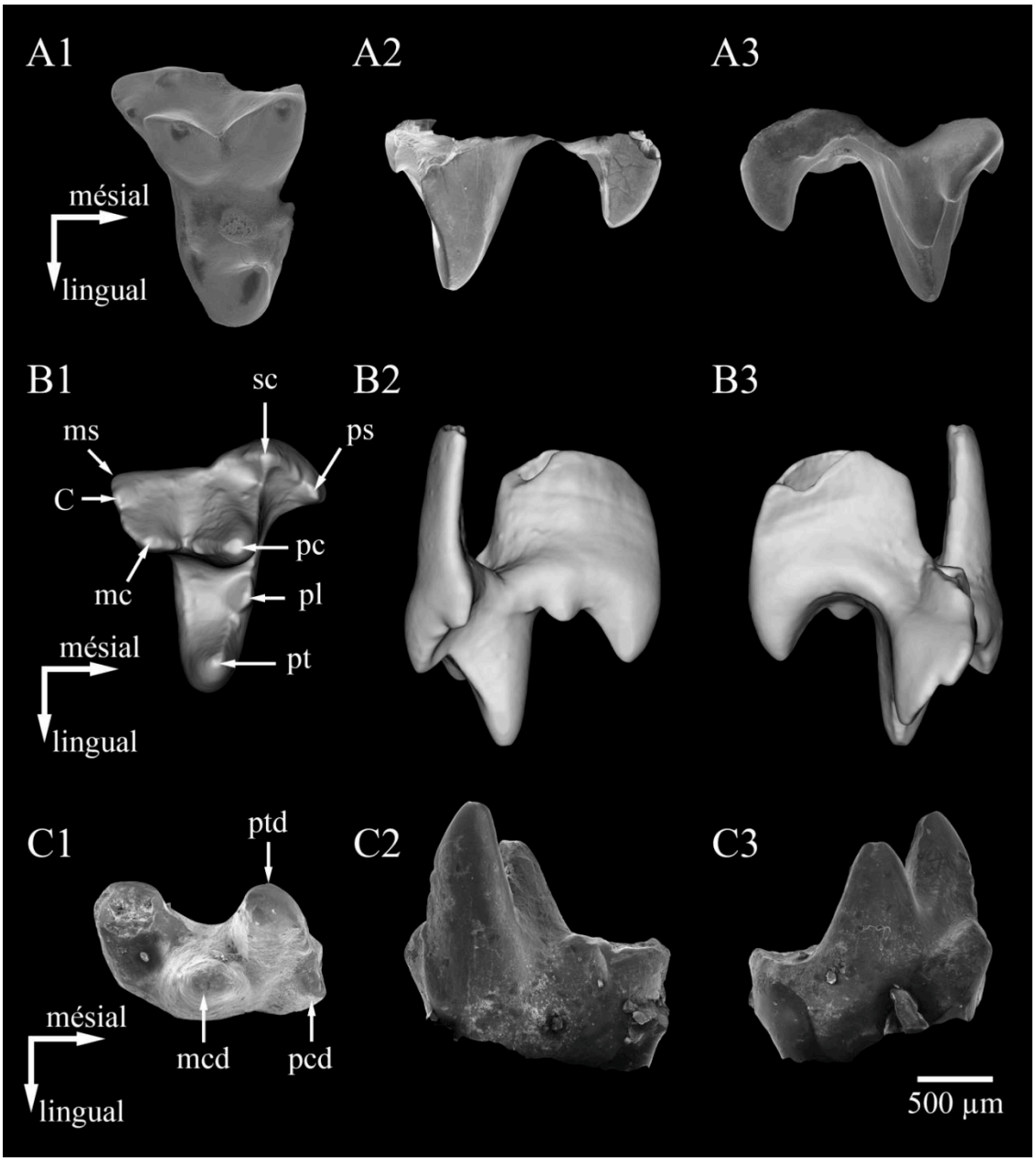


Figure 106. *Tribotherium africanum*, Sigogneau-Russell 1991c, Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. **A, B.** Molaires supérieures droites (A : MCM 540 (holotype) ; B : KM-B'-5, reconstruction 3D). **C.** MCM 546, molaire inférieure gauche. C = cuspide C ; mc = métacône ; mcd = métaconide ; ms = métastyle ; pc = paracône ; pcd = paraconide ; pl = paraconule ; ps = parastyle ; pt = protocône ; ptd = protoconide ; sc = stylocône. B : Modélisations 3D à partir de données CT-scan.

Remarque sur les mammifères Boreosphenida : Deux dents, MCM 547 (= SA 4) et MCM 548 (= SA 55), ont été décrites par Sigogneau-Russell (1995a) comme Tribotheria (= Boreosphenida) gen. et sp. indet. Ces dents ne sont pas redécrites ici. Six autres dents, encore inédites dans le matériel des années 1980 et appartenant à des Boreosphenida, ne sont pas décrites ici et feront l'objet d'une étude ultérieure : MCM 608 (= SA 127), MCM 609 (= SA 114), MCM 610 (= SA 115), MCM 611 (= SA 109), MCM 612 (= SA 120), et MCM 613 (= SA 158). Une révision plus approfondie du matériel de Boreosphenida de KM, ainsi que les rapports spécifiques d'*Hypomylos* et de *Tribotherium*, sera réalisée ultérieurement.

Le **Tableau 7** résume cette étude systématique des mammaliaformes en donnant la répartition du matériel de mammaliaformes par espèces et par locus.

Tableau 7. Répartition du matériel de mammaliaformes (nombre de spécimens) par espèce dans les locus de Ksar Metlili (Tithonien – Berriasien) et de Guelb el Ahmar (Bathonien) ayant livré des restes de mammaliaformes.

	KM-ASH	KM-A1	KM-B'	KM-D2	GEA2	GEA7
Hahnodon taqueti	1					
Denisodon moroccensis	1					
Dyskritodon amazighi	1					
Ichthyoconodon jaworowskorum	2					
Gobiconodon palaios	11					
Kryptotherium polysphenos	5					
Donodon perscriptoris	14	1	3	1		
Donodon sp.	8			1		
Donodontidae gen. et sp. indet. 1	2					
Donodontidae gen. et sp. indet. 2	2	1	2			
Donodontidae gen. et sp. indet. 3	1		1			
cf. Dryolestida indet.					1	
« Dryolestoidea » indet.	6					
Atlasodon monbaroni	1					
Microderson laaroussii	1					
Thereuodon dahmani	1					
Minimus richardfoxi	3					
Amphitheriidae indet.					2	2
Afriquiamus nessovi	1					
Peramus sp.	1					
Hypomylos phelizoni	1		2			
Hypomylos micros	1		1			
Tribotherium africanum	5		1			

3. Listes fauniques

L'étude et la révision taxonomique que nous avons menées nous permettent de proposer des listes fauniques actualisées des sites de KM (**Tab. 8**) et de GEA (**Tab. 9**). La faune de vertébrés de KM est ainsi constituée d'au moins 53 espèces distinctes, et celle de GEA d'au moins 27 espèces.

Tableau 8. Liste faunique actualisée du site de Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien. Les taxons signalés **en gras** sont nouvellement signalés dans la faune de Ksar Metlili suite à notre étude systématique. **Les dents de Thereuodon dahmani pourraient être des dents déciduales de Zatheria souche, et il se place parmi les « Dryolestoidea » dans certaines de nos analyses phylogénétiques ; elles pourraient donc appartenir à l'une des cinq espèces de « Dryolestoidea » de Ksar Metlili.*

	KM-A1	KM-A2	KM-B'	KM-C	KM-D1	KM-D2	KM-ASH
Chondrichthyes							
Hybodontiformes							
Lonchidion marocensis	●	●				●	●
Hybodontidae gen. et sp. indet.	●	●	●		●		●
Actinopterygii							
Holostei gen. et sp. indet.	●		●		●		●
Ginglymodi gen. et sp. indet.	●	●	●	●	●	●	●
Pycnodontiformes gen. et sp. indet.	●	●			●		●
Osteoglossiformes gen. et sp. indet.	●		●				●
?Cypriniformes gen. et sp. indet.							●
Sarcopterygii							
Actinistia							
Actinistia gen. et sp. indet.							●
cf. Mawsoniidae gen. et sp. indet.		●					
Dipnoi							
Ptychoceratodontidae gen. et sp. indet.	●	●	●		●	●	●
cf. *Arganodus* sp.						●	

Tableau 8. (Suite).

	KM-A1	KM-A2	KM-B'	KM-C	KM-D1	KM-D2	KM-ASH
Lissamphibia							
Albanerpetontidae							
Anoualerpeton unicus	●	●	●			●	●
Anura							
aff. *Enneabatrachus* sp.							●
Aygroua anoualensis							●
cf. Alytidae indet.			●				
Anura indet.	●	●	●		●		●
Gymnophiona							
Rubricacaecilia monbaroni							●
Testudinata							
Pleurodira							
Pleurodira gen. et sp. indet. morphotype I							●
Pleurodira gen. et sp. indet. morphotype II			●				
?Cryptodira							
?Cryptodira gen. et sp. indet.							●
Testudinata gen. et sp. indet. 1							●
Testudinata gen. et sp. indet. 2							●
Testudinata gen. et sp. indet. 3	●						
Testudinata gen. et sp. indet.	●	●	●		●	●	●
Lepidosauria							
Sphenodontia							
Tingitana anoualae							●
Sphenodontia gen. et sp. indet. 1							●
Sphenodontia gen. et sp. indet. 2			●				●
Scincomorpha							
Paramacellodus marocensis	●		●				●
Scincomorpha indet.							●

Tableau 8. (Suite).

	KM-A1	KM-A2	KM-B'	KM-C	KM-D1	KM-D2	KM-ASH
Squamata *incertae sedis*							
Tarratosaurus anoualensis			●				●
Squamata gen. et sp. indet.	●	●	●		●	●	●
Diapsida *incertae sedis*							
Choristodera gen. et sp. indet.	●		●		●	●	●
Crocodyliformes							
Atoposauridae							
cf. *Theriosuchus* sp.	●	●	●	●	●	●	●
Atoposauridae gen. et sp. indet.	●	●	●		●	●	●
Thalattosuchia							
Teleosauridae gen. et sp. indet.	●	●	●	●		●	●
Crocodyliformes gen. et sp. indet.	●	●	●	●	●	●	●
Pterosauria							
Rhamphorhynchidae gen. et sp. indet.	●						●
?Gnathosaurinae gen. et sp. indet.	●	●	●	●		●	●
Pterosauria indet.	●	●	●			●	●
Dinosauria							
Theropoda							
Theropoda gen. et sp. indet. morphotype I	●	●	●			●	
Theropoda gen. et sp. indet. morphotype II		●				●	
Theropoda gen. et sp. indet. morphotype III			●				
Theropoda gen. et sp. indet. morphotype IV						●	
Theropoda gen. et sp. indet. morphotype V			●				

Tableau 8. (Suite).

	KM-A1	KM-A2	KM-B'	KM-C	KM-D1	KM-D2	KM-ASH
Coelurosauria gen. et sp. indet. morphotype I			●		●		
Coelurosauria gen. et sp. indet. morphotype II			●				
Coelurosauria gen. et sp. indet. morphotype III			●				
Coelurosauria gen. et sp. indet.	●		●	●		●	
Abelisauroidea gen. et sp.	●						
Theropoda gen. et sp.	●	●	●	●	●	●	●
Ornithischia							
cf. Heterodontosauridae gen. et sp. indet.		●					
Ornithischia indet.							●
Therapsida							
cf. Cynodontia gen. et sp. indet. morphotype I			●				●
cf. Cynodontia gen. et sp. indet. morphotype II							●
cf. Cynodontia gen. et sp. indet. morphotype III							●
cf. Cynodontia gen. et sp. indet.			●				
Mammaliaformes							
Haramiyida							
Hahnodon taqueti							●
Denisodon moroccensis							●
Mammalia							
Eutriconodonta							
Dyskritodon amazighi							●
Ichthyoconodon jaworowskorum							●
Gobiconodon palaios							●
Kryptotherium polysphenos							●
Eutriconodonta indet.	●		●		●	●	

Tableau 8. (Suite et fin).

	KM-A1	KM-A2	KM-B'	KM-C	KM-D1	KM-D2	KM-ASH
Trechnotheria							
"Dryolestoidea"							
Donodon perscriptoris	●		●			●	●
***Donodon* sp.**						●	●
Donodontidae gen. et sp. indet. 1							●
Donodontidae gen. et sp. indet. 2	●		●				●
Donodontidae gen. et sp. indet. 3			●				●
"Dryolestoidea" gen. et sp. indet.							●
Zatheria							
Atlasodon monbaroni							●
Microderson laaroussii							●
*Thereuodon dahmanii**							●
Minimus richardfoxi							●
Peramura							
Afriquiamus nessovi							●
Peramus sp.							●
Boreosphenida							
Hypomylos phelizoni			●				●
Hypomylos micros			●				●
Tribotherium africanum			●				●

Tableau 9. Liste faunique actualisée du site de Guelb el Ahmar (Oriental, Maroc), Bathonien. Les taxons signalés **en gras** sont nouvellement signalés dans la faune de Ksar Metlili suite à notre étude systématique. *Note : un Sauropoda gen. et sp. indet., représenté par une unique vertèbre découverte dans la Formation d'Anoual à proximité de la terminaison périclinale, appartient aux macrorestes de la faune et n'a donc pas été décrit dans notre étude.*

	GEA1	GEA2	GEA3	GEA6	GEA7
Actinopterygii					
Ginglymodi gen. et sp. indet.	●	●	●	●	●
cf. Ionoscopiformes gen. et sp. indet.		●			
Pycnodontiformes		●			●
Osteoglossiformes		●	●	●	
Sarcopterygii					
Actinistia					
cf. Mawsoniidae gen. et sp. indet.			●		
Dipnoi					
cf. *Arganodus* sp.	●	●	●	●	●
Lissamphibia					
Albanerpetontidae					
Albanerpetontidae gen. et sp. indet.		●			
?Caudata					
?Caudata gen. et sp. indet.		●			
Testudinata					
Pleurodira					
Pleurodira gen et sp. indet. morphotype III		●			
Testudinata gen. et sp. indet. 4		●			
Testudinata gen. et sp. indet. 5		●			
Testudinata gen. et sp. indet. 6			●		
Testudinata gen. et sp. indet.	●	●	●	●	●

Tableau 9. (Suite).

	GEA1	GEA2	GEA3	GEA6	GEA7
Lepidosauria					
Sphenodontia					
cf. Sphenodontia gen. et sp. indet. 1					●
Sphenodontia gen. et sp. indet. 2		●		●	
Scincomorpha					
Scincomorpha gen. et sp. indet.		●			
Anguimorpha					
cf. *Parviraptor* sp.		●			
Anguimorpha gen. et sp. indet.			●		
Squamata gen. et sp. indet.	●	●	●		
Diapsida *incertae sedis*					
Choristodera gen. et sp. indet.		●		●	
Crocodyliformes					
Atoposauridae					
cf. *Theriosuchus* sp.	●	●	●	●	●
Atoposauridae gen. et sp. indet.	●	●	●	●	●
Thalattosuchia					
Teleosauridae gen. et sp. indet.		●	●	●	●
?Metriorhynchidae gen. et sp. indet.			●		
Crocodyliformes gen. et sp. indet.	●	●	●	●	●
Pterosauria					
Rhamphorhynchidae gen. et sp. indet.		●		●	●
Pterosauria gen. et sp. indet.		●			

Tableau 9. (Suite et fin).

	GEA1	GEA2	GEA3	GEA6	GEA7
Dinosauria					
Theropoda					
Theropoda gen. et sp. indet. morphotype I		●			
Theropoda gen. et sp. indet. morphotype III			●	●	
Theropoda gen. et sp. indet. morphotype VI		●			●
Coelurosauria gen. et sp. indet. morphotype I					●
Coelurosauria gen. et sp. indet. morphotype II			●		●
Abelisauroidea gen. et sp.				●	●
Ornithischia					
cf. Stegosauria gen. et sp. indet.		●			
Ornithischia gen. et sp. indet.		●			
Mammalia					
"Dryolestoidea"					
cf. Dryolestida gen. et sp. indet.		●			
Zatheria					
Amphitheriidae gen. et sp. indet.		●			●

Chapitre III

Taphonomie et paléoécologie

Si les sites à microvertébrés constituent une taphocénose et ne peuvent refléter la paléocommunauté dans son ensemble, ils en donnent toutefois un aperçu général qui fournit d'importantes données sur les paléoécosystèmes, et notamment sur leur paléoécologie (Rogers & Brady, 2010 ; Cullen *et al.*, 2016), grâce à l'identification de plusieurs dizaines de taxons. Les assemblages composés principalement de microrestes de vertébrés sont ainsi depuis longtemps utilisés dans les reconstitutions paléoécologiques (Estes & Berberian, 1970 ; Brinkman, 1990 ; Brinkman *et al.*, 2004). Bien que ces restes soient souvent désarticulés et fragmentaires, des méthodes d'analyses statistiques et taphonomiques ont été mises au point (Blob & Fiorillo, 1996 ; Jamniczky *et al.*, 2003, 2008) afin d'extraire le maximum de données paléoécologiques de ces assemblages (e.g., évaluation de la biodiversité, abondances relatives, taux d'allochtonie ; Brinkman *et al.*, 2004). Ces méthodes permettent d'appréhender la paléoécologie des faunes marocaines de vertébrés à la transition Jurassique – Crétacé.

1. Taphonomie descriptive et quantitative : analyse préliminaire

1.1. Traitement du matériel et incidences sur sa préservation

Les microrestes de vertébrés du synclinal d'Anoual sont issus de blocs de grès calcaire qu'il a fallu traiter par attaque acide (acide formique dilué à 7%) pour isoler les bioclastes. Or, si cette solution acide dissout le carbonate de calcium de la roche, elle a également tendance à partiellement dissoudre le carbonate de calcium et le phosphate tricalcium qui constituent les dents et les os contenus dans la roche, et donc à les fragiliser (Braillon, 1973). Pour réduire au maximum cette fragilisation des restes fossiles, il convient, comme nous l'avons fait, de saturer la solution acide en phosphate tricalcium, principal composant des os et des dents et beaucoup moins soluble dans l'acide formique que le carbonate de calcium. Ainsi, en parallèle de la dissolution plus rapide du carbonate de calcium de la matrice, c'est d'abord ce phosphate tricalcium en solution qui sera attaqué par l'acide. La dissolution du carbonate de calcium de la matrice libère des ions Ca^{2+} dans la solution, qui réagissent avec les ions PO_4^{2-} du phosphate tricalcium, ce qui ralentit puis supprime la dissolution du phosphate tricalcium (Braillon, 1973) avant que les restes fossiles ne soient exposés à la solution acide suite à la dissolution de la matrice. Il convient également de réutiliser les solutions acides usagées, dont l'acidité a été diminuée lors de ses usages précédents, pour réduire encore le risque de dissolution des fossiles. Le refus lithoclastique et bioclastique récupéré à l'issue de l'attaque acide doit aussi être rincé en

évitant les manœuvres brutales pour ne pas risquer de casser les fossiles : il doit donc se faire lentement, pendant plusieurs jours, par immersion dans des bains alimentés par un faible courant d'eau. Malgré tout, le fractionnement par tamisage du résidu de traitement à trier, même s'il est fait de la façon la plus délicate possible, induit nécessairement une fragmentation mécanique des bio- et lithoclastes. L'élimination des éléments non fossilifères par attaque acide et tamisage réduit donc considérablement (99% ; Braillon, 1973) le volume de matériel à trier, mais la méthode a l'inconvénient de fragmenter les fossiles, fragmentation inévitable mais que l'on peut réduire par les précautions décrites ici.

1.2. Faciès sédimentaires

Nous l'avons vu dans le Chapitre I.2, les dépôts détritiques continentaux des Formations d'Anoual et de Ksar Metlili présentent des faciès sédimentaires constitués de marnes et d'argiles entrecoupées de bancs de grès calcaires fins à moyens, à stratification oblique (Haddoumi *et al.*, 1998, 2008, 2016 ; Charrière & Haddoumi, 2016). Ces faciès sont caractéristiques d'un environnement de plaine d'inondation deltaïque, situé à proximité de la mer et influencée par les variations eustatiques, avec une incursion épisodique des eaux marines dans la plaine deltaïque (Sigogneau-Russell *et al.*, 1990, 1998 ; Haddoumi *et al.*, 1998, 2008, 2016 ; Charrière & Haddoumi, 2016). Les dépôts calcaire de la partie supérieure du membre inférieur continental de la Formation d'Anoual, où ont été collectés les microrestes de vertébrés de GEA correspondent, quant à eux, à des dépôts lacustres (Haddoumi *et al.*, 1998, 2008, 2016). La concentration des fossiles de vertébrés dans ces lentilles calcaires implique une importante condensation. Si les différents locus d'un même gisement présentent des faciès sensiblement identiques entre eux et que leur proximité indique un environnement de dépôt similaire, il y a toutefois quelques hétérogénéités. Les locus KM-D1 et KM-D2 présentent ainsi un faciès moins homogène, avec des bio- et lithoclastes beaucoup moins classés que dans les autres locus. On y trouve notamment plus de restes de gros os que dans les autres locus, ce qui suggère une différence locale d'hydrodynamisme et une localisation dans une partie du chenal plus propice au piégeage de matériel transporté par l'hydrodynamisme. Les locus de GEA représentent un milieu plus aquatique qu'à KM, avec des bioclastes plus abimés, suggérant un transport fluviatile en amont et un tri plus importants qu'à KM, et la présence de nombreux restes de bivalves, qui contraste avec la rareté des restes de vertébrés strictement terrestres. Une étude comparative des profils granulométriques des différents locus de GEA et de KM sera réalisée ultérieurement pour

compléter de façon quantitative cette première analyse des faciès sédimentaires des sites du synclinal d'Anoual.

1.3. Taille des restes

Pour établir des comparaisons d'ordre taphonomique entre les différents sites et locus étudiés, une analyse de la distribution de la fréquence de taille des éléments constituant les assemblages est essentielle (Blob & Fiorillo, 1996 ; Brinkman *et al.*, 2004 ; Vullo, 2007). Concernant les assemblages de microvertébrés, Blob & Fiorillo (1996) ont montré que la distribution de la fréquence de taille pouvait considérablement varier selon les sites, même s'ils sont identiques sur le plan de la sédimentologie, influant ainsi sur la composition faunique de l'assemblage. Afin de réduire le biais taxonomique lors de l'évaluation de la distribution de la fréquence de taille, seuls les éléments indéterminés doivent être pris en compte et mesurés (Blob & Fiorillo, 1996 ; Brinkman *et al.*, 2004 ; Vullo, 2007). Si des sites ont des profils de distribution de la fréquence de taille similaires, alors les différences dans la composition faunique ne peuvent pas s'expliquer par la taphonomie (Blob & Fiorillo, 1996 ; Brinkman *et al.*, 2004), et la composition taxonomique des différents assemblages peut être correctement comparée (notamment par l'analyse de la fréquence relative des différents taxons). Pour des raisons de contraintes de temps, ce travail a pour l'instant été réalisé uniquement pour les différents locus du site de KM (à l'exception de KM-ASH). Cette analyse de la distribution de la fréquence de taille des éléments sera menée dans un futur proche pour le site de GEA.

Un lot d'éléments indéterminés, de volume non préalablement défini, a été isolé aléatoirement pour chaque locus de KM. Parmi ces éléments, nous avons mesuré la plus grande longueur de ceux qui ne présentaient pas de cassure fraîche liée à la collecte ou au processus d'attaque acide ou de tri. Selon les locus, entre 278 et 729 éléments ont été ainsi mesurés. Afin de tester si la différence de taille entre les éléments des différents locus était significative, et donc pour pouvoir tester la similarité des profils de distribution de la fréquence de taille, des tests non paramétriques de Kolmogorov-Smirnov ont été réalisés (Brinkman *et al.*, 2004). L'hypothèse nulle, à savoir que les différences de tailles observées entre les sites ne sont pas significatives, et donc que les sites ne sont pas significativement différents sur le plan taphonomique, ne peut pas être rejetée au seuil de 0,05%. Ainsi, nous pouvons supposer que les différences de composition faunique entre les différents sites ne sont pas dues à un biais taphonomique.

Les profils de distribution de la fréquence de taille (**Fig. 107**) montrent qu'il ne semble pas y avoir de tri des fossiles en fonction de la taille des éléments, c'est-à-dire qu'il n'y a vraisemblablement pas de biais granulométrique dans la représentation de la faune de microvertébrés selon les différents locus. Cependant, s'agissant des éléments identifiés, il apparaît que les éléments les plus fragiles et les plus petits (restes squelettiques de mammifères, de ptérosaures, de squamates et de lissamphibiens) sont préservés en plus grandes quantités dans les locus KM-A2 et KM-D2, ce qui suggère, pour ces locus, un environnement de dépôt de plus basse énergie, permettant une meilleure conservation de ces éléments. Cette observation est cohérente avec la granulométrie fine et bien triée des particules sédimentaires associées (lithoclastes) provenant de ces deux locus. Les faciès sédimentaires et l'environnement des différents locus, correspondant à des dépôts locaux de chenal fluvial, semblent globalement similaires ; les différences de composition faunique reflètent donc des différences dans le tri des restes déposés et conservés, liées à des différences locales d'hydrodynamisme dans un même chenal.

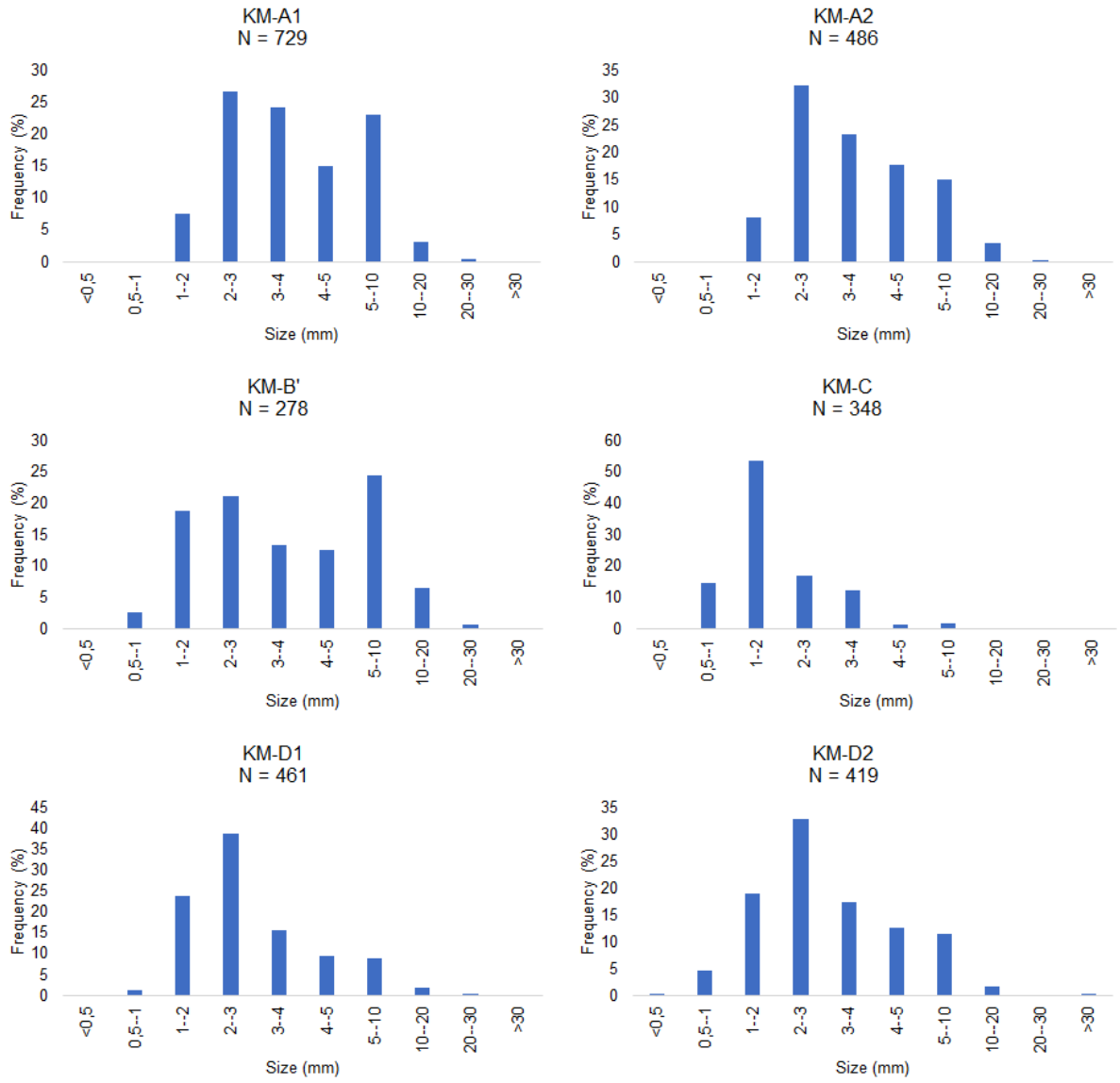


Figure 107. Distribution de la fréquence de taille des éléments indéterminés de vertébrés pour chaque locus du site de Ksar Metlili (Tithonien – Berriasien), Oriental, Maroc (à l'exception de KM-ASH). La taille est mesurée en mm. Seuls les éléments indéterminés sont pris en compte pour éviter un biais taxonomique lié aux variations de la composition taxonomique entre les différents assemblages. D'après Lasseron *et al.*, 2020.

2. Analyse quantitative des faunes du synclinal d'Anoual

Si l'on exclut le locus KM-ASH, plus échantillonnée (700 kg) et surtout plus longuement traité, on compte entre 5 et 25 espèces au minimum dans les différents locus de KM (51 à KM-ASH). Le locus KM-C est celui où la biodiversité est la plus faible, avec seulement 5 espèces représentées (**Fig. 108**). Cette faible diversité apparente n'est toutefois pas significative, ce locus ayant été beaucoup moins échantillonné que les autres : seuls 81 kg de sédiments ont été prélevés

et traités dans le locus KM-C, contre 675 kg pour le locus KM-A1, 189 kg pour KM-A2, 378 kg pour KM-B' et 108 kg pour KM-D1. Seul le locus KM-D2 a été moins bien échantillonné (54 kg), mais il compte 15 espèces, soit le même nombre que KM-A2 et à peine plus que KM-D1 (11 espèces). La proximité des différents locus, ainsi que leurs faciès sédimentaires similaires, indiquent un même environnement de dépôt pour chaque locus : il est donc impossible que la différence de diversité entre KM-C et KM-D2, tous deux faiblement échantillonnés, soit due à une différence d'ordre environnemental. Il peut toutefois y avoir, au sein d'un même chenal, des conditions de dépôt différentes, et il est possible que le locus KM-C ait présenté des variations locales d'hydrodynamisme et/ou de profondeur, créant des conditions de dépôt moins favorables résultant en une moindre diversité que dans KM-D2. L'hypothèse d'une variation locale de l'hydrodynamisme est confortée par l'hétérogénéité des faciès des locus KM-D1 et KM-D2 (déjà discutée au Chapitre III.1.2), qui présentent plus de restes de gros os que les autres locus et semblent correspondre à une partie du chenal plus propice au piégeage de matériel transporté par l'hydrodynamisme.

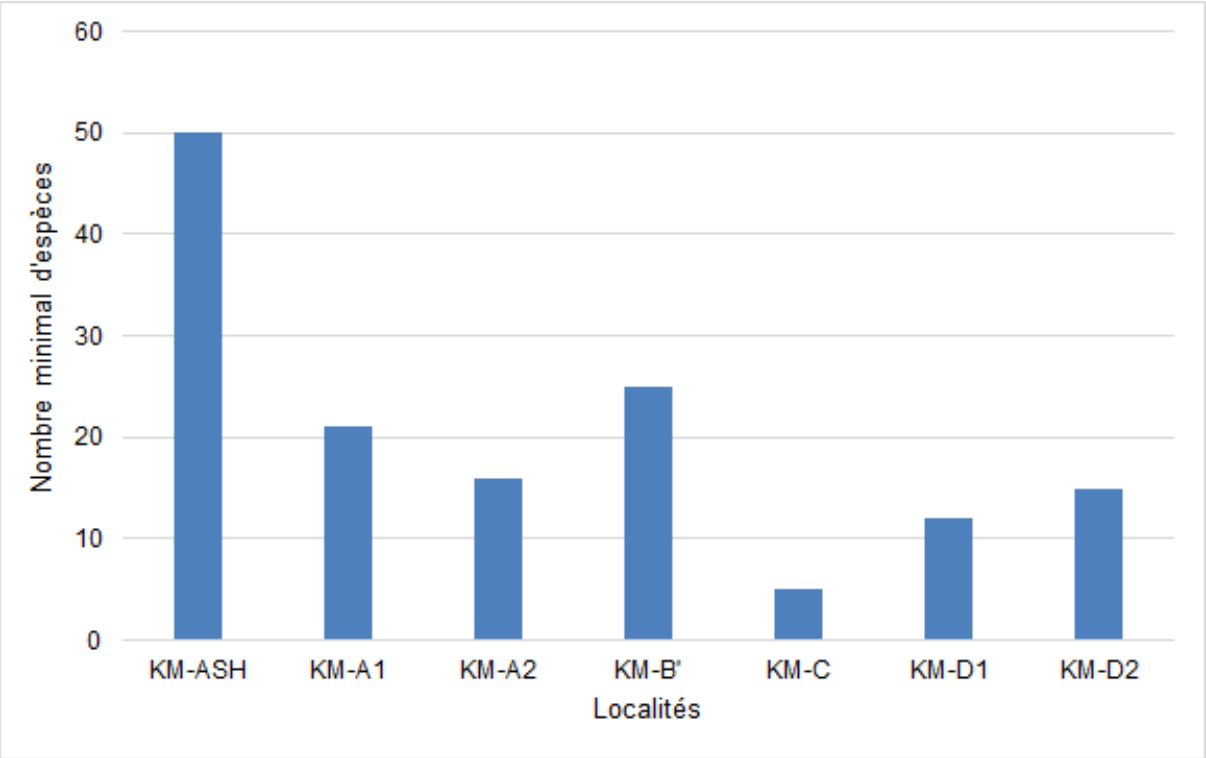


Figure 108. Nombre minimal d'espèces par locus à Ksar Metlili (Oriental, Maroc), Tithonien – Berriasien.

À GEA (**Fig. 109**), c'est le locus GEA2 qui a livré le plus d'espèces (23 espèces minimum). Les autres locus ont chacun livré au moins 10 espèces, à l'exception de GEA1, où seules cinq espèces sont connues ; elle a cependant été moins échantillonnée (650 kg) que GEA2

(1200 kg), GEA 3 (1300 kg), GEA6 (875 kg) et GEA7 (1000 kg). Comme pour KM, la proximité des locus de GEA et leurs faciès sédimentaires semblables indiquent un environnement de dépôt sensiblement identique pour tous les locus ; il est donc vraisemblable que cette faible diversité apparente dans GEA1 soit due à un biais d'échantillonnage.

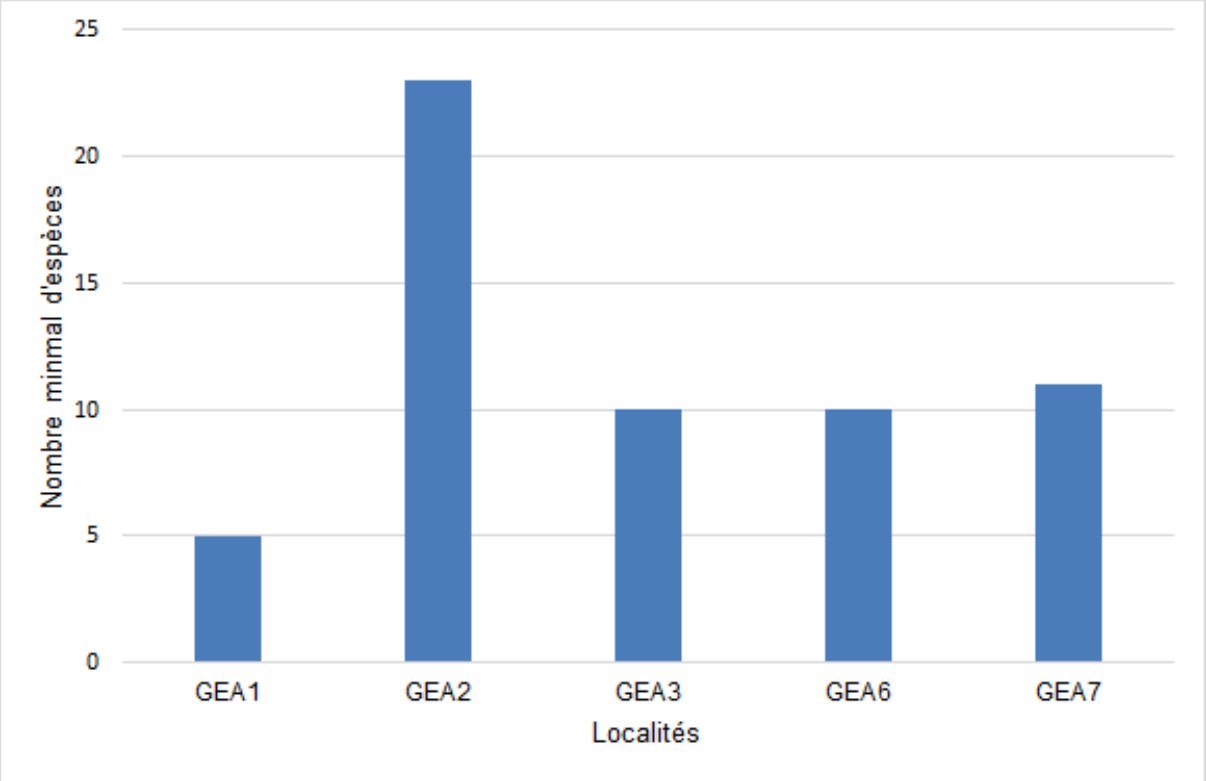


Figure 109. Nombre minimal d'espèces par locus à Guelb el Ahmar (Oriental, Maroc), Bathonien.

Une analyse quantitative a été menée sur le matériel issu des sites du synclinal d'Anoual pour déterminer l'abondance relative de chaque taxon, afin de détecter un éventuel biais taphonomique favorisant la préservation de certains taxons ou d'éléments d'une certaine taille. L'analyse a été faite sur les données brutes issues du dénombrement des éléments identifiés (MNE, Minimum Number or Elements). Habituellement, la détermination des abondances relatives se fait sur la base du nombre minimal d'individus (MNI, Minimum Number of Individuals ; Grayson, 1978 ; Plug & Plug, 1990 ; Eberth *et al.*, 2007), mais il n'a pas été possible de le déterminer ici pour l'ensemble des taxons. En effet, le MNI est calculé en comptant, pour chaque taxon, le nombre d'occurrences d'un même élément pair, par exemple le nombre de fémurs gauches ou le nombre d'extrémités distales de tibias droits. Cette approche n'est pas possible dans le cas du matériel du synclinal d'Anoual, où la proportion de ces éléments pairs dans l'ensemble des éléments préservés est faible, la plupart des taxons étant essentiellement

représentés par des dents non symétrisées, à l'exception des mammifères. Une autre méthode pour estimer un nombre minimal approximatif d'individus pourrait être de considérer, pour chaque taxon, un élément donné (par exemple les dents ou les vertèbres dorsales), et à en diviser le nombre dans le gisement par le nombre moyen de ces éléments chez le taxon considéré (par exemple, sept vertèbres cervicales chez les mammifères). Cette méthode aurait pu s'appliquer ici à certains taxons : certains groupes de mammifères, dont le nombre de molaires inférieures ou supérieures est connu, les Atoposauridae, qui possèdent en moyenne 85 dents, les anoures, qui possèdent une unique vertèbre sacrée et dix vertèbres présacrées au maximum, ou encore les dipneustes, chez qui la plupart des espèces fossiles ainsi que toutes les espèces actuelles possèdent quatre plaques dentaires et deux dents vomérines. Cependant, beaucoup des autres taxons des faunes du synclinal d'Anoual ne sont représentés que par des éléments dont le nombre est variable ou inconnu : c'est le cas notamment des dents de chondrichtyens, des écailles et dents des nombreux groupes d'actinoptérygiens, des dents de scincomorphes, de ptérosaures, de dinosaures, etc. Cette normalisation des données n'aurait donc été possible que pour un nombre restreint d'espèces, limitant du même coup l'étendue de l'analyse des abondances relatives à ces seules espèces, laquelle n'aurait donc pas pu rendre compte de l'ensemble de la biodiversité des vertébrés du site. Or, l'un des principaux avantages de l'étude des sites à microvertébrés est justement cette approche écosystémique très large, en particulier dans le cas de périodes où, comme à la transition Jurassique – Crétacé, l'évolution des faunes est mal connue. Nous avons donc jugé préférable de mener l'analyse des abondances relatives sur le MNE afin de rendre compte au mieux de la structure globale et de la complexité de l'écosystème, en restant toutefois conscients des biais d'une telle approche. Afin de ne pas trop surestimer le nombre de spécimens, seuls les éléments à la fois suffisamment diagnostiques et suffisamment complets ont été comptabilisés.

Comme nous l'avons indiqué plus haut, le nombre minimal d'éléments squelettiques identifiés à KM se porte à 39 109, appartenant à au moins 53 espèces distinctes. À GEA, ce sont 14 540 éléments squelettiques qui ont été identifiés, appartenant à au moins 27 espèces différentes. Ces chiffres sont à rapporter au volume de sédiments prélevé (environ 1,5 tonne à KM et 4,1 tonnes à GEA), ainsi qu'aux disparités de distribution des principaux taxons identifiés dans les différents locus.

Sur les données brutes du matériel de KM (**Fig. 110**) et de GEA (**Fig. 111**), toutes récoltes confondues, l'évaluation de la biodiversité par le MNE met en lumière une forte disproportion entre la quantité de restes d'actinoptérygiens, et celle de tétrapodes. Il apparaît que la faune est

largement dominée par les actinoptérygiens, qui représentent environ 77% des éléments identifiés à KM et 76% à GEA, dont une majorité de ginglymodes. Les Atoposauridae et les autres crocodyliformes constituent 16% des fossiles récoltés à KM, les ptérosaures 1,8% et les tortues 1,2%. Ensemble, ces groupes représentent ainsi plus de 95% de la faune de KM : de façon remarquable, la plus grande partie de la diversité des espèces (mammifères, dinosaures, lépidosaures, lissamphibiens) est donc représentée par moins de 5% des éléments identifiés. À GEA, ce ne sont que deux groupes qui représentent plus de 95% de la faune : les actinoptérygiens donc, et les crocodyliformes (21% du total des éléments identifiés). Cette écrasante prépondérance des restes d'actinoptérygiens et, dans une moindre mesure, de crocodyliformes, peut s'expliquer dans un premier temps par le fait que ces taxons forment la compos ante faunique subautochtone (les sites à microvertébrés constituant des taphocénoses, il ne peut y avoir d'autochtonie stricte) du milieu de dépôt, là où la majorité des autres vertébrés sont probablement parautochtones et sont donc représentés par un moins grand nombre d'individus. En outre, le nombre de restes diagnostiques produit par un actinoptérygien est largement supérieur à celui estimé pour un tétrapode.

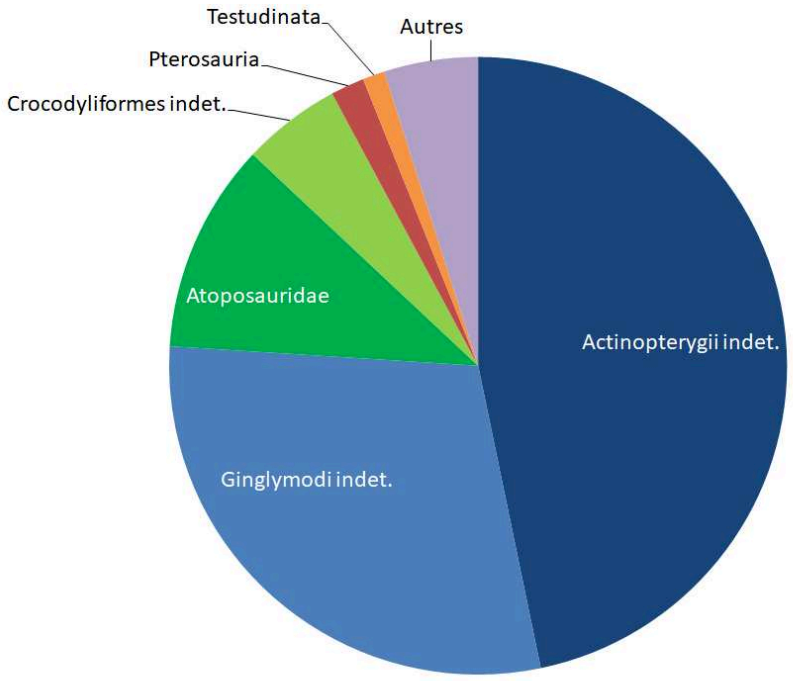


Figure 110. Abondances relatives des grands groupes de vertébrés présents à Ksar Metlili (Tithonien – Berriasien), Oriental, Maroc. Les calculs ont été réalisés sur la base du nombre total d'éléments squelettiques identifiés.

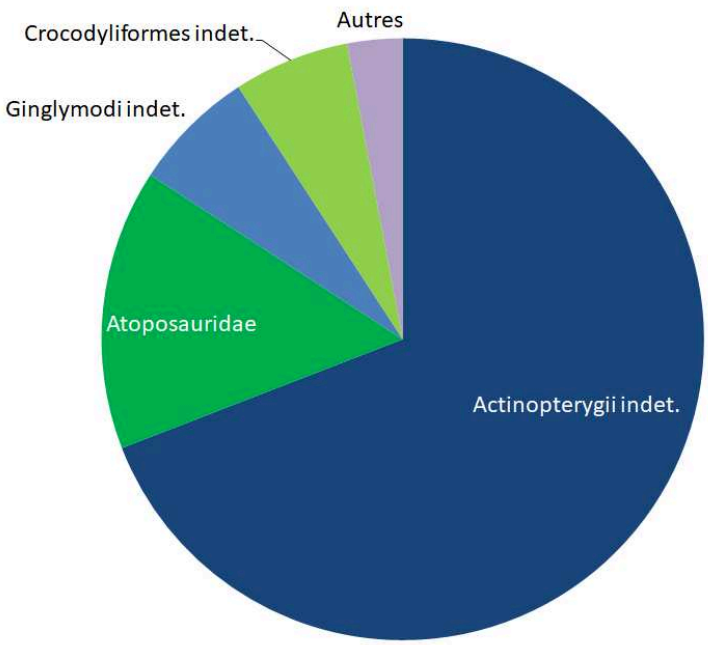


Figure 111. Abondances relatives des grands groupes de vertébrés présents à Guelb el Ahmar (Bathonien), Oriental, Maroc. Les calculs ont été réalisés sur la base du nombre total d'éléments squelettiques identifiés.

Le nombre de restes identifiés permet aussi d'évaluer la biodiversité en établissant des indices de diversité. L'indice de dominance (D) permet de quantifier la dominance d'une ou plusieurs espèces par rapport aux autres dans l'assemblage. L'indice de Simpson (1-D), lui, mesure la régularité (« evenness »), quand celui de Shannon (H) mesure l'entropie, et donc la diversification, de la communauté (Harper, 1999 ; Hammer, 2002). L'indice de Shannon prend également en compte la richesse spécifique. Plus les indices de Simpson et de Shannon sont élevés, plus les espèces composant l'assemblage ont des proportions proches. Le calcul de ces indices pour les sites de KM et de GEA pris dans leur globalité (c'est-à-dire tous locus pris en compte ; **Tab. 10**) indique que l'assemblage de KM est plus équilibré (indice de dominance plus faible, indice de Simpson plus élevé) et plus diversifié (indice de Shannon plus élevé) que celui de GEA. Cela peut s'expliquer par la nature plus aquatique de GEA, où la dominance des actinoptérygiens paraît d'autant plus marquée que la diversité y est moindre qu'à KM, même si la proportion de restes d'actinoptérygiens par rapport au total d'éléments identifiés est sensiblement la même dans les deux sites. A KM (**Tab. 11**), c'est la communauté du locus KM-D2 qui apparaît la plus équilibrée et la plus diversifiée, par opposition au locus KM-C, dont les indices sont toutefois biaisés par le faible échantillonnage et la faible diversité. À GEA (**Tab. 12**), le locus GEA3 est celui dont l'assemblage est le plus équilibré et le plus diversifié contrairement au locus

GEA1, dont la diversité est plus faible et où la dominance des actinoptérygiens semble ainsi d'autant plus frappante.

Tableau 10. Indices de diversité (valeurs moyennes) pour les sites de Guelb el Ahmar (GEA, Bathonien) et de Ksar Metlili (KM, Jurassique terminal – Crétacé basal), synclinal d'Anoual, Oriental, Maroc.

	GEA	KM
Indice de dominance (D)	0,5088	0,3196
Indice de Simpson (1-D)	0,4912	0,6804
Indice de Shannon (H)	1,07	1,506

Tableau 11. Indices de diversité (valeurs moyennes) pour chacun des locus de Ksar Metlili (Jurassique terminal – Crétacé basal), Oriental, Maroc.

	KM-ASH	KM-A1	KM-A2	KM-B'	KM-C	KM-D1	KM-D2
Indice de dominance (D)	0,4296	0,3401	0,2669	0,3338	0,7153	0,3512	0,2414
Indice de Simpson (1-D)	0,5704	0,6599	0,7331	0,6662	0,2847	0,6488	0,7586
Indice de Shannon (H)	1,281	1,446	1,58	1,37	0,5609	1,368	1,628

Tableau 12. Indices de diversité (valeurs moyennes) pour chacun des locus de Guelb el Ahmar (Bathonien), Oriental, Maroc.

	GEA1	GEA2	GEA3	GEA6	GEA7
Indice de dominance (D)	0,7214	0,5714	0,2878	0,6325	0,4295
Indice de Simpson (1-D)	0,2786	0,4286	0,7422	0,3675	0,5705
Indice de Shannon (H)	0,5616	0,9332	1,582	0,863	1,291

3. Analyse de la composition et de la diversité faunique des sites du synclinal d'Anoual : implications paléoécologiques

Les sites à accumulations de microvertébrés contiennent souvent une grande diversité d'espèces et fournissent ainsi d'importantes informations paléoécologiques qui viennent compléter les données des macrorestes (Jamniczky *et al.*, 2008). Ils fournissent une vue d'ensemble de la paléobiodiversité locale et sont d'important indicateurs paléoenvironnementaux, d'une grande utilité dans les reconstitutions paléoécologiques (Estes & Berberian, 1970 ; Brinkman, 1990 ; Brinkman *et al.*, 2004 ; Vullo, 2007 ; Rogers & Brady, 2010 ; Cullen *et al.*, 2016).

Les très grandes quantités de restes d'actinoptérygiens dans les assemblages de (micro)vertébrés (77% dans la faune de KM, 76% à GEA) ont parfois été interprétées comme des

événements de mort en masse, probablement monotaxiques ou concernant un petit nombre de taxons (Wenz & Poyato-Ariza, 1994 ; Martill *et al.*, 2008) et liés à des phénomènes d'anoxie, de blooms d'algues ou de sécheresses saisonnières (Martill *et al.*, 2008). Cette dernière hypothèse d'un épisode de sécheresse est la plus cohérente avec le contexte sédimentaire de chenaux et de plaine deltaïque de KM et de GEA. Cette grande fréquence des fossiles d'actinoptérygiens s'explique aussi d'une part par l'abondance de leur population, subautochtone, et d'autre part par le plus grand nombre d'éléments squelettiques (dents, épines, rayons, écailles, vertèbres, etc.) libérés dans l'environnement quand un squelette d'actinoptérygien se désarticule. La proportion de crocodyliformes dans les faunes de KM (16%) et de GEA (21%), quant à elle, est cohérente avec la fréquence généralement observée pour ce groupe dans les autres sites à microvertébrés en milieu de dépôt aquatique dulçaquicole (Sankey, 2008).

Comme nous l'avons souligné plus haut, quatre groupes – les actinoptérygiens, les crocodyliformes, les ptérosaures et les tortues – forment l'essentiel (95%) des restes de vertébrés identifiés dans la faune de KM. À GEA, les actinoptérygiens et les crocodyliformes constituent à eux seuls 97% du total des éléments identifiés. Ces assemblages semblent subautochtones ou parautochtones : le mode de vie de ces animaux est cohérent avec l'environnement de plaine deltaïque à dominance fluviatile de KM et l'environnement lacustre de GEA, et ils étaient probablement des habitants permanents du biotope local. La présence des ptérosaures (1,8%) dans l'association faunique majeure de KM dominée par des taxons aquatiques est interprétée comme le résultat d'une relation trophique : il semble en effet raisonnable de penser que ces ptérosaures aient pu se nourrir d'actinoptérygiens et/ou que certains d'entre eux, de petite taille, aient pu être la proie des plus gros crocodyliformes. Un régime alimentaire piscivore a fréquemment été proposé pour de nombreux ptérosaures, sur la base de leur morphologie dentaire ou de leurs contenus stomacaux fossilisés (Witton, 2013, 2018). Des études ont suggéré que les Rhamphorhynchidae, présents dans la faune de KM, utilisaient la technique du 'skim-feeding', enfonçant le bout de leur mâchoire inférieure dans l'eau en volant au-dessus de la surface pour capturer les proies entrant en contact avec le bec (Nessov, 1984). Même si cette hypothèse a été remise en cause ces dernières années (Humphries *et al.*, 2007 ; Witton, 2013), plusieurs aspects anatomiques suggèrent qu'ils aient pu utiliser le 'dip-feeding' et attraper leur nourriture en vol à la surface de l'eau, ponctuellement, à la façon des sternes et des frégates actuelles (Unwin, 1988, 2005 ; Veldmeijer *et al.*, 2007 ; Witton, 2013). Certains Ctenochasmatidae, notamment *Gnathosaurus* et les autres Gnathosaurinae, eux aussi présents à KM, ont pu avoir un comportement similaire à celui des spatules actuelles, du fait de leur mâchoire à l'extrémité élargie en spatule et à leurs caractéristiques dentaires, attrapant des petits poissons et d'autres

animaux nageant dans la colonne d'eau depuis un poste d'observation (Swennen & Yu, 2004 ; Witton, 2013).

La faible abondance des autres espèces peut s'expliquer de différentes façons. Les dinosaures, parautochtones ou allochtones, ont sans doute perdu leurs dents sur le site ou à proximité, mais ne sont pas morts sur place ; leurs dents ont également pu faire l'objet d'un transport et d'un tri préférentiels après la mort. Les lépidosaures et les mammifères ont des os fragiles, et comme les dinosaures, ils ne vivaient probablement pas *in situ*. Ils ont donc été préservés en moins grandes proportions que les espèces aquatiques, vraisemblablement subautochtones. Parmi ces taxons aquatiques, certains, comme les amphibiens, ont malgré tout eux aussi une faible abondance du fait de leurs os fragiles. Enfin, les chondrichtyens et les dipneustes ont un squelette cartilagineux, qui ne se fossile donc que très rarement. L'environnement plus aquatique de Guelb el Ahmar aurait dû, en principe, être plus propice à la présence de chondrichtyens, or, ils en sont totalement absents. Cette absence pourrait être imputable à un biais d'échantillonnage, moins de matériel ayant été ramené de ce site. Cependant, si les chondrichtyens avaient été présents dans les mêmes proportions à Guelb el Ahmar qu'à Ksar Metlili (0,16% du total des éléments identifiés), une vingtaine de dents au moins auraient dû y être mises en évidence dans le volume de matériel récolté, ce qui n'est pas le cas. Cela écarte donc la possibilité d'un biais d'échantillonnage. Une explication taphonomique à cette absence, par exemple un hydrodynamisme plus important ayant détruit ou transporté les restes de requins, est également peu vraisemblable, car les dents de requins sont robustes (ce sont parfois même les seuls vertébrés que l'on trouve dans certaines formations marines du Crétacé, avec les tortues) et il faudrait alors expliquer pourquoi ces espèces seraient les seules concernées. Il est plus pertinent d'associer cette absence à la nature lacustre de l'environnement de dépôt de GEA (Haddoumi *et al.*, 2016) qui, du fait de l'absence de connexion, même ponctuelle ou lointaine, avec le littoral, interdit la présence de ces espèces euryhalines, contrairement à l'environnement de plaine deltaïque à dominance fluviatile de Ksar Metlili. Certaines espèces ont pu aussi avoir des habitats différents, peu propices à la fossilisation, ou leurs restes être transportés plus loin, etc.

Nous avons vu précédemment que la forte abondance des actinoptérygiens à KM et à GEA pouvait s'expliquer par un épisode de mort en masse, par l'abondance initiale de la population et par le grand nombre d'éléments squelettiques libérés lors de la décomposition d'un individu. Cependant, cette forte abondance est avant tout le reflet d'une surreprésentation des actinoptérygiens dans le matériel de KM et de GEA, à cause du très grand nombre d'écailles, aisément fossilisables et libérées en grande quantité à la mort d'un individu, que l'on y trouve et

qui sont de loin les restes les plus abondants. Une écaille ne représentant pas un individu, l'estimation de l'abondance relative par le comptage du nombre minimal d'éléments est ainsi biaisée. Afin de corriger au mieux ce biais de surreprésentation, nous avons mené une seconde analyse des abondances relatives en excluant les écailles d'actinoptérygiens. De la même façon, nous avons exclu les ostéodermes de crocodyliformes, eux aussi très abondants et à l'origine d'une surreprésentation du groupe (bien que de moindre ampleur que celle des actinoptérygiens). A KM (**Fig. 112**), les actinoptérygiens ne représentent alors plus que 14% des éléments identifiés, et la faune apparaît dominée par les crocodyliformes, au premier rang desquels les Atoposauridae (65%), suivis comme dans la première analyse par les ptérosaures (7,5%) et les tortues (5%). Un schéma similaire est observable à GEA (**Fig. 113**) où, après correction, les actinoptérygiens ne représentent plus que 25% de la faune, qui est alors dominée par les crocodyliformes et notamment les Atoposauridae (67%), suivis par les tortues (1,9%), les théropodes (1,4%) et les ptérosaures (1,1%). Bien que cette correction ne permette toujours pas d'avoir une vision exacte de la paléobiocénose, les résultats sont cohérents avec l'environnement de dépôt de KM et de GEA. Après correction, les actinoptérygiens restent plus abondants à GEA qu'à KM et représentent toujours un quart des éléments identifiés, ce qui est cohérent avec l'environnement plus aquatique défini pour GEA d'après les données sédimentologiques. Tous les locus de KM présentent un patron d'abondances similaire (sauf le locus KM-C, mais cela est sans doute dû à un moindre échantillonnage), ce qui suggère un environnement de dépôt et une composition faunique homogène dans tous les locus du site (**Fig. 1 – Annexe IV**). À GEA, presque tous les locus ont un patron d'abondances relatives proche de celui du site dans son ensemble, ce qui suggère là aussi un environnement de dépôt et une composition faunique relativement homogène dans tous les locus (**Fig. 2 – Annexe IV**). La seule exception est le locus GEA1, où les actinoptérygiens restent largement dominants (84%) et où la diversité faunique est faible (actinoptérygiens, crocodyliformes, tortues et squamates) : la proximité des autres locus et les faciès sédimentaires identiques suggèrent un même environnement de dépôt pour tous les locus, il est donc plus vraisemblable que cette différence soit due à une différence d'hydrodynamisme, favorisant la présence de ces quelques taxons dans la paléocommunauté locale, ou à un biais d'échantillonnage.

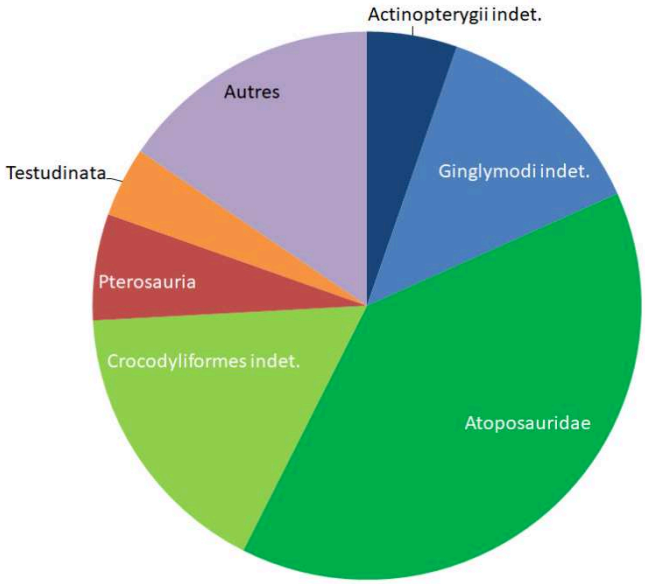


Figure 112. Abondances relatives des grands groupes de vertébrés présents à Ksar Metlili (Tithonien – Berriasien), Oriental, Maroc. Les écailles d'actinoptérygiens ainsi que les ostéodermes de crocodyliformes ont été exclus des calculs.

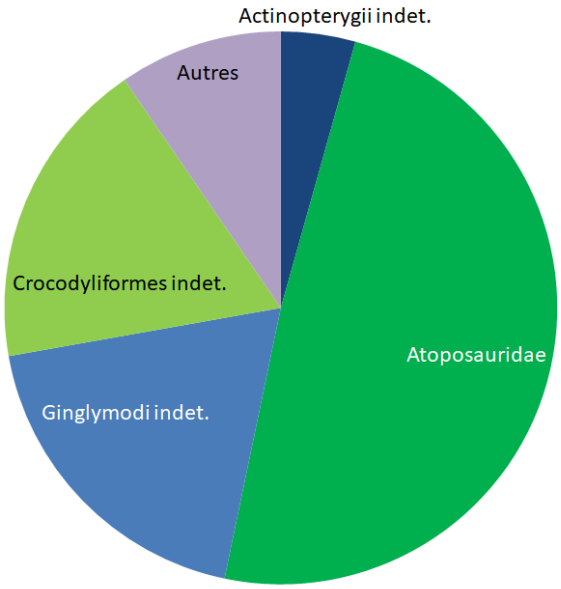


Figure 113. Abondances relatives des grands groupes de vertébrés présents à Guelb el Ahmar (Bathonien), Oriental, Maroc. Les écailles d'actinoptérygiens ainsi que les ostéodermes de crocodyliformes ont été exclus des calculs.

Il est aussi possible de déterminer la diversité spécifique relative de chacun des différents taxons de vertébrés sur la base du nombre d'espèces identifiées à KM et à GEA (**Fig. 3 – Annexe IV**). Il faut cependant garder à l'esprit que les recherches menées antérieurement à ce travail de thèse, notamment en ce qui concerne KM, se sont principalement intéressées aux mammifères : ceux-ci ont été bien plus étudiés que n'importe quel autre groupe de vertébrés des faunes du synclinal d'Anoual et sont donc sujets à un biais taxonomique. Certains taxons, dont les mammifères, sont également soumis à un biais d'identification : il est plus aisé, sur la base de quelques restes isolés et notamment de dents, d'identifier un mammifère, un lissamphibien ou un lépidosaure au rang spécifique ou générique, qu'un actinoptérygien, un crocodyliforme ou un ptérosaure par exemple. Ainsi, une part de la diversité de ces groupes, et en particulier celle des mammifères, peut être surestimée du fait de ces biais. Une révision taxonomique plus poussée des mammifères sera nécessaire pour diminuer l'importance de ces biais.

4. Analyses cluster et dendrogrammes de similitude

Les analyses cluster (ou analyses par grappes) sont un outil statistique permettant de créer des dendrogrammes de similitudes (plusieurs indices de similitude sont utilisables) entre plusieurs assemblages (Vullo, 2007). Les assemblages sont alors groupés en fonction de leur contenu faunique (« mode Q » : les lignes de la matrice correspondent aux assemblages et les colonnes représentent les taxons). Par transposition de la matrice, ces analyses cluster peuvent aussi regrouper les taxons en fonction de leurs occurrences (« mode R » : les lignes de la matrice correspondent aux taxons et les colonnes aux assemblages) (Hammer, 2002, 2020 ; Brinkman *et al.*, 2004).

Une analyse cluster en « mode Q », basée sur une matrice présence/absence prenant en compte tous les taxons de tous les locus du synclinal d'Anoual (KM et GEA confondus), a fourni le dendrogramme de similitude (indice de similitude de Simpson) présenté en **Figure 114**. Les locus de KM se retrouvant mêlés à GEA, on constate que ce dendrogramme ne retranscrit pas la position stratigraphique des assemblages (c'est également le cas lorsque l'on mène cette analyse avec les taxons de rang spécifique ; voir **Fig. 1 – Annexe V**). Cela signifie que les contenus fauniques des différents locus de GEA et de KM sont trop similaires pour que des groupements stratigraphiques des locus puissent être différenciés. En revanche, cela confirme ce qui ressortait de l'étude taxonomique et géologique des deux sites, très proches faunistiquement et aux milieux de dépôts similaires, si ce n'est un environnement un peu plus terrestre à KM. Cette similarité des contenus fauniques des sites du synclinal d'Anoual, malgré l'intervalle de temps qui les sépare

(du Bathonien au Jurassique terminal – Crétacé basal), fournit également un argument supplémentaire en faveur d'une relative stabilité des faunes tout au long de la transition Jurassique – Crétacé (voir Chapitre IV).

Une seconde analyse cluster, basée sur les fréquences relatives des taxons (nombre de restes par rapport au nombre total d'éléments identifiés dans chaque locus) a été réalisée, en excluant les données concernant les non-tétrapodes et les ostéodermes de crocodyliformes. Cela permet de comparer les assemblages en évitant le problème posé par la surreprésentation des actinoptérygiens et des crocodyliformes (voir ci-dessus). La **Figure 115** présente deux dendrogrammes, l'un groupant selon leur similitude, calculée à l'aide du coefficient de rang de Spearman (« mode Q »), l'autre regroupant les taxons en fonction de leurs occurrences (« mode R »). La matrice des fréquences relatives se retrouve au croisement des deux arbres.

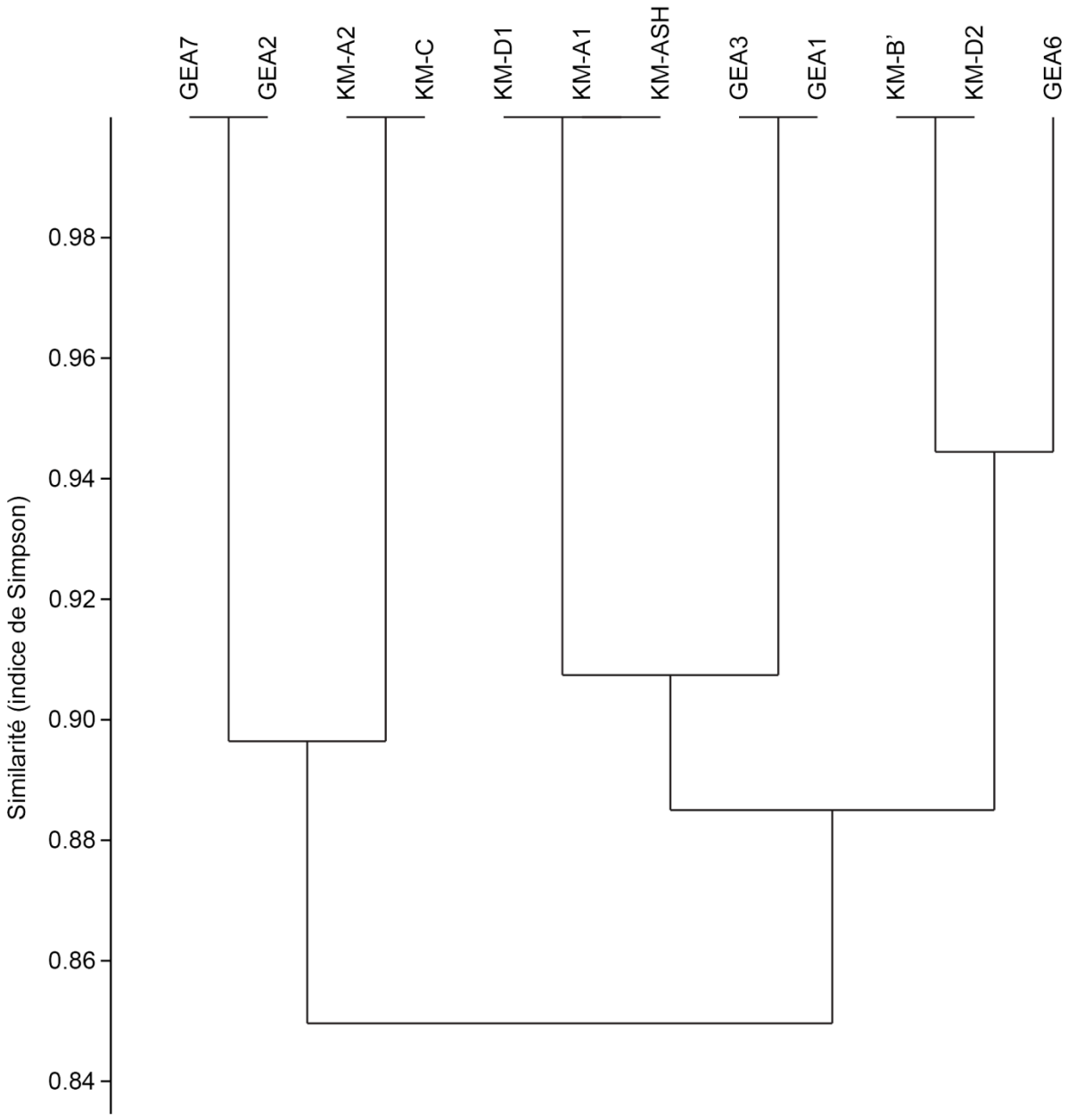


Figure 114. Dendrogramme des indices de similitudes de Simpson, obtenu par l'analyse cluster en « mode Q » (méthode UPGMA) de la matrice présence/absence des différents locus à microvertébrés du synclinal d'Anoual (Oriental, Maroc). Les contenus fauniques de ces locus sont trop proches taxonomiquement pour que des groupements stratigraphiques puissent être différenciés.

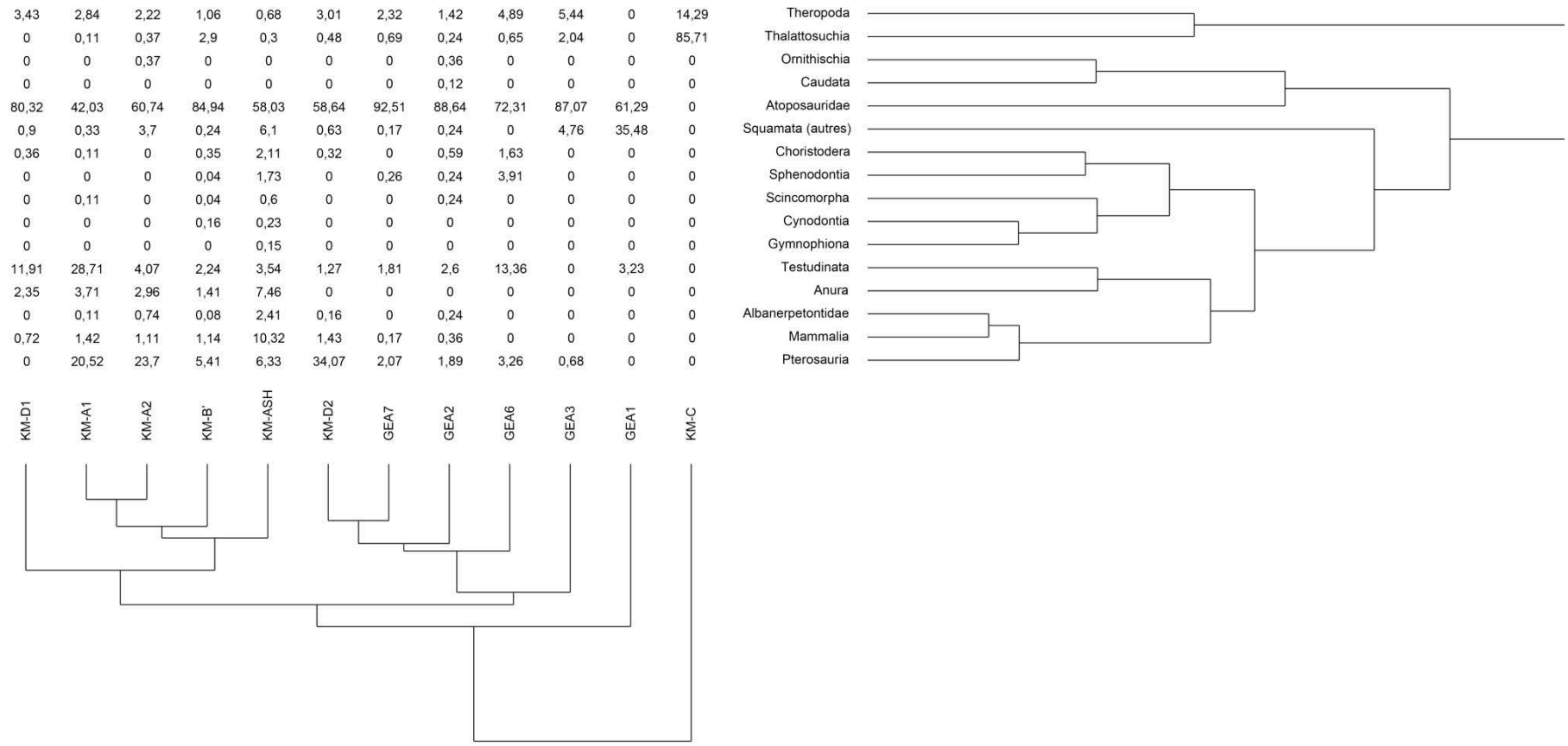


Figure 115. Dendrogramme des indices de similitude (coefficient de corrélation de rang de Spearman), obtenu par l'analyse cluster en « mode Q » (en bas) et en « mode R » (à droite) (méthode UPGMA) de la matrice des fréquences relatives des tétrapodes. La matrice de données se retrouve répartie entre les deux dendrogrammes.

Avec cette analyse, on constate que le locus KM-C se distingue nettement de tous les autres ; toutefois, c'est la faiblesse artificielle de sa diversité, conséquence de son faible échantillonnage, qui explique cette différence, et non un milieu et/ou un assemblage faunique local réellement différent des autres. La position du locus GEA1 s'explique en partie par son faible échantillonnage, mais aussi par la dominance des actinoptérygiens et la faible diversité du locus. Les autres locus se répartissent en deux grands groupes : le premier regroupe les locus KM-ASH, KM-A1, KM-A2, KM-B' et KM-D1, le second comprend les locus KM-D2, GEA2, GEA3, GEA6 et GEA7. C'est la présence des anoures qui distingue le premier groupe du second. Parmi les locus du second groupe, tous sauf un appartiennent au site de GEA. Pourtant, l'environnement lacustre, très aquatique et plus calme, de GEA aurait dû être plus propice à la présence en grand nombre de ces animaux que l'environnement deltaïque et de plaine d'inondation de KM. Leur absence à GEA semble plutôt s'expliquer par un tri plus important en en amont du dépôt en milieu lacustre lors du transport fluviatile. Cette hypothèse d'un transport plus important et donc d'un tri plus important à GEA en amont du dépôt est cohérente avec l'extrême rareté des mammifères (rareté qui s'explique également par le milieu très aquatique) et avec l'important degré de dégradation des restes fossiles collectés dans le site, en comparaison avec ceux de KM. Quant à l'absence des anoures dans le locus KM-D2, elle ne peut pas s'expliquer par une différence d'environnement significative : en effet, les données sédimentologiques et la proximité des différents locus indiquent un milieu de dépôt identique, de chenal, pour tous les locus de KM. Il semble donc plus probable que cette absence d'anoures dans le locus KM-D2 s'explique par une différence locale d'hydrodynamisme au sein d'un même chenal, créant des conditions de vie moins favorables aux anoures. Un effet local aléatoire de conservation ou de présence est aussi envisageable.

5. Écologie des taxons

Chondrichtyens – D'une façon générale, les requins hybodontiformes sont considérés comme des espèces euryhalines, capables de supporter aussi bien l'eau de mer que l'eau douce. Maisey (1989) a ainsi suggéré que la plupart des requins hybodontes étaient sans doute euryhalins, ce qui a été soutenu par la suite par d'autres études (e.g., Rees, 1998 ; Cuny *et al.*, 2004 ; Leuzinger *et al.*, 2015, 2017). Le genre *Lonchidion*, présent à KM, a été décrit comme un genre euryhalin mais préférant les environnements d'eau douce ou saumâtre (Rees & Underwood, 2002 ; Heckert *et al.*, 2007 ; Fischer *et al.*, 2011 ; Johns *et al.*, 2014 ; Manzanares *et al.*, 2017).

Actinoptérygiens – Les ginglymodes actuels vivent dans des environnements dulçaquicoles à marins côtiers (Vullo, 2007). Les milieux de dépôts des gisements ayant livré des fossiles de ces actinoptérygiens indiquent qu'ils étaient déjà inféodés à ces biotopes dans le passé (e.g., Cavin *et al.*, 1996 ; Cavin & Brito, 2001). Si les holostéens actuels ne sont plus représentés que par des formes d'eau douce ou saumâtre, des formes strictement marines ont existé par le passé (Xu, 2019). Il en va de même pour les ostéoglossiformes, dont les 10 espèces actuelles ne se retrouvent qu'en eau douce (Barby *et al.*, 2019), mais dont il existe des occurrences fossiles dans des environnements marins (Taverne & Capasso, 2012 ; Taverne, 2016). Les pycnodontiformes, quant à eux, ont longtemps été considérés comme purement marins, du fait de leur morphologie suggérant une adaptation aux milieux récifaux peu profonds (Nursall, 1996). Cependant, Poyato-Ariza *et al*. (1998) ont montré, par des analyses sédimentologiques, taphonomiques, paléoécologiques et isotopiques, que certains pycnodontiformes vivaient dans des biotopes totalement dulçaquicoles ; d'autres témoignages de ce mode de vie ont par la suite été rapportés (e.g., Poyato-Ariza, 2005 ; Kocsis *et al.*, 2009 ; Cavin *et al.*, 2020). Les ionoscopiformes sont eux considérés comme strictement marins (Xu *et al.*, 2014) : leur présence à GEA confirme ainsi les incursions marines épisodiques dans l'environnement deltaïque et lacustre du site, déjà déduites de la sédimentologie (Haddoumi *et al.*, 1998).

Sarcoptérygiens non tétrapodes – Il a été montré que les actinistiens, aujourd'hui uniquement représentés par des espèces marines, étaient autrefois présents également dans les environnements d'eau douce, au moins de façon ponctuelle (e.g., Jain, 1974 ; Poyato-Ariza *et al.*, 1998). Si les premiers représentants des dipneustes étaient marins (Kemp *et al*., 2017), la plupart sont dulçaquicoles à partir de la fin du Carbonifère, comme aujourd'hui (Soto & Perea, 2010 ; Kemp *et al*., 2017), mais certains genres fossiles ont été décrits comme euryhalins (Schultze & Chorn, 1997 ; Olive *et al.*, 2012).

Lissamphibiens – La présence de plusieurs espèces de lissamphibiens à KM est un bon indicateur paléoécologique. En effet, ces animaux sont très sensibles aux variations osmotiques du fait de leur peau hautement perméable : s'il a existé et qu'il existe aujourd'hui des espèces adaptées aux environnements salins (e.g., *Ferjevarya cancrivora*, *Bufotes viridis* actuellement, *Metaxygnathus denticulus* au Dévonien, etc. ; Laurin & Soler-Gijón, 2010 ; Hopkins & Brodie, 2015) ou aux milieux désertiques (Dayton & Fitzgerald, 2006), la plupart des espèces sont fortement inféodés aux milieux dulçaquicoles. Leur moindre diversité à GEA est cohérente avec le milieu soumis à des incursions marines épisodiques, dont les Albanerpetontidae, seuls

lissamphibiens présents à GEA et considérés comme strictement terrestres (McGowan & Evans, 1995 ; McGowan, 2002), auraient pu s'accommoder.

Tortues – Bien que les tortues présentes dans le synclinal d'Anoual n'aient pas pu être identifiées au-delà du niveau du sous-ordre (Pleurodira, Cryptodira), plusieurs des morphotypes présents à KM et à GEA ont pu être rapprochés des Araripemydidae et sont considérés comme des taxons d'eau douce (de Broin, 1980 ; Gmira, 1995 ; Pérez-García, 2019).

Lépidosauriens – Les lépidosauriens actuels et fossiles présentent une grande variété de modes de vie. Si les rhynchocéphales ne sont représentés actuellement que par le seul tuatara (*Sphenodon punctatus*) et bien que leur registre fossile soit limité (environ 30 espèces ; Reynoso, 2000), ils semblent avoir été un groupe très diversifié dans le passé. Si le tuatara actuel et la plupart des espèces fossiles sont strictement terrestres, certaines espèces fossiles étaient herbivores, voire piscivores, et certaines étaient aquatiques, voire marines (Rasmussen & Callison, 1981 ; Throckmorton *et al.*, 1981 ; Carroll & Wild, 1994 ; Reynoso, 2000 ; Jones, 2006 ; Martínez *et al.*, 2013). Il semble toutefois plus probable que les espèces de KM aient été purement terrestres, et probablement omnivores ou insectivores au vu de leur dentition. Les « lézards » scincomorphes présentent eux aussi une grande diversité de modes de vie : tous sont des animaux terrestres, mais certaines espèces ont des membres réduits ou sont apodes et ont un mode de vie fouisseur (Rieppel, 1984). Les Paramacellodidae sont ainsi considérés comme terrestres et insectivores, et un mode de vie fouisseur a été proposé pour certaines espèces (Evans & Chure, 1998 ; Broschinski, 2000). Les anguimorphes actuels sont terrestres ou semi-aquatiques, certains sont apodes, d'autres sont venimeux, et leurs régimes alimentaires sont variés (carnivores, frugivores, insectivores, piscivores). Le squamate *Tarratosaurus anoualensis* est lui probablement fouisseur, comme cela a été discuté plus haut (voir chapitre II.2.6).

Choristodères – Les choristodères sont un groupe de diapsides semi-aquatiques, dulçaquicoles et au mode de vie probablement semblable à celui des crocodiles actuels (Evans & Hecht, 1993 ; Matsumoto & Evans, 2010 ; Dong *et al.*, 2020). Ils sont sans doute subautochtones dans le synclinal d'Anoual.

Crocodyliformes – Parmi les crocodyliformes représentés dans le synclinal d'Anoual, le genre *Theriosuchus* et les Atoposauridae sont considérés comme de petits prédateurs actifs strictement terrestres (Buscalioni & Sanz, 1990 ; Karl *et al.*, 2006 ; Martin *et al.*, 2010). Les

Teleosauridae, comme nous l'avons vu plus haut (voir Chapitre II.2.8), ont longtemps été considérés comme des animaux strictement marins (Bardet, 1995 ; Martin *et al.*, 2016, 2018), bien qu'ils aient occasionnellement été découverts dans des environnements d'eau douce (Buffetaut *et al.*, 1994 ; Young, 1948 ; Sun *et al.*, 1992). Récemment, une étude isotopique du genre *Indosinosuchus* a permis de confirmer l'existence d'un mode de vie aquatique dulçaquicole chez certains de ces animaux (Martin *et al.*, 2016, 2018). Les Teleosauridae de GEA et de KM, constituent un nouvel argument en faveur de la capacité de ces animaux à s'établir dans un milieu d'eau douce. La taille des dents retrouvées dans le synclinal d'Anoual suggère qu'il s'agissait de jeunes individus : il est donc possible que les milieux continentaux aient eu pour ces animaux une fonction de nurserie avant une migration vers le milieu marin (S. Jouve, R. Vullo, comm. pers. Mai 2017). Enfin, les possibles Metriorhynchidae découverts à GEA sont des animaux strictement marins et pélagiques (Steel, 1973), qui confirment donc l'existence d'une influence marine à GEA.

Ptérosaures – Les ptérosaures constituent un groupe de reptiles exclusivement volants dont les restes sont souvent retrouvés dans des dépôts marins et lagunaires (Wellnhofer, 1991b ; Bell & Padian, 1995). Ils sont également présents dans les environnements fluvio-deltaïques, comme c'est le cas dans le synclinal d'Anoual, ou par exemple dans le Cénomanien du Maroc (Wellnhofer & Buffetaut, 1999), et il existe des colonies strictement continentales, sans relation apparente avec le domaine marin (Bell & Padian, 1995). Comme nous l'avons vu plus haut, la morphologie dentaire et/ou les contenus stomacaux fossilisés ont conduit à proposer un régime alimentaire piscivore pour la plupart des ptérosaures (Witton, 2013, 2018). Si la technique du 'skim-feeding' (survolant la surface de l'eau à basse altitude, ils auraient laissé l'extrémité de leur mandibule fendre l'eau pour capturer les proies entrant en contact avec leur bec ; Nessov, 1984) proposée pour les Rhamphorhynchidae, présents à KM, a été récemment remise en cause (Humphries *et al.*, 2007 ; Witton, 2013), il est probable qu'ils aient utilisé la technique du 'dip-feeding', selon laquelle l'animal capture ses proies en vol en enfonçant ponctuellement le bec dans l'eau, comme les sternes et les frégates (Unwin, 1988, 2005 ; Veldmeijer *et al.*, 2007 ; Witton, 2013). Des auteurs ont même proposé que certaines espèces de ptérosaures aient pu posséder une poche sous le bec et se nourrir à la façon des pélicans (Averianov, 2013). Enfin, il est possible que les Gnathosaurinae, eux aussi présents à KM, et d'autres Ctenochasmatidae aient eu un comportement similaire à celui des spatules actuelles, du fait de leur mâchoire à l'extrémité élargie en spatule et à leurs caractéristiques dentaires, attrapant des petits poissons et d'autres

animaux nageant dans la colonne d'eau depuis un poste d'observation (Swennen & Yu, 2004 ; Witton, 2013).

Dinosaures – Longtemps considérés comme strictement terrestres, un grand nombre de découvertes au cours des vingt dernières années mettent en lumière une grande diversité de modes de vie chez les dinosaures. Ainsi, un mode de vie semi-aquatique, associé à un régime piscivore, a été proposé pour plusieurs espèces, notamment chez les Nodosauridae (Ji *et al.*, 2016), les Spinosauridae (Amiot *et al.*, 2010 ; Ibrahim *et al.*, 2014, 2020 ; Vullo *et al.*, 2016 ; Aureliano *et al.*, 2018 ; Henderson, 2018 ; Arden *et al.*, 2019) et les Dromaeosauridae (Cau *et al.*, 2017). Un mode de vie arboricole, et parfois une capacité à planer d'arbre en arbre, est connue chez d'autres espèces, notamment chez les Scansoriopterygidae (Czerkas & Yuan, 2002 ; Zhang *et al.*, 2008 ; Xu *et al.*, 2015 ; Wang *et al.*, 2019) et les Dromaeosauridae (Xu *et al.*, 2003 ; Makovicky *et al.*, 2005 ; Turner *et al.*, 2007 ; Han *et al.*, 2014). Les dents découvertes dans le synclinal d'Anoual, qu'il s'agisse des ornithischiens ou des théropodes, ne présentent aucune adaptation à un régime alimentaire « inhabituel », et malgré l'absence de restes squelettiques non dentaires (à l'exception de quelques griffes de théropodes), il semble plus que probable que les dinosaures du synclinal d'Anoual aient présenté le mode de vie typique de leurs groupes respectifs. Les petits Dromaeosauridae de type *Nuthetes*, dont la présence est fortement soupçonnée à KM, les ornithischiens de type Heterodontosauridae ou Hypsilophodontidae, comme ceux présents à KM et à GEA ainsi que les stégosaures, retrouvés à GEA, sont ainsi strictement terrestres.

Mammifères – La paléoécologie des mammifères mésozoïques est dans l'ensemble assez mal connue. Longtemps considérés comme de petits animaux nocturnes et généralistes, terrestres ou arboricoles, et soumis aux pressions de sélection et écologiques des vertébrés terrestres contemporains plus imposants (Chen, 2015), leur diversité écomorphologique se fait jour au fil des découvertes des dernières décennies (Luo, 2007). Des mammifères mésozoïques semi-aquatiques et piscivores (*Haldanodon*, *Castorocauda* ; Martin, 2005 ; Ji *et al.*, 2006), de gros mammifères terrestres carnivores et se nourrissant d'autres mammifères et de petits dinosaures (*Repenomamus* ; Li *et al.*, 2001 ; Hu *et al.*, 2005), des espèces fouisseuses (*Fuitafossor* ; Luo & Wible, 2005) et d'autres planeuses (*Volaticotherium*, *Argentoconodon* ; Meng *et al.*, 2006 ; Gaetano & Rougier, 2011) sont aujourd'hui connues. Parmi la faune très diversifiée de mammifères de KM, *Dyskritodon* et *Ichthyoconodon* ont initialement été considérés comme des mammifères piscivores et probablement semi-aquatiques (Sigogneau-Russell, 1995b). Toutefois,

comme nous l'avons vu plus haut (voir Chapitre II.2.12), il apparaît aujourd'hui que le genre *Ichthyoconodon* est proche des genres *Volaticotherium* et *Argentoconodon* et qu'il a pu être, comme eux, un mammifère arboricole planeur (Meng *et al.*, 2006 ; Gaetano & Rougier, 2011). Il faut également noter la présence, à KM, des deux espèces du genre *Donodon*, dont les dents sont particulièrement bunodontes et suggèrent un régime alimentaire durophage : il est possible que ces espèces se soient nourries de mollusques à coquilles (gastéropodes, mollusques bivalves d'eau douce ?), d'insectes à forte carapace ou de plantes coriaces, ou encore tout cela à la fois. Un tel régime alimentaire est inédit chez les « Dryolestoidea ».

Chapitre IV

Biostratigraphie

1. L'âge berriasien de la faune de Ksar Metlili : une datation incertaine

Si l'on en croit les travaux antérieurs sur les données et les interprétations stratigraphiques des Formations d'Anoual et de Ksar Metlili, la première est datée du Bathonien inférieur (Jurassique moyen ; Haddoumi *et al.*, 1998, 2016), il y a environ 165 millions d'années, tandis que la seconde remonte au Berriasien (Crétacé inférieur ; Sigogneau-Russell *et al.*, 1990, 1998 ; Duffin & Sigogneau-Russell, 1993 ; Haddoumi *et al.*, 2008, 2016 ; Mojon *et al.*, 2009 ; Charrière & Haddoumi, 2016), il y a 140 millions d'années. Les faunes de GEA et de KM seraient donc d'âges bien distincts et séparées par environ 25 millions d'années. Elles partagent pourtant de nombreux taxons (au moins 16 taxons en commun, voir Chapitre IV.2.1 plus loin ; **Tab. 1 Annexe VI**). Ces importantes similitudes à haut niveau taxonomique s'opposent à l'existence supposée d'une lacune stratigraphique majeure entre les Formation d'Anoual et de Ksar Metlili et nous conduisent à remettre en question l'âge supposément berriasien de cette dernière. En effet, l'âge de la faune de GEA est bien contraint, du fait de la présence, dans le membre marin supérieur de la Formation d'Anoual, d'une faune de brachiopodes (et, dans une moindre mesure, d'ostracodes et de charophytes) très bien datée du Bathonien inférieur. En revanche, ce n'est pas le cas de l'âge de la faune de KM : les datations proposées avant le début de cette thèse, fondées sur la présence de nannofossiles calcaires et de charophytes quelques mètres au-dessus de la lentille fossilifère, ou encore sur la faune de requins, ne sont basées que sur la présence d'espèces isolées. Or, seule la présence d'associations fauniques peut livrer des informations fiables et pertinentes pour estimer précisément l'âge d'une faune fossile, comme cela a été reconnu par Sigogneau-Russell *et al*. (1990). Le site de KM pourrait être ainsi plus ancien que le Berriasien et dater du Jurassique supérieur.

Comme nous l'avons vu plus haut (voir Chapitre I.2), en l'absence de marqueurs chronostratigraphiques fiables (Monbaron, 1988 ; Sigogneau-Russell *et al.*, 1990 ; Haddoumi *et al.*, 1998, 2008 ; Charrière & Haddoumi, 2016, 2017), l'âge des terrains des « Couches rouges » a été très débattu. KM n'est ainsi pas la première localité à vertébrés du « Continental Intercalaire » pour laquelle persiste un débat entre une datation au Jurassique ou au Crétacé. La Formation Tiouaren au Niger, par exemple, a été datée du Crétacé inférieur par nombre d'auteurs (Lapparent, 1960 ; Taquet, 1976 ; Moody & Sutcliffe, 1991 ; Mateer *et al.*, 1992 ; Sereno *et al.*, 1994, 1999, 2004) ; toutefois, si l'encadrement stratigraphique de cette formation a permis de définir son âge minimal comme aptien, il n'a pas permis de lui définir un âge maximal (Rauhut & López-Arbarello, 2009). Au contraire, il a été signalé (Rauhut & López-Arbarello, 2009) que

certaines espèces de dinosaures présentes dans la Formation Tiouaren n'étaient pas incompatibles avec un âge jurassique pré-Kimméridgien. Il est en fait vraisemblable que la Formation Tiouaren et les « Couches rouges » marocaines, ainsi sans doute que d'autres sites du « Continental Intercalaire », recouvrent un large intervalle de temps et qu'elles contiennent des faunes de différents âges. Ainsi, les âges inférés à partir des données stratigraphiques et fauniques locales ne peuvent être attribués à la formation dans son ensemble.

Il apparaît donc nécessaire de rediscuter et de réévaluer l'âge berriasien proposé pour le site de KM, à la lumière des nouvelles données apportées par l'étude des restes fossiles de microvertébrés.

2. Nouvelles données sur la datation de la faune à microvertébrés de Ksar Metlili : comparaisons fauniques

Afin de mieux caractériser l'âge de la faune de KM, nous avons mené des comparaisons à large échelle avec des faunes subcontemporaines, datant de la transition Jurassique – Crétacé. Le détail de ces comparaisons est donné en **Annexe VI**. En plus de notre comparaison de KM avec GEA, nous avons ainsi examiné les faunes de microvertébrés de la Formation Kota (Jurassique inférieur à moyen (Jain, 1973 ; Govindan, 1975 ; Yadagiri & Prasad, 1977 ; Bandyopadhyay & Sengupta, 2006 ; Prasad & Manhas, 2007 ; Joyce & Bandyopadhyay, 2020) ou Jurassique moyen à Crétacé inférieur (Vijaya & Prasad, 2001 ; Prasad & Manhas, 2007), Inde), de la mine de charbon de Berezovsk (Bathonien, Jurassique moyen, Russie ; Averianov *et al.*, 2017), de la Langenberg Quarry (Oxfordien – Kimméridgien, Jurassique supérieur, Allemagne ; Fischer, 1991 ; Wings, 2015 ; Schwarz *et al.*, 2017), de Guimarota (Kimméridgien, Jurassique supérieur, Portugal ; Schudack, 2000 ; Mateus *et al.*, 2017), de la Formation Morrison (Kimméridgien – Tithonien, Jurassique supérieur, États-Unis ; Davis *et al.*, 2018 ; Kirkland *et al.*, 2020), de Chassiron (Tithonien – Berriasien, Jurassique supérieur – Crétacé inférieur, France ; Schnyder *et al.*, 2012 ; Vullo *et al.*, 2014 ; Benoit *et al.*, 2017), de Cherves-de-Cognac (Berriasien, Crétacé inférieur, France ; Colin *et al.*, 2004 ; El Albani *et al.*, 2004 ; Benoit *et al.*, 2017), d'Angeac-Charente (Berriasien, Crétacé inférieur, France ; Benoit *et al.*, 2017 ; Allain *et al.*, in prep.) et des sites du Purbeck Group (Tithonien – Berriasien, Jurassique supérieur – Crétacé inférieur, Royaume-Uni ; Hopson *et al.*, 2008). De telles comparaisons n'avaient jamais été faites auparavant, elles sont d'ailleurs toujours en cours et seront approfondies au cours de travaux ultérieurs. Comme cela sera explicité dans les sous-parties suivantes (IV.2.1 à IV.2.8), ces

comparaisons permettent d'avancer l'hypothèse d'un âge Tithonien – Berriasien, et non plus limité au seul Berriasien, pour le site de KM.

2.1. Comparaison des faunes de Ksar Metlili et de Guelb el Ahmar

Les faunes de GEA et de KM documentent une succession faunique sans équivalent en Afrique. Séparées par un intervalle de temps d'environ 25 millions d'années selon les hypothèses précédentes (Sigogneau-Russell *et al.*, 1990, 1998 ; Duffin & Sigogneau-Russell, 1993 ; Haddoumi *et al.*, 1998, 2008, 2016 ; Mojon *et al.*, 2009 ; Charrière & Haddoumi, 2016), elles présentent néanmoins des similitudes à divers degrés taxonomiques et partagent 16 à 18 taxons. Si aucun taxon de rang spécifique n'est partagé entre les deux faunes, elles ont toutefois en commun plusieurs genres, parmi lesquels le dipneuste *Arganodus* et le crocodyliforme *Theriosuchus* (Haddoumi *et al.*, 2016 ; Lasseron *et al.*, 2020). Ce partage est cependant à mettre en regard de la grande extension stratigraphique de ces deux genres, connus entre le Trias supérieur et la fin du Crétacé inférieur pour *Arganodus* (e.g., Taquet, 1967 ; Martin, 1979), et entre le Jurassique moyen et la toute fin du Crétacé pour *Theriosuchus* (e.g., Martin *et al.*, 2010, 2014 ; Young *et al.*, 2016). Elles présentent également de nombreuses similitudes au rang familial, avec la présence dans les deux sites de cœlacanthe mawsoniidés, de lissamphibiens albanerpétontidés (*Anoualerpeton unicus* à KM, une nouvelle espèce à GEA), des crocodiles téléosauridés et Atoposauridae différents de *Theriosuchus* et des ptérosaures rhamphorhynchidés (Haddoumi *et al.*, 2016 ; Lasseron *et al.*, 2020). Chez les dinosaures théropodes, trois des morphotypes décrits plus haut (voir Chapitre II.2.10) sont présents à la fois à KM et à GEA. A plus haut niveau taxonomique, on trouve à GEA, comme à KM, des ginglymodes, des pycnodontiformes, des ostéoglossiformes, des tortues, des rhynchocéphales, des scincomorphes, des choristodères et un « Dryolestoidea » qui évoque *Donodon perscriptoris*, décrit à KM (Haddoumi *et al.*, 2016 ; Lasseron *et al.*, 2020). Si la plupart de ces similitudes sont de haut niveau taxonomique et donc de faible résolution, l'association de l'ensemble de ces taxons communs à GEA et à KM est intrigante. Elle met en cause l'hypothèse d'un âge strictement berriasien pour la faune de KM. Par ailleurs et de façon notable, ces similarités dans les deux faunes successives de GEA et de KM documentent une relative stabilité des faunes à partir du Jurassique moyen et au moins jusqu'à la fin du Jurassique supérieur.

2.2. Comparaison des faunes de Ksar Metlili et de la Formation Kota

Nous l'avons vu, malgré les nombreux changements paléogéographiques ayant affecté les faunes entre le Jurassique moyen et le Crétacé inférieur et l'importance de cette période d'un point de vue évolutif, les faunes gondwaniennes de vertébrés continentaux de la transition Jurassique – Crétacé sont mal connues, et notamment celles d'Afrique (Sigogneau-Russell *et al.*, 1998 ; Cifelli *et al.*, 1999 ; Clemens *et al.*, 2007 ; Rauhut & López-Arbarello, 2009 ; Tennant, Mannion & Upchurch, 2016a ; Tennant, 2017). La comparaison de la faune de KM avec celle de la Formation Kota en Inde est donc particulièrement importante. Les faunes indiennes ont connu une évolution indépendante pendant une grande partie du Mésozoïque, du fait de l'isolement du sous-continent indien depuis sa séparation d'avec l'Afrique et le Gondwana occidental il y a environ 167 millions d'années et son détachement du reste du Gondwana oriental il y a environ 130 millions d'années (Chatterjee *et al.*, 2013). Toutefois, elles ont pu connaître auparavant une évolution commune avec les faunes africaines, dont subsistent peut-être des traces dans les faunes du synclinal d'Anoual. L'âge précis de la Formation Kota n'est pas connu : elle a parfois été datée entre le Jurassique moyen et le Crétacé inférieur (Vijaya & Prasad, 2001), mais c'est un âge Jurassique inférieur – Jurassique moyen qui lui est plus souvent attribué, y compris dans les travaux les plus récents (Jain, 1973 ; Govindan, 1975 ; Yadagiri & Prasad, 1977 ; Bandyopadhyay & Sengupta, 2006 ; Joyce & Bandyopadhyay, 2020). Il semble ainsi qu'il y ait quelques similitudes dans la composition faunique des sites de KM et de la Formation Kota (Lasseron *et al.*, 2020) : des dents similaires à celles des Atoposauridae et des possibles Dromaeosauridae (voir Chapitre II.2.10) sont également connues dans la Formation Kota (G. V. R. Prasad, travaux en cours). D'autre part, le genre de mammifère triconodonte *Dyskritodon*, connu dans le site de KM avec l'espèce *D. amazighi*, est également présent dans la faune de la Formation Kota, avec l'espèce *D. indicus* (Prasad & Manhas, 2002), et d'autres dents d'haramiyidés y ont été récoltées (G. V. R. Prasad, travaux en cours). A plus haut niveau taxonomique, des requins hybodontiformes (Prasad *et al.*, 2004), des ginglymodes (Prasad, 1986), des ionoscopiformes (Prasad, 1986), des cœlacanthes (Jain, 1974), des anoures (Prasad, 1986), des rhynchocéphales (Evans *et al.*, 2001) et des crocodyliformes (Prasad, 1986) ont été découverts dans la Formation Kota, comme à KM, mais sont soit de genres différents de ceux de KM (hybodontiformes, cœlacanthes, rhynchocéphales), soit d'identification trop imprécise pour discuter d'un degré de rapprochement entre les deux faunes. Cependant, les ressemblances relevées entre la faune de la Formation Kota et celle de KM, et surtout le partage du genre *Dyskritodon*, sont notables. Ainsi,

les similarités des faunes de KM et de la Formation Kota constituent un argument supplémentaire pour réviser à la hausse l'âge du site de KM et proposer un possible âge Jurassique supérieur, voire Jurassique moyen.

2.3. Comparaison des faunes de Ksar Metlili et de la mine de charbon de Berezovsk

La mine de charbon de Berezovsk, dans le Bathonien (Jurassique moyen) de Sibérie occidentale, est connue pour avoir livré le plus riche assemblage mésozoïque de vertébrés continentaux d'Asie, avec 29 taxons distincts (Averianov *et al.*, 2017). Comme à KM, l'ensemble des grands groupes majeurs de vertébrés y sont représentés : chondrichtyens, actinoptérygiens, sarcoptérygiens non tétrapodes, lissamphibiens, tortues, lépidosaures, archosaures et synapsides (dont des mammifères). Si les sites de Berezovsk et de KM ne partagent aucun taxon de rang spécifique, ni même générique, on observe toutefois quelques similitudes à plus haut niveau taxonomique. Au niveau familial, les deux sites partagent la présence d'anoures discoglossidés (Skutschas *et al.*, 2016) et de ptérosaures rhamphorhynchidés (Averianov, Martin *et al.*, 2005 ; Skutschas *et al.*, 2009). A plus haut niveau taxonomique, on y trouve aussi, comme à KM, un requin hybodontiforme (rapporté au genre *Hybodus* ; Skutschas *et al.*, 2009), des squamates scincomorphes (Valeyev, 2008), des choristodères (*Cteniogenys* ; Skutschas *et al.*, 2009), des dinosaures ornithischiens ornithopodes (Averianov *et al.*, 2017), des dents de cynodontes non mammaliaformes (*Stereognathus* ; Skutschas *et al.*, 2009 ; Averianov *et al.*, 2017), des mammifères triconodontidés (Averianov *et al.*, 2008, 2017) et haramiyidés (*Sineleutherus* ; Averianov *et al.*, 2011, 2017), des « Dryolestoidea » (dont le genre *Anthracolestes* ; Averianov *et al.*, 2014) et des Zatheria (Lopatin & Averianov, 2007). Là encore, les similitudes sont relativement peu nombreuses et de haut niveau taxonomique ; elles mettent néanmoins en évidence des ressemblances entre des faunes laurasiatiques et gondwaniennes d'âges en théorie très différents qui posent question quant à l'âge supposément berriasien de KM.

2.4. Comparaison des faunes de Ksar Metlili et de la Langenberg Quarry

La Langenberg Quarry, dans le Jurassique supérieur d'Allemagne (Fischer, 1991 ; Wings, 2015 ; Schwarz *et al.*, 2017), est notamment célèbre pour être la localité-type du sauropode nain *Europasaurus* (Sander *et al.*, 2006). Elle a aussi livré un grand nombre de taxons, dont certains

sont communs avec le site de KM (Lasseron *et al.*, 2020). On trouve ainsi dans la faune de la Langenberg Quarry, comme dans celle de KM, des requins hybodontiformes (Thies, 1995 ; Mudroch, 2001), des ginglymodes, des ionoscopiformes et des pycnodontiformes (Mudroch, 2001), des squamates paramacellodidés (A. Richter *et al.*, 2013, Wings, 2015 ; Schwarz *et al.*, 2017), des crocodyliformes atoposauridés et téléosauridés (Karl *et al.*, 2006 ; Wings & Sander, 2012 ; Wings, 2015 ; Schwarz *et al.*, 2017), des dinosaures dromaeosauridés (Lubbe *et al.*, 2009) et des mammifères « dryolestoïdes » (Wings, 2015). Même si ces similitudes sont de faible résolution, le partage de certains taxons du Jurassique supérieur – Crétacé basal (paramacellodidés, atoposauridés, téléosauridés, dromaeosauridés, « dryolestoïdes ») s'ajoute aux arguments en faveur d'une datation au Jurassique supérieur ou au Jurassique supérieur – Crétacé basal, plutôt qu'au Crétacé inférieur, du site de KM.

2.5. Comparaison des faunes de Ksar Metlili et de la mine de Guimarota

La mine de charbon de Guimarota, dans le Kimméridgien du Portugal (Schudack, 2000), a livré un assemblage de vertébrés du Jurassique supérieur parmi les plus riches et les plus diversifiés du monde, qui peut être considéré comme un *Konzentrat-Lagerstätte* de par la très importante concentration de fossiles qui y ont été récoltés (Martin, 2000). Un grand nombre de taxons différents, dont beaucoup sont représentés par un nombre de spécimens conséquent, y ont été découverts. Parmi eux, certains sont également connus à KM. Les deux faunes ont ainsi en commun le genre *Paramacellodus* (Broschinski, 2000), et le genre de crocodyliforme atoposauridé *Knoetschkesuchus guimarotae* avait auparavant été rattaché au genre *Theriosuchus* (Schwarz & Salisbury, 2005 ; Schwarz *et al.*, 2017). Quelques dents de théropodes ont également été identifiées comme appartenant au genre *Richardoestesia* (Zinke & Rauhut, 1994 ; Zinke, 1998 ; Rauhut, 2000), qui pourrait aussi être présent à KM d'après notre analyse discriminante des dents de théropodes (voir Chapitre II.2.10). Au niveau familial, on note aussi le partage des Albanerpetontidae (Wiechmann, 2000), des Atoposauridae (Krebs & Schwarz, 2000 ; Schwarz & Salisbury, 2005), des Teleosauridae (Krebs & Schwarz, 2000), des Rhamphorhynchidae (Wiechmann & Gloy, 2000) et des Dromaeosauridae (si certaines dents de KM sont effectivement attribuable à cette famille, voir Chapitre II.2.10 ; Zinke & Rauhut, 1994 ; Zinke, 1998 ; Rauhut, 2000). Enfin, à haut niveau taxonomique, les deux faunes ont en commun la présence de requins hybodontiformes (Kriwet, 2000, 2004), de ginglymodes et de pycnodontiformes (Kriwet, 2000, 2002), d'anoures (obs. pers.), de choristodères (obs. pers.), de squamates scincomorphes

(Broschinski, 2000), de dinosaures ornithischiens (Rauhut, 2000, 2001), et de mammifères « dryolestoïdes » et zathériens (Martin, 1999, 2000, 2001, 2002). On a donc à Guimarota un assemblage faunique particulièrement proche de celui que l'on connaît à KM et à GEA, même si, du fait des incertitudes de détermination concernant la faune de KM, la majorité de ces ressemblances s'observent encore une fois à haut niveau taxonomique. Toutefois, cette association de taxons communs à Guimarota, KM et GEA, y compris au niveau générique, renforce l'hypothèse d'un âge jurassique pour KM plutôt que celle d'un âge berriasien (e.g., Knoll, 2000 ; Evans & Sigogneau-Russell, 2001 ; Gardner *et al.*, 2003 ; Jones *et al.*, 2003 ; Knoll & Ruiz-Omeñaca, 2009).

2.6. Comparaison des faunes de Ksar Metlili et de la Formation Morrison

La Formation Morrison, qui s'étend sur une large partie de l'ouest des États-Unis et qui est datée du Jurassique supérieur (Kimméridgien – Tithonien), est connue pour sa faune riche et variée de dinosaures, qui comprend de grands sauropodes, un grand nombre de théropodes des ornithopodes, des ankylosaures et des stégosaures (Dodson *et al.*, 1980 ; Russell, 1989 ; Carpenter *et al.*, 1998 ; Chure *et al.*, 2006). Divers sites de cette formation ont également livré des assemblages de microvertébrés, avec notamment des actinoptérygiens, des dipneustes, des salamandres et des grenouilles, des tortues, des crocodyliformes, des choristodères, des lépidosaures, ainsi que 40 à 45 espèces de mammifères (Foster, 2003 ; Chure *et al.*, 2006 ; Foster & Heckert, 2011 ; Davis *et al.*, 2018 ; Panciroli *et al.*, 2020). Cet assemblage de mammifères est ainsi le plus diversifié du Jurassique et l'un des plus diversifiés du Mésozoïque. Dans cette diversité de vertébrés, il existe quelques similitudes avec la faune de KM. Au niveau générique, on retrouve ainsi dans les sites de la Formation Morrison le scincomorphe *Paramacellodus* (Evans & Chure, 1998 ; Chure *et al.*, 2006), l'anguimorphe *Parviraptor* (Chure *et al.*, 2006) et l'anoure *Enneabatrachus* (Chure *et al.*, 2006), que l'on connaît à KM. Au niveau familial, on peut noter le partage, entre les deux faunes, des Atoposauridae, des Rhamphorhynchidae, des Dromaeosauridae (dont la présence, si elle reste à confirmer, est soupçonnée à KM) et des Triconodontidae (Chure *et al.*, 2006). Enfin, à plus haut niveau taxonomique, les deux faunes ont en commun la présence de ginglymodes, de pycnodontiformes, de dipneustes, de tortues, de rhynchocéphales, de choristodères, de ptérodactyloïdes, d'ornithischiens, de trechnothères et de dryolestoïdes (Chure *et al.*, 2006). Avec probablement trois genres en commun, les similitudes au niveaux générique sont plus marquées que dans les comparaisons précédentes. Ces ressemblances

de bas niveau taxonomique et l'association de taxons communs invitent à reconsidérer l'âge berriasien qui avait été proposé pour KM, et à prendre en compte la possibilité d'une datation alternative au Jurassique supérieur.

2.7. Comparaison des faunes de Ksar Metlili et des gisements charentais de Chassiron, Cherves-de-Cognac et Angeac-Charente

Au cours de deux dernières décennies, trois gisements de type purbeckien d'une grande richesse ont été découverts dans les Charentes : le site de Chassiron, représentatif d'un écosystème littoral du Tithonien et ayant livré au moins 31 taxons de vertébrés terrestres, marins et d'eau douce (Schnyder *et al.*, 2012 ; Vullo *et al.*, 2014) ; le site de Cherves-de-Cognac, correspondant à des dépôts allant du lagon au lac continental du Tithonien – Berriasien, riche d'au moins 29 espèces de vertébrés (Pouech, 2008 ; Pouech *et al.*, 2015 ; Louchart & Pouech, 2017) ; et le site d'Angeac-Charente, Lagerstätte constituant un véritable « instantané » d'un écosystème marécageux du Berriasien (Rozada *et al.*, 2014, 2020 ; Benoit *et al.*, 2017 ; Polette *et al.*, 2018 ; Gônet *et al.*, 2019 ; Rozada, 2019), où au moins 40 espèces de vertébrés ont été recensées, dont l'un des plus grand dinosaures sauropodes et probablement les plus anciens ornithomimosaures du monde (Néraudeau *et al.*, 2012 ; Allain *et al.*, 2014). La faune tithonienne de Chassiron n'a que peu d'affinités au niveau générique avec celle de KM, puisque seul le genre *Theriosuchus* est partagé (Vullo, 2007 ; Vullo *et al.*, 2014). Au niveau familial, les similitudes sont déjà plus nettes, puisqu'on retrouve également à Chassiron des Albanerpetontidae, des Teleosauridae, des Rhamphorhynchidae, des Ctenochasmatidae et des Dromaeosauridae (dont la présence, bien qu'encore incertaine, est fortement soupçonnée à KM) (Vullo, 2007 ; Vullo *et al.*, 2014). Enfin, à haut niveau taxonomique, on retrouve à Chassiron un certain nombre de taxons que l'on connaît aussi à KM : c'est le cas des requins hybodontiformes, des ginglymodes, des pycnodontiformes, des ostégolossiformes, des anoures, des tortues, des squamates, des choristodères, des ornithischiens et des dryolestoïdes (Vullo, 2007 ; Vullo *et al.*, 2014). Les affinités génériques de KM sont plus marquées avec la faune purbeckienne de Cherves-de-Cognac, puisque les deux faunes partagent les genres *Theriosuchus*, *Thereuodon* et *Peramus* (et peut-être le genre *Nuthetes*, si sa présence est confirmée à KM) (Pouech, 2008). Au niveau familial, on retrouve à Cherves-de-Cognac, comme à KM, des Albanerpetontidae, des Dromaeosauridae et des Triconodontidae (Pouech, 2008). Enfin, à plus haut niveau taxonomique, les deux faunes ont en commun la présence de requins hybodontiformes, de ginglymodes, de

pycnodontiformes, de tortues, de ptérodactyloïdes, d'ornithischiens, de trechnothères et de dryolestoïdes (Pouech, 2008 ; Pouech *et al.*, 2015). Les mêmes similitudes de niveau générique (*Theriosuchus*, *Thereuodon*, *Peramus*, *Nuthetes* (?)) sont retrouvées dans le Berriasien d'Angeac-Charente, auxquelles viennent s'ajouter le genre *Paramacellodus* (Allain *et al.*, in prep.). Au niveau familial, les deux faunes ont en commun la présence de Lonchidiidae, d'Albanerpetontidae et possiblement d'Hypsilophodontidae (si l'Ornithischia gen. et sp. indet. II décrit ci-dessus et qui présente des similitudes avec cette famille s'avère en faire partie) (Allain *et al.*, in prep.). Enfin, à haut niveau taxonomique, on retrouve à Angeac-Charente comme à KM des ginglymodes, des pycnodontiformes, des anoures, des tortues, des rhynchocéphales, des ptérosaures ptérodactyloïdes, et des mammifères eutriconodontes et « dryolestoïdes » (Allain *et al.*, in prep.). Ces trois sites purbeckiens présentent ainsi des associations fauniques très proches de celle de KM qui conduisent à envisager la possibilité de considérer KM comme appartenant au faciès purbeckien. Si Cherves-de-Cognac et Angeac-Charente sont datés du Berriasien, le site de Chassiron est lui daté du Jurassique supérieur : un âge tithonien est donc possible pour le site de KM.

2.8. Comparaison des faunes de Ksar Metlili et des sites du Purbeck Group

Le Purbeck Group, dans le sud-est de l'Angleterre, s'est déposé au cours du Tithonien et du Berriasien (Hopson *et al.*, 2008). Ce groupe lithostratigraphique est célèbre pour sa grande diversité de reptiles (notamment de lépidosaures) et de mammifères fossiles. Ce sont ainsi huit genres de squamates et une vingtaine des mammifères qui y ont été décrits (Evans, 1994 ; Ensom & Sigogneau-Russell, 1998, 2000 ; Sigogneau-Russell & Ensom, 1994, 1998 ; Sigogneau-Russell *et al.*, 2001 ; Evans & Searle, 2002 ; Ensom, 2007 ; Butler *et al.*, 2012 ; Evans *et al.*, 2012). Les faunes de microvertébrés livrées par les différents sites du Purbeck Group présentent quelques points communs avec celle de KM. Au niveau générique, les deux faunes partagent les genres *Paramacellodus* (Hoffstetter, 1967 ; Evans & Searle, 2002), *Parviraptor* (en nomenclature ouverte à KM ; Evans, 1994 ; Evans & Searle, 2002), *Theriosuchus* (Salisbury, 2002), *Peramus* (Sigogneau-Russell, 1999 ; Davis, 2012) et *Thereuodon* (Sigogneau-Russell & Ensom, 1998). Au niveau familial, on note la présence dans le Purbeck Group d'autres Atoposauridae (*Oweniasuchus* ; Salisbury, 2002) et de Dromaeosauridae (avec le genre *Nuthetes*, dont la présence est soupçonnée à KM ; Milner, 2002). Enfin, à plus haut niveau taxonomique, les deux faunes en ont commun la présence de tortues, de scincomorphes, d'ornithischiens,

d'Eutriconodonta (Butler *et al.*, 2012), de Trechnotheria (Ensom & Sigogneau-Russell, 2000), de Dryolestoidea (Ensom & Sigogneau-Russell, 1998) et de Boreosphenida (Sigogneau-Russell & Ensom, 1994 ; Sigogneau-Russell *et al.*, 2001). Si la majorité des similitudes sont là encore de haut niveau taxonomique, on remarque toutefois une plus grande proportion de taxons génériques partagés par rapport aux autres comparaisons menées. Il semble donc que l'on puisse établir un rapprochement relativement robuste entre les faunes de KM et du Purbeck Group, certains étant datés du Tithonien, d'autres du Berriasien. Cela apporte de nouveaux arguments en faveur de l'interprétation de KM comme un faciès purbeckien, comme d'autres sites hors d'Angleterre (e.g., Chassiron, Cherves-de-Cognac, Angeac-Charente, Boulonnais, Jura suisse et français, Pologne, etc. ; Allen & Wimbledon, 1991 ; Cuny *et al.*, 1991 ; Deconinck *et al.*, 2000 ; Colin *et al.*, 2004 ; Schnyder *et al.*, 2005, 2012 ; Mazin *et al.*, 2006 ; Vullo *et al.*, 2014 ; Benoit *et al.*, 2017 ; Allain *et al.*, in prep.), et donc à proposer, pour la faune de KM, un âge correspondant, c'est-à-dire Tithonien – Berriasien.

3. Autres éléments en faveur d'une révision de la datation de la faune de Ksar Metlili

Mis à part les similitudes entre les différentes faunes de la transition Jurassique – Crétacé que nous avons mises en lumière ci-dessus, d'autres éléments de discussion apportent des arguments en faveur d'une révision de l'âge du site de KM. Plusieurs taxons semblent indiquer que KM était un refuge nord-africain pour les représentants de lignées reliques. C'est le cas notamment du cf. Heterodontosauridae gen. et sp. indet. (voir Chapitre II.2.10), dont la seule dent connue présente une morphologie très simple, proche de celle d'hétérodontosaures du Jurassique inférieur (*Lycorhinus*, *Abrictosaurus*, *Heterodontosaurus*) ou supérieur (*Nanosaurus*, *Fruitadens*) (Norman, Sues *et al.*, 2004 ; Norman, Witmer *et al*., 2004 ; Carpenter & Galton, 2018), très différente de celle des espèces contemporaines. Par cette morphologie dentaire plésiomorphe, cette espèce d'hétérodontosaure apparaît comme proche des premiers représentants du groupe, et/ou pourrait être l'un des derniers survivants d'une lignée évolutive ancienne relique. Elle s'accorde avec l'hypothèse d'un gisement plus ancien que ce qui avait été proposé, et constitue un argument supplémentaire en faveur d'un âge jurassique supérieur pour le site de KM. D'autres lignées reliques, qui pourraient favoriser un âge jurassique, sont potentiellement présentes à KM : elles incluent les cynodontes non mammaliaformes dont nous avons décrit trois morphotypes plus haut (voir Chapitre II.2.11) et qui sont les plus jeunes connus en dehors d'Asie, avec des dents

très similaires à celles des espèces du Permien et du Trias. L'on peut citer également les ptérosaures gnathosaurinés qui, si leur identification est confirmée (voir Chapitre II.2.9), sont parmi les derniers représentants du groupe, et les mammaliaformes haramiyidés (voir Chapitre II.2.12), dont les occurrences crétacées sont débattues (Huttenlocker *et al.*, 2018). D'autre part, la présence du genre *Anoualerpeton* à la fois dans la faune supposément crétacée de KM et dans le Bathonien d'Angleterre fournit un indice fort en faveur d'une révision au moins au Jurassique supérieur de l'âge de la faune de KM.

La paléobiogéographie fournit aussi quelques indices concernant une possible réévaluation de l'âge de la faune de KM au Jurassique. En effet, bien que KM soit un site gondwanien, sa faune ne présente que très peu d'affinités gondwaniennes, contrairement aux affinités pangéennes et laurasiatiques qui, elles, sont nombreuses (voir Chapitre V.2). Si les affinités laurasiatiques peuvent s'expliquer par des épisodes de dispersion dans le sens Nord – Sud au cours du Jurassique et du Crétacé inférieur, l'explication la plus parcimonieuse pour ces fortes affinités pangéennes de la faune de KM est qu'elle est restée temporellement proche de l'événement de vicariance résultant de la fragmentation de la Pangée au Jurassique. Si tel est le cas, alors la faune de KM pourrait être plus ancienne qu'on ne le pensait et remonter en fait au Jurassique supérieur au moins, même si l'hypothèse d'un âge crétacé ne peut toujours pas être définitivement écartée.

4. Nouvelles données sur la datation du site de Ksar Metlili : conclusions et perspectives concernant la position de la limite Jurassique – Crétacé

A la lumière des nouvelles données issues de l'étude des microrestes de vertébrés nouvellement récoltés dans le site de KM, il apparaît que l'âge berriasien initialement proposé pour ce site (Sigogneau-Russell *et al.*, 1990) doit être révisé. En effet, il existe de nombreuses similitudes entre la faune de KM et celles d'autres sites de la transition Jurassique – Crétacé, plus anciens ou subcontemporains. Ces similitudes, tout comme la présence à KM de plusieurs possibles lignées reliques et les affinités pangéennes encore importantes de la faune, semblent s'opposer à l'existence d'une lacune stratigraphique majeure entre ces différents gisements et nous conduisent à envisager la possibilité d'une datation au Jurassique supérieur, peut-être au Kimméridgien ou au Tithonien, du site de KM. Nous ne pouvons cependant pas exclure l'hypothèse d'un âge crétacé (Berriasien), tel qu'il avait été proposé, pour plusieurs raisons. La première, et la plus importante, est que ces similitudes entre les faunes des sites de la transition

Jurassique – Crétacé s'observent à haut niveau taxonomique, du fait des incertitudes de détermination persistantes. Cela est lié à la fragmentation des restes de vertébrés de KM, source d'une faible résolution taxonomique. Il est également possible que les taxons partagés entre la faune de KM et celles étudiées ici, notamment celle de GEA, géographiquement proche et donc d'intérêt particulier, soient en fait des taxons ayant une grande extension stratigraphique, recouvrant la période entre le Jurassique moyen et le début du Crétacé inférieur. Enfin il est aussi possible que le site de KM ait été un refuge pour des espèces d'affinités jurassiques, qui seraient parvenu à s'y maintenir en dépit de leur extinction ailleurs dans le monde au Crétacé, comme il en existe parmi les gisements russes de Sibérie occidentale (Formation Ilek) ou de Yakoutie (Formation Batylykh) (Skutschas, 2016 ; Averianov *et al.*, 2018 ; Skutschas *et al.*, 2018). Si l'on fait le bilan des comparaisons fauniques, notre étude soutient plutôt un âge Kimméridgien/Tithonien – Berriasien pour le site de KM, comme cela avait déjà été proposé auparavant suite à l'étude des charophytes situés quelques mètres au-dessus de la lentille à microvertébrés (Haddoumi *et al.*, 2008 ; Mojon *et al.*, 2009). L'incertitude sur l'âge du site de KM, soulignée dès les premiers travaux de biostratigraphie (Sigogneau-Russell *et al.*, 1990), avait par la suite disparu de certaines publications qui s'en tenaient à en donner un âge berriasien (e.g., Knoll, 2000 ; Evans & Sigogneau-Russell, 2001 ; Gardner *et al.*, 2003 ; Jones *et al.*, 2003 ; Knoll & Ruiz-Omeñaca, 2009). Les comparaisons fauniques menées ici mettent en lumière un cachet très purbeckien pour la faune de KM. Nous concluons ainsi de ces nouvelles données que KM correspond en fait à un faciès purbeckien, c'est-à-dire d'un âge compris entre le Tithonien (Jurassique terminal) et le Berriasien (Crétacé basal), comme c'est le cas pour les faciès purbeckiens européens (Cuny *et al.*, 1991 ; Callomon & Cope, 1995 ; Deconinck *et al.*, 2000 ; Riboulleau *et al.*, 2007 ; Vullo *et al.*, 2014 ; Brigaud *et al.*, 2018).

Les ressemblances des assemblages fauniques que nous avons observées entre les sites du synclinal d'Anoual et les autres sites de la transition Jurassique – Crétacé que nous avons étudiés, bien que de haut niveau taxonomique, semblent indiquer une relative stabilité des faunes tout au long de la période comprise entre le Jurassique moyen et le Crétacé inférieur. Cela va à l'encontre de l'hypothèse déjà ancienne, mais récemment remise au goût du jour d'une crise biologique à la transition Jurassique – Crétacé (Tennant, Mannion & Upchurch, 2016a, 2016c ; Tennant, 2017). Cette hypothèse, qui suggère un changement faunique drastique (*faunal turnover*) et une extinction de masse autour de la limite Jurassique – Crétacé, avec un taux d'extinction générique d'environ 20% dans les milieux marins, avait été proposée dans les années 1980 (Raup & Sepkoski, 1982, 1984 ; Sepkoski, 1986). Bien que débattue (Hoffman, 1985 ; Benton, 1986 ;

Hallam, 1986 ; Hallam & Wignall, 1997), elle était ensuite revenue ponctuellement dans la littérature jusqu'au début des années 2010 (Sepkoski, 1992, 1993 ; Barnes *et al.*, 1996 ; Rampino & Haggerty, 1996 ; Hallam, 1998 ; Benton, 2001 ; Ruban, 2005 ; Purdy, 2008 ; Melott & Bambach, 2011). Elle était toutefois peu à peu tombée en désuétude du fait de l'absence d'indices d'un changement environnemental drastique ou d'un événement catastrophique à cette période, et du manque de preuves concernant un changement faunique de grande ampleur à la même époque (Hallam, 1986 ; Hallam & Wignall, 1997 ; Bambach *et al.*, 2002, 2004) avant qu'elle ne soit à nouveau proposée dans les travaux de Tennant (Tennant, Mannion & Upchurch, 2016a ; Tennant, Mannion, Upchurch *et al.*, 2016c ; Tennant, 2017). Or, les comparaisons fauniques que nous avons menées ici semblent indiquer une stabilité relative des assemblages fauniques en Europe, en Afrique du Nord et en Amérique du Nord, entre le Jurassique moyen et le début du Crétacé inférieur, sans changement d'importance. Les données issues de l'étude des microrestes du synclinal d'Anoual ne soutiennent pas l'hypothèse d'une crise biologique à la transition Jurassique – Crétacé, ce qui rejoint les conclusions d'autres études portant sur les théropodes (Canale *et al.*, 2017) ou les reptiles marins (Benson & Druckenmiller, 2014).

Cette apparente stabilité des faunes entre le Bathonien et le Berriasien soulève une autre question, celle de la position stratigraphique de la limite Jurassique – Crétacé, actuellement placée à la limite entre le Tithonien et le Berriasien, il y a 145 millions d'années. La définition de la limite entre le Jurassique et le Crétacé est un problème récurrent depuis plusieurs décennies et qui ne connaît pas encore de conclusion consensuelle (Remane, 1991 ; Wimbledon, 2008 ; Enay, 2020 ; Allain *et al.*, in prep.). Il a été démontré qu'à petite échelle, et contrairement aux limites Trias – Jurassique et Crétacé – Paléogène, la limite Jurassique – Crétacé, définie comme la limite entre Tithonien et Berriasien, ne correspond à aucun changement significatif dans les environnements marins, ce qui rend difficile d'y voir une limite claire (Remane, 1991 ; Granier, 2019a ; Enay, 2020 ; Allain *et al.*, in prep.). Sans changement faunique d'importance entre le Bathonien et le Berriasien, il est légitime de se demander si faire coïncider la limite Jurassique – Crétacé avec la limite Tithonien – Berriasien correspond ou non à une réalité stratigraphique et biologique. Ainsi, il est difficile d'identifier un marqueur fiable pour la limite Tithonien – Berriasien, qui a connu une certaine instabilité au fil des années (Granier, 2019a ; Enay, 2020). Oppel (1865) parlait ainsi d'un « Tithonische Etage », rassemblant les actuels étages du Tithonien et du Berriasien. Comme pour les vertébrés terrestres, il ne semble pas non plus y avoir de réel *turnover* parmi les microfossiles marins (e.g., foraminifères, algues calcaires), à l'exception de la disparition de trois espèces de *Crassicolaria* (Granier, 2019a, 2019b), ce que l'on ne peut pas

qualifier de changement faunique drastique. À l'inverse, il apparaît que la base du Valanginien non seulement corresponde à une crise biologique, avec un *turnover* des ammonites, des Calpionellidae, des foraminifères marins et des algues calcaires, mais qu'en plus la limite Berriasien – Valanginien soit, elle, remarquablement stable dans les travaux de chronostratigraphie (Granier, 2019a ; Enay, 2020). De plus, il n'existe aucun événement géochimique à la limite Tithonien – Berriasien, alors que l'événement Weissert, qui marque le début des événements d'anoxie océanique du Crétacé, a lieu à limite Berriasien – Valanginien (Granier, 2019a). Il semble donc, et les données issues des sites à microrestes du synclinal d'Anoual viennent soutenir cette hypothèse, qu'il faille revenir aux conclusions de d'Orbigny (1841) et d'Oppel (1865) et déplacer la limite entre Jurassique et Crétacé plus haut, à la limite entre Berriasien et Valanginien, il y a 140 millions d'années, comme cela est discuté ces dernières années (Granier, 2019a, 2019b ; Enay, 2020 ; Allain *et al.*, in prep.). Le Berriasien ne serait plus dès lors le premier étage du Crétacé, mais deviendrait le dernier étage du Jurassique.

Chapitre V

Paléobiogéographie

1. Cadre paléogéographique global à la transition Jurassique – Crétacé

La période comprise entre le Jurassique moyen et le début du Crétacé inférieur voit l'émergence ou la première diversification de la plupart des grands groupes modernes de vertébrés terrestres. La mise en place de ces faunes, accompagnée de phénomènes de vicariance et de dispersion, est intimement liée aux grands événements tectoniques qui affectent le globe à cette période. La fin du Jurassique est ainsi le théâtre d'événements géologiques majeurs entraînant la fragmentation de la Pangée. L'ouverture de la Néo-Téthys, commencée au Permien (Angiolini *et al.*, 2003 ; Muttoni *et al.*, 2009 ; Kroner *et al.*, 2016), se poursuit et provoque la séparation du Gondwana, au sud, de la Laurasie, au nord (Gheerbrant & Rage, 2006 ; Pouech, 2008 ; Tennant, 2017). À partir du Jurassique moyen, la Laurasie se fragmente en plusieurs provinces séparées par des mers épicontinentales (Upchurch *et al.*, 2002). L'ouverture de l'océan Atlantique Central, débutée il y a 200 millions d'années, sépare l'Europe de l'Amérique du Nord, et s'accompagne d'une augmentation de la vitesse d'écartement des plaques entre le Jurassique moyen et le Jurassique supérieur (Hynes, 1990 ; Scotese, 1991 ; Seton *et al.*, 2012). Puis, l'ouverture finale de l'océan Atlantique Sud à la fin du Crétacé inférieur provoque le morcellement du Gondwana (Li & Powell, 2001 ; Stampfli & Borel, 2002 ; Blakey, 2008 ; Tennant, 2017). En Afrique, de multiples phases de rifting se mettent en place au cours du Jurassique supérieur (Ford & Golonka, 2003). Les courbes eustatiques du niveau marin global montrent un pic au Kimméridgien – Tithonien, suivi d'une baisse à partir de la limite Tithonien – Berriasien et au cours du Berriasien (Tennant, 2017). Les nouvelles données issues du synclinal d'Anoual, à l'interface entre Laurasie et Gondwana (**Fig. 116**), vont nous permettre d'appréhender la façon dont se sont mises en place les faunes nord-africaines dans ce contexte géodynamique global mouvementé, et quels sont leurs liens avec les autres faunes subcontemporaines en Laurasie et dans le Gondwana.

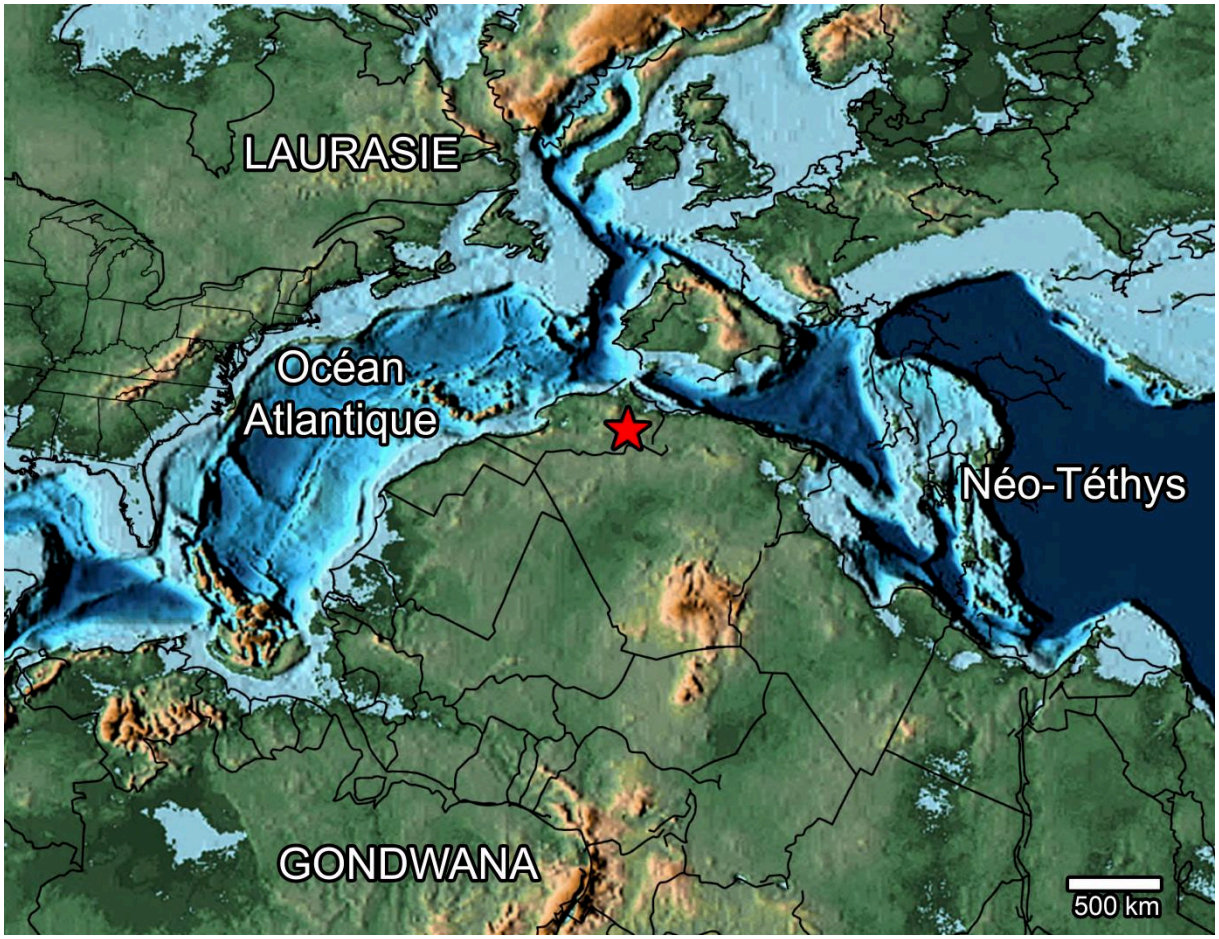


Figure 116. Reconstitution du cadre paléogéographique de l'Afrique du Nord au Tithonien (148,2 Ma), Jurassique supérieur. L'ouverture de la Néo-Téthys se poursuit et sépare la Laurasie du Gondwana, tandis que l'expansionde l'Océan Atlantique central sépare l'Europe de l'Amérique du Nord. Les sites à microvertébrés du synclinal d'Anoual, indiqués par l'étoile rouge, se placent à l'interface entre les blocs laurasiatique et gondwanien. Fond de carte d'après Scotese, 2013.

2. Affinités et implications paléobiogéographiques des faunes de microvertébrés continentaux du synclinal d'Anoual

2.1. Taxons d'affinités gondwaniennes

Au cours de la transition Jurassique – Crétacé, l'Afrique n'est pas encore isolée comme elle le sera à partir de l'Aptien – Albien. À l'époque, elle est encore connectée à l'Amérique du Sud dans le bloc gondwanien occidental, mais l'ouverture de la Téthys occidentale et de l'Océan Atlantique Central l'ont déjà séparée de la Laurasie (Cecca *et al.*, 1993 ; Gheerbrant & Rage, 2006). Les échanges fauniques par voie terrestre étaient donc encore possibles entre l'Amérique

du Sud et l'Afrique jusqu'à l'Aptien – Albien. Pourtant, et contre toute attente, les faunes du synclinal d'Anoual ne présentent que très peu d'affinités gondwaniennes. Celles-ci ne sont représentées que par les actinoptérygiens ostéoglossiformes, les dipneustes ptychocératodontidés et les ptérosaures cténochasmatidés. Il faut aussi citer le dipneuste *Arganodus*, présent dans le Gondwana depuis le Trias (Soto & Perea, 2010 ; Haddoumi *et al.*, 2016), et l'une de deux seules formes connues de dipneustes dans le Jurassique gondwanien, avec *Ceratodus* (ou *Neoceratodus*) *africanus* (Soto & Perea, 2010). Or, les assemblages de dipneuste du Jurassique de Laurasie sont caractérisés par la présence d'autres genres, comme *Ferganoceratodus* et *Potamoceratodus* (Cavin *et al.*, 2007 ; Pardo *et al.*, 2010), ce qui montre clairement qu'il y a eu une vicariance entre les dipneustes gondwaniens et laurasiatiques au Trias (Cavin *et al.*, 2007). D'autres taxons, comme les crocodyliformes atoposauridés, les théropodes dromaeosauridés et surtout le genre de mammifère *Dyskritodon*, présent dans la Formation Kota en Inde (Prasad & Manhas, 2002), pourraient également présenter des affinités gondwaniennes, mais on ne peut exclure pour ceux-ci une origine laurasiatique et une arrivée en Afrique du Nord suite à un événement de dispersion trans-téthysien (voir Chapitre V.2.2 ci-dessous), ou encore une ancienne distribution pangéenne. Enfin, les choristodères de GEA sont les plus anciens connus au monde (voir Chapitre III.2.7), ce qui pourrait indiquer une origine gondwanienne pour ce groupe, bien qu'une origine pangéenne ne puisse être exclue (voir Chapitre V.2.2. ci-dessous). Plus généralement, les relations et échanges fauniques entre l'Afrique et le reste du Gondwana sont paradoxalement rares pendant tout le Crétacé (Gheerbrant & Rage, 2006 ; Lasseron *et al.*, 2020). Toutefois, ces interprétations sont à mettre en regard de la rareté des faunes de microvertébrés sud-américaines au Jurassique.

2.2. Taxons d'affinités laurasiatiques ou d'origine pangéenne ou cosmopolite : événements de dispersion trans-téthysiens et héritage pangéen

Contrairement aux affinités gondwaniennes, et assez paradoxalement, les faunes du synclinal d'Anoual comprennent de nombreux taxons aux affinités clairement laurasiatiques. D'autres ont, eux, une distribution pangéenne ou cosmopolite. Cela suggère, pour une partie de ces faunes, soit une évolution *in situ*, par vicariance, à partir de taxons pangéens présents en Afrique avant sa séparation d'avec la Laurasie, soit l'existence d'événements de dispersion entre l'Afrique et la Laurasie au cours de la fin du Jurassique et du début du Crétacé. Pour quelques-uns de ces taxons, une ancienne distribution pangéenne ne peut être définitivement exclue en

l'état actuel des connaissances, mais d'autres indiquent clairement l'existence d' événements de dispersion trans-téthysiens.

Actinoptérygiens et sarcoptérygiens non tétrapodes – La plupart des taxons d'actinoptérygiens décrits dans le synclinal d'Anoual ont une large distribution au cours de la transition Jurassique – Crétacé. C'est le cas notamment des ginglymodes, qui ont une répartition pangéenne à cette période et qui, au-delà de leurs occurrences à KM (Lasseron *et al.*, 2020) et à GEA (Haddoumi *et al.*, 2016), sont connus sur tous les continents (e.g., Biese, 1961 ; Kirkland & Armstrong, 1992 ; Buffetaut *et al.*, 1994 ; Kriwet *et al.*, 1997 ; Kriwet, 2000 ; Thies & Turner, 2001 ; Arratia *et al.*, 2002 ; Flynn *et al.*, 2006 ; Cavin *et al.*, 2007 ; Pouech *et al.*, 2015). Les ionoscopiformes, quant à eux, sont largement distribués en Europe, en Afrique et dans les deux Amériques du milieu du Trias jusqu'à la fin du Crétacé (Vullo & Courville, 2014 ; Xu *et al.*, 2014). Chez les sarcoptérygiens non tétrapodes, les cœlacanthes mawsoniidés ont une répartition pangéenne au Trias, puis se diversifient par évolution vicariante pendant la fragmentation de la Pangée et du Gondwana (Miguel *et al.*, 2014).

Lissamphibiens – Les amphibiens albanerpétontidés (*Anoualerpeton unicus* à KM, Albanerpetontidae gen. et sp. indet. à GEA) et alytidés (aff. *Enneabatrachus* et Alytidae gen. et sp. indet. à KM), précédemment inconnus dans le Gondwana au Jurassique et au début du Crétacé, sont supposés être d'origine laurasiatique (Gheerbrant & Rage, 2006). Leur présence à GEA et à KM, en pleine fragmentation de la Pangée, résulte soit d'un événement de vicariance, soit d'un événement de dispersion trans-téthysien dans le sens Nord – Sud (Gheerbrant & Rage, 2006), probablement au cours du Jurassique moyen ou avant, ce qui permettrait d'expliquer la présence d'une espèce d'albanerpétontidé à GEA. Dans le cas des Albanerpetontidae, l'hypothèse d'un héritage pangéen vicariant est à ne pas négliger : en effet, si leurs premières occurrences fossiles remontent au Bathonien (*Anoualerpeton priscus* en Angleterre, et l'Albanerpetontidae gen. et sp. indet. de GEA ; Gardner *et al.*, 2003 ; Haddoumi *et al.*, 2016), les phylogénies récentes (voir par exemple Marjanović & Laurin, 2013) suggèrent l'existence d'une longue lignée fantôme et une émergence dès la fin du Permien. La présence des Caudata à GEA peut aussi s'expliquer par un tel événement : dès ses premières occurrences (Skutschas, 2013) et tout au long du Jurassique, le groupe n'est en effet connu qu'en Laurasie, à l'exception des restes collectés à GEA (l'identification d'un Caudata à Madagascar par Flynn *et al.* (2006) ne pouvant pas être confirmée). L'hypothèse de cet événement de dispersion nécessite l'existence d'une voie terrestre traversant la Téthys, la mer étant une barrière efficace à la dispersion des amphibiens. Cette route

a pu être celle des « Mediterranean Tethyan Sills », un petit chapelet d'îles sur la plate-forme continentale reliant l'Europe et l'Afrique et émergé pendant les périodes de bas niveau marin (Vrielynck *et al.*, 1996 ; Dercourt *et al.*, 2000). À l'inverse, les gymnophiones, représentés à KM par *Rubricacaecilia monbaroni*, sont aujourd'hui restreints aux continents de l'ancien Gondwana, mais leur distribution originelle était probablement pangéenne, leur plus ancien représentant ayant été découvert en Amérique du Nord (Jenkins & Walsh, 1993 ; Sigogneau-Russell *et al.*, 1998).

Reptiles – A l'exception de leurs occurrences dans le synclinal d'Anoual et d'une occurrence dans le Bathonien de Madagascar (Flynn *et al.*, 2006), les reptiles choristodères ne sont connus qu'en Laurasie : en Europe (Bathonien – Miocène), en Asie (Bathonien – Éocène) et en Amérique du Nord (Jurassique supérieur – Paléocène) (Matsumoto & Evans, 2010). D'autre part, les crocodyliformes atoposauridés sont des composants typiques des faunes laurasiatiques du Jurassique supérieur et du Crétacé, notamment en Europe (Martin *et al.*, 2010), et ils sont presque exclusivement connus en Laurasie durant la transition Jurassique – Crétacé (Matsumoto *et al.*, 2013 ; Tennant & Mannion, 2014 ; Tennant, Mannion & Upchurch, 2016a), à l'exception de leurs occurrences dans le synclinal d'Anoual. Ainsi, avec une forme indéterminée du Jurassique inférieur à moyen de la Formation Kota (Prasad *et al.*, 2014) et l'Atoposauridae supposé *Brillanceausuchus* du Crétacé inférieur du Cameroun (Michard *et al.*, 2008 ; Martin *et al.*, 2010), les restes de GEA et de KM sont les seules occurrences connues d'Atoposauridae dans le Gondwana. Les squamates anguimorphes, représentés à GEA par un taxon proche de *Parviraptor* (cf. *Parviraptor* sp.) et un anguimorphe indéterminé, sont un taxon typiquement laurasiatique : ils sont ainsi présents dans les trois continents laurasiatiques au Jurassique (Evans, 2003), et *Parviraptor* n'est connu, à l'exception de GEA, que du Jurassique moyen au Crétacé inférieur en Laurasie. On peut donc envisager, pour ces trois taxons, un événement de dispersion trans-téthysien, sans pouvoir exclure pour autant l'hypothèse d'une vicariance à partir d'une distribution pangéenne plus ancienne, du fait du faible registre fossile gondwanien de ces animaux. Concernant les archosaures, le morphotype de dents de ptérosaures indéterminés de GEA (décrit sous l'appellation Pterosauria gen. et sp. indet. dans le Chapitre II.2.9) est présent chez plusieurs taxons laurasiatiques (Wukongopteridae, *Jianchangopterus*, *Pterodactylus*, *Germanodactylus*) et se retrouve dans certains assemblages de microvertébrés d'Europe occidentale au Jurassique moyen et supérieure (e.g., Vullo *et al.*, 2014), mais il est par ailleurs inconnu dans le registre fossile du Jurassique moyen gondwanien. Enfin, si les dinosaures dromaeosauridés avaient probablement une distribution globale à la fin du Jurassique (Makovicky *et al.*, 2005), certaines dents d'Anoual pourraient appartenir au genre *Richardoestesia* (voir

Chapitre III.2.10), ce qui suggère des similitudes avec les sites du Jurassique supérieur – Crétacé inférieur de la péninsule ibérique (voir Chapitre IV.2.5 ; Knoll & Ruiz-Omeñaca, 2009) et donc d'autres implications paléobiogéographiques. Du fait de certaines hypothèses de calibration de la phylogénie des dinosaures théropodes maniraptoriens (e.g., Novas & Pol, 2005 ; Turner *et al.*, 2007), de l'âge ancien (à la limite Trias – Jurassique) de la séparation entre la plaque ibérique et le Gondwana et de l'histoire paléogéographique de celle-ci au cours du Jurassique et du Crétacé (Dercourt *et al.*, 2000), il semble peu probable que ces similitudes fauniques soient dues à un événement de vicariance. Knoll & Ruiz-Omeñaca (2009) ont ainsi favorisé l'hypothèse d'un événement de dispersion trans-téthysienne entre l'Europe et l'Afrique du Nord à la transition Jurassique -Crétacé pour expliquer la présence de ces dinosaures théropodes à Anoual.

D'autres reptiles du synclinal d'Anoual sont plutôt d'affinités pangéennes. Les rhynchocéphales ont ainsi une distribution cosmopolite très tôt dans leur évolution, et sont présents en Europe, en Amérique du Nord, à Madagascar et en Amérique du Sud dès le Trias ; au Jurassique inférieur, ils sont également présents en Asie, en Afrique et en Inde (Evans *et al.*, 2001 ; Martínez *et al.*, 2013 ; Haddoumi *et al.*, 2016). Par ailleurs, les rhynchocéphales de KM pourraient être hérités des rhynchocéphales bathoniens de GEA. Au Bathonien, en dehors de GEA, les squamates scincomorphes ne sont présents qu'en Grande-Bretagne et en Sibérie occidentale, mais leur distribution s'étend au Jurassique supérieur, où ils sont signalés en Amérique du Nord, en Europe, en Asie et en Afrique (Evans, 2003 ; Averianov *et al.*, 2017). Les paramacellodidés, en particulier, sont bien connus en Laurasie, mais ne sont connus dans le Gondwana que par deux occurrences en dehors du synclinal d'Anoual, dans le Jurassique supérieur de Tendaguru, en Tanzanie (Broschinski & Sigogneau-Russell, 1996 ; Broschinski, 1999), et dans le Crétacé inférieur du Brésil (Bittencourt *et al.*, 2020). Au vu de l'ancienneté de leur registre fossile et de leur époque de divergence supposée, il semble probable que leur distribution et leur présence dans le synclinal d'Anoual soient le signe d'un héritage pangéen local (Bittencourt *et al.*, 2020), contrairement à l'hypothèse d'un événement de dispersion trans-téthysien que nous avions favorisée plus tôt (Lasseron *et al.*, 2020). Chez les crocodyliformes, les Teleosauridae ont une distribution pangéenne dès le Jurassique moyen ; on les retrouve principalement en Europe (Evans & Milner, 1994 ; Jouve, 2009), mais aussi en Amérique du Nord (Buffetaut, 1979) et du Sud (Gasparini *et al.*, 2000), en Chine (Liu, 1961) et en Afrique du Nord (Lapparent, 1955 ; Fara *et al.*, 2002). Enfin, les ptérosaures rhamphorhynchidés, présents à GEA comme à KM, sont connus dans de nombreuses localités du Jurassique moyen et supérieur (Barrett *et al.*, 2008) à travers le monde.

Mammaliaformes – Plusieurs des mammifères présents à GEA ou à KM sont très probablement d'origine laurasiatique. Par exemple, le triconodonte *Gobiconodon* et le Zatheria *Thereuodon* sont également connus dans le Jurassique et le Crétacé inférieur de Laurasie (Sigogneau-Russell & Ensom, 1998 ; Sigogneau-Russell, 2003a ; Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004 ; Gheerbrant & Rage, 2006 ; Pouech, 2008 ; Butler & Sigogneau-Russell, 2016 ; Allain *et al.*, in prep.). Le gobiconodontidé *Gobiconodon palaios* de KM semble proche de *G. bathoniensis* du Jurassique moyen d'Angleterre (Butler & Sigogneau-Russell, 2016), et le genre *Thereuodon* est représenté dans le Crétacé inférieur d'Angleterre par l'espèce *T. taraktes* (Sigogneau-Russell & Ensom, 1998), et dans le Crétacé inférieur de France par une espèce non identifiée mais certainement proche de *T. taraktes* (Allain *et al.*, in prep.), ce qui semble en faveur d'une dispersion trans-téthysienne pour ces deux espèces. Les Amphitheriidae, présents à GEA, n'ont à ce jour aucune occurrence connue en Amérique du Nord (Haddoumi *et al.*, 2016), mais sont connus dans le Jurassique moyen et supérieur d'Europe et d'Asie (Evans, 1992 ; Averianov, Martin *et al.*, 2005 ; Averianov, Lopatin *et al.*, 2005), ce qui rend probable l'origine laurasiatique des Amphitheriidae de GEA. La faune de KM inclus aussi deux genres de mammifères tribosphéniques, *Hypomylos* (2 espèces) et *Tribotherium* (1 espèce), qui sont les plus anciens Tribosphenida (= Boreosphenida ; Luo *et al.*, 2001) d'Afrique et parmi les plus anciens du monde (Sigogneau-Russell, 1991c, 1995a ; Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004). Or, la diversité connue des Tribosphenida et leurs relations phylogénétiques suggèrent que le groupe a une origine laurasiatique (Luo *et al.*, 2001, 2002, 2003). Les deux Boreosphenida souches présents à KM soutiennent donc l'hypothèse d'un ou plusieurs événements de dispersion entre la Laurasie et l'Afrique avant le début du Crétacé, dès le Jurassique supérieur et probablement bien avant.

D'autre part, les affinités pangéennes sont nombreuses chez les mammaliaformes et mammifères du synclinal d'Anoual. Les Hahnodontidae, initialement décrits comme une famille de multituberculés endémiques de KM (Sigogneau-Russell, 1991b ; Hahn & Hahn, 2003), ont récemment été classés parmi les Haramiyida (voir Chapitre II.2.12 ; Huttenlocker *et al.*, 2018), qui sont également présents en Amérique du Nord au Crétacé inférieur (*Cifelliodon*). Huttenlocker *et al.* (2018) ont alors expliqué la présence de ce groupe en Amérique du Nord et au Maroc par la présence de couloirs de dispersion d'étendue pangéenne, accessibles à des clades reliques comme les Haramiyida. Toutefois, une ancienne distribution pangéenne semble plus probable, du fait de la présence d'Haramiyida dans le Jurassique africain (Tendaguru, Tanzanie ; Heinrich, 1999, 2001, 2004) et dans le Jurassique et le Crétacé d'Inde (Anantharaman *et al.*, 2006 ; G. V. R. Prasad, travaux en cours). Le Triconodontidae *Ichthyoconodon jaworowskorum*, du Jurassique supérieur – Crétacé inférieur de KM, est classé parmi les Volaticotherini, avec

Argentoconodon fariasorum, du Jurassique inférieur d'Argentine (Gaetano & Rougier, 2010, 2011), et *Volaticotherium antiquum*, du Jurassique supérieur – Crétacé inférieur de Chine (Meng *et al.*, 2006) (voir Chapitre II.2.12). Or, considérant l'âge jurassique inférieur d'*Argentoconodon*, des lignées fantômes menant à *Volaticotherium* et à *Ichthyoconodon* doivent s'étendre au moins jusqu'au Jurassique inférieur et il est probable que les Volaticotherini aient eu une distribution pangéenne dès cette époque. Il est possible qu'*Ichthyoconodon* soit apparu en Afrique par vicariance suite à la fragmentation de la Pangée (Lasseron *et al.*, 2020).

Le cas des « Dryolestoidea » présente plusieurs niveaux de lecture. À l'exception de leurs occurrences dans le Jurassique moyen et le Jurassique supérieur – Crétacé inférieur du synclinal d'Anoual, ils sont connus dans le Jurassique supérieur et le Crétacé inférieur d'Europe et d'Amérique du Nord, et dans le Crétacé supérieur d'Amérique du Sud (e.g., Ensom & Sigogneau-Russell, 1998 ; Martin, 1999, 2000, 2001 ; Bonaparte, 2002 ; Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004 ; Rougier *et al.*, 2009, 2011, 2012 ; Chornogubsky, 2011 ; Chimento *et al.*, 2012 ; Forasiepi *et al.*, 2012 ; Cifelli *et al.*, 2014 ; Wible & Rougier, 2017 ; Harper *et al.*, 2019). Cette répartition pourrait indiquer une origine laurasiatique et un événement de dispersion trans-téthysien à la fin du Jurassique. Toutefois, les plus anciens « Dryolestoidea » connus sont *Anthracolestes*, dans le Bathonien de Sibérie occidentale (Averianov *et al.*, 2014), et le cf. Dryolestida gen. et sp. indet. du Bathonien de GEA (Haddoumi *et al.*, 2016), qui rappelle *Donodon perscriptoris*, ce qui suggère plutôt une répartition cosmopolite dès le Jurassique moyen. Enfin, la famille des Donodontidae est, elle, endémique à la faune de Ksar Metlili, et sa position en groupe-frère des Zatheria (voir Chapitre II.2.12), auxquels on attribue habituellement une origine laurasiatique (Luo *et al.*, 2001), rend aussi possible une origine africaine ou gondwanienne pour les Zatheria (voir Chapitre V.2.3 ci-dessous).

Remarques – Au-delà des faunes de vertébrés, Haddoumi *et al*. (2008) et Mojon *et al*. (2009) ont également identifié des ostracodes d'affinités européennes dans le Jurassique moyen du synclinal d'Anoual. La flore terrestre de GEA montre, elle, des affinités pangéennes : elle se compose principalement d'Araucariaceae, de Cheirolepidiaceae et de Podocarpaceae, lesquelles familles ont une distribution pangéenne (McLoughlin, 2001). Selon Haddoumi *et al*. (2008) et Mojon *et al*. (2009), l'espèce de charophyte *Aclistochara africana*, collectée dans les calcaires lacustres de GEA1, a également des affinités pangéennes. Les données sur la flore de KM sont, quant à elles, toujours en cours d'étude.

La composante laurasiatique des faunes du Jurassique moyen et du Jurassique terminal – Crétacé basal du synclinal d'Anoual fournit ainsi des indices supplémentaires qui montrent que

les échanges biotiques entre la Laurasie et l'Afrique après la dislocation de la Pangée n'ont pas été des événements mineurs et accidentels, mais au contraire ont été des événements multiples et répétés probablement dès le Jurassique moyen (Gheerbrant & Rage, 2006). D'autre part, la large distribution pangéenne de certains taxons de la faune de KM est un indice supplémentaire important en faveur d'une révision de son âge au Jurassique supérieur – Crétacé inférieur, car cela montre qu'elle a peu divergé de l'événement de vicariance provoqué par la fragmentation de la Pangée au cours du Jurassique. Enfin, les distributions pangéennes d'un certain nombre de taxons des sites du synclinal d'Anoual sont cohérentes avec le cosmopolitisme général du Jurassique (Ezcurra & Agnolín, 2012) et avec le contexte paléogéographique de l'époque. Il faut aussi noter que certains des taxons aujourd'hui considérés comme d'origine laurasiatique pourraient en fait être d'origine pangéenne mais ne pas encore avoir été documentés dans les continents gondwaniens, du fait des importantes lacunes du registre fossile de ces continents.

2.3. Endémisme et absences remarquables

En sus de ses rares affinités gondwaniennes et de ses nombreuses relations laurasiatiques et pangéennes, la faune de KM se distingue par deux autres caractères paléobiogéographiques. D'abord, certains des taxons qui la constituent, en particulier parmi les mammifères, semblent endémiques d'Afrique, voire d'Afrique du Nord, car ils y sont présents mais sont inconnus en Amérique du Sud, malgré la connexion des deux continents dans l'ensemble ouest-gondwanien (« Samafrica »), toujours présent à la transition Jurassique – Crétacé. La plupart des Zatheria souches de KM (*Atlasodon*, *Microderson*, *Minimus*, *Afriquiamus* ; *Thereuodon* constitue une exception, puisqu'il est connu également dans le Crétacé inférieur de France et d'Angleterre) semblent ainsi endémiques du synclinal d'Anoual, même si leur groupe a une distribution laurasiatique. De la même façon, les Donodontidae sont endémiques de la faune de KM, malgré les affinités laurasiatiques ou pangéennes du groupe des « Dryolestoidea » (voir Chapitre V.2.2 ci-dessus). D'autre part, les Boreosphenida de KM sont très particuliers par rapport aux autres formes laurasiatiques. De plus, les Boreosphenida sont inconnus à cette époque en Amérique du Sud (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004). La faune de KM se singularise des faunes laurasiatiques équivalentes par l'association de « Dryolestoidea » (les Donodontidae endémiques) avec des mammifères tribosphéniques, ce qui contraste avec les assemblages laurasiatiques (Haddoumi *et al.*, 2016) ; les espèces qui la composent ne ressemblent à aucune autre et sont toutes endémiques de KM. Certains genres de l'herpétofaune de KM (*Aygroua*, *Rubricacaecilia*, *Tingitana*,

Tarratosaurus) pourraient aussi être endémiques. Enfin, il est probable que les taxons reliques présents dans le synclinal d'Anoual (cynodontes non mammaliaformes, ornithischien « basal ») en soient endémiques. D'autre part, la faune de KM se distingue aussi par certaines absences remarquables, et notamment celle des Australosphenida, restreints aux provinces gondwaniennes depuis leur première occurrence au Jurassique inférieur à moyen (à Madagascar et en Amérique du Sud ; Flynn *et al.*, 1999 ; Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004 ; Rougier, Martinelli *et al.*, 2007), et qui sont connus dans tout le Gondwana à la transition Jurassique – Crétacé, sauf en Afrique (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004). Ces deux particularités de la faune de KM suggèrent un provincialisme africain ou nord-africain au sein du Gondwana avant la séparation de l'Afrique et de l'Amérique du Sud. Cette hypothèse d'un provincialisme nord-africain à la transition Jurassique – Crétacé avait déjà été proposée (Philippe *et al.*, 2003 ; Gheerbrant & Rage, 2006 ; Rauhut & Lopez-Arbarello, 2008 ; Haddoumi *et al.*, 2016).

La faune de vertébrés de GEA ne montre aucun endémisme significatif, à l'exception peut-être de l'espèce identifiée ici comme cf. Dryolestida gen. et sp. indet. qui rappelle *Donodon perscriptoris*. Toutefois, du fait de la nature fragmentaire des restes et parfois de leur mauvais état de conservation, la plupart des taxons de GEA sont identifiés à haut niveau taxonomique, ce qui limite l'analyse des relations paléobiogéographiques.

2.4. Conclusions sur les relations et implications paléobiogéographiques des faunes de microvertébrés du synclinal d'Anoual

Les faunes de microvertébrés continentaux du synclinal d'Anoual ont une composition paléobiogéographique complexe. Alors que l'on aurait pu s'attendre à des affinités gondwaniennes marquées, celles-ci sont remarquablement rares, ce qui avait déjà été signalé auparavant pour la faune de GEA (Haddoumi *et al.*, 2016) et se trouve confirmé ici pour celle-ci et pour la faune de KM. À l'inverse, elles présentent un fort cachet laurasiatique, qui implique un ou plusieurs événements de dispersion trans-téthysiens entre le Jurassique moyen et le début du Crétacé inférieur. Une large part de ces deux faunes est aussi issue d'un héritage pangéen vicariant. Cela est particulièrement important pour la faune de KM, dont la grande proportion de taxons pangéens implique qu'elle reste temporellement proche de l'événement de vicariance provoqué par la fragmentation de la Pangée au Jurassique, et donc qu'elle pourrait remonter au Jurassique supérieur au moins. Enfin, de rares taxons endémiques suggèrent une évolution indépendante dans un contexte de provincialisme africain ou intra-africain au sein du Gondwana

dès le Jurassique. Cette hypothèse d'un isolement géographique et/ou biologique de l'Afrique au sein du Gondwana, voire d'un isolement intra-africain (Philippe *et al.*, 2003 ; Gheerbrant & Rage, 2006 ; Rauhut & Lopez-Arbarello, 2008 ; Haddoumi *et al.*, 2016), est soutenue par la rareté des taxons d'affinités gondwaniennes dans les faunes du synclinal d'Anoual, ainsi que par leurs nombreuses affinités laurasiatiques, en particulier avec les assemblages européens. Une autre possibilité est que la quasi absence de taxons gondwaniens et l'apparente abondance des affinités laurasiatiques soit due à une incomplétude majeure du registre fossile du Gondwana à la transition Jurassique – Crétacé : des taxons originellement connus uniquement en Laurasie pourraient avoir été présents dans le Gondwana mais ne pas y avoir été retrouvés. Cela impliquerait un contexte paléobiogéographique pangéen persistant à la transition Jurassique – Crétacé, cohérent avec la présence de possibles taxons reliques que nous avons mis en évidence.

Conclusions et perspectives

Les travaux menés dans le cadre de cette thèse se sont concentrés sur la paléobiodiversité, l'évolution et la paléobiogéographie des assemblages de vertébrés de deux sites marocains de la transition Jurassique – Crétacé, Guelb el Ahmar et Ksar Metlili. Ils s'inscrivent dans le cadre plus général de l'appréhension de l'évolution des faunes de vertébrés gondwaniens au cours du Mésozoïque et particulièrement lors de la transition Jurassique – Crétacé, entre le Jurassique moyen et le début du Crétacé inférieur.

Les faunes de vertébrés de la transition Jurassique – Crétacé sont mal connues, notamment dans le Gondwana et tout particulièrement en Afrique, où l'on ne connaît que très peu de sites datant de cette période. Il s'agit pourtant d'une période pivot d'une extrême importance, qui voit des bouleversements paléogéographiques majeurs et l'émergence de la plupart des groupes majeurs de vertébrés continentaux modernes. Ainsi, les sites de Ksar Metlili et de Guelb el Ahmar, qui ont livré deux des faunes de vertébrés continentaux parmi les plus riches et les plus diversifiées du Mésozoïque africain et gondwanien, se révèlent d'une importance capitale pour combler les lacunes du registre fossile de la transition Jurassique – Crétacé. Les travaux précédents font état d'au moins 39 espèces distinctes à Ksar Metlili, dont 22 nouvelles, et d'au moins 29 espèces à Guelb el Ahmar, représentant l'intégralité des grands groupes majeurs de vertébrés continentaux (chondrichtyens, actinoptérygiens, sarcoptérygiens non tétrapodes, lissamphibiens, lépidosauriens, tortues, archosaures et mammifères).

Nous avons fait ici l'étude du matériel issu des récentes missions menées dans le synclinal d'Anoual entre 2010 et 2018, ainsi que la révision du matériel collecté dans les années 1980, publié ou encore inédit. Nous avons ainsi fait l'étude systématique et la révision de 53 649 restes de vertébrés (14 540 à Guelb el Ahmar et 39 109 à Ksar Metlili), qui nous ont permis de mettre en lumière une biodiversité plus importante encore que ce qui avait été précédemment estimé dans le synclinal d'Anoual. La faune de Ksar Metlili comprend désormais un minimum de 53 espèces. Parmi elles, 4 ont vu leur identification taxonomique révisée, 14 sont nouvellement reconnues dans ce site et 9 représentent des espèces nouvelles qui devront être nommées et/ou décrites ultérieurement (1 rhynchocéphale, 1 dinosaure hétérodontosaure, 3 cynodontes non mammaliaformes et 4 mammifères « dryolestoïdes »). La faune de Guelb el Ahmar, quant à elle, est revue à 27 espèces, dont une est nouvelle. Parmi ces espèces, beaucoup sont parmi les rares occurrences de leur groupe dans les provinces gondwaniennes, voire sont les premières répertoriées : c'est le cas notamment des lissamphibiens albanerpétontidés et alytidés, des squamates paramacellodidés et *Parviraptor*, des choristodères, des crocodyliformes *Theriosuchus* et téléosauridés et des ptérosaures ?gnathosaurinés. D'autres sont parmi les plus anciens représentants de leurs groupes respectifs, comme c'est le cas des gymnophiones, des

choristodères, des crocodyliformes atoposauridés et des mammifères boréosphénides. Ces derniers sont les plus anciens d'Afrique et comptent parmi les plus anciens du monde. Enfin, le dinosaure cf. hétérodontosauridé, les ptérosaures ?gnathosaurinés, les trois espèces de cynodontes non mammaliaformes et les deux espèces de mammifères haramiyidés semblent représenter des lignées reliques, soit parce qu'elles comptent parmi les derniers représentants de leurs groupes respectifs, soit parce qu'elles ne présentent aucun caractère qui les rapproche des groupes connus au Crétacé, mais des caractères qui rappellent les tout premiers membres de leur groupe.

Notre étude des mammifères s'est focalisée sur les « Dryolestoidea », groupe le plus abondamment représenté dans la faune de mammifères de Ksar Metlili et paradoxalement le moins étudié. Il en ressort que ces animaux sont non seulement les mammifères les plus abondants à Ksar Metlili, mais également les plus diversifiés, avec au moins 5 espèces dont 4 nouvelles. Nous présentons dans cette thèse la première analyse phylogénétique des « Dryolestoidea » prenant en compte les espèces décrites à Ksar Metlili. La matrice de caractères utilisée ici résulte d'une combinaison de plusieurs matrices d'auteurs défendant des interprétations différentes, et elle intègre quelques nouveaux caractères issus de l'étude morphologique des dents des « Dryolestoidea » de Ksar Metlili. Bien que préliminaire, cette analyse livre des résultats intéressants. D'abord, nous retrouvons la polyphylie des différents représentants du groupe, les Meridiolestida sud-américains se plaçant dans un clade à part hors des Cladotheria, séparé des Dryolestidae qui sont eux apparentés aux Paurodontidae, et des taxons de Ksar Metlili. Ceux-ci ont une position plus apicale que les Meridiolestida, ce qui indique que la radiation des « Dryolestoidea » en Afrique du Nord n'est pas à l'origine de celles des Meridiolestida en Amérique du Sud, contrairement à ce qui avait été précédemment avancé. L'analyse phylogénétique suggère en outre l'existence d'un clade africain regroupant les 5 espèces de Ksar Metlili, confirmant ainsi les observations morphologiques, et nous conduit à inclure ces 5 espèces au sein des Donodontidae, dont nous proposons en conséquence une diagnose émendée. Les Donodontidae se positionnent en groupe-frère des Zatheria, ce qui est cohérent avec le registre fossile africain, des Zatheria étant déjà connus en Afrique au Mésozoïque. Cette analyse, qui reste à développer, fournit des éléments intéressants pour discuter de l'origine des Zatheria, jusqu'à présent considérés de berceau laurasiatique. La position des Donodontidae en groupe-frère des Zatheria trouvée ici soulève en effet l'hypothèse d'une origine alternativement gondwanienne de ces derniers. Cette thèse met en lumière l'ancienneté et une diversité significative, négligée jusqu'ici, du registre fossile mésozoïque africain des premiers Zatheria, qui contraste avec de grandes lacunes du registre fossile mésozoïque africain par

ailleurs. Cela ouvre des perspectives quant à la compréhension de l'histoire évolutive et paléobiogéographique et quant à la phylogénie des mammifères modernes (Theria).

Les restes de microvertébrés du synclinal d'Anoual se concentrent dans des lentilles calcaires correspondant à des épisodes de lacs d'interfluves. Cela implique une importante condensation, ce qui complique les interprétations taphonomiques. Une analyse taphonomique préliminaire nous a toutefois permis de mettre en évidence des différences locales d'hydrodynamisme entre les différents locus d'un même gisement, malgré des paléoenvironnements sensiblement identiques du fait de leur proximité et des faciès sédimentaires similaires. L'analyse de la taille des éléments indéterminés issus des locus de Ksar Metlili a démontré que ceux-ci ne sont pas significativement différents entre eux et qu'il n'y a pas de biais granulométrique significatif dans la représentation de la faune. L'absence de certains taxons dans certains locus semble s'expliquer principalement par des variations localisées de milieu, liées à des différences d'hydrodynamisme favorisant la conservation de certains taxons. Cette analyse taphonomique reste préliminaire : elle doit être complétée pour Ksar Metlili et doit maintenant être menée pour Guelb el Ahmar.

Notre approche paléoécologique quantitative des sites du synclinal d'Anoual a mis en lumière une disproportion très nette entre les taxons non tétrapodes, et notamment les actinoptérygiens, et les tétrapodes. Les faunes de Ksar Metlili comme de Guelb el Ahmar apparaissent très largement dominées par les actinoptérygiens, accompagnés des crocodyliformes, ainsi que des ptérosaures et des tortues à Ksar Metlili. Ensemble, ces taxons représentent plus de 95% des faunes du synclinal d'Anoual. Il semble que cette cohorte de taxons représente la composante subautochtone de ces faunes, tandis que les autres groupes sont probablement parautochtones. L'étude des indices de diversité montre que la faune de Ksar Metlili est plus diversifiée et plus équilibrée que celle de Guelb el Ahmar, ce qui est cohérent avec les données sédimentologiques. Celles-ci indiquent en effet un environnement plus aquatique à Guelb el Ahmar qu'à Ksar Metlili, ce qui explique le déséquilibre en faveur des taxons aquatiques, et notamment des actinoptérygiens, dans cette faune. L'abondance des actinoptérygiens dans les deux faunes pourrait s'expliquer par des événements de mort en masse dus à des épisodes de sécheresse, ce qui ne contrasterait pas avec le paléoenvironnement de plaine d'inondation deltaïque et de lacs d'interfluves épisodiques. Toutefois, cette abondance reflète avant tout le grand nombre d'éléments libérés lors de la décomposition d'un individu chez les actinoptérygiens par rapport aux tétrapodes, notamment les très nombreuses écailles et dents. Il y a donc une surreprésentation des actinoptérygiens dans les faunes du synclinal d'Anoual. Du fait de leurs nombreux ostéodermes, les crocodyliformes sont eux aussi surreprésentés, bien que dans une bien

moindre mesure. Une analyse corrigée des abondances relatives, ne prenant pas en compte les écailles d'actinoptérygiens et les ostéodermes de crocodyliformes, montre que les faunes du synclinal d'Anoual sont en fait largement dominées par les crocodyliformes, qui représentent environ les deux tiers des éléments identifiés. Les actinoptérygiens restent toutefois plus abondants à Guelb el Ahmar qu'à Ksar Metlili, même après correction (25% des éléments identifiés), ce qui confirme la nature plus aquatique de ce site par rapport à Ksar Metlili. La construction de dendrogrammes de similitudes a permis de démontrer que les contenus fauniques des locus de Guelb el Ahmar et de Ksar Metlili étaient trop proches pour permettre la distinction des deux sites entre eux, et cela en dépit de l'important intervalle stratigraphique qui les sépare. Cette analyse apporte un premier élément en faveur de l'absence de changement faunique significatif chez les vertébrés tout au long de la transition Jurassique – Crétacé, ou au moins entre le Jurassique moyen et la fin du Jurassique supérieur. Les dendrogrammes de similitude mettent aussi en évidence que la présence ou l'absence d'anoures semble être le facteur le plus discriminant qui différencie les locus de Ksar Metlili de ceux de Guelb el Ahmar : cette différence s'explique vraisemblablement par un transport et un tri plus importants en en amont du dépôt en milieu lacustre à Guelb el Ahmar. Enfin, une brève revue de l'écologie générale de chaque grand groupe a été menée.

Notre étude systématique de la faune de vertébrés continentaux du synclinal d'Anoual a fourni certains éléments permettant de rediscuter l'âge berriasien initialement proposé pour le site de Ksar Metlili. La datation berriasienne, débattue, de cette faune est remise en question par de nombreuses similitudes avec le site de Guelb el Ahmar, qui s'opposent à l'existence d'une lacune stratigraphique majeure entre les deux gisements. Des comparaisons fauniques inédites avec diverses faunes laurasiatiques et gondwaniennes couvrant la période du Jurassique moyen au Crétacé inférieur montrent de nombreuses similitudes avec la faune de Ksar Metlili, et le partage de taxons parfois de niveau générique, qui conduisent à envisager la possibilité d'une datation alternative du site au Jurassique supérieur. La présence de lignées reliques, de genres partagés avec le Jurassique moyen européen, et les nombreuses affinités laurasiatiques et pangéennes de la faune de Ksar Metlili montrent une certaine proximité temporelle avec l'événement de vicariance provoqué par la fragmentation de la Pangée au Jurassique. La combinaison de tous ces éléments nous conduit à considérer le site de Ksar Metlili comme un faciès purbeckien et à envisager une datation alternative plus ancienne que le Berriasien, possiblement tithonienne, comme c'est le cas pour certains sites purbeckiens ; d'autres éléments sont nécessaires pour lever cette question, c'est pourquoi nous considérons le site de Ksar Metlili comme d'âge tithonien – berriasien. Les comparaisons fauniques que nous avons menées mettent aussi en lumière la relative stabilité des

faunes de vertébrés entre le Jurassique moyen et le Jurassique terminal, voire le Crétacé inférieur. Les données issues de l'étude des microrestes de vertébrés du synclinal d'Anoual vont ainsi à l'encontre de l'hypothèse récemment réhabilitée par certains auteurs de l'existence d'une crise biologique et d'un changement faunique d'importance (*faunal turnover*) à la limite Jurassique – Crétacé. D'autre part, elles apportent des arguments non négligeables dans le débat concernant la position de la limite Jurassique – Crétacé. Celle-ci est actuellement placée à la limite entre le Tithonien et le Berriasien. Toutefois, cette limite souffre d'une certaine instabilité depuis plusieurs décennies du fait de l'absence de marqueurs stratigraphiques fiables, et ne présente pas de changement faunique significatif, non seulement chez les vertébrés, comme nous l'avons démontré, mais aussi chez les microfossiles marins. Les données issues de l' études des faunes de vertébrés du synclinal d'Anoual soutiennent ainsi le déplacement de la limite Jurassique – Crétacé à la base du Valanginien, qui elle est stable est présente un véritable changement faunique. Nous proposons donc de considérer le Berriasien comme le dernier étage du Jurassique, et le Valanginien comme le premier étage du Crétacé.

Les faunes du synclinal d'Anoual, localisées dans le nord du Gondwana, présentent une histoire paléobiogéographique complexe : les affinités gondwaniennes sont paradoxalement assez rares et, *a contrario*, les affinités laurasiatiques et pangéennes sont nombreuses et marquées. Les affinités laurasiatiques suggèrent l'existence d'un ou de plusieurs événements de dispersion trans-téthysiens, peut-être dès le Jurassique moyen, quand les affinités pangéennes suggèrent une proximité temporelle avec l'événement de vicariance que provoque la fragmentation de la Pangée. La rareté des taxons gondwaniens, l'abondance des taxons laurasiatiques et la présence de quelques taxons endémiques suggèrent aussi qu'une partie de ces faunes est issue d'une évolution indépendante dans un contexte de provincialisme africain (géographique et/ou biologique), voire intra-africain, au sein du Gondwana, et ce dès le Jurassique moyen.

Ce travail confirme l'importance des faunes à microrestes de vertébrés, trop souvent délaissées, pour préciser, voire réviser les données issues de la macrofaune, qui ne permettent pas, seules, d'avoir une vue d'ensemble des paléocommunautés. Les gisements du synclinal d'Anoual en particulier, par leur richesse et leur diversité exceptionnelles, ouvrent une fenêtre sans équivalent en Afrique et dans le Gondwana sur les écosystèmes de la transition Jurassique – Crétacé, participent à combler les lacunes du registre fossile de cette période et offrent un apport majeur à la compréhension de l'évolution des faunes de vertébrés continentaux à la transition Jurassique – Crétacé. Certaines questions présentées ici nécessitent d'être développées, notamment le volet taphonomique, où une étude de l'abrasion et de l'intempérisation, par exemple, pourrait fournir des résultats à même de préciser les analyses préliminaires menées dans

le cadre de cette thèse. La phylogénie des « Dryolestoidea » mérite également d'être approfondie, pour mieux comprendre et étayer les relations de parentés des Donodontidae de Ksar Metlili entre eux et pour tester plus avant l'hypothèse de leur rapprochement avec les Zatheria. Les caractères génériques de *Donodon* codés dans notre matrice doivent être redéfinis, et d'autres caractères non pris en compte dans cette analyse préliminaire méritent d'être intégrés à notre matrice et étudiés (e.g., dominance de la cuspide stylaire médiane (cuspide C) sur le stylocône chez *Donodon*). D'autre part, plusieurs axes de recherche permettront d'établir une vision à plus large échelle de l'évolution des faunes mésozoïques de vertébrés dans les écosystèmes gondwaniens :

1) La recherche et l'exploration de nouveaux sites à microvertébrés datant d'autres époques au Maroc permettront d'étendre le cadre temporel des travaux présentés dans cette thèse ;
2) Le développement de l'étude des mammifères de Ksar Metlili, nécessaire pour plusieurs groupes tels que les Hahnodontidae et les Boreosphenida ;
3) Le développement des comparaisons fauniques, notamment avec les faunes du Bathonien d'Angleterre (Kirtlington, Forest Marble Formation) et de la Formation Kota, en Inde.

Références bibliographiques

Abdala, F., Jasinoski, S.C. & Fernandez, V. (2013). Ontogeny of the Early Triassic cynodont *Thrinaxodon liorhinus* (Therapsida): dental morphology and replacement. *Journal of Vertebrate Paleontology* **33**, 1408-1431. https://doi.org/10.1080/02724634.2013.775140

Agnolin, F.L. (2010). A new species of the genus *Atlantoceratodus* (Dipnoiformes: Ceratodontoidei) from the Uppermost Cretaceous of Patagonia and a brief overview of fossil dipnoans from the Cretaceous and Paleogene of South America. *Brazilian Geographical Journal: Geosciences and Humanities research medium* **1**, 162-210.

Agnolin, F.L. & Chiarelli, P. (2009). The position of the claws in Noasauridae (Dinosauria: Abelisauroidea) and its implications for abelisauroid manus evolution. *Paläontologische Zeitschrift* **84**, 293-300.

Alifanov, V.R. (2019). Lizards of the Families Dorsetisauridae and Xenosauridae (Anguimorpha) from the Aptian–Albian of Mongolia. *Paleontological Journal* **53**, 183-193. https://doi.org/10.1134/S0031030119020023

Allain, R. & Aquesbi, N. (2008). Anatomy and phylogenetic relationships of *Tazoudasaurus naimi* (Dinosauria, Sauropoda) from the late Early Jurassic of Morocco. *Geodiversitas* **30**, 345-424.

Allain, R. & Läng, É. (2009). Origine et évolution des saurischiens. *Comptes Rendus Palevol. Histoire évolutive de la Vie/Evolutionary history of Life* **8**, 243-256. https://doi.org/10.1016/j.crpv.2008.09.013

Allain, R., Vullo, R., Le Lœuff, J. & Tournepiche, J.-F. (2014). European ornithomimosaurs (Dinosauria, Theropoda): an undetected record. *Geologica Acta* **12**, 127-135. https://doi.org/10.1344/105.000002083

Allain, R., Vullo, R., Rozada, L., Anquetin, J., Bourgeais, R., Goedert, J., Lasseron, M., Martin, J.E., Perez-Garcia, A., Peyre de Fabrègues, C., Royo-Torres, R., Augier, D., Bailly, G., Cazes, L., Despres, Y., Gomez, B., Goussard, F., Lenglet, T., Vacant, R., Mazan & Tournepiche, J.-F. (in prep.). Vertebrate paleobiodiversity of the Early Cretaceous Lagerstätte of Angeac-Charente (south-west France), implications for the continental faunal turnover at the J/K boundary. *Geodiversitas*.

Allen, P. & Wimbledon, W.A. (1991). Correlation of NW European Purbeck-Wealden (nonmarine Lower Cretaceous) as seen from the English type-areas. *Cretaceous Research* **12**, 511-526. https://doi.org/10.1016/0195-6671(91)90005-W

Alves, Y.M., Machado, L.P., Paglarelli Bergqvist, L. & Brito, P.M. (2013). Redescription of two lungfish (Sarcopterygii: Dipnoi) tooth plates from the Late Cretaceous Bauru Group, Brazil. *Cretaceous Research* **40**, 243-250. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2012.07.007

Ameghino, F. (1891). Nuevos restos de mamiferos fosiles descubiertos por Carlos Ameghino en al Eoceno inferior de la Patagonia austral. *Revista Argentina de Historia Naturale* **1**, 289-328.

Amiot, R., Buffetaut, E., Lécuyer, C., Wang, X., Boudad, L., Ding, Z., Fourel, F., Hutt, S., Martineau, F., Medeiros, M.A., Mo, J., Simon, L., Suteethorn, V., Sweetman, S., Tong, H., Zhang, F. & Zhou, Z. (2010). Oxygen isotope evidence for semi-aquatic habits among spinosaurid theropods. *Geology* **38**, 139-142. https://doi.org/10.1130/G30402.1

Anantharaman, S., Wilson, G.P., Sarma, D.C.D. & Clemens, W.A. (2006). A possible Late Cretaceous "Haramiyidan" from India. *Journal of Vertebrate Paleontology* **26**, 488-490. https://doi.org/10.1671/0272-4634(2006)26[488:APLCHF]2.0.CO;2

Andres, B., Clark, J. & Xu, X. (2014). The earliest pterodactyloid and the origin of the group. *Current Biology* **24**, 1011-1016. https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.03.030

Angiolini, L., Balini, M., Garzanti, E., Nicora, A. & Tintori, A. (2003). Gondwanan deglaciation and opening of Neotethys: the Al Khlata and Saiwan Formations of Interior Oman. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. *Peri-Tethys Programme* **196**, 99-123. https://doi.org/10.1016/S0031-0182(03)00315-8

Anquetin, J., Barrett, P.M., Jones, M.E.H., Moore-Fay, S. & Evans, S.E. (2009). A new stem turtle from the Middle Jurassic of Scotland: new insights into the evolution and palaeoecology of basal turtles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **276**, 879-886. https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1429

Arden, T.M.S., Klein, C.G., Zouhri, S. & Longrich, N.R. (2019). Aquatic adaptation in the skull of carnivorous dinosaurs (Theropoda: Spinosauridae) and the evolution of aquatic habits in spinosaurids. *Cretaceous Research* **93**, 275-284. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2018.06.013

Argyriou, T., Cook, T.D., Muftah, A.M., Pavlakis, P., Boaz, N.T. & Murray, A.M. (2015). A fish assemblage from an early Miocene horizon from Jabal Zaltan, Libya. *Journal of African Earth Sciences* **102**, 86-101. https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2014.11.008

Arratia, G., Kriwet, J. & Heinrich, W.-D. (2002). Selachians and actinopterygians from the Upper Jurassic of Tendaguru, Tanzania. *Fossil Record* **5**, 207-230. https://doi.org/10.1002/mmng.20020050112

Aureliano, T., Ghilardi, A.M., Buck, P.V., Fabbri, M., Samathi, A., Delcourt, R., Fernandes, M.A. & Sander, M. (2018). Semi-aquatic adaptations in a spinosaur from

the Lower Cretaceous of Brazil. *Cretaceous Research* **90**, 283-295. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2018.04.024

Averianov, A.O. (2002). Early Cretaceous "symmetrodont" mammal *Gobiotheriodon* from Mongolia and the classification of "Symmetrodonta". *Acta Palaeontologica Polonica* **47**, 705-716.

Averianov, A.O. (2013). Reconstruction of the neck of *Azhdarcho lancicollis* and lifestyle of azhdarchids (Pterosauria, Azhdarchidae). *Paleontological Journal* **47**, 203-209. https://doi.org/10.1134/S0031030113020020

Averianov, A.O. & Lopatin, A.V. (2011). Phylogeny of triconodonts and symmetrodonts and the origin of extant mammals. *Doklady Biological Sciences* **436**, 32-35. https://doi.org/10.1134/S0012496611010042

Averianov, A.O., Lopatin, A.V. & Krasnolutskii, S.A. (2008). An amphilestid-grade eutriconodontan from the Middle Jurassic of Russia. *Russian Journal of Theriology* **7**, 1-4. https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.07.1.01

Averianov, A.O., Lopatin, A.V. & Krasnolutskii, S.A. (2011). The first Haramiyid (Mammalia, Allotheria) from the Jurassic of Russia. *Doklady Biological Sciences* **437**, 103-106. https://doi.org/10.1134/S0012496611020074

Averianov, A.O., Lopatin, A.V., Skutschas, P.P., Martynovich, N.V., Leshchinskiy, S.V., Rezvyi, A.S., Krasnolutskii, S.A. & Fayngertz, A.V. (2005). Discovery of Middle Jurassic mammals from Siberia. *Acta Palaeontologica Polonica* 9.

Averianov, A.O., Martin, T. & Bakirov, A.A. (2005). Pterosaur and dinosaur remains from the Middle Jurassic Balabansai Svita in the northern Fergana Depression, Kyrgyzstan (Central Asia). *Palaeontology* **48**, 135-155. https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2004.00437.x

Averianov, A.O.., Martin, T., Evans, S.E. & Bakirov, A.A. (2006). First Jurassic Choristodera from Asia. *Naturwissenschaften* **93**, 46-50. https://doi.org/10.1007/s00114-005-0061-2

Averianov, A.O.., Martin, T. & Lopatin, A.V. (2013). A new phylogeny for basal Trechnotheria and Cladotheria and affinities of South American endemic Late Cretaceous mammals. *Naturwissenschaften* **100**, 311-326. https://doi.org/10.1007/s00114-013-1028-3

Averianov, A.O., Martin, T. & Lopatin, A. (2014). The oldest dryolestid mammal from the Middle Jurassic of Siberia. *Journal of Vertebrate Paleontology* **34**, 924-931. https://doi.org/10.1080/02724634.2014.837471

Averianov, A., Martin, T., Lopatin, A., Skutschas, P., Schellhorn, R., Kolosov, P. & Vitenko, D. (2018). A high-latitude fauna of mid-Mesozoic mammals from Yakutia, Russia. *PLOS ONE* **13**, 1-17. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0199983

Averianov, A.O., Martin, T., Skutschas, P., Danilov, I., Schultz, J., Schellhorn, R., Obraztsova, E., Lopatin, A., Sytchevskaya, E., Kuzmin, I., Krasnolutskii, S. & Ivantsov, S. (2017). Middle Jurassic vertebrate assemblage of Berezovsk coal mine in western Siberia (Russia). *Global Geology* **19**, 187-204.

Avrahami, H.M., Gates, T.A., Heckert, A.B., Makovicky, P.J. & Zanno, L.E. (2018). A new microvertebrate assemblage from the Mussentuchit Member, Cedar Mountain Formation: insights into the paleobiodiversity and paleobiogeography of early Late Cretaceous ecosystems in western North America. *PeerJ* **6**, 1-82. https://doi.org/10.7717/peerj.5883

Bambach, R.K., Knoll, A.H. & Sepkoski, J.J. (2002). Anatomical and ecological constraints on Phanerozoic animal diversity in the marine realm. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **99**, 6854-6859. https://doi.org/10.1073/pnas.092150999

Bambach, R.K., Knoll, A.H. & Wang, S.C. (2004). Origination, extinction, and mass depletions of marine diversity. *Paleobiology* **30**, 522-542. https://doi.org/10.1666/0094-8373(2004)030<0522:OEAMDO>2.0.CO;2

Bandyopadhyay, S. & Sengupta, D.P. (2006). Vertebrate faunal turnover during the Triassic-Jurassic transition: An Indian scenario. In: Harris, J.D., Lucas, S.G., Spielmann, J.A., Lockley, M.G., Milner, A.R.C. & Kirkland, J.I. (Éditeurs), *The Triassic-Jurassic Terrestrial Transition*. *New Mexico Museum of Natural History & Science Bulletin* **37**,. New Mexico Museum of Natural History & Science, Albuquerque, Nouveau-Mexique, États-Unis, p.77-85.

Barberena, M.C., Bonaparte, J.F. & Teixeira, A.M.S. (1987). *Thrinaxodon brasiliensis* sp. nov., a primeira ocorrencia de cinodontes galessauros para o Triássico do Rio Grande do Sul. In: *Anais do X Congresso Brasileiro de Paleontologia*. Présenté au *X Congresso Brasileiro de Paleontologia*, Rio de Janeiro, Brésil, p. 67-76.

Barby, F.F., Bertollo, L.A.C., de Oliveira, E.A., Yano, C.F., Hatanaka, T., Ráb, P., Sember, A., Ezaz, T., Artoni, R.F., Liehr, T., Al-Rikabi, A.B.H., Trifonov, V., de Oliveira, E.H.C., Molina, W.F., Jegede, O.I., Tanomtong, A. & de Bello Cioffi, M. (2019). Emerging patterns of genome organization in Notopteridae species (Teleostei, Osteoglossiformes) as revealed by Zoo-FISH and Comparative Genomic Hybridization (CGH). *Scientific Reports* **9**, 1112. https://doi.org/10.1038/s41598-019-38617-4

Bardet, N. (1995). Évolution et extinction des reptiles marins au cours du Mésozoïque. *Palaeovertebrata* **24**, 177-283.

Bardet, N., Gheerbrant, E., Noubhani, A., Cappetta, H., Jouve, S., Bourdon, E., Suberbiola, X.P., Jalil, N.-E., Vincent, P., Houssaye, A., Sole, F., Darif, K.E., Adnet, S., Rage, J.-C., Bouya, B. & Amaghzaz, M. (2017). Les Vertébrés des phosphates crétacés-paléogènes (72,1-47,8 Ma) du Maroc. In: Zouhri, S. (Éditeur), *Paléontologie des vertébrés du Maroc : état des connaissances*. *Mémoires de la Société géologique de France*. Société géologique de France, Paris, p. 351-452.

Bardet, N., Jalil, N.-E., de Lapparent de Broin, F., Germain, D., Lambert, O. & Amaghzaz, M. (2013). A giant chelonioid turtle from the Late Cretaceous of Morocco with a suction feeding apparatus unique among tetrapods. *PLOS ONE* **8**, 1-10. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063586

Barnes, C.R., Hallam, A., Kaljo, D., Kauffman, E.G. & Walliser, O.H. (1996). Global Event Stratigraphy. In: Walliser, O.H. (Éditeur), *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic: Results of the International Interdisciplinary Cooperation in the IGCP-Project 216 "Global Biological Events in Earth History"*. Springer, Berlin, Allemagne, p. 319-333. https://doi.org/10.1007/978-3-642-79634-0_16

Barrett, P.M., Butler, R.J., Edwards, N.P. & Milner, A.R. (2008). Pterosaur distribution in time and space: an atlas. *Zitteliana Series B* **28**, 61-107.

Bell, C.M. & Padian, K. (1995). Pterosaur fossils from the Cretaceous of Chile: evidence for a pterosaur colony on an inland desert plain. *Geological Magazine* **132**, 31-38. https://doi.org/10.1017/S0016756800011407

Benoit, R.-A., Néraudeau, D. & Martín-Closas, C. (2017). A review of the Late Jurassic–Early Cretaceous charophytes from the northern Aquitaine Basin in south-west France. *Cretaceous Research* **79**, 199-213. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2017.07.009

Benson, R.B.J. & Druckenmiller, P.S. (2014). Faunal turnover of marine tetrapods during the Jurassic–Cretaceous transition. *Biological Reviews* **89**, 1-23. https://doi.org/10.1111/brv.12038

Benton, M.J. (1986). Paleobiology: Phanerozoic diversity patterns. *Science* **233**, 1207-1208.

Benton, M.J. (2001). Biodiversity on land and in the sea. *Geological Journal* **36**, 211-230. https://doi.org/10.1002/gj.877

Benton, M.J., Bouaziz, S., Buffetaut, E., Martill, D., Ouaja, M., Soussi, M. & Trueman, C. (2000). Dinosaurs and other fossil vertebrates from fluvial deposits in the Lower

Cretaceous of southern Tunisia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **157**, 227-246. https://doi.org/10.1016/S0031-0182(99)00167-4

Berendse, F. & Scheffer, M. (2009). The angiosperm radiation revisited, an ecological explanation for Darwin's 'abominable mystery'. *Ecology Letters* **12**, 865-872. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01342.x

Biddle, J.-P. & Landemaine, O. (1988). Contributions à l'étude des Sélaciens du Crétacé du bassin de Paris: découverte de quelques nouvelles espèces associées à une faune de type wealdien dans le Barrémien supérieur, Crétacé inférieur, des environs de Troyes, Aube. *Cahiers du Musée de Saint-Dizier* **2**, 1-22.

Biese, W. (1961). El Jurásico de Cerritos Bayos. *Publicación de la Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Fisicas y Matematicas, Instituto de Geología* **19**, 1-61.

Bittencourt, J.S., Simões, T.R., Caldwell, M.W. & Langer, M.C. (2020). Discovery of the oldest South American fossil lizard illustrates the cosmopolitanism of early South American squamates. *Communications Biology* **3**, 1-11. https://doi.org/10.1038/s42003-020-0926-0

Blakey, R.C. (2008). Gondwana paleogeography from assembly to breakup—A 500 m.y. odyssey. In: Fielding, C.R., Frank, T.D. & Isbell, J.L. (Éditeurs), *Resolving the Late Paleozoic Ice Age in Time and Space*. *Geological Society of America Special Paper*. Geological Society of America, p. 1-28.

Blob, R.W. & Fiorillo, A.R. (1996). The Significance of Vertebrate Microfossil Size and Shape Distributions for Faunal Abundance Reconstructions: A Late Cretaceous Example. *Paleobiology* **22**, 422-435.

Bolet, A. & Evans, S.E. (2010). A new lizard from the Early Cretaceous of Catalonia (Spain), and the Mesozoic lizards of the Iberian Peninsula. *Cretaceous Research* **31**, 447-457. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2010.06.002

Bonaparte, J.F. (1986). Sobre *Mesungulatum houssayi* y nuevos mamíferos Cretácicos de Patagonia, Argentina. In: *Actas*. Présenté à *IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Mendoza, Argentina, p. 48-61.

Bonaparte, J.F. (1990). New Late Cretaceous mammals from the Los Alamitos Formation, northern Patagonia. *National Geographic Research* **6**, 63-83.

Bonaparte, J.F. (1992). Una nueva especie de Triconodonta (Mammalia), de la Formación Los Alamitos, Provincia de Río Negro y comentarios sobre su fauna de mamíferos. *Ameghiniana* **29**, 99-110.

Bonaparte, J.F. (1994). Approach to the significance of the Late Cretaceous mammals of South America. *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen E* **13**, 1-44.

Bonaparte, J.F. (2002). New Dryolestida (Theria) from the Late Cretaceous of Los Alamitos, Argentina, and paleogeographical comments. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen* **224**, 339-371. https://doi.org/10.1127/njgpa/224/2002/339

Bonaparte, J.F. & Barberena, M.C. (2001). On two advanced carnivorous cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* **156**, 59-80.

Braillon, J. (1973). Utilisation de techniques chimiques et physiques dans le dégagement et le triage des fossiles de vertébrés. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle 3e série* **176**, 141-166.

Branca, W. (1916). Ein Saugetier?-Unterkiefer aus den Tendaguru-Schichten. *Archiv für Biontologie* **4**, 137-140.

Brigaud, B., Vincent, B., Pagel, M., Gras, A., Noret, A., Landrein, P. & Huret, E. (2018). Sedimentary architecture, depositional facies and diagenetic response to intracratonic deformation and climate change inferred from outcrops for a pivotal period (Jurassic/Cretaceous boundary, Paris Basin, France). *Sedimentary Geology* **373**, 48-76. https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2018.04.011

Brinkman, D.B. (1990). Paleoecology of the Judith River Formation (Campanian) of Dinosaur Provincial Park, Alberta, Canada: Evidence from vertebrate microfossil localities. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **78**, 37-54.

Brinkman, D., Russell, A., Eberth, D. & Peng, J. (2004). Vertebrate palaeocommunities of the lower Judith River Group (Campanian) of southeastern Alberta, Canada, as interpreted from vertebrate microfossil assemblages. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **213**, 295-313. https://doi.org/10.1016/S0031-0182(04)00386-4

Broin, F. (1988). Les tortues et le Gondwana. Examen des rapports entre le fractionnement du Gondwana et la dispersion géographique des tortues pleurodires à partir du Crétacé. *Studia Geologica Salmanticensia, Studia Palaeocheloniologia* **2**, 103-142.

Broschinski, A. (1999). Ein Lacertilier (Scincomorpha, Paramacellodidae) aus dem Oberen Jura von Tendaguru (Tansania). *Fossil Record* **2**, 155-158. https://doi.org/10.1002/mmng.1999.4860020111

Broschinski, A. (2000). The lizards from the Guimarota mine. In: Martin, T. & Krebs, B. (Éditeurs), *Guimarota: A Jurassic Ecosystem*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, Allemagne, p. 59-68.

Broschinski, A. & Sigogneau-Russell, D. (1996). Remarkable lizard remains from the Lower Cretaceous of Anoual (Morocco). *Annales de Paléontologie (Vertébrés - Invertébrés)* **82**, 147-175.

Brunet, M., Coppens, Y., Sudre, J., Dejax, J., Flynn, L., Heintz, E., Hell, J., Jacobs, L., Jehenne, Y., Mouchelin, G. & Pilbeam, D. (1990). Nouveaux mammifères du Crétacé inférieur du Cameroun, Afrique de l'Ouest. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2* **310**, 1139-1146.

Buffetaut, E. (1979). Jurassic marine crocodilians (Mesosuchia: Teleosauridae) from Central Oregon: first record in North America. *Journal of Paleontology* **53**, 210-215.

Buffetaut, E. (1989). New remains of the enigmatic dinosaur *Spinosaurus* from the Cretaceous of Morocco and the affinities between *Spinosaurus* and *Baryonyx*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Monatshefte* 79-87. https://doi.org/10.1127/njgpm/1989/1989/79

Buffetaut, E. & Jeffery, P. (2012). A ctenochasmatid pterosaur from the Stonesfield Slate (Bathonian, Middle Jurassic) of Oxfordshire, England. *Geological Magazine* **149**, 552-556. https://doi.org/10.1017/S0016756811001154

Buffetaut, E., Tong, H., Suteethorn, V. & Raksaskulwong, L. (1994). Jurassic vertebrates from the southern peninsula of Thailand and their implications: a preliminary report. In: *Proceedings of the International Symposium on Stratigraphic Correlation of Southeast Asia*. Présenté à l'*International Symposium on Stratigraphic Correlation of Southeast Asia*, Bangkok, Thailand, p. 253-256.

Buscalioni, A.D., Fregenal, M.A., Bravo, A., Poyato-Ariza, F.J., Sanchíz, B., Báez, A.M., Cambra Moo, O., Martín Closas, C., Evans, S.E. & Marugán Lobón, J. (2008). The vertebrate assemblage of Buenache de la Sierra (Upper Barremian of Serrania de Cuenca, Spain) with insights into its taphonomy and palaeoecology. *Cretaceous Research* **29**, 687-710. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2008.02.004

Buscalioni, Á.D. & Sanz, J.L. (1990). La familia Atoposauridae: una aproximación a la historia de los crocodilos enanos. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona* 77-89.

Butler, P.M. & Clemens, W.A. (2001). Dental Morphology of the Jurassic Holotherian Mammal *Amphitherium*, with a Discussion of the Evolution of Mammalian Post-Canine Dental Formulae. *Palaeontology* **44**, 1-20. https://doi.org/10.1111/1475-4983.00166

Butler, P.M. & Hooker, J.J. (2005). New teeth of allotherian mammals from the English Bathonian, including the earliest multituberculates. *Acta Palaeontologica Polonica* **50**, 23.

Butler, P.M. & Sigogneau-Russell, D. (2016). Diversity of triconodontids in the Middle Jurassic of Great Britain. *Palaeontologia Polonica* **67**, 35-65.

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. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2011.09.007

Caïa, J. (1972). Carte géologique et minéralisations des régions situées au sud et à l'est de la moyenne Moulouya (Haut Atlas oriental, région des plis marginaux, Rekkame).

Caldwell, M.W., Nydam, R.L., Palci, A. & Apesteguía, S. (2015). The oldest known snakes from the Middle Jurassic-Lower Cretaceous provide insights on snake evolution. *Nature Communications* **6**, 5996. https://doi.org/10.1038/ncomms6996

Callomon, J.H. & Cope, J.C.W. (1995). The Jurassic geology of Dorset. In: Taylor, P.D. (Éditeur), *Field Geology of the British Jurassic*. Geological Society, Londres, RU, p. 51-103.

Canale, J.I., Apesteguía, S., Gallina, P.A., Gianechini, F.A. & Haluza, A. (2017). The oldest theropods from the Neuquén Basin: Predatory dinosaur diversity from the Bajada Colorada Formation (Lower Cretaceous: Berriasian–Valanginian), Neuquén, Argentina. *Cretaceous Research* **71**, 63-78. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2016.11.010

Carpenter, K., Chure, D.J. & Kirkland, J.I. (Éd.) (1998). *The Upper Jurassic Morrison Formation: An Interdisciplinary Study - Part 2*, Gordon And Breach Science Publishers. ed, *Modern Geology*. Taylor & Francis.

Carpenter, K. & Galton, P. (2018). A photo documentation of bipedal ornithischian dinosaurs from the Upper Jurassic Morrison Formation, USA. *Geology of the Intermountain West* **5**, 167-207. https://doi.org/10.31711/giw.v5.pp167-207

Carrano, M.T., Sampson, S.D. & Forster, C.A. (2002). The osteology of *Masiakasaurus knopfleri*, a small abelisauroid (Dinosauria: Theropoda) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* **22**, 510-534. https://doi.org/10.1671/0272-4634(2002)022[0510:TOOMKA]2.0.CO;2

Carroll, R.L. & Wild, R. (1994). Marine members of the Sphenodontia. In: Fraser, N.C. & Sues, H.-D. (Éditeurs), *In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods*. Cambridge University Press, Cambridge, New York, États-Unis, p. 70-83.

Carvalho, I.S. (1994). *Candidodon* : um crocodile com heterodontia (Notosuchia, Cretáceo Inferior-Brasil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **66**, 331-346.

Carvalho, I.S. & Campos, D.A. (1988). Um mamífero triconodonte do Cretáceo Inferior do Maranhão, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **60**, 437-446.

Carvalho, M.S.S. de & Maisey, J.G. (2008). New occurrence of *Mawsonia* (Sarcopterygii: Actinistia) from the Early Cretaceous of the Sanfranciscana Basin, Minas Gerais, southeastern Brazil. *Geological Society, London, Special Publications* **295**, 109-144. https://doi.org/10.1144/SP295.8

Castro, D.F., Toledo, C.E.V., De Sousa, E.P. & Medeiros, M.A. (2004). Nova ocorrência de *Asiatoceratodus* (Osteichthyes, Dipnoiformes) na Formação Alcântara, Eocenomaniano da bacia de São Luís, MA, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* **7**, 245-248. https://doi.org/10.4072/rbp.2004.2.18

Cau, A., Beyrand, V., Voeten, D.F.A.E., Fernandez, V., Tafforeau, P., Stein, K., Barsbold, R., Tsogtbaatar, K., Currie, P.J. & Godefroit, P. (2017). Synchrotron scanning reveals amphibious ecomorphology in a new clade of bird-like dinosaurs. *Nature* **552**, 395-399. https://doi.org/10.1038/nature24679

Cavin, L., Boudad, L., Tong, H., Läng, E., Tabouelle, J. & Vullo, R. (2015). Taxonomic Composition and Trophic Structure of the Continental Bony Fish Assemblage from the Early Late Cretaceous of Southeastern Morocco. *PLOS ONE* **10**, 1-32. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125786

Cavin, L. & Brito, P.M. (2001). A new Lepisosteidae (Actinopterygii, Ginglymodi) from the Cretaceous of the Kem Kem Beds, southern Morocco. *Bulletin de la Société Géologique de France* **172**, 661-670. https://doi.org/10.2113/172.5.661

Cavin, L., Deesri, U. & Suteethorn, V. (2013). Osteology and relationships of *Thaiichthys* nov. gen.: a Ginglymodi from the Late Jurassic – Early Cretaceous of Thailand. *Palaeontology* **56**, 183-208. https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2012.01184.x

Cavin, L. & Forey, P.L. (2004). New mawsoniid coelacanth (Sarcopterygii: Actinistia) remains from the Cretaceous of the Kem Kem beds, Southern Morocco. In: Arratia, G. & Tintori, A. (Éditeurs), *Mesozoic Fishes 3 - Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*. Munich, Allemagne, p. 493-506.

Cavin, L., Garcia, G. & Valentin, X. (2020). A minute freshwater pycnodont fish from the Late Cretaceous of southern France: Palaeoecological implications. *Cretaceous Research* **106**, 104242. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.104242

Cavin, L., Martin, M. & Valentin, X. (1996). Découverte d'*Atractosteus africanus* (Actinopterygii, Lepisosteidae) dans le Campanien inférieur de Ventabren (Bouches-du-Rhône, France). Implications paléobiogéographiques. *Revue de paléobiologie* **15 (1)**, 1-7.

Cavin, L. & Suteethorn, V. (2006). A new semionotiform (actinopterygii, Neopterygii) from Upper Jurassic – Lower Cretaceous deposits of North-East Thailand, with comments on

the relationships of semionotiforms. *Palaeontology* **49**, 339-353. https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2006.00539.x

Cavin, L., Suteethorn, V., Buffetaut, E. & Tong, H. (2007). A new Thai Mesozoic lungfish (Sarcopterygii, Dipnoi) with an insight into post-Palaeozoic dipnoan evolution. *Zoological Journal of the Linnean Society* **149**, 141-177. https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2007.00238.x

Cecca, F., Azema, J., Fourcade, E., Baudin, F., Guiraud, R. & Dever, P. (1993). Early Kimmeridgian Palaeoenvironments (146-144 Ma) - Map 1:20000000. In: Dercourt, J., Ricou, L.E. & Vrielynck, B. (Éditeurs), *Atlas Tethys Palaeoenvironmental Maps*. Paris, France.

Čerňanský, A., Yaryhin, O., Ciceková, J., Werneburg, I., Hain, M. & Klembara, J. (2019). Vertebral comparative anatomy and morphological differences in anguine lizards with a special reference to *Pseudopus apodus*. *The Anatomical Record* **302**, 232-257. https://doi.org/10.1002/ar.23944

Cerroni, M.A., Agnolin, F.L., Brissón Egli, F. & Novas, F.E. (2019). The phylogenetic position of *Afromimus tenerensis* Sereno, 2017 and its paleobiogeographical implications. *Journal of African Earth Sciences* **159**, 103572. https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2019.103572

Chabli, S. (1986). Données nouvelles sur un « Dinosaurien » jurassique moyen du Maroc: *Megalosaurus mersensis* Lapparent 1955, et sur les Megalosaurides en général. Présenté à *Les Dinosaures de la Chine à la France - Colloque international de paléontologie*, Musée d'Histoire Naturelle de Toulouse, Toulouse, p. 66-72.

Charrière, A. (1992). Discontinuités entre les «Couches rouges» du Jurassique moyen et du Crétacé inférieur dans le Moyen-Atlas (Maroc). *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2* **315**, 1389-1396.

Charrière, A. (1996). Contexte paléogéographique et paléotectonique de la formation des bassins crétacés du Moyen-Atlas (Maroc) à la lumière des données stratigraphiques récentes. *Bulletin de la Société géologique de France* **167**, 617-626.

Charrière, A. & Haddoumi, H. (2016). Les «Couches rouges» continentales jurassico-crétacées des Atlas marocains (Moyen Atlas, Haut Atlas central et oriental): bilan stratigraphique, paléogéographies successives et cadre géodynamique. *Boletín Geológico y Minero* **127**, 407-430.

Charrière, A. & Haddoumi, H. (2017). Dater les couches rouges continentales pour définir la géodynamique atlasique. *Géologues* **194**, 29-32.

Chatterjee, S., Goswami, A. & Scotese, C.R. (2013). The longest voyage: Tectonic, magmatic, and paleoclimatic evolution of the Indian plate during its northward flight from Gondwana to Asia. *Gondwana Research*. *Construction and Destruction of Cratons* **23**, 238-267. https://doi.org/10.1016/j.gr.2012.07.001

Chen, M. (2015). *Investigating the functional morphology, locomotor diversification, and paleoecology of Mesozoic mammals* (thèse de doctorat). University of Washington, Seattle, Washington, États-Unis, 207 p.

Chimento, N.R., Agnolin, F.L. & Novas, F.E. (2012). The Patagonian fossil mammal *Necrolestes*: a Neogene survivor of Dryolestoidea. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* **14**, 261-306.

Chornogubsky, L. (2011). New remains of the dryolestoid mammal *Leonardus cuspidatus* from the Los Alamitos Formation (Late Cretaceous, Argentina). *Paläontologische Zeitschrift* **85**, 343-350. https://doi.org/10.1007/s12542-010-0095-4

Choubert, G. (1938). Sur le Dogger du Haut Atlas oriental. *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris* **206**, 197-199.

Choubert, G. (1939). Sur le Crétacé du Maroc oriental. *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris* **208**, 209-211.

Choubert, G. & Faure-Muret, A. (1960). *Évolution du domaine atlasique marocain depuis les temps paléozoïques. Livre à la mémoire du Professeur Paul FALLOT*, *Mémoires hors-série de la Société géologique de France*. Société géologique de France, Paris, France.

Chure, D.J., Litwin, R., Hasiotis, S.T., Evanoff, E. & Carpenter, K. (2006). The fauna and flora of the Morrison Formation: 2006. In: Foster, J.R. & Lucas, S.G. (Éditeurs), *Paleontology and Geology of the Upper Jurassic Morrison Formation*. *New Mexico Museum of Natural History Bulletin* **37**. New Mexico Museum of Natural History and Science, Albuquerque, Nouveau-Mexique, États-Unis, p. 233-249.

Cifelli, R.L., Davis, B.M. & Sames, B. (2014). Earliest Cretaceous Mammals from the Western United States. *Acta Palaeontologica Polonica* **59**, 31-52. https://doi.org/10.4202/app.2012.0089

Cifelli, R.L., Lipka, T.R., Schaff, C.R. & Rowe, T.B. (1999). First Early Cretaceous mammal from the eastern seaboard of the United States. *Journal of Vertebrate Paleontology* **19**, 199-203. https://doi.org/10.1080/02724634.1999.10011134

Clark, J.M., Xing, X., Eberth, D.A., Forster, C.A., Malkus, M., Hemming, S. & Hernandez, R. (2006). The Middle-to-Late Jurassic terrestrial transition: new discoveries from the Shishugou Formation, Xinjiang, China. In: Barrett, P.M. & Evans, S.E. (Éditeurs),

Proceedings of the 9th International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota. Présenté au *9th International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota*, Natural History Musem, Londres, Royaule-Uni, p. 1-9.

Clemens, W.A., Goodwin, M.B., Hutchison, J.H., Schaff, C.R., Wood, C.B. & Colbert, M.W. (2007). First record of a Jurassic mammal (?"Peramura") from Ethiopia. *Acta Palaeontologica Polonica* **52**, 433-439.

Close, R.A., Davis, B.M., Walsh, S., Wolniewicz, A.S., Friedman, M. & Benson, R.B.J. (2016). A lower jaw of Palaeoxonodon from the Middle Jurassic of the Isle of Skye, Scotland, sheds new light on the diversity of British stem therians. *Palaeontology* **59**, 155-169. https://doi.org/10.1111/pala.12218

Cloutier, R. (1996). The primitive actinistian *Miguashaiai bureaui* Schultze (Sarcopterygii). In: Schultze, H.-P. & Cloutier, R. (Éditeurs), *Devonian Fishes and Plants of Miguasha, Quebec, Canada*. Munich, Allemagne, p. 227-247.

Colin, J.-P., El Albani, A., Fursich, F.T., Martin-Closas, C., Mazin, J.-M. & Billon-Bruyat, J.-P. (2004). Le gisement « Purbeckien » de vertébrés de Cherves-de-Cognac, Charente (SW France) : nouvelles données biostratigraphiques. *Comptes Rendus Palevol* **3**, 9-16. https://doi.org/10.1016/j.crpv.2003.09.013

Conrad, J.L. (2008). Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **2008**, 1-182. https://doi.org/10.1206/310.1

Costa, F.R. & Kellner, A.W.A. (2009). On two pterosaur humeri from the Tendaguru beds (Upper Jurassic, Tanzania). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **81**, 813-818. https://doi.org/10.1590/S0001-37652009000400017

Costa, F.R., Sayão, J.M. & Kellner, A.W.A. (2015). New pterosaur material from the Upper Jurassic of Tendaguru (Tanzania), Africa. *Historical Biology* **27**, 646-655. https://doi.org/10.1080/08912963.2014.901314

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. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1964.tb04508.x

Crompton, A.W. (1971). The origin of the tribosphenic molar. *Early mammals* **50**, 65-87.

Crompton, A.W. & Jenkins, F.A. (1968). Molar occlusion in Late Triassic mammals. *Biological Reviews* **43**, 427-458. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1968.tb00966.x

Cuenca-Bescós, G. & Canudo, J.I. (2003). A new gobiconodontid mammal from the Early Cretaceous of Spain and its palaeogeographic implications. *Acta Palaeontologica Polonica* **48**, 575-582.

Cullen, T.M., Fanti, F., Capobianco, C., Ryan, M.J. & Evans, D.C. (2016). A vertebrate microsite from a marine-terrestrial transition in the Foremost Formation (Campanian) of Alberta, Canada, and the use of faunal assemblage data as a paleoenvironmental indicator. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **444**, 101-114. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.12.015

Cuny, G., Buffetaut, É., Cappetta, H., Martin, M. & Mazin, J.-M. (1991). Nouveaux restes de vertébrés du Jurassique terminal du Boulonnais (Nord de la France). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen* **180**, 323-347.

Cuny, G., Ouaja, M., Srarfi, D., Schmitz, L., Buffetaut, É. & Benton, M.J. (2004). Fossil sharks drom the Early Cretaceous of Tunisia. *Revue de Paléobiologie, volume spécial* **9**, 127-142.

Czerkas, S.A. & Yuan, C. (2002). An arboreal maniraptoran from northeast China. In: *Feathered Dinosaurs and the Origin of Flight*. *The Dinosaur Museum Journal*. The Dinosaur Museum, Blanding, Utah États-Unis, p. 63-95.

d'Orbigny, A.D. (1841). *Paléontologie française, terrains crétacés. Tome I - Céphalopodes*. Masson, Paris, France.

Daget, J., Gayet, M., Meunier, F.J. & Sire, J.-Y. (2001). Major discoveries on the dermal skeleton of fossil and Recent polypteriforms: a review. *Fish and Fisheries* **2**, 113-124. https://doi.org/10.1046/j.1467-2960.2001.00046.x

Dalla Vecchia, F.M. (2013). Triassic pterosaurs. *Geological Society, London, Special Publications* **379**, 119-155. https://doi.org/10.1144/SP379.14

Dalla Vecchia, F.M. (2019). *Seazzadactylus venieri* gen. et sp. nov., a new pterosaur (Diapsida: Pterosauria) from the Upper Triassic (Norian) of northeastern Italy. *PeerJ* **7**, e7363. https://doi.org/10.7717/peerj.7363

Dalla Vecchia, F.M., Arduini, P. & Kellner, A.W.A. (2001). The first pterosaur from the Cenomanian (Late Cretaceous) Lagerstätten of Lebanon. *Cretaceous Research* **22**, 219-225. https://doi.org/10.1006/cres.2001.0251

Datta, P.M., Das, D.P. & Luo, Z.-X. (2004). A Late Triassic dromatheriid (Synapsida: Cynodontia) from India. *Annals of Carnegie Museum* **73**, 72-84.

Datta, P.M., Manna, P., Ghosh, S.C. & Das, D.P. (2000). The first Jurassic turtle from India. *Palaeontology* **43**, 99-109. https://doi.org/10.1111/1475-4983.00120

Davis, B.M. (2011). Evolution of the tribosphenic molar pattern in early mammals, with comments on the "dual-origin" hypothesis. *Journal of Mammalian Evolution* **18**, 227-244. https://doi.org/10.1007/s10914-011-9168-8

Davis, B.M. (2012). Micro-computed tomography reveals a diversity of Peramuran mammals from the Purbeck Group (Berriasian) of England. *Palaeontology* **55**, 789-817. https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2012.01161.x

Davis, B.M., Cifelli, R.L. & Rougier, G.W. (2018). A preliminary report of the fossil mammals from a new microvertebrate locality in the Upper Jurassic Morrison Formation, Grand County, Utah. *Geology of the Intermountain West* **5**, 1-8. https://doi.org/10.31711/giw.v5i0.17

Dayton, G.H. & Fitzgerald, L.A. (2006). Habitat suitability models for desert amphibians. *Biological Conservation* **132**, 40-49. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.03.012

de Broin, F. (1980). Les tortues de Gadoufaoua (Aptien du Niger) : aperçu sur la paléobiogéographie des Pelomedusidae. *Mémoires de la Société Géologique de France* **139**, 39-46.

de Broin, F., Grenot, C. & Vernet, R. (1971). Sur la découverte d'un nouveau gisement de vertébrés dans le Continental Intercalaire saharien: la Gara Samani (Algérie). *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série D* **272**, 1219-1221.

de Lapparent de Broin, F., Bardet, N., Amaghzaz, M. & Meslouh, S. (2014). A strange new chelonioid turtle from the Latest Cretaceous Phosphates of Morocco. *Comptes Rendus Palevol* **13**, 87-95. https://doi.org/10.1016/j.crpv.2013.07.008

Dean, C.D., Mannion, P.D. & Butler, R.J. (2016). Preservational bias controls the fossil record of pterosaurs. *Palaeontology* **59**, 225-247. https://doi.org/10.1111/pala.12225

Deconinck, J.-F., Baudin, F. & Tribovillard, N. (2000). The Purbeckian facies of the Boulonnais: a tsunami deposit hypothesis (Jurassic–Cretaceous boundary, northern France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series IIA - Earth and Planetary Science* **330**, 527-532. https://doi.org/10.1016/S1251-8050(00)00169-5

Deesri, U., Lauprasert, K., Suteethorn, V., Wongko, K. & Cavin, L. (2014). A New Species of the Ginglymodian Fish *Isanichthys* from the Late Jurassic Phu Kradung Formation, Northeastern Thailand. *Acta Palaeontologica Polonica* **59**, 313-331. https://doi.org/10.4202/app.2012.0013

Dercourt, J., Gaetani, M. & Vrielynck, B. (Éd.) (2000). *Atlas peri-tethys Palaeogeographical Maps*, CCGM. ed. Paris, France.

Dietrich, W.O. (1927). *Brancatherulum* ng, ein Proplacentalier aus dem obersten Jura des Tendaguru in Deutsch-Ostafrika. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie B* **10**, 423-426.

Dodson, P., Behrensmeyer, A.K., Bakker, R.T. & McIntosh, J.S. (1980). Taphonomy and Paleoecology of the Dinosaur Beds of the Jurassic Morrison Formation. *Paleobiology* **6**, 208-232. https://doi.org/10.1017/S009483730000676X

Dong, L., Matsumoto, R., Kusuhashi, N., Wang, Yuanqing, Wang, Yuan & Evans, S.E. (2020). A new choristodere (Reptilia: Choristodera) from an Aptian–Albian coal deposit in China. *Journal of Systematic Palaeontology* **18**, 1223-1242. https://doi.org/10.1080/14772019.2020.1749147

du Dresnay, R. (1956). Contribution à l'étude de la série détritique jurassico-crétacée dans le Haut Atlas oriental. *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc* **133**, 9-32.

du Dresnay, R. (1963). La stratigraphie du jbel Mechkakour (Hauts-plateaux du Maroc oriental). *Compte rendu sommaire des séances de la Société géologique de France* **7**, 238-240.

du Dresnay, R. (1969). Discussions stratigraphiques sur les conditions de gisements de bois fossiles mésozoïques du Maroc, étudiés par Mlles Y. ATTIMS, F. CREMIER et F. GAZEAU. *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc* **210**, 121-179.

du Dresnay, R. (1971). Extension et developpement des phenomenes recifaux jurassiques dans le domaine atlasique marocain, particulierement au Lias moyen. *Bulletin de la Société Géologique de France* **S7-XIII**, 46-56. https://doi.org/10.2113/gssgfbull.S7-XIII.1-2.46

du Dresnay, R. (1976). Carte géologique du Haut Atlas d'Anoual - Bou Anane (Haut Atlas oriental).

du Dresnay, R. (1979). Sédiments jurassiques du domaine des chaînes atlasiques du Maroc. In: *Association des Sédimentologistes français, Publication spéciale*. Présenté au *Symposium « Sédimentation du Jurassique occidental européen »*, Paris, France, p. 345-365.

Duffin, C. & Sigogneau-Russell, D. (1993). Fossil shark teeth from the Early Cretaceous of Anoual, Morocco. *Belgian Geological Survey Professional Paper* **264**, 175-190.

Eberth, D.A., Rogers, R.R. & Fiorillo, A.R. (2007). A practical approach to the study of bonebeds. In: Rogers, R.R., Eberth, D.A. & Fiorillo, A.R. (Éditeurs), *Bonebeds: genesis, analysis, and paleobiological significance*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, États-Unis, p. 265-331.

El Albani, A., Fürsich, F.T., Colin, J.-P., Meunier, A., Hochuli, P., Martín-Closas, C., Mazin, J.-M. & Billon-Bruyat, J.-P. (2004). Palaeoenvironmental reconstruction of the basal Cretaceous vertebrate bearing beds in the Northern part of the Aquitaine Basin (SW

France): sedimentological and geochemical evidence. *Facies* **50**, 195-215. https://doi.org/10.1007/s10347-004-0017-6

El-Zouki, A.Y. (1980). Stratigraphy and lithofacies of the continental clastics (Upper Jurassic and Lower Cretaceous) of Jabal Nafüsah, NW Libya. In: Salem, M.J. & Busrewil, M.T. (Éditeurs), . Présenté à *Second Symposium on the Geology of Lybia*, Academic Press, London, Tripoli, Lybia, p. 393-417.

Enay, R. (2020). The Jurassic/Cretaceous system boundary is an impasse. Why do not go back to Oppel's 1865 original an historic definition of the Tithonian? *Cretaceous Research* **106**, 1-20. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.104241

Enay, R., Le Nindre, Y.-M., Mangold, C., Manivit, J. & Vaslet, D. (1987). Le Jurassique d'Arabie Saoudite centrale: nouvelles données sur la lithostratigraphie, les paléoenvironnements, les faunes d'ammonites, les âges et les corrélations. *Geobios* **20**, 13-65. https://doi.org/10.1016/S0016-6995(87)80071-2

Ensom, P.C. (2007). The Purbeck Limestone Group of Dorset, southern England. *Geology Today* **23**, 178-185. https://doi.org/10.1111/j.1365-2451.2007.00630.x

Ensom, P.C. & Sigogneau-Russell, D. (1998). New dryolestoid mammals from the basal cretaceous Purbeck Limestone Group of southern England. *Palaeontology* **41**, 35-55.

Ensom, P.C. & Sigogneau-Russell, D. (2000). New symmetrodonts (Mammalia, Theria) from the Purbeck Limestone Group, Lower Cretaceous, southern England. *Cretaceous Research* **21**, 767-779. https://doi.org/10.1006/cres.2000.0227

Estes, R. (1981). Gymnophiona, Caudata. In: Wellnhofer, P. (Éditeur), *Encyclopedia of paleoherpetology - Part 2*. Gustav Fischer, Stuttgart, Allemagne, p. 1-115.

Estes, R. & Berberian, P. (1970). Paleoecology of a late Cretaceous vertebrate community from Montana. *Breviora* **343**, 1-35.

Estes, R. & Hoffstetter, R. (1976). Les urodèles du Miocène de La Grive-Saint-Alban (Isère, France). *Bulletins du Muséum National d'Histoire Naturelle 3e série - Sciences de la Terre* **198**, 297-343.

Estes, R. & Sanchíz, B. (1982). Early Cretaceous Lower Vertebrates from Galve (Teruel), Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology* **2**, 21-39. https://doi.org/10.1080/02724634.1982.10011915

Evans, S.E. (1990). The skull of *Cteniogenys*, a choristodere (Reptilia: Archosauromorpha) from the Middle Jurassic of Oxfordshire. *Zoological Journal of the Linnean Society* **99**, 205-237. https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1990.tb00561.x

Evans, S.E. (1991). The postcranial skeleton of thechoristodere *Cteniogenys* (Reptilia: Diapsida) from the Middle Jurassic of England. *Geobios* **24**, 187-199. https://doi.org/10.1016/S0016-6995(91)80006-L

Evans, S.E. (1992). Small reptiles and amphibians from the Forest Marble (Middle Jurassic) of Dorset. *Proceedings of the Dorset Natural History & Archaeological Society* **113**, 201-202.

Evans, S.E. (1994). A new anguimorph lizard from the Jurassic and Lower Cretaceous of England. *Palaeontology* **37**, 33-49.

Evans, S.E. (1996). *Parviraptor* (Squamata: Anguimorpha) and other lizards from the Morrison Formation at Fruita, Colorado. In: Morales, M. (Éditeur), *The Continental Jurassic - Museum of Northern Arizona Bulletin*. Museum of Northern Arizona, p. 243-248.

Evans, S.E. (1998). Crown group lizards from the Middle Jurassic of the British Isles. *Palaeontographica Abteilung A* **250**, 123-154.

Evans, S.E. (2003). At the feet of the dinosaurs: the early history and radiation of lizards. *Biological Reviews* **78**, 513-551. https://doi.org/10.1017/S1464793103006134

Evans, S.E., Barrett, P.M., Hilton, J., Butler, R.J., Jones, M., Liang, M.M., Parish, J.C., Rayfield, E.J., Sigogneau-Russell, D. & Underwood, C.J. (2006). The Middle Jurassic vertebrate assemblage of Skye, Scotland. In: Barrett, P.J. & Evans, S.E. (Éditeurs), *Ninth International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, Abstracts and Proceedings*. The Natural History Museum, London, p. 36-39.

Evans, S.E. & Chure, D.C. (1998). Paramacellodid lizard skulls from the Jurassic Morrison Formation at Dinosaur National Monument, Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology* **18**, 99-114. https://doi.org/10.1080/02724634.1998.10011037

Evans, S.E. & Hecht, M.K. (1993). A History of an Extinct Reptilian Clade, the Choristodera: Longevity, Lazarus-Taxa, and the Fossil Record. In: *Evolutionar Biology*. Springer Science, p. 323-338.

Evans, S.E. & Jones, M.E.H. (2010). The Origin, Early History and Diversification of Lepidosauromorph Reptiles. In: *New Aspects of Mesozoic Biodiversity*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, p. 27-44. https://doi.org/10.1007/978-3-642-10311-7_2

Evans, S.E., Jones, M.E.H. & Matsumoto, R. (2012). A new lizard skull from the Purbeck Limestone Group (Lower Cretaceous) of England. *Bulletin de la Societe Geologique de France* **183**, 517-524. https://doi.org/10.2113/gssgfbull.183.6.517

Evans, S.E. & Milner, A.R. (1993). Frogs and salamanders from the Upper Jurassic Morrison Formation (Quarry Nine, Como Bluff) of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology* **13**, 24-30. https://doi.org/10.1080/02724634.1993.10011485

Evans, S.E. & Milner, A.R. (1994). Middle Jurassic microvertebrate assemblages from the British Isles. In: Fraser, N.C. & Sues, H.-D. (Éditeurs), *In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods*. Cambridge University Press, Cambridge, New York, États-Unis, p. 303-321.

Evans, S.E., Milner, A.R. & Mussett, F. (1988). The earliest known Salamanders (Amphibia, Caudata):A record from the Middle Jurassic of England. *Geobios* **21**, 539-552. https://doi.org/10.1016/S0016-6995(88)80069-X

Evans, S.E., Milner, A.R.C. & Werner, C. (1996). New salamander and caecilian material from the late Cretaceous of the Sudan. *Palaeontology* **39**, 77-95.

Evans, S.E., Prasad, Guntupalli V. R., G.V.R. & Manhas, B.K. (2001). Rhynchocephalians (Diapsida: Lepidosauria) from the Jurassic Kota Formation of India. *Zoological Journal of the Linnean Society* **133**, 309-334.

Evans, S.E. & Searle, B. (2002). Lepidosaurian reptiles from the Purbeck Limestone Group of Dorset, southern England.

Evans, S.E. & Sigogneau-Russell, D. (1997). New sphenodontians (Diapsida: Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Early Cretaceous of North Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* **17**, 45-51. https://doi.org/10.1080/02724634.1997.10010952

Evans, S.E. & Sigogneau-Russell, D. (2001). A stem-group caecilian (Lissamphibia: Gymnophiona) from the Lower Cretaceous of North Africa. *Palaeontology* **44**, 259-273. https://doi.org/10.1111/1475-4983.00179

Evans, S.E. & Waldman, M. (1996). Small reptiles and amphibians from the Middle Jurassic of Skye, Scotland. In: Morales, M. (Éditeur), *The Continental Jurassic - Museum of Northern Arizona Bulletin*. Museum of Northern Arizona, p. 219-226.

Evans, S.E. & Wang, Y. (2005). The Early Cretaceous lizard *Dalinghosaurus* from China. *Acta Paleontologica Polonica* **50** (4), 725-742.

Evans, S.E., Wang, Y. & Jones, M.E.H. (2007). An aggregation of lizard skeletons from the Lower Cretaceous of China. *Senckenbergiana lethaea* **87**, 109-118. https://doi.org/10.1007/BF03043910

Ezcurra, M.D. & Agnolín, F.L. (2012). A New Global Palaeobiogeographical Model for the Late Mesozoic and Early Tertiary. *Systematic Biology* **61**, 553-566. https://doi.org/10.1093/sysbio/syr115

Fanti, F., Cau, A., Panzarin, L. & Cantelli, L. (2016). Evidence of iguanodontian dinosaurs from the Lower Cretaceous of Tunisia. *Cretaceous Research* **60**, 267-274. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2015.12.008

Fanti, F., Larocca Conte, G., Angelicola, L. & Cau, A. (2016). Why so many dipnoans? A multidisciplinary approach on the Lower Cretaceous lungfish record from Tunisia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **449**, 255-265. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.02.024

Fara, E., Ouaja, M., Buffetaut, E. & Srarfi, D. (2002). First occurrences of thalattosuchian crocodiles in the Middle and Upper Jurassic of Tunisia. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Monatshefte* 465-476. https://doi.org/10.1127/njgpm/2002/2002/465

Fedorov, P.V. & Nessov, L.A. (1992). A lizard from the boundary of the Middle and Late Jurassic of north-east Fergana. *Vestnik Sankt− Petersburgiskogo Universiteta* 9-14.

Fischer, J., Voigt, Sebastian, Schneider, J.W., Buchwitz, M. & Voigt, Silke (2011). A selachian freshwater fauna from the Triassic of Kyrgyzstan and its implication for Mesozoic shark nurseries. *Journal of Vertebrate Paleontology* **31**, 937-953. https://doi.org/10.1080/02724634.2011.601729

Fischer, R. (1991). Die Oberjura-Schichtenfolge des Langenbergs bei Oker. *Arbeitskreis Paläontologie Hannover* **19**, 21-36.

Flynn, J.J., Fox, S.R., Parrish, J.M., Ranivoharimanana, L. & Wyss, A.R. (2006). Assessing diversity and paleoecology of a Middle Jurassic microvertebrate assemblage from Madagascar. In: Harris, J.D., Lucas, S.G., Spielmann, J.A., Lockley, M.G., Milner, A.R.C. & Kirkland, J.I. (Éditeurs), *The Triassic-Jurassic Terrestrial Transition*. *New Mexico Museum of Natural History Bulletin* **37**. New Mexico Museum of Natural History, Albuquerque, Nouveau-Mexique, États-Unis, p. 476-489.

Flynn, J.J., Parrish, J.M., Rakotosamimanana, B., Simpson, W.F. & Wyss, A.R. (1999). A Middle Jurassic mammal from Madagascar. *Nature* **401**, 57-60. https://doi.org/10.1038/43420

Forasiepi, A.M., Coria, R.A., Hurum, J. & Currie, P.J. (2012). First Dryolestoid (Mammalia, Dryolestoidea, Meridiolestida) from the Coniacian of Patagonia and New Evidence on their Early Radiation in South America. *Ameghiniana* **49**, 497. https://doi.org/10.5710/AMGH.8.8.2012.581

Ford, D. & Golonka, J. (2003). Phanerozoic paleogeography, paleoenvironment and lithofacies maps of the circum-Atlantic margins. *Marine and Petroleum Geology*. *Paleogeographic reconstruction and hydrocarbon basins: Atlantic, Caribbean, South America, Middle*

East, Russian Far East, Arctic. **20**, 249-285. https://doi.org/10.1016/S0264-8172(03)00041-2

Forstner, M.R.J., Davis, S.K. & Arévalo, E. (1995). Support for the Hypothesis of Anguimorph Ancestry for the Suborder Serpentes from Phylogenetic Analysis of Mitochondrial DNA Sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **4**, 93-102. https://doi.org/10.1006/mpev.1995.1010

Foster, J.R. (2003). *Paleoecological Analysis of the Vertebrate Fauna of the Morrison Formation (Upper Jurassic), Rocky Mountain Region, U.S.A.*, *Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History & Science*. New Mexico Museum of Natural History and Science, Albuquerque, Nouveau-Mexique, États-Unis, 95 p.

Foster, J.R. & Heckert, A.B. (2011). Ichthyoliths and other microvertebrate remains from the Morrison Formation (Upper Jurassic) of northeastern Wyoming: A screen-washed sample indicates a significant aquatic component to the fauna. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **305**, 264-279. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.03.007

Fox, R.C. & Naylor, B.G. (1982). A reconsideration of the relationships of the fossil amphibian *Albanerpeton*. *Canadian Journal of Earth Sciences* **19**, 118-128. https://doi.org/10.1139/e82-009

Fraser, N.C. (1988). The osteology and relationships of *Clevosaurus* (Reptilia: Sphenodontida). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences* **321**, 125-178. https://doi.org/10.1098/rstb.1988.0092

Frederickson, J.A., Lipka, T.R. & Cifelli, R.L. (2018). Faunal composition and paleoenvironment of the Arundel Clay (Potomac Formation; Early Cretaceous), Maryland, USA. *Palaeontologia Electronica* **21**, 1-24. https://doi.org/10.26879/847

Freeman, E.F. (1976). Mammal teeth from the Forest Marble (Middle Jurassic) of Oxfordshire, England. *Science* **194**, 1053-1055. https://doi.org/10.1126/science.194.4269.1053

Freeman, E.F. (1979). A Middle Jurassic mammal bed from Oxfordshire. *Palaeontology* **22**, 135-166.

Friedman, M., Coates, M.I. & Anderson, P. (2007). First discovery of a primitive coelacanth fin fills a major gap in the evolution of lobed fins and limbs. *Evolution & Development* **9**, 329-337. https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2007.00169.x

Friedman, M., Dornburg, A. & Near, T.J. (2014). Morphological clocks close the gap between ages of teleost fishes estimated from molecular clocks and the fossil record. In: *Journal of*

vertebrate Paleontology, Program and Abstracts. Présenté à *74th Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology*, Berlin, Allemagne, p. 133.

Fröbisch, N.B. & Fröbisch, J. (2006). A new basal pterosaur genus from the Upper Triassic of the northern calcareous Alps of Switzerland. *Palaeontology* **49**, 1081-1090. https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2006.00581.x

Fuente, M. de la & de Lapparent de Broin, F. (1997). An *Araripemys*-like decorated Pleurodire turtle in the paleocene of northwestern Argentine. *Geobios* **30**, 235-242. https://doi.org/10.1016/S0016-6995(97)80231-8

Gaetano, L.C. & Rougier, G.W. (2010). New specimens and relationships of the South American Jurassic triconodont *Argentoconodon fariasorum*. *Journal of Vertebrate Paleontology* **28**, 829-843.

Gaetano, L.C. & Rougier, G.W. (2011). New material of *Argentoconodon fariasorum* (Mammaliaformes, Triconodontidae) from the Jurassic of Argentina and its bearing on triconodont phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology* **31**, 829-843.

Gaffney, E.S., Hutchison, J.H., Jenkins, F.A. & Meeker, L.J. (1987). Modern turtle origins: the oldest known cryptodire. *Science* **237**, 289-291. https://doi.org/10.1126/science.237.4812.289

Gaffney, E.S., Tong, H. & Meylan, P.A. (2002). *Galianemys*, a new side-necked turtle (Pelomelusoides, Bothremydidae) from the Late Cretaceous of Morocco. *American Museum Novitates* **2002**, 1-20. https://doi.org/10.1206/0003-0082(2002)379<0001:GANSNT>2.0.CO;2

Gaffney, E.S., Tong, H. & Meylan, P.A. (2006). Evolution of the side-necked turtles: the families Bothremydidae, Euraxemydidae, and Araripemydidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **2006**, 1-698. https://doi.org/10.1206/0003-0090(2006)300[1:EOTSTT]2.0.CO;2

Gardner, J.D. (1999a). Redescription of the geologically youngest albanerpetontid (?Lissamphibia): *Albanerpeton inexpectatum* Estes and Hoffstetter, 1976, from the Miocene of France. *Annales de Paléontologie* **85**, 57-84. https://doi.org/10.1016/S0753-3969(99)80008-1

Gardner, J.D. (1999b). The amphibian *Albanerpeton arthridion* and the Aptian–Albian biogeography of albanerpetontids. *Palaeontology* **42**, 529-544. https://doi.org/10.1111/1475-4983.00083

Gardner, J.D. (2000). Revised taxonomy of albanerpetontid amphibians. *Acta Palaeontologica Polonica* **45**, 55-70.

Gardner, J.D. (2002). Monophyly and intra-generic relationships of *Albanerpeton* (Lissamphibia; Albanerpetontidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* **22**, 12-22. https://doi.org/10.1671/0272-4634(2002)022[0012:MAIGRO]2.0.CO;2

Gardner, J.D. & Böhme, M. (2008). Review of the Albanerpetontidae (Lissamphibia), with comments on the paleoecological preferences of European Tertiary albanerpetontids. In: Sankey, J.T. & Baszio, S. (Éditeurs), *Vertebrate microfossil assemblages: their role in paleoecology and paleobiogeography*. Indianapolis, Indiana, États-Unis, p. 178-218.

Gardner, J.D., Evans, S.E. & Sigogneau, D. (2003). New albanerpetontid amphibians from the Early Cretaceous of Morocco and Middle Jurassic of England. *Acta Palaeontologica Polonica* **48** (2), 301-319.

Gasparini, Z., Vignaud, P. & Chong, G. (2000). The Jurassic Thalattosuchia (Crocodyliformes) of Chile; a paleobiogeographic approach. *Bulletin de la Société Géologique de France* **171**, 657-664. https://doi.org/10.2113/171.6.657

Gauthier, J.A., Kearney, M., Maisano, J.A., Rieppel, O. & Behlke, A.D.B. (2012). Assembling the squamate tree of life: Perspectives from the phenotype and the fossil record. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* **53**, 3-308. https://doi.org/10.3374/014.053.0101

Gayet, M. & Brito, P. (1989). Ichtyofaune nouvelle du Crétacé supérieur du Groupe Bauru(états de Sâo Paulo et Minas Gerais, Brésil). *Geobios* **22**, 841-847. https://doi.org/10.1016/S0016-6995(89)80075-0

Gayet, M., Marshall, L.G., Sempere, T., Meunier, F.J., Cappetta, H. & Rage, J.-C. (2001). Middle Maastrichtian vertebrates (fishes, amphibians, dinosaurs and other reptiles, mammals) from Pajcha Pata (Bolivia). Biostratigraphic, palaeoecologic and palaeobiogeographic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **169**, 39-68. https://doi.org/10.1016/S0031-0182(01)00214-0

Gayet, M. & Meunier, F.J. (1983). Ecailles actuelles et fossiles d'Ostéoglossiformes (Pisces, Teleostei). *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2* **297**, 867-870.

Gayet, M. & Meunier, F.J. (1996). Nouveaux Polypteriformes du gisement coniacien-sénonien d'In Becetem (Niger). *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2* **322**, 701-707.

Gayet, M. & Meunier, F.J. (1998). Maastrichtian to Early Late Paleocene Freshwater Osteichthyes of Bolivia: Additions and Comments. In: Malabarba, L.R., Reis, R.E., Vari, R.P., Lucena, Z.M. & Lucena, C.A.S. (Éditeurs), *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes. Part 1 - Fossils and Geological Evidence*. Porto Alegre, p. 85-110.

Gayet, M. & Meunier, F.J. (2003). Palaeontology and palaeobiogeography of catfishes. *Catfishes* **2**, 491-522.

Gayet, M., Meunier, F.J. & Levrat-Calviac, V. (1988). Mise en évidence des plus anciens Polypteridae dans le gisement Sénonien, d'In Becetem (Niger). *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2* **307**, 205-210.

Gayet, M., Meunier, F.J. & Werner, C. (1997). Strange Polypteriformes from the Upper Cretaceous of In Becetem (Niger) and Wadi Milk Formation (Sudan). *Geobios* **30**, 249-255. https://doi.org/10.1016/S0016-6995(97)80030-7

Gayet, M., Meunier, F.J. & Werner, C. (2002). Diversification in Polypteriformes and Special Comparison With the Lepisosteiformes. *Palaeontology* **45**, 361-376. https://doi.org/10.1111/1475-4983.00241

Gayet, M. & Otero, O. (1999). Analyse de la paléodiversification des Siluriformes (Osteichthyes, Teleostei, Ostariophysi). *Geobios* **32**, 235-246. https://doi.org/10.1016/S0016-6995(99)80037-0

Gayet, M. & Van Neer, W. (1990). Caractères diagnostiques des épines de quelques silures africains. *Journal of African Zoology* **104**, 241-252.

Gelfo, J.N., Goin, F.J., Bauzá, N. & Reguero, M. (2019). The fossil record of Antarctic land mammals: commented review and hypotheses for future research. *Advances in Polar Science* **30**, 274-292. https://doi.org/10.13679/j.advps.2019.0021

Gelfo, J.N. & Pascual, R. (2001). *Peligrotherium tropicalis* (Mammalia, Dryolestida) from the early Paleocene of Patagonia, a survival from a Mesozoic Gondwanan radiation 12.

Gerke, O. & Wings, O. (2016). Multivariate and cladistic analyses of isolated teeth reveal sympatry of theropod dinosaurs in the Late Jurassic of northern Germany. *PLOS ONE* **11**, 1-52. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158334

Gheerbrant, E. & Rage, J.-C. (2006). Paleobiogeography of Africa: How distinct from Gondwana and Laurasia? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **241**, 224-246. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.03.016

Gibson, S.Z. (2013). A new hump-backed ginglymodian fish (Neopterygii, Semionotiformes) from the Upper Triassic Chinle Formation of southeastern Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology* **33**, 1037-1050. https://doi.org/10.1080/02724634.2013.758125

Gmira, S. (1995). *Étude des chéloniens fossiles du Maroc*, CNRS. ed, *Cahiers de Paléontologie.* Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, France.

Godefroit, P. & Battail, B. (1997). Late Triassic cynodonts from Saint-Nicolas-de-Port (north-eastern France). *Geodiversitas* **19**, 567-631.

Goloboff, P.A. (1993). Estimating character weights during tree search. *Cladistics* **9**, 83-91. https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1993.tb00209.x

Goloboff, P.A. (2014). Extended implied weighting. *Cladistics* **30**, 260-272. https://doi.org/10.1111/cla.12047

Goloboff, P.A., Carpenter, J.M., Arias, J.S. & Esquivel, D.R.M. (2008). Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. *Cladistics* **24**, 758-773. https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2008.00209.x

Goloboff, P.A. & Catalano, S.A. (2016). TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics* **32**, 221-238. https://doi.org/10.1111/cla.12160

Goloboff, P.A., Torres, A. & Arias, J.S. (2018). Weighted parsimony outperforms other methods of phylogenetic inference under models appropriate for morphology. *Cladistics* **34**, 407-437. https://doi.org/10.1111/cla.12205

Gomani, E.M. (1997). A crocodyliform from the Early Cretaceous Dinosaur Beds, northern Malawi. *Journal of Vertebrate Paleontology* **17**, 280-294. https://doi.org/10.1080/02724634.1997.10010975

Gônet, J., Rozada, L., Bourgeais, R. & Allain, R. (2019). Taphonomic study of a pleurosternid turtle shell from the Early Cretaceous of Angeac-Charente, southwest France. *Lethaia* **52**, 232-243. https://doi.org/10.1111/let.12309

Goodwin, M.B., Clemens, W.A., Hutchison, J.H., Wood, C.B., Zavada, M.S., Kemp, A., Duffin, C.J. & Schaff, C.R. (1999). Mesozoic continental vertebrates with associated palynostratigraphic dates from the northwestern Ethiopian plateau. *Journal of Vertebrate Paleontology* **19**, 728-741. https://doi.org/10.1080/02724634.1999.10011185

Govindan, A. (1975). Jurassic freshwater Ostracoda from the Kota limestone of India. *Palaeontology* **19**, 207-2016.

Gow, C.E. (1980). The dentitions of the Tritheledontidae (Therapsida: Cynodontia). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences* **208**, 461-481. https://doi.org/10.1098/rspb.1980.0063

Granier, B. (2019a). JK2018: International Meeting around the Jurassic/Cretaceous Boundary – Chairperson's Report. *Volumina Jurassica* **17**, 1-6.

Granier, B. (2019b). Dual biozonation scheme (benthic foraminifera and "calcareous" green algae) over the Jurassic–Cretaceous transition. Another plea to revert the system boundary to its historical Orbigny's and Oppel's definition. *Cretaceous Research* **93**, 245-274. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2018.08.024

Grayson, D.K. (1978). Minimum numbers and sample size in vertebrate faunal analysis. *American Antiquity* **43**, 53-65. https://doi.org/10.2307/279631

Haddoumi, H., Allain, R., Meslouh, S., Metais, G., Monbaron, M., Pons, D., Rage, J.-C., Vullo, R., Zouhri, S. & Gheerbrant, E. (2016). Guelb el Ahmar (Bathonian, Anoual Syncline, eastern Morocco): First continental flora and fauna including mammals from the Middle Jurassic of Africa. *Gondwana Research* **29**, 290-319. https://doi.org/10.1016/j.gr.2014.12.004

Haddoumi, H., Alméras, Y., Bodergat, A.-M., Charrière, A., Mangold, C. & Khadija, B. (1998). Âges et environnements des Couches rouges d'Anoual (Jurassique moyen et Crétacé inférieur, Haut Atlas oriental, Maroc). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série II - Sciences de la Terre et des Planètes* **327**, 127-133.

Haddoumi, H., Charriere, A., Andreu, B. & Mojon, P.-O. (2008). Les dépôts continentaux du Jurassique moyen au Crétacé inférieur dans le Haut Atlas oriental (Maroc) : paléoenvironnements successifs et signification paléogéographique. *Carnets de géologie (Notebooks on geology)*. https://doi.org/10.4267/2042/18122

Hahn, G. & Hahn, R. (2003). New multituberculate teeth from the Early Cretaceous of Morocco. *Acta Palaeontologica Polonica* 8.

Hahn, G., Lepage, J.-C. & Wouters, G. (1984). Cynodontier-Zahne aus der Ober-Trias von Medernach, Grossherzogtum Luxemburg. *Bulletin de la Société belge de Géologie* **93**, 357-373.

Hahn, G., Wild, R. & Wouters, G. (1987). Cynodontier-Zahne aus der Ober-Trias von Gaume (S-Belgien). *Mémoire pour servir à explication des cartes géologiques et minières de la Belgique* **24**, 1-33.

Hallam, A. (1986). The Pliensbachian and Tithonian extinction events. *Nature* **319**, 765-768. https://doi.org/10.1038/319765a0

Hallam, A. (1998). Mass extinctions in Phanerozoic time. *Geological Society, London, Special Publications* **140**, 259-274. https://doi.org/10.1144/GSL.SP.1998.140.01.18

Hallam, A. & Wignall, P.B. (1997). *Mass Extinctions and Their Aftermath*. Oxford University Press, UK.

Hammer, O. (2002). Palaeontological community and diversity analysis – brief notes. *Paläontologisches Institut und Mseum, Zürich* 1-35.

Hammer, O. (2020). *PAST: PAleontological STatistics - Reference manual*.

Hammer, O., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologica Electronica* **4**, 1-9.

Han, G., Chiappe, L.M., Ji, S.-A., Habib, M., Turner, A.H., Chinsamy, A., Liu, X. & Han, L. (2014). A new raptorial dinosaur with exceptionally long feathering provides insights into dromaeosaurid flight performance. *Nature Communications* **5**, 4382. https://doi.org/10.1038/ncomms5382

Harper, D.A.T. (Éd.) (1999). *Numerical palaeobiology: computer-based modelling and analysis of fossils and their distributions*. John Wiley & Sons.

Harper, T., Parras, A. & Rougier, G.W. (2019). *Reigitherium* (Meridiolestida, Mesungulatoidea) an enigmatic Late Cretaceous mammal from Patagonia, Argentina: Morphology, affinities, and dental evolution. *Journal of Mammalian Evolution* **26**, 447-478. https://doi.org/10.1007/s10914-018-9437-x

Heckert, A.B., Ivanov, A. & Lucas, S.G. (2007). Dental morphology of the hybodontoid shark *Lonchidion humblei* Murry from the Upper Triassic Chinle Group, USA. In: Lucas, S.G. & Spielmann, J.A. (Éditeurs), *The Global Triassic*. *New Mexico Museum of Natural History & Science Bulletin*. New Mexico Museum of Natural History & Science, Albuquerque, Nouveau-Mexique, États-Unis, p. 45-48.

Heimhofer, U., Hochuli, P.A., Burla, S., Dinis, J.M.L. & Weissert, H. (2005). Timing of Early Cretaceous angiosperm diversification and possible links to major paleoenvironmental change. *Geology* **33**, 141-144. https://doi.org/10.1130/G21053.1

Heinrich, W.-D. (1991). Über *Brancatherulum tendagurense* Dietrich, 1927 (Mammalia: Eupantotheria) aus dem Oberjura von Tendaguru, Tansania. Eine vorläufige Mitteilung. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin* **67**, 97-104. https://doi.org/10.1002/mmnz.19910670114

Heinrich, W.-D. (1998). Late Jurassic mammals from Tendaguru, Tanzania, East Africa. *Journal of Mammalian Evolution* **5**, 269-290. https://doi.org/10.1023/A:1020548010203

Heinrich, W.-D. (1999). First haramiyid (Mammalia, Allotheria) from the Mesozoic of Gondwana. *Fossil Record* **2**, 159-170. https://doi.org/10.1002/mmng.1999.4860020112

Heinrich, W.-D. (2001). New records of *Staffia aenigmatica* (Mammalia, Allotheria, Haramiyida) from the Upper Jurassic of Tendaguru in southeastern Tanzania, East Africa. *Fossil Record* **4**, 239-255. https://doi.org/10.1002/mmng.20010040114

Heinrich, W.-D. (2004). *Allostaffia*, a new genus name for *Staffia* Heinrich, 1999 (Allotheria, Haramiyida) preoccupied by *Staffia* Schubert, 1911 (Protista, Foraminifera). *Fossil Record* **7**, 153-153. https://doi.org/10.1002/mmng.20040070108

Henderson, D.M. (2018). A buoyancy, balance and stability challenge to the hypothesis of a semi-aquatic *Spinosaurus* Stromer, 1915 (Dinosauria: Theropoda). *PeerJ* **6**, 1-29. https://doi.org/10.7717/peerj.5409

Hendrickx, C. & Mateus, O. (2014). Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from the Late Jurassic of Portugal and dentition-based phylogeny as a contribution for the identification of isolated theropod teeth. *Zootaxa* **3759**, 1-74. https://doi.org/10.11646/zootaxa.3759.1.1

Hendrickx, C., Mateus, O. & Araújo, R. (2015a). The dentition of Megalosauridae (Theropoda: Dinosauria). *Acta Palaeontologica Polonica* **60**, 627-642. https://doi.org/10.4202/app.00056.2013

Hendrickx, C., Mateus, O. & Araújo, R. (2015b). A proposed terminology of theropod teeth (Dinosauria, Saurischia). *Journal of Vertebrate Paleontology* **35**, 1-18. https://doi.org/10.1080/02724634.2015.982797

Hendrickx, C., Tschopp, E. & Ezcurra, M.D. (2020). Taxonomic identification of isolated theropod teeth: The case of the shed tooth crown associated with *Aerosteon* (Theropoda: Megaraptora) and the dentition of Abelisauridae. *Cretaceous Research* **108**, 104312. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.104312

Hilton, E. J. & Lavoué, S. (2018). A review of the systematic biology of fossil and living bony-tongue fishes, Oteoglossomorpha (Actinopterygii: Teleostei). *Neotropical Ichthylogy* **16** (3), 1-35.

Hochuli, P.A., Heimhofer, U. & Weissert, H. (2006). Timing of early angiosperm radiation: recalibrating the classical succession. *Journal of the Geological Society* **163**, 587-594. https://doi.org/10.1144/0016-764905-135

Hoffman, A. (1985). Patterns of family extinction depend on definition and geological timescale. *Nature* **315**, 659-662. https://doi.org/10.1038/315659a0

Hoffstetter, R. (1967). Coup d'œil sur les sauriens (= Lacertiliens) des couches de Purbeck (Jurassique Supérieur d'Angleterre). In: *Colloques internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique*. Présenté à *Problèmes actuels de Paléontologie : Évolution des Vertébrés*, Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, p. 349-371.

Hopkins, G.R. & Brodie, E.D. (2015). Occurrence of amphibians in saline habitats: A review and Evolutionary Perspective. *Herpetological Monographs* **29**, 1-27. https://doi.org/10.1655/HERPMONOGRAPHS-D-14-00006

Hopson, J.A. (1994). Synapsid Evolution and the Radiation of Non-Eutherian Mammals. In: Spencer, R.S. (Éditeur), *Major Feattures of Vertebrate Evolution*. *Short Courses in Paleontology*. Cambridge University Press, p. 190-219.

Hopson, P., Wilkinson, I. & Woods, M. (2008). *A stratigraphical framework for the Lower Cretaceous of England*, British Geological Survey editions, *Research Report*. Keyworth, Royaume-Uni.

Hu, Y., Meng, J., Wang, Y. & Li, C. (2005). Large Mesozoic mammals fed on young dinosaurs. *Nature* **433**, 149-152. https://doi.org/10.1038/nature03102

Humphries, S., Bonser, R.H.C., Witton, M.P. & Martill, D.M. (2007). Did pterosaurs feed by skimming? Physical modelling and anatomical evaluation of an unusual feeding method. *PLOS Biology* **5**, e204. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0050204

Hussakof, L. (1917). Fossil fishes collected by the American Museum Congo expedition. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **37**, 761-767.

Huttenlocker, A.K., Grossnickle, D.M., Kirkland, J.I., Schultz, J.A. & Luo, Z.-X. (2018). Late-surviving stem mammal links the lowermost Cretaceous of North America and Gondwana. *Nature* **558**, 108-112. https://doi.org/10.1038/s41586-018-0126-y

Hynes, A. (1990). Two-stage rifting of Pangea by two different mechanisms. *Geology* **18**, 323-326. https://doi.org/10.1130/0091-7613(1990)018<0323:TSROPB>2.3.CO;2

Ibrahim, N., Maganuco, S., Dal Sasso, C., Fabbri, M., Auditore, M., Bindellini, G., Martill, D.M., Zouhri, S., Mattarelli, D.A., Unwin, D.M., Wiemann, J., Bonadonna, D., Amane, A., Jakubczak, J., Joger, U., Lauder, G.V. & Pierce, S.E. (2020). Tail-propelled aquatic locomotion in a theropod dinosaur. *Nature* **581**, 67-70. https://doi.org/10.1038/s41586-020-2190-3

Ibrahim, N., Sereno, P.C., Sasso, C.D., Maganuco, S., Fabbri, M., Martill, D.M., Zouhri, S., Myhrvold, N. & Iurino, D.A. (2014). Semiaquatic adaptations in a giant predatory dinosaur. *Science* **345**, 1613-1616. https://doi.org/10.1126/science.1258750

Ibrahim, N., Unwin, D.M., Martill, D.M., Baidder, L. & Zouhri, S. (2010). A new pterosaur (Pterodactyloidea: Azhdarchidae) from the Upper Cretaceous of Morocco. *PLOS ONE* **5**, 1-11. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010875

Jacobs, M.L., Martill, D.M., Unwin, D.M., Ibrahim, N., Zouhri, S. & Longrich, N.R. (2020). New toothed pterosaurs (Pterosauria: Ornithocheiridae) from the Middle Cretaceous Kem Kem beds of Morocco and implications for pterosaur palaeobiogeography and diversity. *Cretaceous Research* **110**, 1-16. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104413

Jain, S.L. (1973). New specimens of Lower Jurassic holostean fishes from India. *Palaeontology* **16**, 149-177.

Jain, S.L. (1974). *Indocoelacanthus robustus* n.gen., n.sp. (Coelacanthidae, Lower Jurassic), the First Fossil Coelacanth from India. *Journal of Paleontology* **48**, 49-62.

Jamniczky, H.A., Brinkman, D.B. & Russell, A.P. (2003). Vertebrate microsite sampling: How much is enough? *Journal of Vertebrate Paleontology* **23**, 725-734. https://doi.org/10.1671/1

Jamniczky, H.A., Brinkman, D.B. & Russell, A.P. (2008). How much is enough? A repeatable, efficient, and controlled sampling protocol for assessing taxonimic diversity and abundance in vertebrate microfossil assemblages. In: Sankey, J.T. & Baszio, S. (Éditeurs), *Vertebrate Microfossil Assemblages: Their Role in Paleoecology and Paleobiogeography*. Bloomington, Indiana, États-Unis, p. 9-16.

Jasinski, S.E., Sullivan, R.M. & Dodson, P. (2020). New dromaeosaurid dinosaur (Theropoda, Dromaeosauridae) from New Mexico and biodiversity of dromaeosaurids at the end of the Cretaceous. *Scientific Reports* **10**, 5105. https://doi.org/10.1038/s41598-020-61480-7

Jenkins, F.A. & Shubin, N.H. (1998). *Prosalirus bitis* and the anuran caudopelvic mechanism. *Journal of Vertebrate Paleontology* **18**, 495-510. https://doi.org/10.1080/02724634.1998.10011077

Jenkins, F.A., Shubin, N.H., Gatesy, S.M. & Padian, K. (2001). A diminutive pterosaur (Pterosauria: Eudimorphodontidae) from the Greenlandic Traissic. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* **156**, 151-170.

Jenkins, P.A. & Walsh, D.M. (1993). An Early Jurassic caecilian with limbs. *Nature* **365**, 246-250. https://doi.org/10.1038/365246a0

Jessen, H. (1973). Weitere Fischreste aus dem Oberen Plattenkalk der Bergisch-Gladbach-Paffrather Mulde (Oberdevon, Rheinisches Schiefergebirge). *Palaeontographica Abteilung A* **143**, 159-187.

Ji, Q., Luo, Z.-X., Yuan, C.-X. & Tabrum, A.R. (2006). A swimming mammaliaform from the Middle Jurassic and ecomorphological diversification of early mammals. *Science* **311**, 1123-1127. https://doi.org/10.1126/science.1123026

Ji, Q., Luo, Z.-X., Yuan, C.-X., Wible, J.R., Zhang, J.-P. & Georgi, J.A. (2002). The earliest known eutherian mammal. *Nature* **416**, 816-822. https://doi.org/10.1038/416816a

Ji, Q., Wu, X., Cheng, Y., Ten, F., Wang, X. & Ji, Y. (2016). Fish-hunting ankylosaurs (Dinosauria, Ornithischia) from the Cretaceous of China. *Journal of Geology* **40**.

Johns, M.J., Albanesi, G.L. & Voldman, G.G. (2014). Freshwater shark teeth (Family Lonchidiidae) from the Middle-Upper Triassic (Ladinian-Carnian) Paramillo Formation in the Mendoza Precordillera, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* **34**, 512-523. https://doi.org/10.1080/02724634.2013.803976

Jones, M.E.H. (2006). *Skull evolution and functional morphology in Sphenodon and other Rhynchocephalia (Diapsida: Lepidosauria).* (thèse de doctorat non publiée). University College of London, Londres, Royaume-Uni, 153 p.

Jones, M.E.H., Evans, S.E & Sigogneau-Russell, D. (2003). Early Cretaceous frogs from Morocco. *Annals of Carnegie Museum* **72**, 65-97.

Jouve, S. (2009). The skull of *Teleosaurus cadomensis* (Crocodylomorpha; Thalattosuchia), and phylogenetic analysis of Thalattosuchia. *Journal of Vertebrate Paleontology* **29**, 88-102. https://doi.org/10.1080/02724634.2009.10010364

Joyce, W.G. & Bandyopadhyay, S. (2020). A reevaluation of the basal turtle *Indochelys spatulata* from the Early–Middle Jurassic (Toarcian–Aalenian) of India, with descriptions of new material. *PeerJ* **8**, 1-21. https://doi.org/10.7717/peerj.8542

Karl, H.-V., Gröning, E., Brauckmann, C., Schwarz, D. & Knötschke, N. (2006). The Late Jurassic crocodiles of the Langenberg near Oker, Lower Saxony (Germany), and description of related materials (with remarks on the history of quarrying the "Langenberg Limestone" and "Obernkirchen Sandstone"). *Clausthlaer Geoswissenchaften* **5**, 59-77.

Kear, B.P., Rich, T.H., Vickers-Rich, P., Ali, M.A., Al-Mufarreh, Y.A., Matari, A.H., Al-Massari, A.M., Nasser, A.H., Attia, Y. & Halawani, M.A. (2013). First Dinosaurs from Saudi Arabia. *PLOS ONE* **8**, 1-10. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084041

Kellner, A.W.A. (2003). Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. *Geological Society, London, Special Publications* **217**, 105-137. https://doi.org/10.1144/GSL.SP.2003.217.01.10

Kellner, A.W.A. (2010). Comments on the Pteranodontidae (Pterosauria, Pterodactyloidea) with the description of two new species. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **82**, 1063-1084. https://doi.org/10.1590/S0001-37652010000400025

Kellner, A.W.A. (2015). Comments on Triassic pterosaurs with discussion about ontogeny and description of new taxa. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **87**, 669-689. https://doi.org/10.1590/0001-3765201520150307

Kellner, A.W.A., Mello, A.M.S. & Ford, T.L. (2007). A survey of pterosaurs from Africa with the descripton of a new specimen from Morocco. In: Carvalho, I.S., Cassab, R.C.T., Schwanke, C., Carvalho, M.A., Fernandes, A.C.S., Rodrigues, M.A.C., Carvalho, M.S.S. de, Arai, M. & Oliveira, M.E.Q. (Éditeurs), *Paleontologia: Cenários de Vida*. Présenté au *XX Congreso Brasileiro de Paleontologia*, Interciência, Rio de Janeiro, Brésil, p. 257-268.

Kellner, A.W.A., Rodrigues, T., Costa, F.R., Weinschütz, L.C., Figueiredo, R.G., Souza, G. a. D., Brum, A.S., Eleutério, L.H.S., Mueller, C.W., Sayão, J.M., Kellner, A.W.A., Rodrigues, T., Costa, F.R., Weinschütz, L.C., Figueiredo, R.G., Souza, G. a. D., Brum, A.S., Eleutério, L.H.S., Mueller, C.W. & Sayão, J.M. (2019). Pterodactyloid pterosaur bones from Cretaceous deposits of the Antarctic Peninsula. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **91**, 1-16. https://doi.org/10.1590/0001-3765201920191300

Kemp, A. (1998). Skull structure in post-Paleozoic lungfish. *Journal of Vertebrate Paleontology* **18**, 43-63. https://doi.org/10.1080/02724634.1998.10011033

Kemp, A., Cavin, L. & Guinot, G. (2017). Evolutionary history of lungfishes with a new phylogeny of post-Devonian genera. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **471**, 209-219. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.12.051

Kielan-Jaworowska, Z., Cifelli, R. & Luo, Z.-X. (2004). *Mammals from the Age of Dinosaurs: Origins, Evolution, and Structure*. Columbia University Press, New York.

Kielan-Jaworowska, Z. & Dashzeveg, D. (1998). Early Cretaceous amphilestid ('triconodont') mammals from Mongolia. *Acta Palaeontologica Polonica* **43**, 413-438.

Kilian, C. (1931). Des principaux complexes continentaux du Sahara. *Comptes rendus de la Société géologique de France* **9**, 109-111.

Kirkland, J.I. & Armstrong, H.J. (1992). Taphonomy of the Mygatt-Moore (M&M) Quarry, middle Brushy Basin Member, Morrison Formation (Upper Jurassic), western Colorado. *Journal of Vertebrate Paleontology* **12**, 55A.

Kirkland, J.I., DeBlieux, D., Hunt-Foster, R., Foster, J., Trujillo, K. & Finzel, E. (2020). The Morrison Formation and its bounding strata on the western side of the Blanding basin, San Juan County, Utah. *Geology of the Intermountain West* **7**, 137-195. https://doi.org/10.31711/giw.v7.pp137-195

Knoll, F. (2000). Pterosaurs from the Lower Cretaceous (?Berriasian) of Anoual, Morocco. *Annales de Paléontologie* **86**, 157-164. https://doi.org/10.1016/S0753-3969(00)80006-3

Knoll, F. & Ruiz-Omeñaca, J.I. (2009). Theropod teeth from the basalmost Cretaceous of Anoual (Morocco) and their palaeobiogeographical significance. *Geological Magazine* **146**, 602-616. https://doi.org/10.1017/S0016756809005950

Kocsis, L., Ősi, A., Vennemann, T., Trueman, C.N. & Palmer, M.R. (2009). Geochemical study of vertebrate fossils from the Upper Cretaceous (Santonian) Csehbánya Formation (Hungary): Evidence for a freshwater habitat of mosasaurs and pycnodont fish. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **280**, 532-542. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2009.07.009

Kosma, R. (2004). *The dentitions of recent and fossil scincomorphan lizards (Lacertilia, Squamata) : systematics, functional morphology, palecology* (thèse de doctorat). Hannover Universität, Hannovre, Allemagne, 231 p. https://doi.org/10.15488/6387

Kovalchuk, O. & Ferraris, C.J. (2016). Late Cenozoic catfishes of Southeastern Europe with inference to their taxonomy and palaeogeography. *Palaeontologia Electronica* **19**, 1-17. https://doi.org/10.26879/616

Krebs, B. & Schwarz, D. (2000). The crocodiles from the Guimarota mine. In: Martin, T. & Krebs, B. (Éditeurs), *Guimarota: A Jurassic Ecosystem*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, Allemagne, p. 69-75.

Kriwet, J. (2000). The fish fauna from the Guimarota mine. In: Martin, T. & Krebs, B. (Éditeurs), *Guimarota: A Jurassic Ecosystem*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, Allemagne, p. 41-50.

Kriwet, J. (2002). Pycnodont fish remains (Neopterygii, Pycnodontiformes) from the Kimmeridgian (Upper Jurassic) of the Lusitanian Basin (Central Portugal). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Monatshefte* **2002**, 577-587.

Kriwet, J. (2004). Late Jurassic selachians (Chondrichthyes: Hybodontiformes, Neoselachii) from Central Portugal. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Monatshefte* **4**, 233-256. https://doi.org/10.1127/njgpm/2004/2004/233

Kriwet, J. (2005). A comprehensive study of the skull and dentition of pycnodont fishes. *Zitteliana* **45**, 135-188.

Kriwet, J., Rauhut, O.W.M. & Gloy, U. (1997). Microvertebrate remains (Pisces, Archosauria) from the Middle Jurassic (Bathonian) of southern France. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen* **206**, 1-28. https://doi.org/10.1127/njgpa/206/1997/1

Kroner, U., Roscher, M. & Romer, R.L. (2016). Ancient plate kinematics derived from the deformation pattern of continental crust: Paleo- and Neo-Tethys opening coeval with prolonged Gondwana–Laurussia convergence. *Tectonophysics* **681**. *Tectonic evolution of the Iberian margin of Gondwana and of correlative regions: A celebration of the career of Cecilio Quesada*, 220-233. https://doi.org/10.1016/j.tecto.2016.03.034

Kumazawa, Y. & Nishida, M. (2000). Molecular phylogeny of osteoglossoids: A new model for Gondwanian origin and plate tectonic transportation of the Asian arowana. *Molecular Biology and Evolution* **17**, 1869-1878. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026288

Lapparent, A.-F. de (1955). Étude paléontologique des vertébrés du Jurassique d'El Mers (Moyen Atlas). *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc* **124**, 1-36.

Lapparent, A.-F. de (1960). Les Dinosauriens du « Continental Intercalaire » du Sahara central. *Mémoires de la Société Géologique de France* **88A**, 1-57.

Larson, D.W. & Currie, P.J. (2013). Multivariate analyses of small theropod dinosaur teeth and implications for paleoecological turnover through time. *PLOS ONE* **8**, e54329. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054329

Lasseron, M. (2019). Enigmatic teeth from the Jurassic–Cretaceous transition of Morocco: The latest known non-mammaliaform cynodonts (Synapsida, Cynodontia) from Africa? *Comptes Rendus Palevol* **18**, 897-907. https://doi.org/10.1016/j.crpv.2019.05.002

Lasseron, M., Allain, R., Gheerbrant, E., Haddoumi, H., Jalil, N.-E., Métais, G., Rage, J.-C., Vullo, R. & Zouhri, S. (2020). New data on the microvertebrate fauna from the Upper Jurassic or lowest Cretaceous of Ksar Metlili (Anoual Syncline, eastern Morocco). *Geological Magazine* **157**, 367-392. https://doi.org/10.1017/S0016756819000761

Lauprasert, K., Laojumpon, C., Saenphala, W., Cuny, G., Thirakhupt, K. & Suteethorn, V. (2011). Atoposaurid crocodyliforms from the Khorat Group of Thailand: first record of *Theriosuchus* from Southeast Asia. *Paläontologische Zeitschrift* **85**, 37-47. https://doi.org/10.1007/s12542-010-0071-z

Laurin, M. & Soler-Gijón, R. (2010). Osmotic tolerance and habitat of early stegocephalians: indirect evidence from parsimony, taphonomy, paleobiogeography, physiology and morphology. In: Vecoli, M., Clément, G., Meyer-Berthaud, B. (Éditeurs), *The Terrestrialization Process: Modelling Complex Interactions at the Biosphere–Geosphere Interface*. The Geological Society of London, *Special Publications* **339**, Londres, Royaume-Uni, p. 151-179. https://doi.org/10.1144/SP339.13

Lavocat, R. (1951). Découverte de restes d'un grand dinosaurien sauropode dans le Crétacé du Sud marocain. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série D* **232**, 169-170.

Lee, M.S.Y. (2009). Hidden support from unpromising data sets strongly unites snakes with anguimorph 'lizards'. *Journal of Evolutionary Biology* **22**, 1308-1316. https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01751.x

Leriche, M. (1911). Les poissons des couches du Lualaba (Congo Belge). *Revue Zoologique Africaine* **1**, 190-197.

Leriche, M. (1920). Notes sur la paléontologie du Congo. *Revue Zoologique Africaine* **8**, 67-86.

Leuzinger, L., Cuny, G., Popov, E. & Billon-Bruyat, J.-P. (2017). A new chondrichthyan fauna from the Late Jurassic of the Swiss Jura (Kimmeridgian) dominated by hybodonts, chimaeroids and guitarfishes. *Papers in Palaeontology* **3**, 471-511. https://doi.org/10.1002/spp2.1085

Leuzinger, L., Kocsis, L., Billon-Bruyat, J.-P., Spezzaferri, S. & Vennemann, T. (2015). Stable isotope study of a new chondrichthyan fauna (Kimmeridgian, Porrentruy, Swiss Jura): an unusual freshwater-influenced isotopic composition for the hybodont shark <i>Asteracanthus</i> *Biogeosciences Discussions* **12**, 12899-12921. https://doi.org/10.5194/bgd-12-12899-2015

Li, J., Wang, Yuan, Wang, Yuanqing & Li, C. (2001). A new family of primitive mammal from the Mesozoic of western Liaoning, China. *Chinese Science Bulletin* **46**, 782-785. https://doi.org/10.1007/BF03187223

Li, Z.X. & Powell, C.McA. (2001). An outline of the palaeogeographic evolution of the Australasian region since the beginning of the Neoproterozoic. *Earth-Science Reviews* **53**, 237-277. https://doi.org/10.1016/S0012-8252(00)00021-0

Liu, H.-T. (1961). The discovery of *Teleosaurus* in China. *Vertebrata PalAsiatica* **1**, 69-71.

Long, J.A. (1999). A new genus of fossil coelacanth (Osteichthyes : Coelacanthiformes) from the Middle Devonian of southeastern Australia. *Records of the Western Australian Museum* **Supplement 57**, 37-53.

Longrich, N.R., Martill, D.M. & Andres, B. (2018). Late Maastrichtian pterosaurs from North Africa and mass extinction of Pterosauria at the Cretaceous-Paleogene boundary. *PLOS Biology* **16**, 1-38 (e2001663). https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2001663

Lopatin, A.V. & Agadjanian, A.K. (2008). A tritylodont (Tritylodontidae, Synapsida) from the Mesozoic of Yakutia. *Doklady Biological Sciences* **419**, 107-110. https://doi.org/10.1134/S0012496608020117

Lopatin, A.V. & Averianov, A.O. (2007). The earliest Asiatic pretribosphenic mammal (Cladotheria, Amphitheriidae) from the Middle Jurassic of Siberia. *Doklady Biological Sciences* **417**, 432-434. https://doi.org/10.1134/S0012496607060063

López-Arbarello, A. (2004). The record of Mesozoic fishes from Gondwana (excluding India and Madagascar). In: Arratia, G. & Tintori, A. (Éditeurs), *Meszoic Fishes 3 - Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, Allemagne, p. 597-624.

López-Arbarello, A. (2012). Phylogenetic Interrelationships of Ginglymodian Fishes (Actinopterygii: Neopterygii). *PLOS ONE* **7**, 1-44. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039370

López-Arbarello, A., Rauhut, O.W.M. & Moser, K. (2008). Jurassic Fishes of Gondwana. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* **63**, 586-612.

López-Arbarello, A. & Sferco, E. (2011). New semionotiform (Actinopterygii: Neopterygii) from the Late Jurassic of southern Germany. *Journal of Systematic Palaeontology* **9**, 197-215. https://doi.org/10.1080/14772019.2010.493751

Louchart, A. & Pouech, J. (2017). A tooth of Archaeopterygidae (Aves) from the Lower Cretaceous of France extends the spatial and temporal occurrence of the earliest birds. *Cretaceous Research* **73**, 40-46. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2017.01.004

Lü, J. & Bo, X. (2011). A new rhamphorhynchid pterosaur (Pterosauria) from the Middle Jurassic Tiaojishan Formation of Western Liaoning, China. *Acta Geologica Sinica - English Edition* **85**, 977-983. https://doi.org/10.1111/j.1755-6724.2011.00531.x

Lü, J., Xu, L., Chang, H. & Zhang, X. (2011). A new darwinopterid pterosaur from the Middle Jurassic of Western Liaoning, Northeastern China and its ecological implications. *Acta Geologica Sinica - English Edition* **85**, 507-514. https://doi.org/10.1111/j.1755-6724.2011.00444.x

Lubbe, T.V.D., Richter, U. & Knötschke, N. (2009). Velociraptorine dromaeosaurid teeth from the Kimmeridgian (Late Jurassic) of Germany. *Acta Palaeontologica Polonica* **54**, 401-408. https://doi.org/10.4202/app.2008.0007

Lucas, S.G. & Oakes, W. (1988). A Late Triassic cynodont from the American South-West. *Palaeontology* **31**, 445-449.

Luo, Z.-X. (2007). Transformation and diversification in early mammal evolution. *Nature* **450**, 1011-1019. https://doi.org/10.1038/nature06277

Luo, Z.-X., Cifelli, R.L. & Kielan-Jaworowska, Z. (2001). Dual origin of tribosphenic mammals. *Nature* **409**, 53-57. https://doi.org/10.1038/35051023

Luo, Z.-X., Ji, Q., Wible, J.R. & Yuan, C.-X. (2003). An Early Cretaceous tribosphenic mammal and metatherian evolution. *Science* **302**, 1934-1940. https://doi.org/10.1126/science.1090718

Luo, Z.-X., Kielan-Jaworowska, Z. & Cifelli, R.L. (2002). In quest for a phylogeny of Mesozoic mammals. *Acta Palaeontologica Polonica* **47**, 1-78.

Luo, Z.-X. & Wible, J.R. (2005). A Late Jurassic digging mammal and early mammalian diversification. *Science* **308**, 103-107. https://doi.org/10.1126/science.1108875

Luo, Z.-X., Yuan, C.-X., Meng, Q.-J. & Ji, Q. (2011). A Jurassic eutherian mammal and divergence of marsupials and placentals. *Nature* **476**, 442-445. https://doi.org/10.1038/nature10291

Maddison, W.P. & Maddison, D.R. (2019). *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*.

Maisey, J.G. (1987). Cranial anatomy of the Lower Jurassic shark *Hybodus reticulatus* (Chondrichthyes, Elasmobranchii) : with comments on hybodontid systematics. *American Museum novitates* **2878**, 1-39.

Maisey, J.G. (1989). *Hamiltonichthys mapesi*, g. & sp. nov. (Chondrichthyes, Elasmobranchii), from the Upper Pennsylvanian of Kansas. American Museum novitates ; ; no. 2931. *American Museum Novitates* **2931**, 1-42.

Makovicky, P.J., Apesteguía, S. & Agnolín, F.L. (2005). The earliest dromaeosaurid theropod from South America. *Nature* **437**, 1007-1011. https://doi.org/10.1038/nature03996

Malafaia, E., Escaso, F., Mocho, P., Serrano-Martínez, A., Torices, A., Cachão, M. & Ortega, F. (2017). Analysis of diversity, stratigraphic and geographical distribution of isolated theropod teeth from the Upper Jurassic of the Lusitanian Basin, Portugal. *Journal of Iberian Geology* **43**, 257-291. https://doi.org/10.1007/s41513-017-0021-7

Manzanares, E., Pla, C., Martínez-Pérez, C., Ferrón, H. & Botella, H. (2017). *Lonchidion derenzii*, sp. nov., a new lonchidiid shark (Chondrichthyes, Hybodontiforms) from the Upper Triassic of Spain, with remarks on lonchidiid enameloid. *Journal of Vertebrate Paleontology* **37**, e1253585. https://doi.org/10.1080/02724634.2017.1253585

Marjanović, D. & Laurin, M. (2007). Fossils, Molecules, Divergence Times, and the Origin of Lissamphibians. *Systematic Biology* **56**, 369-388. https://doi.org/10.1080/10635150701397635

Marjanović, D. & Laurin, M. (2013). An updated paleontological timetree of lissamphibians, with comments on the anatomy of Jurassic crown-group salamanders (Urodela). *Historical Biology* **26**, 535-550. https://doi.org/10.1080/08912963.2013.797972

Martill, D.M., Brito, P.M. & Washington-Evans, J. (2008). Mass mortality of fishes in the Santana Formation (Lower Cretaceous, ?Albian) of northeast Brazil. *Cretaceous Research* **29**, 649-658. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2008.01.012

Martill, D.M., Smith, R., Unwin, D.M., Kao, A., McPhee, J. & Ibrahim, N. (2020). A new tapejarid (Pterosauria, Azhdarchoidea) from the mid-Cretaceous Kem Kem beds of Takmout, southern Morocco. *Cretaceous Research* **112**, 1-18. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104424

Martin, J.E., Deesri, U., Liard, R., Wattanapituksakul, A., Suteethorn, S., Lauprasert, K., Tong, H., Buffetaut, E., Suteethorn, V., Suan, G., Telouk, P. & Balter, V. (2016). Strontium isotopes and the long-term residency of thalattosuchians in the freshwater environment. *Paleobiology* **42**, 143-156. https://doi.org/10.1017/pab.2015.42

Martin, J.E. & de Lapparent de Broin, F. (2016). A miniature notosuchian with multicuspid teeth from the Cretaceous of Morocco. *Journal of Vertebrate Paleontology* **36**, 1-17. https://doi.org/10.1080/02724634.2016.1211534

Martin, J.E., Rabi, M. & Csiki, Z. (2010). Survival of *Theriosuchus* (Mesoeucrocodylia: Atoposauridae) in a Late Cretaceous archipelago: a new species from the Maastrichtian of Romania. *Naturwissenschaften* **97**, 845-854. https://doi.org/10.1007/s00114-010-0702-y

Martin, J.E., Rabi, M., Csiki-Sava, Z. & Vasile, Ş. (2014). Cranial Morphology of *Theriosuchus sympiestodon* (Mesoeucrocodylia, Atoposauridae) and the Widespread Occurrence of *Theriosuchus* in the Late Cretaceous of Europe. *Journal of Paleontology* **88**, 444-456. https://doi.org/10.1666/13-106

Martin, J.E., Suteethorn, S., Lauprasert, K., Tong, H., Buffetaut, E., Liard, R., Salaviale, C., Deesri, U., Suteethorn, V. & Claude, J. (2018). A new freshwater teleosaurid from the Jurassic of northeastern Thailand. *Journal of Vertebrate Paleontology* **38**, e1549059. https://doi.org/10.1080/02724634.2018.1549059

Martin, M. (1979). *Arganodus atlantis* et *Ceratodus arganensis*, deux nouveaux Dipneustes du Trias supérieur continental marocain. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2* **289**, 89-92.

Martin, M. (1980). La phylogénie des Cératodontidés : quelques hypothèses de travail. In: *Comptes rendus du 105e Congrès des Sociétés savantes*. Présenté à *105e Congrès des Sociétés savantes*, Paris, p. 47-59.

Martin, M. (1981). Les Cératodontiformes (Dipnoi) de Gadoufaoua (Aptien supérieur, Niger). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle 4e série* **3**, 267-283.

Martin, M. (1982). Nouvelles données sur la phylogénie et la systématique des dipneustes postpaléozoiques, conséquences stratigraphiques et paléogéographiques. *Geobios* **15**, 53-64. https://doi.org/10.1016/S0016-6995(82)80102-2

Martin, M. (1984). Révision des arganodontidés et des néoceratodontidés (Dipnoi, Ceratodontiformes) du Crétacé africain. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* **169**, 225-260.

Martin, T. (1999). Dryolestidae (Dryolestoidea, Mammalia) aus dem Oberen Jura von Portugal. *Abhandlungen der senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft* **550**, 1-119. Verlag Waldemar Kramer, Francfort-sur-le-Main, Allemagne.

Martin, T. (2000). Overview over the Guimarota ecosystem. In: Martin, T. & Krebs, B. (Éditeurs), *Guimarota: A Jurassic Ecosystem*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, Allemagne, p. 143-146.

Martin, T. (2001). Mammalian fauna of the Late Jurassic Guimarota ecosystem. In: *Asociación Paleontológica Argentina Publicació Especial*. Présenté à *VII International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems*, Asociación Paleontologica Argentina, Buenos Aires, Argentina, p. 123-126.

Martin, T. (2002). New stem-lineage representatives of Zatheria (Mammalia) from the Late Jurassic of Portugal. *Journal of Vertebrate Paleontology* **22**, 332-348. https://doi.org/10.1671/0272-4634(2002)022[0332:NSLROZ]2.0.CO;2

Martin, T. (2005). Postcranial anatomy of *Haldanodon exspectatus* (Mammalia, Docodonta) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Portugal and its bearing for mammalian evolution. *Zoological Journal of the Linnean Society* **145**, 219-248. https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2005.00187.x

Martin, T. (2019). Mesozoic mammals - early mammalian diversity and ecomorphological adaptations. In: Zachos, F.E & Asher, R.J. (Éditeurs), *Handbook of Zoology, Mammalia - Mammalian Evolution, Diversity and Systematics.* De Gruyter, Berlin, Allemagne, p. 199-299.

Martin, T., Averianov, A.O. & Pfretzschner, H.-U. (2006). Paleoecology of the Middle to Late Jurassic vertebrate assemblages from the Fergana and Jungar Basins (Central Asia). In: Barrett, P.M. & Evans, S.E. (Éditeurs), *Proceedings of the 9th International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota*. Présenté au *9th International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota*, Natural History Musem, Londres, Royaume-Uni.

Martin, T. & Krebs, B. (Éds.) (2000). *Guimarota: A Jurassic Ecosystem*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, Allemagne. 156 p.

Martinelli, A.G., Chornogubsky, L., Abello, A., Goin, F.J. & Reguero, M. (2014). The first non-therian dryolestoid from Antarctica. In: *Abstracts Volume*. Présenté au *XXXIII SCAR Open Science Conference*, Auckland, Nouvelle-Zélande, p. 432.

Martinelli, A.G., Eltink, E., Da-Rosa, Á.A.S. & Langer, M.C. (2017). A new cynodont from the Santa Maria formation, south Brazil, improves Late Triassic probainognathian diversity. *Papers in Palaeontology* **3**, 401-423. https://doi.org/10.1002/spp2.1081

Martinelli, A.G., Soares, M., Rodrigues, P. & Schultz, C. (2017). The Triassic eucynodont *Candelariodon barberenai* revisited and the early diversity of stem prozostrodontians. *Acta Palaeontologica Polonica* **62**. https://doi.org/10.4202/app.00344.2017

Martínez, R.N., Apaldetti, C., Colombi, C.E., Praderio, A., Fernandez, E., Malnis, P.S., Correa, G.A., Abelin, D. & Alcober, O. (2013). A new sphenodontian (Lepidosauria:

Rhynchocephalia) from the Late Triassic of Argentina and the early origin of the herbivore opisthodontians. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **280**, 20132057. https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2057

Mateer, N.J., Wycisk, P., Jacobs, L.L., Brunet, M., Luger, P., Arush, M.A., Hendriks, F., Weissbrod, T., Gvirtzman, G., Mbede, E., Dina, A., Moody, R.T.J., Weigelt, G., El-Nakhal, H.A., Hell, J. & Stets, J. (1992). Correlation of nonmarine Cretaceous strata of Africa and the Middle East. *Cretaceous Research* **13**, 273-318. https://doi.org/10.1016/0195-6671(92)90003-9

Mateus, O., Dinis, J. & Cunha, P.P. (2017). The Lourinhã Formation: the Upper Jurassic to lower most Cretaceous of the Lusitanian Basin, Portugal – landscapes where dinosaurs walked. *Ciências da Terra - Earth Sciences Journal* **19**, 75-97. https://doi.org/10.21695/cterra/esj.v19i1.355

Matsumoto, R., Buffetaut, E., Escuillie, F., Hervet, S. & Evans, S.E. (2013). New material of the choristodere *Lazarussuchus* (Diapsida, Choristodera) from the Paleocene of France. *Journal of Vertebrate Paleontology* **33**, 319-339. https://doi.org/10.1080/02724634.2012.716274

Matsumoto, R. & Evans, S.E. (2010). Choristoderes and the freshwater assemblages of Laurasia. *Journal of Iberian Geology* **36**, 253-274. https://doi.org/10.5209/rev_JIGE.2010.v36.n2.11

Matsumoto, R. & Evans, S.E. (2018). The first record of albanerpetontid amphibians (Amphibia: Albanerpetontidae) from East Asia. *PLOS ONE* **13**, 1-58. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189767

Matsuoka, H., Kusuhashi, N. & Corfe, I.J. (2016). A new Early Cretaceous tritylodontid (Synapsida, Cynodontia, Mammaliamorpha) from the Kuwajima Formation (Tetori Group) of central Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology* **36**, 1-16. https://doi.org/10.1080/02724634.2016.1112289

Matsuoka, H. & Setoguchi, T. (2000). Significance of the Chinese tritylodontids (Cynapsida, Cynodontia) for the systematic study of : Japanese materials from the Lower Cretaceous Kuwajima Formantion, Tetori Group of Shiramine, Ishikawa, Japan. *Asian paleoprimatology* **1**, 161-176.

Matzke, A.T., Maisch, M.W., Sun, G., Pfretzschner, H.-U. & Stöhr, H. (2005). A new Middle Jurassic xinjiangchelyid turtle (Testudines; Eucryptodira) from China (Xinjiang, Junggar Basin). *Journal of Vertebrate Paleontology* **25**, 63-70. https://doi.org/10.1671/0272-4634(2005)025[0063:ANMJXT]2.0.CO;2

Mazin, J.-M., Billon-Bruyat, J.-P., Pouech, J. & Hantzpergue, P. (2006). The Purbeckian site of Cherves-de-Cognac (Berriasian, Early Cretaceous, southwest France): A continental ecosystem accumulated in an evaporitic littoral depositional environment. In: *Abstracts and Proceedings*. Présenté à *Ninth International Symposium on Meszoic Terrestrail Environments and Biotas*, Cambridge Publications, Manchester, Royaume-Uni, p. 84-88.

McGowan, G.J. (1996). Albanerpetontid amphibians from the Jurassic (Bathonian) of southern England. In: Morales, M. (Éditeur), *The Continental Jurassic - Museum of Northern Arizona Bulletin*. Museum of Northern Arizona. p. 227-234.

McGowan, G.J. (1998). The development and function of the atlanto-axial joint in albanerpetontid amphibians. *Journal of Herpetology* **32**, 116. https://doi.org/10.2307/1565490

McGowan, G.J. (2002). Albanerpetontid amphibians from the Lower Cretaceous of Spain and Italy: a description and reconsideration of their systematics. *Zoological Journal of the Linnean Society* **135**, 1-32. https://doi.org/10.1046/j.1096-3642.2002.00013.x

McGowan, G.J. & Evans, S.E. (1995). Albanerpetontid amphibians from the Cretaceous of Spain. *Nature* **373**, 143-145. https://doi.org/10.1038/373143a0

McKenna, M.C. (1975). Toward a Phylogenetic Classification of the Mammalia. In: Luckett, W.P. & Szalay, F.S. (Éditeurs), *Phylogeny of the Primates: A Multidisciplinary Approach*. Springer US, Boston, Massachusetts, États-Unis, p. 21-46. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-2166-8_2

McLoughlin, S. (2001). The breakup history of Gondwana and its impact on pre-Cenozoic floristic provincialism. *Australian Journal of Botany* **49**, 271-300. https://doi.org/10.1071/bt00023

McPhee, J., Ibrahim, N., Kao, A., Unwin, D.M., Smith, R. & Martill, D.M. (2020). A new ?chaoyangopterid (Pterosauria: Pterodactyloidea) from the Cretaceous Kem Kem beds of southern Morocco. *Cretaceous Research* **110**, 1-17. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104410

Melott, A.L. & Bambach, R.K. (2011). A ubiquitous ~62-Myr periodic fluctuation superimposed on general trends in fossil biodiversity. I. Documentation. *Paleobiology* **37**, 92-112. https://doi.org/10.1666/09054.1

Meng, J., Hu, Y., Wang, Y., Wang, X. & Li, C. (2006). A Mesozoic gliding mammal from northeastern China. *Nature* **444**, 889-893. https://doi.org/10.1038/nature05234

Metcalf, S.J., Vaughan, R.F., Benton, M.J., Cole, J., Simms, M.J. & Dartnall, D.L. (1992). A new Bathonian (Middle Jurassic) microvertebrate site, within the Chipping Norton

Limestone Formation at Hornsleasow Quarry, Gloucestershire. *Proceedings of the Geologists' Association* **103**, 321-342. https://doi.org/10.1016/S0016-7878(08)80129-0

Metcalf, S.J. & Walker, R.J. (1994). A New Bathonian microvertebrate locality in the English Midlands. In: Fraser, N.C. & Sues, H.-D. (Éditeurs), *In the Shadow of the Dinosaur: Early Mesozoic Tetrapods*. Cambridge University Press, Cambridge, New York, États-Unis, p. 322-331.

Meunier, F.J. (1980). Recherches histologiques sur le squelette dermique des Polypteridae. *Archives de zoologie expérimentale & générale* **121**, 279-295.

Michard, A., Saddiqi, O., Chalouan, A. & Lamotte, D.F. de (2008). *Continental Evolution: The Geology of Morocco: Structure, Stratigraphy, and Tectonics of the Africa-Atlantic-Mediterranean Triple Junction*. Springer, Berlin, Allemagne. 423 p.

Miguel, R., Gallo, V., Morrone, J.J. (2014). Distributional patterns of †Mawsoniidae (Sarcopterygii: Actinistia). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **86**, 159-170. https://doi.org/10.1590/0001-3765201420130035

Mills, J.R.E. (1971). The dentition of *Morganucodon*. In: Kermack, D.M. & Kermack, K.A. (Éditeurs), *Early mammals*. p. 29-63.

Milner, A.R. (1988). The relationships and origin of living amphibians. In: Benton, Michael J. (Éditeur), *The Phylogney and Classification of the Tetrapods - Volume 1: Amphibians, Reptiles, Birds*. Clarendon Press, Oxford, Royaume-Uni, p. 59-102.

Milner, A.C. (2002). Theropod dinosaurs of the Purbeck Limestone Group, southern England. In: Milner, A.R. & Batten, D.J. (Éditeurs), *Life and Environments in Purbeck Times*. *Special Papers in Palaeontology*. p. 191-201.

Mojon, P.-O., Haddoumi, H. & Charrière, A. (2009). Nouvelles données sur les Charophytes et Ostracodes du Jurassique moyen-supérieur - Crétacé inférieur de l'Atlas marocain. *Carnets de géologie (Notebooks on geology)* 1-39. https://doi.org/10.4267/2042/29781

Monbaron, M. (1988). Un serpent de mer : le problème de la datation des « Couches rouges » du Haut Atlas marocain. Le point de la situation. *Actes de la société jurassienne d'émulation* 73-92.

Moody, R.T.J. & Sutcliffe, P.J.C. (1991). The Cretaceous deposits of the Iullemmeden Basin of Niger, central West Africa. *Cretaceous Research* **12**, 137-157. https://doi.org/10.1016/S0195-6671(05)80021-7

Moran, S.M. (2011). *The Taphonomy, Paleoecology, and Depositional Environment of Vertebrate Microfossil Bonebeds from the Late Cretaceous Hell Creek Formation in*

Garfield County, Montana (mémoire de licence publié). College of William and Mary, Williamsburg, Virginie, États-Unis.

Mudroch, A. (2001). *Fischzähne aus dem Oberjura Nordwesteuropas - Systematik, Biogeochemie und Paökologie* (thèse de doctorat non publiée). Hannover Universität, Hannovre, Allemagne, 189 p.

Murdoch, A. & Thies, D. (1996). Knochenfischzähne (Osteichthyeso Actinopterygii) aus dem Oberjura (Kimmeridgium) des Langenbergs bei Oker (Norddeutschland). *Geologica et Palaeontologica* **30**, 239-265.

Muttoni, G., Gaetani, M., Kent, D.V., Sciunnach, D., Berra, F., Garzanti, E., Mattei, M. & Zanchi, A. (2009). Opening of the Neo-Tethys Ocean and the Pangea B to Pangea A transformation during the Permian. *GeoArabia* **14**, 17-48.

Néraudeau, D., Allain, R., Ballèvre, M., Batten, D.J., Buffetaut, E., Colin, J.P., Dabard, M.P., Daviero-Gomez, V., El Albani, A., Gomez, B., Grosheny, D., Le Lœuff, J., Leprince, A., Martín-Closas, C., Masure, E., Mazin, J.-M., Philippe, M., Pouech, J., Tong, H., Tournepiche, J.F. & Vullo, R. (2012). The Hauterivian–Barremian lignitic bone bed of Angeac (Charente, south-west France): stratigraphical, palaeobiological and palaeogeographical implications. *Cretaceous Research* **37**, 1-14. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2012.01.006

Nessov, L.A. (1984). Pterosaurs and birds of the Late Cretaceous of Central Asia. *Paläontologische Zeitschrift* **1**, 47-57.

Nessov, L.A. (1988). Late Mesozoic amphibians and lizards of Soviet Central Asia. *Acta Zoologica Cracovensia* **31**, 475-486.

Nessov, L.A. (1995). On some Mesozoic turtles of the Fergana Depression (Kyrgyzstan) and Dzhungar Alatau Ridge (Kazakhstan). *Russian Journal of Herpetology* **2**, 134-141.

Norman, D.B., Sues, H.-D., Witmer, L.M. & Coria, R.A. (2004a). Basal Ornithopoda. In: Weishampel, D. (Éditeur), *The Dinosauria*. University of California Press, p. 393-412. https://doi.org/10.1525/california/9780520242098.003.0021

Norman, D.B., Witmer, L.M. & Weishampel, D.B. (2004b). Basal Ornithischia. In: Weishampel, D. (Éditeur), *The Dinosauria*. University of California Press, p. 325-334. https://doi.org/10.1525/california/9780520242098.003.0017

Novas, F.E. & Pol, D. (2005). New evidence on deinonychosaurian dinosaurs from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* **433**, 858-861. https://doi.org/10.1038/nature03285

Nursall, J.R. (1996). Distribution and ecology of pycnodont fishes. In: Arratia, G. & Viohl, G. (Éditeurs), *Mesozoic Fishes - Systematics and Paleoecology*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, Allemagne, p. 115-124.

O'Connor, P.M., Sertich, J.J.W. & Manthi, F.K. (2011). A pterodactyloid pterosaur from the Upper Cretaceous Lapurr sandstone, West Turkana, Kenya. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **83**, 309-315. https://doi.org/10.1590/S0001-37652011000100019

Olive, S., Clément, G. & Pouillon, J.-M. (2012). First occurrence of the lungfish *Sagenodus* (Dipnoi, Sarcopterygii) from the Carboniferous Lagerstätte of Montceau-les-Mines, France. *Journal of Vertebrate Paleontology* **32**, 285-295. https://doi.org/10.1080/02724634.2012.646799

O'Meara, R.N. & Thompson, R.S. (2014). Were there Miocene meridiolestidans? Assessing the phylogenetic placement of *Necrolestes patagonensis* and the presence of a 40 million year meridiolestidan ghost lineage. *Journal of Mammalian Evolution* **21**, 271-284. https://doi.org/10.1007/s10914-013-9252-3

Oppel, A. (1865). Die Tithonische Etage. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* **17**, 535-558.

Ostrom, J.H. (1976). *Archaeopteryx* and the origin of birds. *Biological Journal of the Linnean Society* **8**, 91-182. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1976.tb00244.x

Owen, R. (1879). On the association of dwarf crocodiles (*Nannosuchus* and *Theriosuchus pusillus*, e.g.) with the diminutive mammals of the Purbeck Shales. *Quarterly Journal of the Geological Society* **35**, 148-155. https://doi.org/10.1144/GSL.JGS.1879.035.01-04.02

Pacheco, C.P., Martinelli, A.G., Pavanatto, A.E.B., Soares, M.B. & Dias-da-Silva, S. (2018). *Prozostrodon brasiliensis* , a probainognathian cynodont from the Late Triassic of Brazil: second record and improvements on its dental anatomy. *Historical Biology* **30**, 475-485. https://doi.org/10.1080/08912963.2017.1292423

Panciroli, E., Benson, R. & Butler, R. (2018). New partial dentaries of amphitheriid mammalian *Palaeoxonodon ooliticus* from Scotland, and posterior dentary morphology in early cladotherians. *Acta Palaeontologica Polonica* **63**. https://doi.org/10.4202/app.00434.2017

Panciroli, E., Benson, R.B.J., Walsh, S., Butler, R.J., Castro, T.A., Jones, M.E.H. & Evans, S.E. (2020). Diverse vertebrate assemblage of the Kilmaluag Formation (Bathonian, Middle Jurassic) of Skye, Scotland. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 1-22. https://doi.org/10.1017/S1755691020000055

Pardo, J.D., Huttenlocker, A.K., Small, B.J. & Gorman, M.A.I. (2010). The cranial morphology of a new genus of lungfish (Osteichthyes: Dipnoi) from the Upper Jurassic Morrison Formation of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology* **30**, 1352-1359. https://doi.org/10.1080/02724634.2010.501430

Pardo, J.D., Small, B.J. & Huttenlocker, A.K. (2017). Stem caecilian from the Triassic of Colorado sheds light on the origins of Lissamphibia. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **114**, E5389-E5395. https://doi.org/10.1073/pnas.1706752114

Patterson, C. (1993). Osteichthyes: Teleostei. In: Benton, M.J. (Éditeur), *The Fossil Record 2*. Chapman and Hall, Londres, Royaume-Uni, p. 622-656.

Pêgas, R.V., Holgado, B. & Leal, M.E.C. (2019). On *Targaryendraco wiedenrothi* gen. nov. (Pterodactyloidea, Pteranodontoidea, Lanceodontia) and recognition of a new cosmopolitan lineage of Cretaceous toothed pterodactyloids. *Historical Biology* **0**, 1-15. https://doi.org/10.1080/08912963.2019.1690482

Pentland, A.H., Poropat, S.F., Tischler, T.R., Sloan, T., Elliott, R.A., Elliott, H.A., Elliott, J.A. & Elliott, D.A. (2019). *Ferrodraco lentoni* gen. et sp. nov., a new ornithocheirid pterosaur from the Winton Formation (Cenomanian–lower Turonian) of Queensland, Australia. *Scientific Reports* **9**, 1-13. https://doi.org/10.1038/s41598-019-49789-4

Perea, D., Soto, M., Toriño, P., Mesa, V. & Maisey, J.G. (2018). A Late Jurassic-?earliest Cretaceous ctenochasmatid (Pterosauria, Pterodactyloidea): The first report of pterosaurs from Uruguay. *Journal of South American Earth Sciences* **85**, 298-306. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.05.011

Pereda-Suberbiola, X., Bardet, N., Jouve, S., Iarochène, M., Bouya, B. & Amaghzaz, M. (2003). A new azhdarchid pterosaur from the Late Cretaceous phosphates of Morocco. In: Buffetaut, E. & Mazin, J.-M. (Éditeurs), *Geological Society, London, Special Publications*. *Geological Society, London, Special Publications*. Geological Society of London, p. 79-90.

Pérez-García, A. (2019). Identification of the Lower Cretaceous pleurodiran turtle *Taquetochelys decorata* as the only African araripemydid species. *Comptes Rendus Palevol* **18**, 24-32. https://doi.org/10.1016/j.crpv.2018.04.004

Pérez-García, A., Scheyer, T.M. & Murelaga, X. (2013). The turtles from the uppermost Jurassic and Early Cretaceous of Galve (Iberian Range, Spain): Anatomical, systematic, biostratigraphic and palaeobiogeographical implications. *Cretaceous Research* **44**, 64-82. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2013.03.011

Philippe, M., Cuny, G., Bamford, M., Jaillard, E., Barale, G., Gomez, B., Ouaja, M., Thévenard, F., Thiébaut, M. & Sengbusch, P.V. (2003). The palaeoxylological record of *Metapodocarpoxylon libanoticum* (Edwards) Dupéron-Laudoueneix et Pons and the Gondwana Late Jurassic–Early Cretaceous continental biogeography. *Journal of Biogeography* **30**, 389-400. https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00835.x

Pierce, S.E. & Benton, M.J. (2006). *Pelagosaurus typus* Bronn, 1841 (Mesoeucrocodylia: Thalattosuchia) from the Upper Lias (Toarcian, Lower Jurassic) of Somerset, England. *Journal of Vertebrate Paleontology* **26**, 621-635. https://doi.org/10.1671/0272-4634(2006)26[621:PTBMTF]2.0.CO;2

Plug, C. & Plug, I. (1990). MNI Counts as Estimates of Species Abundance. *The South African Archaeological Bulletin* **45**, 53-57. https://doi.org/10.2307/3887918

Polette, F., Batten, D.J. & Néraudeau, D. (2018). Re-examination of the palynological content of the Lower Cretaceous deposits of Angeac, Charente, south-west France: Age, palaeoenvironment and taxonomic determinations. *Cretaceous Research* **90**, 204-221. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2018.04.017

Pouech, J. (2008). *Position des Mammifères dans les écosystèmes mésozoïques d'Europe Occidentale : Le site de Cherves-de-Cognac (Berriasien, Charente, France)* (thèse de doctorat non publiée). Université Claude Bernard - Lyon 1, Lyon, France, 435 p.

Pouech, J., Mazin, J.-M., Cavin, L. & Poyato-Ariza, F.J. (2015). A Berriasian actinopterygian fauna from Cherves-de-Cognac, France: Biodiversity and palaeoenvironmental implications. *Cretaceous Research* **55**, 32-43. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2015.01.001

Poyato-Ariza, F.J. (2005). Pycnodont fishes: morphologic variation, ecomorphologic plasticity, and a new interpretation of their evolutionary history. *Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History* **3**, 169-184.

Poyato-Ariza, F.J., Talbot, M.R., Fregenal-Martínez, M.A., Meléndez, N. & Wenz, S. (1998). First isotopic and multidisciplinary evidence for nonmarine coelacanths and pycnodontiform fishes: palaeoenvironmental implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **144**, 65-84. https://doi.org/10.1016/S0031-0182(98)00085-6

Poyato-Ariza, F.J. & Wenz, S. (2002). A new insight into pycnodontiform fishes **24**, 139-248.

Prasad, G.V.R. (1986). Microvertebrate assemblage from the Kota Formation (Early Jurassic) of Gorlapalli, Adilabad District, Andhra Pradesh. *Bulletin of the Indian Society of Geoscientists* **2**, 3-13.

Prasad, G.V.R. (1987). Squamules of osteoglossid fish from the Intertrappean Beds of Pargi, Andhra Pradesh. *Current Science* **56**, 1270-1272.

Prasad, G.V.R. & de Lapparent de Broin, F. (2002). Late Cretaceous crocodile remains from Naskal (India): comparisons and biogeographic affinities. *Annales de Paléontologie* **88**, 19-71. https://doi.org/10.1016/S0753-3969(02)01036-4

Prasad, G.V.R. & Manhas, B.K. (2007). A new docodont mammal from the Jurassic Kota Formation of India. *Palaeontologia Electronica* **10**, 1-11.

Prasad, G.V.R. & Manhas, B.K. (2002). Triconodont mammals from the Jurassic Kota Formation of India 20.

Prasad, G.V.R., Manhas, B.K. & Arratia, G. (2004). Elasmobranch and actinopterygian remains from the Jurassic and Cretaceous of India. In: Arratia, G. & Tintori, A. (Éditeurs), *Mesozoic Fishes 3 - Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munuch, Allemagne, p. 625-638.

Prasad, G.V.R., Parmar, D. & Kumar, D. (2014). Recent fossil discoveries from the Jurassic Kota Formation of India. *Journal of Vertebrate Paleontology, Programs and Abstracts* **208**.

Prasad, G.V.R. & Rage, J.-C. (2004). Fossil frogs (Amphibia: Anura) from the Upper Cretaceous intertrappean beds of Naskal Andhra Pradesh, India. *Revue de Paléobiologie* **23**, 99-116.

Prothero, D.R. & Estes, R. (1980). Late Jurassic lizards from Como Bluff, Wyoming and their palaeobiogeographic significance. *Nature* **286**, 484-486. https://doi.org/10.1038/286484a0

Purdy, E.G. (2008). Comparison of taxonomic diversity, strontium isotope and sea-level patterns. *International Journal of Earth Sciences* **97**, 651-664. https://doi.org/10.1007/s00531-007-0177-z

Rage, J.-C. & Augé, M. (2010). Squamate reptiles from the middle Eocene of Lissieu (France). A landmark in the middle Eocene of Europe. *Geobios* **43**, 253-268. https://doi.org/10.1016/j.geobios.2009.08.002

Rampino, M.R. & Haggerty, B.M. (1996). Impact crises and mass extinctions: a working hypothesis. In: Ryder, G., Fastovsky, D.E. & Gartner, S. (Éditeurs), *The Cretaceous-Tertiary Event and Ohter Catastrophes in Earth History*. *Special Paper*. Geological Society of America, p. 11-30.

Rasmussen, T.E. & Callison, G. (1981). A new herbivorous sphenodontid (Rhynchocephalia: Reptilia) from the Jurassic of Colorado. *Journal of Paleontology* **55**, 1109-1116.

Rauhut, O.W.M. (2000). The dinosaur fauna from the Guimarota mine. In: Martin, T. & Krebs, B. (Éditeurs), *Guimarota: A Jurassic Ecosystem*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, Allemagne, p. 75-82.

Rauhut, O.W.M. (2001). Herbivorous dinosaurs from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Guimarota, Portugal. *Proceedings of the Geologists' Association* **112**, 275-283. https://doi.org/10.1016/S0016-7878(01)80007-9

Rauhut, O.W.M. & Lopez-Arbarello, A. (2008). Archosaur evolution during the Jurassic: a southern perspective. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* **63**, 557-585.

Rauhut, O.W.M. & López-Arbarello, A. (2009). Considerations on the age of the Tiouaren Formation (Iullemmeden Basin, Niger, Africa): Implications for Gondwanan Mesozoic terrestrial vertebrate faunas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **271**, 259-267. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.10.019

Rauhut, O.W.M., Milner, A.C. & Moore-Fay, S. (2010). Cranial osteology and phylogenetic position of the theropod dinosaur *Proceratosaurus bradleyi* (Woodward, 1910) from the Middle Jurassic of England. *Zoological Journal of the Linnean Society* **158**, 155-195. https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00591.x

Raup, D.M. & Sepkoski, J.J.Jr. (1982). Mass extinctions in the marine fossil record. *Science* **215**, 1501-1503. https://doi.org/10.1126/science.215.4539.1501

Raup, D.M. & Sepkoski, J.J.Jr. (1984). Periodicity of extinctions in the geologic past. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **81**, 801-805. https://doi.org/10.1073/pnas.81.3.801

Rees, J. (1998). Early Jurassic selachians from the Hasle Formation on Bornholm, Denmark. *Acta Palaeontologica Polonica* **43**, 439-452.

Rees, J. & Underwood, C.J. (2002). The status of the shark genus *Lissodus* Brough, 1935, and the position of nominal *Lissodus* species within the Hybodontoidea (Selachii). *Journal of Vertebrate Paleontology* **22**, 471-479. https://doi.org/10.1671/0272-4634(2002)022[0471:TSOTSG]2.0.CO;2

Rees, J. & Underwood, C.J. (2008). Hybodont sharks of the English Bathonian and Callovian (Middle Jurassic). *Palaeontology* **51**, 117-147. https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2007.00737.x

Remane, J. (1991). The Jurassic-Cretaceous boundary: problems of definition and procedure. *Cretaceous Research* **12**, 447-453. https://doi.org/10.1016/0195-6671(91)90001-S

Renesto, S. & Bernardi, M. (2014). Redescription and phylogenetic relationships of *Megachirella wachtleri* Renesto et Posenato, 2003 (Reptilia, Diapsida). *Paläontologische Zeitschrift* **88**, 197-210. https://doi.org/10.1007/s12542-013-0194-0

Renesto, S. & Posenato, R. (2003). A new lepidosauromorph reptile from the Middle triassic of the Dolomites (northern Italy). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* **109**. https://doi.org/10.13130/2039-4942/5517

Reynoso, V.H. (2000). An unusual aquatic sphenodontian (Reptilia: Diapsida) from the Tlayua Formation. *Journal of Paleontology* **74**, 133-148.

Riboulleau, A., Schnyder, J., Riquier, L., Lefebvre, V., Baudin, F. & Deconinck, J.-F. (2007). Environmental change during the Early Cretaceous in the Purbeck-type Durlston Bay section (Dorset, Southern England): A biomarker approach. *Organic Geochemistry* **38**, 1804-1823. https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2007.07.006

Richter, A. (1994). Lacertilia aus der Unteren Kreide von Una und Galve (Spanien) und Anoual (Marokko). *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen Reihe E* **14**, 1-147.

Richter, A., Knötschke, N., Kosma, R., Sobral, G. & Wings, O. (2013). The first Mesozoic lizard from northern Germany (Paramacellodidae, Late Jurassic, Langenberg Quarry) and its taphonomy. *Journal of Vertebrate Paleontology, Programs and Abstracts* **2013**, 198.

Richter, U., Mudroch, A. & Buckley, L.G. (2013). Isolated theropod teeth from the Kem Kem Beds (Early Cenomanian) near Taouz, Morocco. *Paläontologische Zeitschrift* **87**, 291-309. https://doi.org/10.1007/s12542-012-0153-1

Rieppel, O. (1984). The cranial morphology of the fossorial lizard genus *Dibamus* with a consideration of its phylogenetic relationships*. *Journal of Zoology* **204**, 289-327. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1984.tb02376.x

Robinson, P.L. (1976). How *Sphenodon* and *Uromastyx* grow their teeth and use them. In: Bellairs, A. d'A & Cox, C.B. (Éditeurs), *Morphology and Biology of Reptiles*. *Linnean Society Symposium Series 3*. Londres, RU, p. 43-64.

Roček, Z., Eaton, J.G., Gardner, J. & Přikryl, T. (2010). Evolution of anuran assemblages in the Late Cretaceous of Utah, USA. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* **90**, 341-393. https://doi.org/10.1007/s12549-010-0040-2

Roček, Z. & Nessov, L.A. (1993). Cretaceous anurans from Central Asia. *Palaeontographica Abteilung A* **226**, 1-54.

Rodrigues, T., Kellner, A.W.A., Mader, B.J. & Russell, D.A. (2011). New pterosaur specimens from the Kem Kem Beds (Upper Cretaceous, Cenomanian) of Morocco. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* **117**, 149-160.

Rogers, R.R. & Brady, M.E. (2010). Origins of microfossil bonebeds: insights from the Upper Cretaceous Judith River Formation of north-central Montana. *Paleobiology* **36**, 80-112. https://doi.org/10.1666/0094-8373-36.1.80

Romano, M., Cipriani, A., Fabbi, S. & Citton, P. (2019). First remains of neoginglymodian actinopterygians from the Jurassic of Monte Nerone area (Umbria-Marche Apennine, Italy). *Italian Journal of Geosciences* **138**, 88-102. https://doi.org/10.3301/IJG.2018.28

Rougier, G.W., Apesteguía, S. & Gaetano, L.C. (2011). Highly specialized mammalian skulls from the Late Cretaceous of South America. *Nature* **479**, 98-102. https://doi.org/10.1038/nature10591

Rougier, G.W., Forasiepi, A.M., Hill, R.V. & Novacek, M. (2009). New Mammalian Remains from the Late Cretaceous La Colonia Formation, Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* **54**, 195-212. https://doi.org/10.4202/app.2006.0026

Rougier, G.W., Isaji, S. & Manabe, M. (2007). Early Cretaceous mammal from the Kuwajima Formation (tetori Group), Japan, and a reassessment of triconodont phylogeny. *Annals of Carnegie Museum* **76**, 73-115. https://doi.org/10.2992/0097-4463(2007)76[73:AECMFT]2.0.CO;2

Rougier, G.W., Martinelli, A.G., Forasiepi, A.M. & Novacek, M.J. (2007). New Jurassic mammals from Patagonia, Argentina : a reappraisal of australosphenidan morphology and interrelationships ; American Museum novitates, no. 3566. *American Museum Novitates* **3566**, 1-54.

Rougier, G.W., Wible, J.R., Beck, R.M.D. & 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* **109**, 20053-20058. https://doi.org/10.1073/pnas.1212997109

Rozada, L. (2019). *Taphonomie de l'assemblage de macrorestes fossiles de vertébrés du Lagerstätte d'Angeac-Charente (Crétacé inférieur, Charente, France)* (thèse de docotrat non publiée). Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France, 284 p.

Rozada, L., Allain, R., Vullo, R., Augier, D., Goedert, J., Jean, A., Royo-Torres, R., Qvarnström, M., Peyre de Fabrègues, C. & Marchal, J. (2020). A Lower Cretaceous Lagerstätte from Western Europe: taphonomical overview of the vertebrate assemblage of Angeac-Charente sote (Western France). *Lethaia* **in press**.

Rozada, L., Allain, R., Vullo, R., Leprince, A. & Tournepiche, J.-F. (2014). Taphonomy of the ornithomimosaur dinosaur herd from the Early Cretaceous lignitic bone bed of Angeac-Charente (France). In: *74th Annual Meeting of the Society of Vertebrate*

Paleontology, Programs and Abstracts. Présenté au *74th Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology*, Berlin, Allemagne.

Ruban, D.A. (2005). Mesozoic marine fossil diversity and mass extinction: an experience with the middle XIX century paleontological data. *Revue de Paléobiologie* **24**, 287-290. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.03.021

Russell, D.A. (1989). *The Dinosaurs of North America: An Odyssee in Time*, University of Toronto Press. ed. Toronto, Canada, 240 p.

Saint-Seine, P. de & Casier, E. (1962). Poissons fossiles des couches de Stanleyville (Congo). Deuxième partie : la faune marine des calcaires de Songa. *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale, série in 8°, Sciences Géologiques* **44**, 1-52.

Salisbury, S.W. (2002). Crocodilians from the Lower Cretaceous (Berriasian) Purbeck Limestone Group of Dorset, Southern England. *Special Papers in Palaeontology* **68**, 121-144.

Sanchíz, B. (1998). Salientia. In: Wellnhofer, P. (Éditeur), *Encyclopedia of Palaeoherpetology*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, Allemagne, p. 1-276.

Sander, P.M., Mateus, O., Laven, T. & Knötschke, N. (2006). Bone histology indicates insular dwarfism in a new Late Jurassic sauropod dinosaur. *Nature* **441**, 739-741. https://doi.org/10.1038/nature04633

Sankey, J.T. (2008). Vertebrate paleoecology from microsites, Talley Mountain, Upper Aguja Formation (Late Cretaceous), Big Bend National Park, Texas, USA. In: Sankey, J.T. & Baszio, S. (Éditeurs), *Vertebrate Microfossil Assemblages: Their Role in Paleoecology and Paleobiogeography*. Bloomington, Indiana, États-Unis, p. 61-77.

Sankey, J.T. & Baszio, S. (Éds.) (2008). *Vertebrate Microfossil Assemblages: Their role in paleoecology and paleobiogeography*, *Life of the Past*. Indiana University Press, Bloomington, Indiana, États-Unis, 278 p.

Santos, B.R.C., Carvalho, I.S., Araújo Medeiros, M.A. & Barros Santos, R.A. (2011). Dentes de *Candidodon itapecuruense* da lha do Cajual (Formação Alcântara), Cretáceo do Maranhão. Présenté au *XXII Congresso Brasileiro de Paleontologia - Paleontologia : Caminando pelo tempo*, p. 379-383.

Santos, R.O., Laurin, M. & Zaher, H. (2020). A review of the fossil record of Gymnophiona (Tetrapoda; Lissamphibia) with comments on its use to calibrate molecular timetrees. *Preprints* 1-47. https://doi.org/10.20944/preprints202006.0264.v1

Scanlon, J.D. & Lee, M.S.Y. (2002). Varanoid-like dentition in primitive snakes (Madtsoiidae). *Journal of Herpetology* **36**, 100-106. https://doi.org/10.2307/1565810

Scheyer, T.M. & Anquetin, J. (2008). Bone histology of the Middle Jurassic turtle shell remains from Kirtlington, Oxfordshire, England. *Lethaia* **41**, 85-96. https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.2007.00044.x

Schlüter, T. & Schwarzhans, W. (1978). Eine Bonebed-Lagerstätte aus dem Wealden Süd-Tunisiens (Umgebung Ksar Krerachfa). *Berliner Geowissenschaften Abhandlungen A* **8**, 53-65.

Schnyder, J., Baudin, F. & Deconinck, J.-F. (2005). A possible tsunami deposit around the Jurassic–Cretaceous boundary in the Boulonnais area (northern France). *Sedimentary Geology* **177**, 209-227. https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2005.02.008

Schnyder, J., Deconinck, J.-F., Baudin, F., Colombié, C., Jan Du Chêne, R., Gardin, S., Galbrun, B. & de Rafélis, M. (2012). Purbeck beds (Late Jurassic) in the Phare de Chassiron section (Île d'Oléron, NW Aquitaine Basin, France): Refined age-assignment and long-term depositional sequences. *Geobios* **45**, 485-499. https://doi.org/10.1016/j.geobios.2012.01.003

Schröder, K.M., López-Arbarello, A. & Ebert, M. (2012). *Macrosemimimus*, gen. nov. (Actinopterygii, Semionotiformes), from the Late Jurassic of Germany, England, and France. *Journal of Vertebrate Paleontology* **32**, 512-529. https://doi.org/10.1080/02724634.2012.649626

Schudack, M. (2000). Geological setting and dating of the Guimarota bed. In: Martin, T. & Krebs, B. (Éditeurs), *Guimarota: A Jurassic Ecosystem*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, Allemagne, p. 21-26.

Schultze, H.-P. & Chorn, J. (1997). The Permo-Carboniferous genus *Sagenodus* and the beginning of modern lungfish. *Contributions to Zoology* **67**, 9-70. https://doi.org/10.1163/18759866-06701002

Schwarz, D., Raddatz, M. & Wings, O. (2017). *Knoetschkesuchus langenbergensis* gen. nov. sp. nov., a new atoposaurid crocodyliform from the Upper Jurassic Langenberg Quarry (Lower Saxony, northwestern Germany), and its relationships to *Theriosuchus*. *PLOS ONE* **12**, 1-47. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0160617

Schwarz, D. & Salisbury, S.W. (2005). A new species of *Theriosuchus* (Atoposauridae, Crocodylomorpha) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Guimarota, Portugal. *Geobios* **38**, 779-802. https://doi.org/10.1016/j.geobios.2004.04.005

Schwarz-Wings, D., Rees, J. & Lindgren, J. (2009). Lower Cretaceous Mesoeucrocodylians from Scandinavia (Denmark and Sweden). *Cretaceous Research* **30**, 1345-1355. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2009.07.011

Scotese, C.R. (1991). Jurassic and Cretaceous plate tectonic reconstructions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **87**, 493-501. https://doi.org/10.1016/0031-0182(91)90145-H

Scotese, C.R. (2013). Map Folio of the Tithonian (148,2 Ma).

Seiffert, J. (1969). Urodelen-atlas aus dem obersten Bajocien von SE-Aveyron (Südfrankreich). *Paläontologische Zeitschrift* **43**, 32-36. https://doi.org/10.1007/BF02987925

Sepkoski, J.J.Jr. (1986). Phanerozoic Overview of Mass Extinction. In: Raup, D.M. & Jablonski, D. (Éditeurs), *Patterns and Processes in the History of Life*. *Dahlem Workshop Reports*. Springer, Berlin, Heidelberg, Allemagne, p. 277-295. https://doi.org/10.1007/978-3-642-70831-2_15

Sepkoski, J.J.Jr. (1992). A compendium of fossil marine animal families, 2nd edition. *Contributions in Biology and Geology* **83**, 1-156.

Sepkoski, J.J.Jr. (1993). Ten years in the library: New data confirm paleontological patterns. *Paleobiology* **19**, 43-51.

Sereno, P.C., Beck, A.L., Dutheil, D.B., Larsson, H.C.E., Lyon, G.H., Moussa, B., Sadleir, R.W., Sidor, C.A., Varricchio, D.J., Wilson, G.P. & Wilson, J.A. (1999). Cretaceous sauropods from the Sahara and the uneven rate of skeletal evolution among dinosaurs. *Science* **286**, 1342-1347. https://doi.org/10.1126/science.286.5443.1342

Sereno, P.C., Dutheil, D.B., Iarochene, M., Larsson, H.C.E., Lyon, G.H., Magwene, P.M., Sidor, C.A., Varricchio, D.J. & Wilson, J.A. (1996). Predatory dinosaurs from the Sahara and Late Cretaceous faunal fifferentiation. *Science* **272**, 986-991. https://doi.org/10.1126/science.272.5264.986

Sereno, P.C., Wilson, J.A. & Conrad, J.L. (2004). New dinosaurs link southern landmasses in the Mid–Cretaceous. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **271**, 1325-1330. https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2692

Sereno, P.C., Wilson, J.A., Larsson, H.C.E., Dutheil, D.B. & Sues, H.-D. (1994). Early Cretaceous dinosaurs from the Sahara. *Science* **266**, 267-271. https://doi.org/10.1126/science.266.5183.267

Serrano-Martínez, A., Ortega, F., Sciscio, L., Tent-Manclús, J.E., Fierro Bandera, I. & Knoll, F. (2015). New theropod remains from the Tiourarén Formation (?Middle Jurassic, Niger) and their bearing on the dental evolution in basal tetanurans. *Proceedings of the Geologists' Association* **126**, 107-118. https://doi.org/10.1016/j.pgeola.2014.10.005

Serrano-Martínez, A., Vidal, D., Sciscio, L., Ortega, F. & Knoll, F. (2015). Isolated theropod teeth from the Middle Jurassic of Niger and the early dental evolution of Spinosauridae. *Acta Palaeontologica Polonica* **61**, 403-415. https://doi.org/10.4202/app.00101.2014

Setoguchi, T., Matsuda, M. & Matsuoka, H. (1999). New discovery of an Early Cretaceous tritylodontid (Reptila, Therapsida) from Japan and the phylogenetic reconstruction of Tritylodontidae based on the dental characters. In: Wang, Y.Q. & Deng, T. (Éditeurs), *Proceedings of the 7th Annual Meeting of the Chinese Society of Vertebrate Paleontology*. Présenté au *7th Annual Meeting of the Chinese Society of Vertebrate Paleontology*, China Ocean Press, Beijing, China, p. 117-124.

Seton, M., Müller, R.D., Zahirovic, S., Gaina, C., Torsvik, T., Shephard, G., Talsma, A., Gurnis, M., Turner, M., Maus, S. & Chandler, M. (2012). Global continental and ocean basin reconstructions since 200Ma. *Earth-Science Reviews* **113**, 212-270. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2012.03.002

Sezgin, M. & Sankur, B. (2004). Survey over image thresholding techniques and quantitative performance evaluation. *Journal of Electronic Imaging* **13**, 146-165. https://doi.org/10.1117/1.1631315

Sigogneau-Russell, D. (1989). Découverte du premier Symmétrodonte (Mammalia) du continent africain. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2* **309**, 921-926.

Sigogneau-Russell, D. (1991a). Nouveaux mammifères thériens du Crétacé inférieur du Maroc. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2* **313**, 279-285.

Sigogneau-Russell, D. (1991b). First evidence of Multituberculata (Mammalia) in the Mesozoic of Africa. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* **2**, 119-125.

Sigogneau-Russell, D. (1991c). Découverte du premier mammifère tribosphénique du Mésozoïque africain. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2* **313**, 1635-1640.

Sigogneau-Russell, D. (1992). *Hypomylos phelizoni* nov. gen. nov. sp., une étape précoce de l'évolution de la molaire tribosphénique (Crétacé basal du Maroc). *Geobios* **25**, 389-393.

Sigogneau-Russell, D. (1995a). Further data and reflexions on the tribosphenid mammals (Tribotheria) from the Early Cretaceous of Morocco. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle 4e série* **16**, 291-312.

Sigogneau-Russell, D. (1995b). Two possibly aquatic triconodont mammals from the Early Cretaceous of Morocco. *Acta Palaeontologica Polonica* **40**, 149-162.

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

Sigogneau-Russell, D. (2003a). Diversity of triconodont mammals from the Early Cretaceous of North Africa - Affinities of the amphilestids. *Palaeovertebrata* **32**, 27-55.

Sigogneau-Russell, D. (2003b). Holotherian mammals from the Forest Marble (Middle Jurassic of England). *Geodiversitas* **25**, 501-537.

Sigogneau-Russell, D. & Ensom, P.C. (1994). Découverte, dans le groupe de Purbeck (Berriasien, Angleterre), du plus ancien témoignage de l'existence de mammifères tribosphéniques. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2* **319**, 833-838.

Sigogneau-Russell, D. & Ensom, P. (1998). *Thereuodon* (Theria, Symmetrodonta) from the Lower Cretaceous of North Africa and Europe, and a brief review of symmetrodonts. *Cretaceous Research* **19**, 445-470. https://doi.org/10.1006/cres.1998.0115

Sigogneau-Russell, D., Evans, S.E., Levine, J.F. & Russell, D.A. (1998). The Early Cretaceous microvertebrate locality of Anoual, Morocco: a glimpse at the small vertebrate assemblages of Africa. In: Lucas, S.G., Kirkland, J.I. & Estep, J.W. (Éditeurs), *Lower and Middle Cretaceous Terrestrial Ecosystems*. *New Mexico Museum of Natural History and Science*. New Mexico Museum of Natural Histroy and Science, Albuquerque, Nouveau-Mexique, États-Unis, p. 177-182.

Sigogneau-Russell, D. & Hahn, G. (1994). Late Triassic microvertebrates from central Europe. In: Fraser, N.C. & Sues, H.-D. (Éditeurs), *In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods*. Cambridge University Press, Cambridge, New York, États-Unis, p. 197-213.

Sigogneau-Russell, D., Hooker, J.J. & Ensom, P.C. (2001). The oldest tribosphenic mammal from Laurasia (Purbeck Limestone Group, Berriasian, Cretaceous, UK) and its bearing on the 'dual origin' of Tribosphenida. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series IIA - Earth and Planetary Science* **333**, 141-147. https://doi.org/10.1016/S1251-8050(01)01612-3

Sigogneau-Russell, D. & Kielan-Jaworowska, Z. (2002). Mammals from the Purbeck Limestone Group of Dorset, southern England. *Papers in Palaeontology* **68**, 241-256.

Sigogneau-Russell, D., Monbaron, M. & De Kaenel, E. (1990). Nouvelles données sur le gisement à mammifères mésozoïques du Haut-Atlas marocain. *Geobios* **23**, 461-483.

Sigogneau-Russell, D., Monbaron, M. & Russell, D.E. (1988). Découverte de mammifères dans le Mésozoïque moyen d'Afrique. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2* **307**, 1045-1050.

Simões, T.R., Caldwell, M.W., Tałanda, M., Bernardi, M., Palci, A., Vernygora, O., Bernardini, F., Mancini, L. & Nydam, R.L. (2018). The origin of squamates revealed by a Middle Triassic lizard from the Italian Alps. *Nature* **557**, 706-709. https://doi.org/10.1038/s41586-018-0093-3

Simpson, G.G. (1926). Mesozoic Mammalia. V. *Dromatherium* and *Microconodon*. *American Journal of Science - Fifth Series* **12**, 87-108.

Sire, J.-Y. (1990). From ganoid to elasmoid scales in the actinopterygian fishes. *Netherlands Journal of Zoology* **40** (1-2), 75-92. https://doi.org/10.1163/156854289X00192

Skrzycki, P., Niedźwiedzki, G. & Tałanda, M. (2018). Dipnoan remains from the Lower-Middle Triassic of the Holy Cross Mountains and northeastern Poland, with remarks on dipnoan palaeobiogeography. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **496**, 332-345. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.01.049

Skutschas, P.P. (2006). Mesozoic amphibians from Siberia, Russia. In: *9th International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota*. Présenté au *9th International Symposium on Mesozoic terrestrial Ecosystems and Biota*, Natural History Museum Publications, Londres, RU, p. 123-126.

Skutschas, P.P. (2013). Mesozoic salamanders and albanerpetontids of Middle Asia, Kazakhstan, and Siberia. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* **93**, 441-457. https://doi.org/10.1007/s12549-013-0126-8

Skutschas, P.P. (2016). A new crown-group salamander from the Middle Jurassic of Western Siberia, Russia. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* **96**, 41-48. https://doi.org/10.1007/s12549-015-0216-x

Skutschas, P.P., Kolchanov, V., Averianov, A., Martin, T., Schellhorn, R., Kolosov, P. & Vitenko, D. (2018). A new relict stem salamander from the Early Cretaceous of Yakutia, Siberian Russia. *Acta Palaeontologica Polonica* **63**, 519-525. https://doi.org/10.4202/app.00498.2018

Skutschas, P.P. & Krasnolutskii, S.A. (2011). A new genus and species of basal salamanders from the Middle Jurassic of western Siberia, Russia. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences* **315**, 167-175.

Skutschas, P.P., Krasnolutskii, S.A. & Snetkov, P.B. (2009). Vertebrate assemblage of the Middle Jurassic locality « Berezovsk Quarry » (Shaypovo District of the Krasnoyarsk Territory): results of study and perspectives. *Almanakh* **4**, 163-166.

Skutschas, P.P., Leshchinskiy, S.V., Rezvyi, A.S., Fayngertz, A.V. & Krasnolutskii, S.A. (2005). Remains of salamanders from the Middle Jurassic of the Krasnoyarsk Territory. In: Rozanov, A.Y., Lopatin, A.V. & Parkhaev, P.Y. (Éditeurs), *Modern Paleontology: Classical and Newest Methods*. Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences, Moscou, Russie, p. 121-124.

Skutschas, P.P. & Martin, T. (2011). Cranial anatomy of the stem salamander *Kokartus honorarius* (Amphibia: Caudata) from the Middle Jurassic of Kyrgyzstan. *Zoological Journal of the Linnean Society* **161**, 816-838. https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2010.00663.x

Skutschas, P.P., Martin, T. & Krasnolutskii, S.A. (2016). First Jurassic frog from Siberia, Russia. *Journal of Vertebrate Paleontology* **36**, e1101376. https://doi.org/10.1080/02724634.2016.1101376

Smith, J.B. (2005). Heterodonty in *Tyrannosaurus rex*: implications for the taxonomic and systematic utility of theropod dentitions. *Journal of Vertebrate Paleontology* **25**, 865-887. https://doi.org/10.1671/0272-4634(2005)025[0865:HITRIF]2.0.CO;2

Smith, J.B. (2007). Dental morphology and variation in *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* **27**, 103-126. https://doi.org/10.1671/0272-4634(2007)27[103:DMAVIM]2.0.CO;2

Smith, J.B. & Dalla Vecchia, F.M. (2006). An abelisaurid (Dinosauria: Theropoda) tooth from the Lower Cretaceous Chicla formation of Libya. *Journal of African Earth Sciences* **46**, 240-244. https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2006.05.007

Smith, J.B. & Lamanna, M.C. (2006). An abelisaurid from the Late Cretaceous of Egypt: implications for theropod biogeography. *Naturwissenschaften* **93**, 242-245. https://doi.org/10.1007/s00114-006-0092-3

Smith, J.B., Vann, D.R. & Dodson, P. (2005). Dental morphology and variation in theropod dinosaurs: Implications for the taxonomic identification of isolated teeth. *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology* **285A**, 699-736. https://doi.org/10.1002/ar.a.20206

Soto, M. & Perea, D. (2010). Late Jurassic lungfishes (Dipnoi) from Uruguay, with comments on the systematics of Gondwanan ceratodontiforms. *Journal of Vertebrate Paleontology* **30**, 1049-1058. https://doi.org/10.1080/02724634.2010.483540

Sousa, E.P.D. (2006). *Os Dipnoiformes da Formação Alcântara (Albo-Cenomaniano), Ilha do Cajual, Maranhão*. (Mémoire de Master) Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" Instituto de Geociencias e Ciencias Exatas, São Paulo, Brésil. 117 p.

Stampfli, G.M. & Borel, G.D. (2002). A plate tectonic model for the Paleozoic and Mesozoic constrained by dynamic plate boundaries and restored synthetic oceanic isochrons. *Earth and Planetary Science Letters* **196**, 17-33. https://doi.org/10.1016/S0012-821X(01)00588-X

Steel, R. (1973). *Crocodylia. Handbuch der Paläoherpetologie, Teil 16*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Allemagne.

Sterli, J. (2008). A new, nearly complete stem turtle from the Jurassic of South America with implications for turtle evolution. *Biology Letters* **4**, 286-289. https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0022

Sues, H.-D. (2001). On *Microconodon*, a Late Triassic cynodont from the Newark supergroup of eastern North America. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* **156**, 37-48.

Sues, H.-D., Olsen, P.E. & Kroehler, P.A. (1994). Small tetrapods from the Upper Triassic of the Richmond Basin (Newark Supergroup), Virginia. In: Fraser, N.C. & Sues, H.-D. (Éditeurs), *In the Shadow od the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods*. Cambridge University Press, Cambridge, New York, États-Unis, p. 161-170.

Sues, H.-D. & Reisz, R.R. (1995). First record of the Early Mesozoic sphenodontian *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the southern hemisphere. *Journal of Paleontology* **69**, 123-126.

Sukhanov, V.B. (2006). An archaic turtle, *Heckerochelys romani* gen. et sp. nov., from the Middle Jurassic of Moscow region, Russia. *Fossil turtle research* **1**, 112-118.

Sulej, T., Niedźwiedzki, G., Tałanda, M., Dróżdż, D. & Hara, E. (2018). A new early Late Triassic non-mammaliaform eucynodont from Poland. *Historical Biology* 1-13. https://doi.org/10.1080/08912963.2018.1471477

Sun, A., Li, J., Ye, X., Dong, Z. & Hou, L. (1992). *The Chinese fossil reptiles and their kins*, Science Press. ed. Beijing, China.

Sweetman, S.C. (2006). A gobiconodontid (Mammalia, Eutriconodonta) from the Early Cretaceous (Barremian) Wessex Formation of the Isle of Wight, Southern Britain. *Palaeontology* **49**, 889-897. https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2006.00564.x

Sweetman, S.C. (2016). A comparison of Barremian–early Aptian vertebrate assemblages from the Jehol Group, north-east China and the Wealden Group, southern Britain: the value of microvertebrate studies in adverse preservational settings. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* **96**, 149-167. https://doi.org/10.1007/s12549-015-0217-9

Sweetman, S.C & Gardner, J. (2013). A new albanerpetontid amphibian from the Early Cretaceous (Barremian) Wessex Formation of the Isle of Wight, southern England. *Acta Palaeontologica Polonica* **58**, 295-324. https://doi.org/10.4202/app.2011.0109

Sweetman, S.C. & Martill, D.M. (2010). Pterosaurs of the Wessex Formation (Early Cretaceous, Barremian) of the Isle of Wight, southern England: a review with new data. *Journal of Iberian Geology* **36**, 225-242. https://doi.org/10.5209/rev_JIGE.2010.v36.n2.9

Sweetman, S.C., Martill, D.M. & Smith, G. (2018). Notes on the discovery of two eutherian mammals in the « Mammal Bed » of the Purbeck Group (Early Cretaceous, Berriasien) exposed in Durlston Bay, Dorset, UK. *Proceedings of the Dorset Natural History & Archaeological Society* **139**, 105-114.

Sweetman, S.C, Smith, G. & Martill, D.M. (2017). Highly derived eutherian mammals from the earliest Cretaceous of southern Britain. *Acta Palaeontologica Polonica* **62**, 657-665. https://doi.org/10.4202/app.00408.2017

Swennen, C. & Yu, Y. (2004). Notes on feeding structures of the Black-faced Spoonbill *Platalea minor*. *Ornithological Science* **3**, 119-124. https://doi.org/10.2326/osj.3.119

Swofford, D.L. (2003). *PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods)*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, États-Unis.

Taquet, P. (1967). Découvertes paléontologiques récentes dans le Nord du Niger. *Colloques internationaux du Centre national de la Recherche scientifique* **163**, 415-418.

Taquet, P. (1976). *Géologie et Paléontologie du Gisement de Gadoufaoua (Aptein du Niger)*, Éditions du Centre National de la Recherche Scientifique. ed, *Cahiers de Paléontologie.* Paris, France, 247 p.

Tatarinov, L.P. & Mashchenko, E.N. (1999). A find of an aberrant tritylodont (Reptilia, Cynodontia) in the Lower Cretaceous of the Kemerovo region. *Paleontologicheskii Zhurnal* **4**, 91-92.

Taverne, L. (2016). New data on the osteoglossid fishes (Teleostei, Osteoglossiformes) from the marine Danian (Paleocene) of Landana (Cabinda Enclave, Angola). *Geo-Eco-Trop* **40**, 297-304.

Taverne, L. & Capasso, L. (2012). Osteology and relationships of *Prognathoglossum kalassyi* gen. and sp. nov. (Teleostei, Osteoglossiformes, Pantodontidae) from the marine Cenomanian (Upper Cretaceous) of En Nammoura (Lebanon). *Cybium* **36**, 563-574.

Taverne, L., Nolf, D. & Folie, A. (2007). On the presence of the osteoglossid fish genus *Scleropages* (Teleostei, Osteoglossiformes) in the continental Paleocene of Hainin (Mons Basin, Belgium). *Belgian Journal of Zoology* **137**, 89-97.

Tennant, J. (2017). *The Jurassic/Cretaceous boundary: a hidden mass extinction in tetrapods?* (thèse de doctorat non publiée). Imperial College London, Londres, Royaume-Uni, 690 p. https://doi.org/10.31237/osf.io/hcbre

Tennant, J.P. & Mannion, P.D. (2014). Revision of the Late Jurassic crocodyliform *Alligatorellus* , and evidence for allopatric speciation driving high diversity in western European atoposaurids. *PeerJ* **2**, 1-37. https://doi.org/10.7717/peerj.599

Tennant, J.P., Mannion, P.D. & Upchurch, P. (2016a). Evolutionary relationships and systematics of Atoposauridae (Crocodylomorpha: Neosuchia): implications for the rise of Eusuchia. *Zoological Journal of the Linnean Society* **177**, 854-936. https://doi.org/10.1111/zoj.12400

Tennant, J.P., Mannion, P.D. & Upchurch, P. (2016b). Environmental drivers of crocodyliform extinction across the Jurassic/Cretaceous transition. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **283**, 1-10. https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2840

Tennant, J.P., Mannion, P.D., Upchurch, P., Sutton, M.D. & Price, G.D. (2016c). Biotic and environmental dynamics through the Late Jurassic-Early Cretaceous transition: evidence for protracted faunal and ecological turnover: Jurassic-Cretaceous biotic and abiotic dynamics. *Biological Reviews* **92**, 776-814. https://doi.org/10.1111/brv.12255

Termier, H., Gubler, G. & Lapparent, A.-F. de (1940). Reptiles et poissons du Bathonien d'El Mers (Moyen-Atlas marocain). *Comptes rendus de l'Académie des sciences* **210**, 768-770.

The Paleobiology Database Contributors (2019). The Paleobiology Database [WWW Document]. *The Paleobiology Database*. URL https://paleobiodb.org/navigator/ (consulté le 12.13.19).

Thies, D. (1995). Placoid scales (Chondrichthyes: Elasmobranchii) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of northern Germany. *Journal of Vertebrate Paleontology* **15**, 463-481. https://doi.org/10.1080/02724634.1995.10011242

Thies, D. & Mudroch, A. (1996). Actinopterygian teeth from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of N Germany. In: Arratia, G. & Viohl, G. (Éditeurs), *Meszoic Fishes - Systematics and Paleoecology*. Munich, Allemagne, p. 105-114.

Thies, D. & Turner, S. (2001). Jurassic actinopterygian fish from Monto, southeast Queensland. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* **25**, 381-386. https://doi.org/10.1080/03115510108619227

Thies, D., Windolf, R. & Mudroch, A. (1997). First record of Atoposauridae (Crocodylia: Metamesosuchia) in the Upper Jurassic (Kimmeridgian) of Northwest Germany. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen* **205**, 393-411. https://doi.org/10.1127/njgpa/205/1997/393

Throckmorton, G.S., Hopson, J.A. & Parks, P. (1981). A redescription of *Toxolophosaurus cloudi* Olson, a Lower Cretaceous herbivorous sphenodontid reptile. *Journal of Paleontology* **55**, 586-597.

Thulborn, R.A. (1973). Teeth of ornithischian dinosaurs from the Upper Jurassic of Portugal, with description of a hypsilophdontid (*Phyllodon henkelli* gen. et sp. nov.) from the Guimarota lignite. *Memória dos Serviços Geológicos de Portugal* **22**, 89-134.

Tong, H., Buffetaut, E. & Suteethorn, V. (2002). Middle Jurassic turtles from southern Thailand. *Geological Magazine* **139**, 687-697. https://doi.org/10.1017/S0016756802006805

Tong, H. & Hirayama, R. (2004). First Cretaceous dermochelyoid turtle from Africa. *Revue de Paléobiologie, volume spécial* **9**, 55-59.

Turner, A.H., Pol, D., Clarke, J.A., Erickson, G.M. & Norell, M.A. (2007). A basal dromaeosaurid and size evolution preceding avian flight. *Science* **317**, 1378-1381. https://doi.org/10.1126/science.1144066

Unwin, D.M. (1988). New pterosaurs from Brazil. *Nature* **332**, 398-399. https://doi.org/10.1038/332398a0

Unwin, D.M. (2005). *The Pterosaurs: From Deep Time*, Pi Press. ed. New York, New York, États-Unis, 352 p.

Upchurch, P., Hunn, C.A. & Norman, D.B. (2002). An analysis of dinosaurian biogeography: evidence for the existence of vicariance and dispersal patterns caused by geological events. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **269**, 613-621. https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1921

Valeyev, K.M. (2008). First remains of lizards from the Jurassic of Russia. *Vestnik Sankt−Petersburgiskogo Universiteta, Seriya 3, Biologiya* **1**, 86-89.

Vallone, E.R., Vezzosi, R.I. & Cione, A.L. (2017). First fossil fish (Teleostei, Siluriformes) from the Late Pleistocene of Santa Fe Province, Argentina. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* **41**, 369-377. https://doi.org/10.1080/03115518.2017.1288828

Van den Brandt, M.J. & Abdala, F. (2018). Cranial morphology and phylogenetic analysis of *Cynosaurus suppostus* (Therapsida, Cynodontia) from the upper Permian of the Karoo Basin, South Africa. *Palaeontologia africana* **52**, 201-221.

van Heerden, J. & Rubidge, B. (1990). The affinities of the early cynodont reptile, *Nanictosaurus*. *Palaeontologia africana* **24**, 41-44.

Vasilyan, D., Böhme, M., Chkhikvadze, V.M., Semenov, Y.A. & Joyce, W.G. (2013). A new giant salamander (Urodela, Pancryptobrancha) from the Miocene of Eastern Europe (Grytsiv, Ukraine). *Journal of Vertebrate Paleontology* **33**, 301-318. https://doi.org/10.1080/02724634.2013.722151

Veldmeijer, A.J., Signore, M. & Bucci, E. (2007). Predator-prey interaction of Brazilian Cretaceous toothed pterosaurs: a case example. In: Elewa, A.M.T. (Éditeur), *Predation in Organisms: A Distinct Phenomenon*. Springer, Berlin, Allemagne, p. 295-308. https://doi.org/10.1007/978-3-540-46046-6_13

Venczel, M. & Codrea, V.A. (2019). A new *Theriosuchus*-like crocodyliform from the Maastrichtian of Romania. *Cretaceous Research* **100**, 24-38. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.03.018

Venczel, M. & Gardner, J.D. (2005). The geologically youngest albanerpetontid amphibian, from the Lower Pliocene of Hungary. *Palaeontology* **48**, 1273-1300. https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2005.00512.x

Vignaud, P. (1997). La morphologie dentaire des Thalattosuchia. *Palaeovertebrata* **26**, 35-59.

Vijaya & Prasad, G.V.R. (2001). Age of the Kota Formation, Pranhita-Godavari valley, India: A palynological approach. *Journal of the Geological Society of India* **46**, 77-93.

Vitek, N.S. & Danilov, I.G. (2014). Soft-shelled turtles (Trionychidae) from the Cenomanian of Uzbekistan. *Cretaceous Research* **49**, 1-12. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2014.01.004

Vorobiyeva, E.I. (1967). Triassic ceratod from South Fergana and remarks on the systematics and phylogeny of ceratodontids. *Paleontological Journal* **4**, 1-87.

Vrielynck, B., Dercourt, J. & Cottereau, N. (1996). The Tethys: An Ocean Borken by Seuils Lithosphériques. In: Nairn, A.E.M., Ricou, L.-E., Vrielynck, B. & Dercourt, J. (Éditeurs), *The Ocean Basins and Margins - Volume 8: The Tethys Ocean*. Springer US, Boston, Massachusetts, États-Unis, p. 495-511. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-1558-0_16

Vullo, R. (2007). *Les vertébrés du Crétacé supérieur des Charentes (Sud-Ouest de la France) : biodiversité, taphonomie, paléoécologie et paléobiogéographie* (thèse de doctorat publiée). Université de Rennes 1, Rennes, France, 357 p.

Vullo, R., Abit, D., Ballèvre, M., Billon-Bruyat, J.-P., Bourgeais, R., Buffetaut, É., Daviero-Gomez, V., Garcia, G., Gomez, B., Mazin, J.-M., Morel, S., Néraudeau, D., Pouech, J., Rage, J.-C., Schnyder, J. & Tong, H. (2014). Palaeontology of the Purbeck-type (Tithonian, Late Jurassic) bonebeds of Chassiron (Oléron Island, western France). *Comptes Rendus Palevol* **13**, 421-441. https://doi.org/10.1016/j.crpv.2014.03.003

Vullo, R., Allain, R. & Cavin, L. (2016). Convergent Evolution of Jaws between Spinosaurid Dinosaurs and Pike Conger Eels. *Acta Palaeontologica Polonica* **61**, 825-828. https://doi.org/10.4202/app.00284.2016

Vullo, R. & Courville, P. (2014). Fish remains (Elasmobranchii, Actinopterygii) from the Late Cretaceous of the Benue Trough, Nigeria. *Journal of African Earth Sciences* **97**, 194-206. https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2014.04.016

Wang, M., O'Connor, J.K., Xu, X. & Zhou, Z. (2019). A new Jurassic scansoriopterygid and the loss of membranous wings in theropod dinosaurs. *Nature* **569**, 256-259. https://doi.org/10.1038/s41586-019-1137-z

Wang, X., De Almeida Campos, D., Zhou, Z. & Kellner, A.W.A. (2008). A primitive istiodactylid pterosaur (Pterodactyloidea) from the Jiufotang Formation (Early Cretaceous), northeast China. *Zootaxa* **1813**, 1-18. https://doi.org/10.11646/zootaxa.1813.1.1

Wang, X., Kellner, A.W.A., Jiang, S., Cheng, X., Meng, X. & Rodrigues, T. (2010). New long-tailed pterosaurs (Wukongopteridae) from western Liaoning, China. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **82**, 1045-1062. https://doi.org/10.1590/S0001-37652010000400024

Wellnhofer, P. (1991a). Weitere Pterosaurierfunde aus der Santana-Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien. *Palaeontographica Abteilung A* **215**, 43-101.

Wellnhofer, P. (1991b). *The Illustrated Encyclopedia of Pterosaurs*. Salamander Books, Ltd., Londres, Royaume-Uni, 192 p.

Wellnhofer, P. (1996). *The Illustrated encyclopedia of Prehistoric Flying Reptiles, special edition*. Barnes & Noble, New York, New York, États-Unis, 192 p.

Wellnhofer, P. (2003). A Late Triassic pterosaur from the Northern Calcareous Alps (Tyrol, Austria). *Geological Society, London, Special Publications* **217**, 5-22. https://doi.org/10.1144/GSL.SP.2003.217.01.02

Wellnhofer, P. & Buffetaut, E. (1999). Pterosaur remains from the Cretaceous of Morocco. *Paläontologische Zeitschrift* **73**, 133. https://doi.org/10.1007/BF02987987

Wenz, S. & Poyato-Ariza, F.J. (1994). Les actinoptérygiens juvéniles du Crétacé inférieur du montsec et de Las Hoyas (Espagne). *Geobios* **27**, 203-212. https://doi.org/10.1016/S0016-6995(94)80035-9

Werner, C. (1994a). Die continental Wirbeltierfauna aus der unteren Oberkreide des Sudan (WadiMilk Formation). *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen E* **13**, 221-249.

Werner, C. (1994b). Der erste Nachweis von Gymnophionen (Armphibia) in der Kreide (Wadi-Milk-Formation, Sudan). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Monatshefte* **10**, 633.

Wible, J.R. & Rougier, G.W. (2017). Craniomandibular Anatomy of the Subterranean Meridiolestidan Necrolestes patagonensis Ameghino, 1891 (Mammalia, Cladotheria) from the Early Miocene of Patagonia. *Annals of Carnegie Museum* **84**, 183-252. https://doi.org/10.2992/007.084.0302

Wible, J.R., Rougier, G.W., Novacek, M.J., Mckenna, M.C. & Dashzeveg, D. (1995). A mammalian petrosal from the Early Cretaceous of Mongolia: Implications for the evolution of the ear region and mammaliamorph interrelationships. *American Museum Novitates* 1-20.

Wiechmann, M.F. (2000). The albanerpetontids from the Guimarota mine. In: Martin, T. & Krebs, B. (Éditeurs), *Guimarota: A Jurassic Ecosystem*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, Allemagne, p. 51-54.

Wiechmann, M.F. & Gloy, U. (2000). Pterosaurs and urvogels from the Guimarota mine. In: Martin, T. & Krebs, B. (Éditeurs), *Guimarota: a Jurassic Ecosystem*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, Allemagne, p. 83-86.

Wimbledon, W.A.P. (2008). The Jurassic-Cretaceous boundary: An age-old correlative enigma. *Episodes Journal of International Geoscience* **31**, 423-428. https://doi.org/10.18814/epiiugs/2008/v31i4/008

Winchester, L. & Bellairs, A. d'A (1977). Aspects of vertebral development in lizards and snakes. *Journal of Zoology* **181**, 495-525. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1977.tb03259.x

Wings, O. (2015). The Langenberg Quarry near Goslar: Unique window into a terrestrial Late Jurassic ecosystem in Northern Germany. In: *Abstracts of the 12th Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems*. Présenté au *12th International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biotas*, Shenyang, China, p. 99-100.

Wings, O. & Sander, P.M. (2012). The Late Jurassic vertebrate assemblage of the Langenberg Quarry, Oker, Northern Germany. *Fundamental* **20**, 281-284.

Witton, M.P. (2013). *Pterosaurs: Natural History, Evolution, Anatomy*, Princeton University Press. ed. Princeton, New Jersey, États-Unis, 304 p.

Witton, M.P. (2018). Pterosaurs in Mesozoic food webs: a review of fossil evidence. *Geological Society, London, Special Publications* **455**, 7-23. https://doi.org/10.1144/SP455.3

Wu, X.-C. (1994). Late Triassic-Early Jurassic sphenodontians from China and the phylogény of the Sphenodontia. In: Fraser, N.C. & Sues, H.-D. (Éditeurs), *In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods*. Cambridge University Press, Cambridge, New York, États-Unis, p. 38-69.

Xu, G.-H. (2019). Osteology and phylogeny of Robustichthys luopingensis, the largest holostean fish in the Middle Triassic. *PeerJ* **7**, 1-34. https://doi.org/10.7717/peerj.7184

Xu, G.-H., Zhao, L.-J. & Coates, M.I. (2014). The oldest ionoscopiform from China sheds new light on the early evolution of halecomorph fishes. *Biology Letters* **10**, 20140204. https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0204

Xu, X., Zheng, X., Sullivan, C., Wang, X., Xing, L., Wang, Y., Zhang, X., O'Connor, J.K., Zhang, F. & Pan, Y. (2015). A bizarre Jurassic maniraptoran theropod with preserved evidence of membranous wings. *Nature* **521**, 70-73. https://doi.org/10.1038/nature14423

Xu, X., Zhou, Z., Wang, X., Kuang, X., Zhang, F. & Du, X. (2003). Four-winged dinosaurs from China. *Nature* **421**, 335-340. https://doi.org/10.1038/nature01342

Yabumoto, Y. (1994). Early Cretaceous freshwater fish fauna in Kyushu, Japan. *Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History* **13**, 107-254.

Yabumoto, Y. & Yang, S.-Y. (2000). The first record of the Early Cretaceous freshwater fish, *Wakinoichthys aokii*, from Korea. *Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History* **19**, 105-110.

Yadagiri, P. & Prasad, G.V.R. (1977). On the discovery of new *Pholidophorus* fishes from the Kota Formation, Adilabad District, Andhra Prasdesh. *Journal of the Geological Society of India* **18**, 436-44.

Young, C.C. (1948). Fossil crocodiles in China, with notes on dinosaurian remains associated with the Kansu crocodiles. *Vertebrata PalAsiatica* **28**, 255-288.

Young, C.M.E., Hendrickx, C., Challands, T.J., Foffa, D., Ross, D.A., Butler, I.B. & Brusatte, S.L. (2019). New theropod dinosaur teeth from the Middle Jurassic of the Isle of Skye, Scotland. *Scottish Journal of Geology* **55**, 7-19. https://doi.org/10.1144/sjg2018-020

Young, M.T., Tennant, J.P., Brusatte, S.L., Challands, T.J., Fraser, N.C., Clark, N.D.L. & Ross, D.A. (2016). The first definitive Middle Jurassic atoposaurid (Crocodylomorpha, Neosuchia), and a discussion on the genus *Theriosuchus*. *Zoological Journal of the Linnean Society* **176**, 443-462. https://doi.org/10.1111/zoj.12315

Zhang, F., Zhou, Z., Xu, X., Wang, X. & Sullivan, C. (2008). A bizarre Jurassic maniraptoran from China with elongate ribbon-like feathers. *Nature* **455**, 1105-1108. https://doi.org/10.1038/nature07447

Zhou, X., Pêgas, R.V., Leal, M.E.C. & Bonde, N. (2019). *Nurhachius luei*, a new istiodactylid pterosaur (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of Chaoyang City, Liaoning Province (China) and comments on the Istiodactylidae. *PeerJ* **7**, 1-25. https://doi.org/10.7717/peerj.7688

Zhou, Z. (2004). The origin and early evolution of birds: discoveries, disputes, and perspectives from fossil evidence. *Naturwissenschaften* **91**, 455-471. https://doi.org/10.1007/s00114-004-0570-4

Zinke, J. (1998). Small theropod teeth from the Upper Jurassic coal mine of Guimarota (Portugal). *Paläontologische Zeitschrift* **72**, 179-189. https://doi.org/10.1007/BF02987825

Zinke, J. & Rauhut, O.W.M. (1994). Small theropods (Dinosauria, Saurischia) from the Upper Jurassic and Lower Cretaceous of the Iberian Peninsula. *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen E* **13**, 163-177.

Zouhri, S., Sigogneau-Russell, D. & Haddoumi, H. (2017). Microvertébrés de la transition Jurassique-Crétacé du synclinal d'Anoual (Haut-Atlas Oriental). In: Zouhri, S. (Éditeur), *Paléontologie des vertébrés du Maroc : état des connaissances*. *Mémoires de la Société géologique de France*. Société géologique de France, Paris, p. 285-306.

Annexes

Annexe I – Analyse morphométrique des dents de dinosaures théropodes

Cette annexe présente les données morphométriques des dents de dinosaures théropodes retrouvées parmi les microrestes de vertébrés du synclinal d'Anoual (**Tab. 1 – Annexe I**). Ces mesures ont été utilisées dans le cadre d'une analyse morphométrique (analyse discriminante) menée à l'aide du logiciel PAST3 (Hammer *et al.*, 2001) afin de rapprocher ces dents des différents groupes de théropodes (voir Chapitre III.2.10). Elles ont pour cela été intégrées au jeu de données actualisé par Hendrickx *et al*. (2015a) à partir de diverses sources (voir les références citées). Les indices utilisés sont les mêmes que ceux utilisés par Hendrickx *et al*. (2015a), à savoir : CBL, la longueur de la base de la couronne ; CBW, la largeur de la base de la couronne ; CH, la hauteur de la couronne ; AL, la longueur apicale de la couronne ; MCL, la longueur à mi-hauteur de la couronne ; MCW, la largeur à mi-hauteur de la couronne ; MC, la densité de denticules mésiaux ; et DC, la densité de denticules distaux (nombre de denticules distaux sur 5 mm). Ces variables sont en effet celles qui décrivent le mieux la quantité de variation entre les dents de théropodes, et elles caractérisent à la fois la taille de la couronne, sa largeur, son allongement, son épaisseur à différentes hauteurs, ainsi que la taille des denticules. Les données présentées ici sont les mesures brutes : celles-ci ont par la suite été transformées en logarithmes décimaux (log), afin de mieux refléter un jeu de données multivariées normalement distribuées (Hendrickx *et al.*, 2015a).

Le jeu de données d'Hendrickx *et al*. (2015a) est disponible à l'adresse suivante : http://dx.doi.org/10.4202/app.00056.2013.

Tableau 1 – Annexe I. Données morphométriques sur les dents de dinosaures théropodes du synclinal d'Anoual. Voir le texte pour la signification des indices.

Taxon	Specimen	CBL	CBW	CH	AL	CBR	CHR	MCL	MCW	MCR	MC	DC
Abelisauroidea gen. et sp. indet.	KM-A1-12	2,26	1,47	3,41	3,38	0,650442	1,50885	1,79	1,04	0,581006	40	60
Theropoda gen. et sp. indet. I	KM-A1-13	1,63	0,84	2,65	2,91	0,515337	1,625767	1,33	0,69	0,518797		60
Theropoda gen. et sp. indet. I	KM-A1-13	1,5	0,82	1,87	2,47	0,546667	1,246667	1,07	0,54	0,504673	35	?
Theropoda gen. et sp. indet. II	KM-A2-9	1,82	1,22	3,34	3,13	0,67033	1,835165	1,25	0,8	0,64	55	65
Theropoda gen. et sp. indet. I	KM-A2-9	2,59	1,26	5,21	5,92	0,486486	2,011583	1,89	1,05	0,555556	70	40
Theropoda gen. et sp. indet. I	KM-B'-22	1,18	1,03	2,09	2,28	0,872881	1,771186	0,74	0,5	0,675676		40
Theropoda gen. et sp. indet. V	KM-B'-24	1,58	1,17	2,61	6,01	0,740506	1,651899	1,39	0,96	0,690647		95
Coelurosauria gen. et sp. indet. II	KM-B'-25	0,97	0,8	1,51	1,68	0,824742	1,556701	0,88	0,68	0,772727		70
Coelurosauria gen. et sp. indet. I	KM-B'-26	1,78	1,2	2,54	2,76	0,674157	1,426966	1,39	1	0,719424		65
Theropoda gen. et sp. indet. III	KM-B'-26	0,81	0,54	0,89	0,98	0,666667	1,098765	0,56	0,41	0,732143	30	?
Coelurosauria gen. et sp. indet. III	KM-B'-26	1,65	0,83	3,18	3,32	0,50303	1,927273	1,38	0,62	0,449275		70
Coleurosauria gen. et sp. indet. I	KM-D1-6	2,31	1,21	3,31	3,65	0,52381	1,4329	1,77	0,98	0,553672		60
Theropoda gen. et sp. indet. IV	KM-D2-8	1,22	0,78	3,12	3,78	0,639344	2,557377	0,78	0,6	0,769231		
Theropoda gen. et sp. indet. I	KM-D2-11	5,49	3,23	9,93	11,35	0,588342	1,808743	4,22	2,87	0,680095	30	18
Theropoda gen. et sp. indet. I	GEA2-5	2,22	0,98	3,48	3,89	0,441441	1,567568	1,78	0,83	0,466292		40
Theropoda gen. et sp. indet. VI	GEA2-57	1,59	1,12	3,06	3,4	0,704403	1,924528	1,28	0,91	0,710938		
Coelurosauria gen. et sp. indet. II	GEA3-24	5,42	6,2	16,76	16,87	1,143911	3,092251	4,91	4,88	0,99389		
Theropoda gen. et sp. indet. III	GEA3-23	2,15	0,99	3,18	3,45	0,460465	1,47907	1,68	0,9	0,535714		55
Theropoda gen. et sp. indet. III	GEA6-4	2,13	1,52	4,04	4,14	0,713615	1,896714	1,79	1,14	0,636872		50
Abelisauroidea gen. et sp. indet.	GEA6-5	1,86	1,39	2,58	2,63	0,747312	1,387097	1,64	1,31	0,79878	35	50
Theropoda gen. et sp. indet. VI	GEA7-15	1,21	0,73	2,4	2,53	0,603306	1,983471	0,91	0,68	0,747253		
Abelisauroidea gen. et sp. indet.	GEA7-14	2,51	1,59	3,75	4,03	0,633466	1,494024	2,19	1,19	0,543379	40	45
Abelisauroidea gen. et sp. indet.	GEA7-17	2,06	1,09	2,6	2,7	0,529126	1,262136	1,46	0,87	0,59589	50	75
Coelurosauria gen. et sp. indet. I	GEA7-18	2,35	1,64	3,88	4,14	0,697872	1,651064	1,9	1,34	0,705263		55
Coelurosauria gen. et sp. indet. II	GEA7-16	4,13	4,11	8,31	8,61	0,995157	2,012107	3,84	3,17	0,825521	30	50
Coelurosauria gen. et sp. indet. I	GEA7-9	1,1	0,57	1,93	2,1	0,518182	1,754545	0,89	0,45	0,505618		65
Coelurosauria gen. et sp. indet. I	GEA7-10	2,28	1,64	3,3	3,64	0,719298	1,447368	2,09	1,33	0,636364		75
Coelurosauria gen. et sp. indet. I	GEA7-11	1,63	1,09	2,53	2,65	0,668712	1,552147	1,25	0,84	0,672		50
Coelurosauria gen. et sp. indet. I	GEA7-12	2,14	1,05	2,48	3,07	0,490654	1,158879	1,59	0,87	0,54717		50
Coelurosauria gen. et sp. indet. I	GEA7-13	2,53	1,68	2,78	3,06	0,664032	1,098814	1,72	1,21	0,703488		50

Annexe II – Phylogénie des « Dryolestoidea » : liste et détail des caractères morphologiques

Cette liste présente les 190 caractères morphologiques codés dans la matrice de caractères utilisée dans les analyses phylogénétiques des « Dryolestoidea » présentées dans le Chapitre II.2.12. Elle donne le détail des états de caractères, de leur codage et de leur optimisation (ordonnés ou non).

Les caractères 1 à 109 (57,37% du total) sont issus des matrices d'Averianov *et al*. (2013, 2014). Les caractères 110 à 182 (38,42% du total) proviennent des matrices de Rougier *et al*. (2011, 2012) et de Wible & Rougier (2017). Enfin, les caractères 183 à 190 (4,21% du total) sont nouveaux.

1. Maxillary incisor.

0. Absent
1. Present

2. Lower incisors, number *(ordered)*.

0. Four or more
1. Three
2. Fewer than three

3. Lower anteriormost incisor (i1) enlargement and procumbency.

0. Absent
1. Present, both procumbent and enlarged (more than 50% the second incisor (i2))

4. Upper canine, height.

0. Long, at least twice the height of tallest postcanine
1. Short, less than twice the height of tallest postcanine

5. Upper canine, number of roots.

0. Two
1. One

6. Lower canine, shape.

0. Caniniform (unlike premolars)

1. Premolariform (similar in shape and size with last premolar, possibly with posterior cingulid or cingulid cusp)

7. Lower canine, number of roots.

0. One

1. Two

8. Upper postcanine tooth-row.

0. Straight

1 arcuate

9. Diastema separating P1 from P2 (distance equal or larger than half of the P1). Taxa missing P1 or/and P2 coded inapplicable.

0. Present

1. Absent

10. Ultimate upper premolar.

0. Similar in length or shorter and narrower than M1

1. Robust, about twice longer and similar in width with M1

11. Ultimate upper premolar, anterior accessory cusp.

0. Distinct crown cusp

1. Cingular cusp or absent

12. Ultimate upper premolar, posterior accessory cusp.

0. Distinct crown cusp

1. Cingular cusp or absent

13. Ultimate upper premolar, cingulum *(ordered)*.

0. Complete around the crown
1. Only labial cingulum
2. No cingulum
3. Labial and distal cingulum

14. Ultimate upper premolar, supernumerary roots.

0. Absent
1. Present

15. Lower premolars, number *(ordered)*.

0. Three or less
1. Four
2. Five or more

16. Lower premolars, relative size.

0. Gradual increase in size posteriorly
1. p2 smaller than p1 and p3
2. p1-2 similar in size and distinctly smaller than p3-4
3. Only p3-4 present
4. Gradual increase in size but ultimate premolar smaller than penultimate

17. Lower premolars, anterior accessory cusp.

0. Distinct cusp on all premolars
1. Distinct cusp on ultimate premolar, precingulid or absent on more anterior premolars
2. Precingulid or absent on all premolars

18. Lower premolars, lingual cingulid.

0. Continuous
1. Incomplete or absent

19. Ultimate lower premolar, size relative to first molar.

0. Lower or subequal
1. Taller

20. Ultimate lower premolar, W/L ratio *(ordered)*.

0. 0.50 or less

1. Between 0.51 and 0.70

2. 0.71 or greater

21. Ultimate lower premolar, molarization (arrangement of principal cusps a, b (if present) and c).

0. Premolariform (cusps a, b [if present] and c aligned straight or a slight angle)

1. Molariform, with three trigonid cusps forming a triangle (distinctive triangulation)

22. Ultimate lower premolar, symmetry of the main cusp a (protoconid)

0. Symmetrical, anterior and posterior cutting edges are straight and equal or subequal in length

1. Asymmetrical, anterior edge is convex in outline than the posterior edge

2. Asymmetrical, posterior edge is concave in outline and longer than the anterior edge

3. Asymmetrical, anterior edge is concave and longer than the posterior edge

23. Ultimate lower premolar, distinct distal cingulid cusp d.

0. Absent, labial and lingual cingulids if present converging to the pointed posterior end of the crown

1. Present as cingulid cusp

2. Posterior part of the crown rectangular, with a prominent transverse distal cingulid

24. Ultimate lower premolar, supernumerary roots.

0. Absent

1. Present

25. Ultimate lower premolar cusp c (between main cusp a and cingulid cusp d).

0. Present

1. Absent

26. Ultimate lower premolar, distal root (taxa with single root coded inapplicable).

0. Subequal to mesial root

1. Large, elongated root, more than 50% of crown length

27. Replacement in first molariform locus.

0. Present

1. Absent

28. Upper molars, number *(ordered)*.

0. Three or less

1. Four

2. Five

3. Six

4. Seven or eight

29. Upper molars, contact.

0. Upper molars extensively contact each other

1. Upper molars do not contact each other, or barely do so

30. Upper molar shape (calculated on widest molar in series when possible) *(ordered)*.

0. As long as wide, or longer (L/W > 0.99)

1. Wider than long (0.75 < L/W < 0.99)

2. Much wider than long (L/W < 0.75)

31. Upper molars, labial cingulum.

0. Long, extending between marginally placed small stylocone (or parastyle) and metastyle

1. Reduced to a short ridge between metastyle and enlarged stylocone and displaced somewhat lingually

2. Reduced to few marginal cusplets or absent

32. Upper molars, precingulum.

0. Narrow and closely attached to crown, to absent

1. Developed, forming a lingual cusp

33. Upper molars, postcingulum.

0. Narrow and closely oppressed to crown, to absent

1. Developed, forming a lingual cusp

34. Upper molars, pre- and postcingulum elevation.

0. Pre- and postcingulum absent, or little differentiated, or close to crown base
1. Elevated reaching occlusal surface

35. Upper molars, number of roots *(ordered)*.

0. One
1. Two
2. Three
3. More than three

36. Upper molars, position of lingual root (taxa with single root coded inapplicable) *(ordered)*.

0. Absent
1. Under paracone
2. Under protocone or trigon

37. First upper molar, supernumerary roots *(ordered)*.

0. Absent
1. Present

38. Upper molars, stylocone (=cusp B) *(ordered)*.

0. Absent
1. Present, small stylar cusp
2. Present, prominent cusp subequal or larger than paracone

39. Upper molars, metacone (=cusp C).

0. Present
1. Absent

40. Upper molars, metacone (=cusp C), position relative to paracone (taxa with metacone absent coded inaplicable).

0. Metacone labial to paracone
1. Metacone approximately aligned mesiodistally with paracone

41. Upper molars, metacone (= cusp C), shape and size (taxa with metacone absent coded inaplicable).

0. Metacone higher and larger than paracone
1. Cusp-like, smaller but compatible in size with paracone
2. Crest-like, distinctly smaller than paracone

42. Upper molars, preparacrista.

0. Extended labially or mesiolabially towards parastyle or small stylocone
1. Recurved distally towards enlarged and central stylocone

43. Upper posterior molars, stylocone position.

0. Along buccal edge
1. Separated

44. Upper molars, median crest.

0. Absent
1. Present, between stylocone and paracone
2. Present, between median stylar cusp and paracone

45. Upper molars, crest between stylocone and metacone (taxa with metacone absent coded inaplicable).

0. Absent
1. Present

46. Upper molars, ectoflexus.

0. Present
1. Absent

47. Upper molars, parastylar lobe.

0. Absent or poorly developed
1. Present

48. Upper molars, lingual cingulum (taxa with protocone coded as present).

0. Present
1. Absent

49. Upper molars, with a functional lingual protocone that grinds against a basin on the lowers (for taxa with unknown upper molars inferred from lowers).

0. Absent
1. Present

50. Penultimate and ultimate upper molars, both have "last molar" appearance with reduced metastylar region.

0. Absent
1. Present

51. First lower molar, trigonid angle.

0. Main cusps forming a simple longitudinal row
1. Acute angle
2. Obtuse angle

52. First lower molar, supernumerary roots.

0. Absent
1. Present

53. Lower molars, number *(ordered)*.

0. Three or less
1. Four
2. Five
3. Six or seven
4. Eight or more

54. Lower molars, unilateral hypsodonty (buccal side much taller than the lingual side or not).

0. Absent
1. Present

55. Lower molars, length to width ratio (L/W) *(ordered)*.

0. More than 1.1

1. 1.1 or less

56. Lower molars, minimum trigonid angle *(ordered)*.

0. Main cusps forming a simple longitudinal row

1. Obtuse angle (>95)

2. Acute angle (<90)

57. Lower molars, contact *(ordered)*.

0. Lower molars contact each other somewhere along the mesial and distal edges of the crown

1. Lower molars do not contact each other, being separated by interdental spaces

58. Lower molars, roots *(ordered)*.

0. Subequal

1. Posterior root much smaller

2. Single root (posterior root absent)

3. Anterior root smaller

59. Lower molars, roots section.

0. Oval or circular

1. Mesiodistally compressed

60. Lower molars, roots separation *(ordered)*.

0. Roots divided

1. Incipient or incomplete separation

61. Lower molars, main cusps labiolingual compression (at the level of the cusp base but above the cingulid).

0 present

1 absent

62. Lower molars, relative height of the primary cusp a (protoconid) to cusp c (metaconid) (measured as the height ratio of a and c from the bottom of the valley between the two adjacent cusp, on m1).

0. Posterior cusp c is less than 40% of the primary cusp a (protoconid)
1. Posterior cusp c is more than 40% of cusp a

63. Lower molars, paracristid-protocristid in occlusal view.

0. In one line
1. Uppercase lambda shaped
2. D-shaped

64. Lower molars, paracristid and protocristid, lowest point.

0. Approximately at the same level
1. Distinctly higher on protocristid
2. Higher on paracristid

65. Lower molars, protocristid orientation.

0. Longitudinal
1. Oblique
2. Transverse

66. Lower molars, labial curvature of protoconid (cusp a) at the base level relative to the curvature of paraconid (cusps b) and metaconid (cusp c).

0. Cusps a, b, and c have the same degree of bulging
1. Cusp a is far more bulging than cusps b, c

67. Lower molars, paraconid, direction (procumbency of the paraconid) *(ordered)*.

0. Almost vertical, parallel to protoconid (no procumbency)
1. Mesiodorsally directed, deviated from protoconid (paraconid projected as a conical cusp beyond the crown base)

68. Lower molars, paraconid, size relative to metaconid *(ordered)*.

0. Subequal

1. Paraconid smaller than metaconid

2. Paraconid higher than metaconid

69. Lower molars, metaconid *(ordered)*.

0. Pointed

1. Blunt, or chisel-like, or bifid

70. Lower molars, paraconid and metaconid proximity *(ordered)*.

0. Bases widely separated

1. Bases approaching each other, becoming confluent

2. Single cusp (amphyconid)

71. Lower molars, distal metacristid.

0. Absent

1. Incomplete

2. Complete

72. Lower molars, cristid obliqua *(ordered)*.

0. Absent

1. Present

73. Lower molars, hypoflexid *(ordered)*.

0. Absent or shallow

1. Deep (but less than 50% of the talonid width)

2. Very deep (>50% of the talonid width)

74. Lower molars, taloned.

0. Absent or cingulid cusp d

1. Present, single-cusped, heel-like (talonid cusp somewhat lingual to paraconid-metaconid line)

2. Present, single-cusped, shelf-like (talonid cusp on paraconid-metaconid line)

3. Present, two or three cusped

75. Lower molars, talonid to trigonid ratio *(ordered)*.

0. Narrow (talonid <40% of trigonid)
1. Wide (talonid is >40% of trigonid)

76. Lower molars, talonid elevation *(ordered)*.

0. Talonid/protoconid height ratio < 20%
1. Talonid/protoconid height ratio > 20%

77. Lower molars, talonid basin.

0. Absent
1. Incipient
2. Present

78. Lower molars, cingulid cuspule f.

0. Absent
1. Present

79. Lower molars, mesial transverse cingulid *(ordered)*.

0. Absent
1. Present as a continuous shelf bellow the trigonid without occlusal function
2. Present, having occlusal contact with the upper molar

80. Lower molars, cingulid cuspule e.

0. Present
1. Absent

81. Lower molars, lingual cingulid on trigonid *(ordered)*.

0. Complete
1. Incomplete or absent

82. Lower molars, posterior lingual cingulid.

0. Distinctive
1. Weak or absent

83. Lower molars, labial cingulid.

0. Absent or incomplete

1. Complete

84. Lower molars, posterolabial cingulid (postcingulid).

0. Absent or short

1. Present, connected to hypoconulid, extending between talonid and the base of protoconid

2. Present, horizontal above the gum level

85. Lower molars, hypoconulid (cusp d).

0. At the cingulid level

1. Elevated above the cingulid level

86. Lower molars, accessory cusps on labial side.

0. Absent

1. Present

87. Lower molars, extensive wear in hypoflexid (facet 3).

0. Absent

1. Present

88. Wear facets.

0. Absent for lifetime

1. Absent at eruption, but later development by extensive wear of the cusps, which changes the shape of the crown

2. Development of wear facets on a morphology approximatively present upon eruption (basic crown shape present upon eruption of the teeth, with only limited remodeling by wear facets)

89. Anterior end of dentary upturned dorsally so the incisors placed above the level of molars.

0. Absent

1. Present

90. Mandibular symphysis, posterior end.

0. At canine or p1
1. Anterior to canine
2. At p2-3 or more posterior

91. Posterior mental foramen, position.

0. In canine and anterior premolar region
1. At penultimate premolar
2. At ultimate premolar
3. At first molar or more posterior

92. Ratio of dentary height to crown height under tallest molar (measured on lingual side).

0. Less than twice
1. Twice or more

93. Height of mandibular ramus between canine and last molariform *(ordered)*.

0. Sub-uniform
1. Becomes higher posteriorly

94. Dentary, height of labial alveolar border relative to the lingual border.

0. Subequal (at least 80%)
1. Labial border much lower than the lingual one (less than 80 %)

95. Masseteric fossa, ventral border.

0. Absent
1. Present as a broad and low crest
2. Present as a well-defined and thin crest

96. Dentary, masseteric process.

0. Absent
1. Present

97. Meckelian groove in adults.

0. Present

1. Vestigial or absent

98. Meckelian groove, extension (taxa without Meckelian groove coded inapplicable).

0. Does not reach mandibular symphysis anteriorly

1. Extended between mandibular symphysis and mandibular foramen

99. Meckelian groove, orientation (taxa without Meckelian groove coded inapplicable).

0. Convergent on ventral border

1. Parallel to ventral border

100. Mandibular foramen, position to coronoid process.

0. Below or near the level of the anterior border of the coronoid process

1. Posterior to the anterior edge of the coronoid process (the distance between the mandibular foramen and the level of beginning of the anterior edge of the coronoid process is greater than length of two middle molars)

101. Mandibular foramen dorsal to prominent longitudinal ridge.

0. Absent

1. Present

102. Shape of the coronoid process.

0. Anteroposteriorly broad

1. Narrow, separated from condylar process by deep mandibular notch

103. Tilting of the coronoid process of dentary (measured as the angle between the alveolar line and anterior border of coronoid process).

0. Coronoid process is strongly reclined and the coronoid angle is obtuse (>135°)

1. Coronoid process less reclined (135?115°)

2. Coronoid process is near vertical and the coronoid angle small (95?115°)

104. Pterygoid fossa.

0. Absent
1. Restricted to a small area posterior to mandibular foramen
2. Expanded on coronoid process

105. Pterygoid crest *(ordered)*.

0. Present, reaching dentary condyle
1. Present, extending to base of angular process
2. Absent

106. Angular process.

0. Absent
1. Present, as extension of medial pterygoid shelf
2. Present, divergent from medial pterygoid shelf

107. Coronoid, or its attachment scar, in adults.

0. Present
1. Absent

108. Retromolar space, at least half the length of the last molar.

0. Present
1. Absent

109. Dentary peduncle, orientation.

0. Dentary condyle is continuous with the semicircular posterior margin of the dentary
1. Dentary peduncle forms an angle less than 40 degrees to the alveolar margin
2. Dentary peduncle forms an angle of 40 degrees or greater to the alveolar margin

110. Symphysis height.

0. Robust, verticalized
1. Slender, oblique, or approaching horizontal

111. Postdentary trough.

0. Present

1. Absent

112. Groove for replacement of dental lamina.

0. Present

1. Absent

113. Angular process direction.

0. Small knobby process, not projected

1. Straight process, posteriorly directed

2. Transversely flaring

3. Inflected

4. Downturned

114. Antero-posterior position of the angular process relatively to the dentary condyle.

0. Anterior position, the angular process is below the main body of the coronoid process

1. Posterior position, the angular process is placed at the level of the posterior end of the coronoid process

115. Vertical position of the angular process.

0. Low, at or near the level of the ventral border of the mandibular horizontal ramus

1. High, at or near the level of the molar alveolar line

116. Medial fossa on the angular process of the dentary.

0. Present

1. Absent

117. Pterygoid shelf.

0. Absent

1. Present

118. Masseteric foramen.

0. Absent

1. Present

119. Crest of the masseteric fossa along the anterior border of the coronoid process.

0. Absent or weakly developed

1. Present as a distinctive anterior border

120. Mylohyoid process at the level of the anterior border of the coronoid process.

0. Absent

1. Present

121. Lower mandibular margin/condylar peduncle.

0. Not continuous, interrupted by an angular process or a sharp angle

1. Continuous as a single line in lateral view

122. Shape and relative size of the dentary articulation.

0. Small and dorsoventrally compressed

1. Condyle is massive and bulbous, 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

123. Ventral border of the dentary peduncle.

0. Posteriorly tapering without a condyle

1. Columnar or ridge-like

2. Ventrally flaring

3. Robust and short

124. Position of the dentary condyle relatively to the vertical level of the postcanine alveoli.

0. Below or about the same level as the postcanine alveoli

1. Above the level of the postcanine alveoli

125. Alignment of the ultimate molar to the anterior margin of the coronoid process of the dentary.

0. Ultimate functional molar is medial to the coronoid process

1. Ultimate functional molar is in alignment with the anterior margin of the coronoid process

126. Shape of the ventral edge of the jaw in the area of the angular process.

0. Straight

1. Convex

2. Concave

127. Incisor replacement.

0. Alternating and multiple replacement

1. Diphyodont replacement or none

128. Staggered incisor.

0. Absent

1. Present

129. Canine replacement.

0. Multiple replacements

1. Diphyodont

130. Replacement of premolariforms.

0. Multiple replacements

1. One replacement or none

131. Penultimate lower premolar size.

0. Small and subequal to other premolars

1. Larger than any of the other premolars, longer and/or taller

2. Hypertrophied, dominant tooth in the series

132. Penultimate lower premolar - paraconid (cusp b).

0. Much smaller than metaconid (cups c) of the same tooth, or absent

1. Well-developed as an important cusp of the trigonid

133. Last lower premolar - anterior cusp b (paraconid).

0. Present, at least subequal to cusp c, or posterior cingular cusp of the same tooth

1. Small, much smaller than cups c or posterior cingular of the same tooth, or vestigial to absent

134. Last upper premolar - functional protocone.

0. Absent

1. Present

135. Last upper premolar - parastylar hook.

0. Present

1. Absent or very small

136. Development of postprotocrista on upper molars for double rank postvallum shear (for molars with reversed triangulation of molar cusps only).

0. Postprotocrista is short and does not extend labially beyond metacone

1. Postprotocrista is long and extends labially beyond metacone

137. Precise opposition of upper and lower molars (either one-to-one, or occluding at the opposite embrasure or talonid).

0. Absence of precise opposition of upper and lower molars

1. Present (either one-to-one, or occluding at the opposite embrasure or talonid)

138. Relative elevation of the bases of the paraconid (cusp b) and the metaconid (cusp c).

0. Almost or at the same level

1. Base of the paraconid higher than the base of the metaconid

2. Base of the metaconid higher than the base of the paraconid

139. Cristid obliqua orientation.

0. Oriented to or lingual to the metaconid-protoconid notch

1. Hypertrophied and directed to the posterior part of the metaconid

2. Short and pointed anteriorly between the metaconid-protoconid notch and the protoconid

140. Lower molar - pre-entocristid on the talonid heel.

0. Talonid lacks medial and longitudinal crest

1. Pre-entoconid cristid of talonid is in alignment with the metaconid or with the postmetacristid if the latter is present

2. Pre-entocristid crest is offset from the metaconid and it is lingual to the base of the metaconid

141. Labial curvature of the main cusps a, b and c at the level of cusp valley of the penultimate and ultimate upper molars *(ordered)*.

0. Cusps a, b and c have about the same degree of bulging

1. Cusp a is slightly concave (or far less convex than either cusp b or c)

142. Cingulid shelf wrapping around anterointernal corner of lower molar to extend to the lingual side of the trigonid below the paraconid *(ordered)*.

0. Absent

1. Present, weakly developed and restricted to the mesial aspect of the paraconid base

2. Present, strongly developed, running along most of the lingual base of the paraconid

143. Interlocking mechanism between two adjacent lower molars.

0. Absent

1. Present, posterior cingular cuspule d of the preceding molar fits in between cingular cuspules e and f of the succeeding molar or flat surfaces of mesial cingula or cusp b

2. Present, posterior cingular cuspule d fits in between cingular cuspule e and cusp b of the succeeding molar

3. Present, posterior cingular cuspule d of the preceding molar fits into and embayment or vertical groove of the anterior aspect of cusp b of the succeeding molar

144. Size ratio of posterior molars (lower molars preferred when available) *(ordered)*.

0. Last three postcanines forming a series of posteriorly decreasing size
1. Penultimate molar is the largest of the molars
2. Ultimate molar is the largest of the molars

145. Orientation of the paracristid relatively to the longitudinal axis of molars *(ordered)*.

0. Longitudinal
1. Oblique
2. Transverse

146. Paraconid presence on lower molars *(ordered)*.

0. Present
1. Absent

147. Mesiolingual surface of paraconid on lower molars *(ordered)*.

0. Rounded
1. Forming a keel

148. Hypoconid.

0. Absent
1. Present

149. Hypoconulid orientation.

0. Cusp tip erect or procumbent
1. Cusp tip recumbent (reclined posteriorly)

150. Entoconid.

0. Absent
1. Present but far from hypoconulid, at least equal to one cusp length
2. Present and twinned with hypoconulid

151. Height of the entoconid compared with other talonid cusps.

0. Lower than the hypconulid (or even vestigial)
1. Subequal height to the hypoconulid

152. Alignment of the paraconid, the metaconid and the entoconid.

0. Cusps not aligned

1. Cusps aligned

153. Trigon basin (protocone must be present).

0. Absent

1. Present, the labial slope of the protocone determines a basin against the lingual slope of the paracone/metacone

154. Transverse width of protocone on upper molars.

0. Narrow (distance from the protocone apex to the paracone apex is <0.60 of the total tooth width)

1. Strongly transverse (distance from the protocone apex to the paracone apex is >0.60 of the total tooth width)

155. Anteroposterior development of the lingual region on upper molars (protocone must be present).

0. Narrow (anteroposterior distance medial to the paracone and metacone is <0.30 of the total length)

1. Moderate development (distance between position of conules = 0.31-0.50 of the total tooth length)

2. Long (distance between conules >0.51 of the total tooth length)

156. Conules on upper molars.

0. Absent

1. Present but weak and without cristae

2. Conules distinctive, with cristae

157. Centrocrista between paracone and metacone of upper molars (only for tribosphenic forms) *(ordered)*.

0. Straight

1. V-shaped, with labially directed postparacrista and premetacrista

158. Upper molars cuspule e *(ordered)*.

0. Present
1. Absent

159. Upper molars interlock.

0. Absent
1. Tongue-in-groove interlock

160. Central crest (medianergrat) in triangular upper molariforms.

0. Absent
1. Present

161. Outline of m1.

0. Oval-shaped
1. Laterally compressed
2. Oblong with slight labial bulge
3. Oblong with strong labial bulge
4. Triangular or tear-drop shaped
5. Rectangular or slightly rhomboidal

162. Shape of the lingual margin in lower molars.

0. Notched
1. Flat

163. Aspect ratio of M1.

0. Laterally compressed
1. Oval-shaped or spindle-shaped
2. Triangular outline
3. Dumbbell-shaped
4. Rectangular or nearly so

164. Topographic relationships of wear facets to main cusps.

0. Lower cusps a and c support two different wear facets (1 and 4) that contact the upper main cusp a

1. Lower cusps a and c support a single wear facet (4) that contacts the upper primary cusp b

165. Development and orientation of prevallum/postvallid shearing.

0. Absent

1. Present, and obtuse

2. Present, hypertrophied, and transverse

166. Upper molar - development of Facet 1 and preprotocrista (or paracrista).

0. Facet 1 (prevallum crest) is short, and does not extend to the stylocone area

1. Wear facet 1 extends beyond into the hook-like area near the stylocone

2. Long preprotocrista (below the paracone-stylocone crest) is added to the prevallum shear and extends labially beyond the paracone

167. Differentiation of wear facet 3 and wear facet 4 *(ordered)*.

0. Absent

1. Present

2. Facet hypertrophied on the flanks of the V-shaped talonid

168. Orientation of wear facet 4 *(ordered)*.

0. Present and oblique to the long axis of the tooth

1. Present and forming a more transverse angle to the long axis of the tooth

169. Wear pattern on the taloned.

0. Absent

1. Present

170. Direction of jaw movement during occlusion.

0. Dorsomedial movement

1. Dorsomedial movement with a significant medial component

2. Dorsoposterior movement

171. Upper molars, bifid metastyle.

0. Absent
1. Present

172. Superficial features on occluding surfaces of wear facets 5 and 6 in talonid for basined talonid.

0. Smooth surface on the talonid (or on cusp d)
1. Multiple ridges within the talonid

173. Stylocone relationships in triangular upper teeth.

0. Stylocone connected to paracrista or mesial to its end
1. Stylocone distal to labial ending of the paracrista
2. Stylocone detached of the paracrista occupying a central position on the crown

174. Upper molars, paracone orientation.

0. Erect
1. Recumbent
2. Procumbent

175. Upper molars, accessory cusps on buccal side *(ordered)*.

0. Absent
1. Present

176. Lower molariforms, number of roots *(ordered)*.

0. One
1. Two
2. Three or more

177. Replacement of at least some functional molariforms.

0. Present
1. Absent

178. Trigon major axis orientation, as indicated by the distal wall of the trigonid *(ordered)*.

0. Labially
1. Mesially
2. Sharply distal

179. Prehypoconulid crest (a crest connecting the metaconid with the hypoconulid along the lingual edge of the tooth).

0. Absent
1. Present

180. Penultimate upper premolar, supernumerary roots.

0. Absent
1. Present

181. Penultimate lower premolar, supernumerary roots.

0. Absent
1. Present

182. Penultimate lower premolar, distal root.

0. Subequal to mesial root
1. Large, elongated root, more than 50% of the crown length

183. Upper molars, median stylar cusp *(new)*.

0. Absent
1. Present

184. Extension of the median ridge in triangular upper molariform (central crest/medianergrat) (*new)*.

0. Reaching the labial edge of the tooth crown
1. Interrupting in the middle of the primary trigon basin and not reaching the labial edge of the tooth crown

185. Asymmetry of the paracone crests *(new)*.

0. Absent, pre- and postparacrista of subequal slope

1. Present, preparacrista steeper than postparacrista

186. Relative position of the paracone to the median stylar cusp (taxa without median stylar cusp coded inaplicable) *(new)*.

0. Paracone and median stylar cusp labiolingually aligned, facing each other

1. Paracone slightly deported toward parastylar hook, thus not labiolingually aligned with median stylar cusp and not facing it

187. Posteriorly (and labially) deported metastyle *(new)*.

0. Absent

1. Present

188. Paraconid axis with two different orientations in lingual view (forward then upward) *(new)*.

0. Absent

1. Present

189. Orientation of the para- and protocristid in their lingual area (for lower molariforms with triangular occlusal outline) *(new)*.

0. Divergent

1. Parallel

2. Convergent

190. Asymmetry of the protoconid crests of posterior lower molars in labial view (for triangular and tribosphenic lower molars) *(new)*.

0. Absent, paracristid and protocristid of subequal slope

1. Present, paracristid less steep than protocristid

Annexe III – Phylogénie des « Dryolestoidea » : matrice de caractères

Tableau 1 – Annexe III. Matrice de 46 taxons et 190 caractères utilisée dans l'analyse phylogénétique portant sur les « Dryolestoidea » présentée dans le Chapitre II.2.12 de cette thèse.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Phascolotherium bucklandi	?	0	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	0
Amphilestes broderipi	?	0	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	1
Tinodon bellus	?	?	?	?	?	1	1	?	0	0	?	?	?	?	0
Yermakia domitor	?	0	0	?	?	1	1	?	?	?	?	?	?	?	0
Gobiotheriodon inifinitus	?	1	0	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?	?	0
Kiyatherium cardiodens	?	1	?	1	1	?	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Zhangheotherium quiquescuspidens	?	1	1	?	?	1	0	?	?	?	?	?	?	?	0
Maotherium sinense	0	1	1	1	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0
Spalacotherium tricuspidens	?	1	?	?	?	0	1	0	?	0	1	0	0	0	0
Spalacolestes cretulablatta	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Dryolestes priscus	?	?	?	?	?	?	?	1	?	1	?	?	?	?	1
Dryolestes leiriensis	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1
Laolestes eminens	?	0	1	?	?	1	1	0	?	1	1	1	0	0	1
Krebsotherium lusitanicum	?	0	?	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1
Guimarotodus inflatus	?	?	?	?	?	1	1	?	?	?	?	?	?	?	1
Amblotherium gracile	?	0	1	0	0	?	1	0	?	?	?	?	?	?	2
Amblotherium pusillum	?	0	1	?	?	0	0	?	1	1	?	?	?	?	1
Crusafontia cuencana	?	0	0	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	1
Euthlastus cordiformis	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?
Tathiodon agilis	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?
Paurodon valens	?	0	0	?	?	0	0	0	?	?	?	?	?	?	0
Henkelotherium guimarotae	?	?	?	0	?	?	?	0	?	0	1	1	1	0	?
Drescheratherium acutum	1	?	?	0	1	?	?	0	?	0	1	1	1	0	?
Amphitherium prevostii	?	0	0	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	2
Palaeoxonodon ooliticus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Amphibetulimus krasnolutskii	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Nanolestes drescherae	?	0	?	?	?	?	1	?	?	0	1	0	0	0	2
Arguimus khosbajari	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2
Peramus tenuirostris	?	?	?	?	?	?	0	0	1	0	1	0	0	0	2
Kielantherium gobiense	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
***Prokennalestes* spp.**	?	0	0	?	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	2
Vincelestes neuquenianus	0	2	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0
Cronopio dentiacutus	0	?	?	0	1	0	0	1	0	0	1	0	2	0	0
Leonardus cuspidatus	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?
Reigitherium bunodontum	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Mesungulatum houssayi	?	?	?	?	?	?	?	1	?	0	1	?	?	?	?
Coloniatherium cilinskii	?	2	?	0	0	0	1	1	?	0	1	1	3	1	0
Peligrotherium tropicalis	0	2	0	0	0	0	1	1	?	0	1	1	3	1	0
Nanolestes patagonensis	1	0	?	0	0	0	?	1	0	0	1	1	2	0	0
Anthracolestes sergei	?	0	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?
Donodon perscriptoris	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
***Donodon* sp.**	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Donodontidae gen. et sp. indet. 1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Donodontidae gen. et sp. indet. 2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Donodontidae gen. et sp. indet. 3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Thereuodon dahmani	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Tableau 1. (Suite).

	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Phascolotherium bucklandi	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?
Amphilestes broderipi	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	?	?	?
Tinodon bellus	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	0
Yermakia domitor	0	1	1	0	0	0	?	0	0	0	0	?	?	?	0
Gobiotheriodon inifinitus	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0
Kiyatherium cardiodens	0	1	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Zhangheotherium quiquescuspidens	?	?	?	0	?	0	0	?	0	?	?	0	1	0	?
Maotherium sinense	0	1	?	0	?	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Spalacotherium tricuspidens	0	1	0	0	?	0	0	0	0	0	0	?	3	0	1
Spalacolestes cretulablatta	?	1	0	0	?	0	?	?	0	0	0	?	3	?	2
Dryolestes priscus	?	2	1	1	2	0	1	0	0	1	0	1	4	0	2
Dryolestes leiriensis	1	2	0	1	2	0	1	0	0	1	0	1	4	0	2
Laolestes eminens	1	2	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	4	0	2
Krebsotherium lusitanicum	1	2	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	4	0	2
Guimarotodus inflatus	1	2	0	1	2	0	1	0	0	1	0	1	?	?	?
Amblotherium gracile	?	2	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	?	0	2
Amblotherium pusillum	0	2	1	1	?	0	1	0	0	1	0	1	?	0	2
Crusafontia cuencana	2	2	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	?	0	2
Euthlastus cordiformis	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1
Tathiodon agilis	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	2
Paurodon valens	3	2	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	?	1	1
Henkelotherium guimarotae	?	2	0	1	?	0	1	0	0	1	0	1	2	0	1
Drescheratherium acutum	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	2	0	1
Amphitherium prevostii	0	2	1	0	1	0	1	0&1	0	1	0	1	?	?	?
Palaeoxonodon ooliticus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
Amphibetulimus krasnolutskii	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Nanolestes drescherae	4	2	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	?	?	0
Arguimus khosbajari	?	2	1	0	0	0	2	1	0	1	0	1	?	?	?
Peramus tenuirostris	4	2	1	0	0	0	2	1	0	1	0	1	0	0	0
Kielantherium gobiense	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	1
***Prokennalestes* spp.**	0	2	0&1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1
VIncelestes neuquenianus	3	2	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0
Cronopio dentiacutus	0	?	1	1	?	?	2	2	0	?	1	?	1	1	2
Leonardus cuspidatus	?	?	1	0	1	1	3	2	?	0	1	?	?	1	2
Reigitherium bunodontum	?	?	1	1	1	1	2	2	1	?	0	?	?	0	?
Mesungulatum houssayi	?	?	1	?	?	?	?	2	?	0	1	?	?	0	2
Coloniatherium cilinskii	3	1	1	0	?	1	3	2	1	0	1	0	1	0	2
Peligrotherium tropicalis	3	?	1	?	?	?	?	2	1	?	?	0	1	0	2
Nanolestes patagonensis	0	2	1	0	2	1	?	0	0	1	?	?	0	1	2
Anthracolestes sergei	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Donodon perscriptoris	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
***Donodon* sp.**	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
Donodontidae gen. et sp. indet. 1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
Donodontidae gen. et sp. indet. 2	?	2	1	?	2	1	?	0	0	1	0	?	?	?	?
Donodontidae gen. et sp. indet. 3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Thereuodon dahmani	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2

Tableau 1. (Suite).

	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45
Phascolotherium bucklandi	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Amphilestes broderipi	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Tinodon bellus	0	0	0	0	1	0	?	1	?	?	1	0	0	0	0
Yermakia domitor	0	0	0	0	1	0	?	1	?	0	1	0	0	0	0
Gobiotheriodon inifinitus	0	0	0	0	1	0	?	1	?	0	1	0	?	?	0
Kiyatherium cardiodens	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
Zhangheotherium quiquescuspidens	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
Maotherium sinense	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
Spalacotherium tricuspidens	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0
Spalacolestes cretulablatta	0	0	0	0	1	0	0	1	1	?	?	0	0	0	?
Dryolestes priscus	1	0	0	0	2	1	0	1	0	0	2	1	0	0	1
Dryolestes leiriensis	1	0	0	0	2	1	0	1	0	0	2	1	0	0	1
Laolestes eminens	1	0	0	0	2	1	0	1	0	0	2	1	0	2	0
Krebsotherium lusitanicum	1	0	0	0	2	1	0	1	0	0	2	1	0	1	0
Guimarotodus inflatus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Amblotherium gracile	1	0	0	0	2	1	0	0	0	0	2	0	0	?	0
Amblotherium pusillum	1	0	0	0	2	1	0	0	0	0	2	0	0	?	0
Crusafontia cuencana	1	0	0	0	2	1	0	1	0	?	?	0	0	0	0
Euthlastus cordiformis	0	0	0	0	2	1	2	2	0	1	1	0	0	0	0
Tathiodon agilis	0	0	0	0	2	1	?	1	0	0	2	0	0	0	0
Paurodon valens	0	0	0	0	2	1	?	1	0	0	2	0	0	0	0
Henkelotherium guimarotae	0	0	0	0	2	1	0	1	0	0	2	0	0	1	0
Drescheratherium acutum	0	0	0	0	2	1	0	1	0	0	2	0	0	0	0
Amphitherium prevostii	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Palaeoxonodon ooliticus	2	0	0	0	2	1	?	1	0	0	2	0	0	0	0
Amphibetulimus krasnolutskii	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Nanolestes drescherae	2	0	0	0	2	1	?	2	0	0	2	0	0	0	0
Arguimus khosbajari	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Peramus tenuirostris	2	0	0	0	2	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0
Kielantherium gobiense	2	0	0	0	2	2	?	1	0	1	1	0	0	0	0
***Prokennalestes* spp.**	2	0	0	0	2	2	0	1	0	1	1	0	0	0	0
VIncelestes neuquenianus	0	0	0	0	2	1	0	1	1	?	?	?	0	0	?
Cronopio dentiacutus	2	0	0	0	0&1	0	0	1	1	?	?	0	0	0	?
Leonardus cuspidatus	2	0	0	0	1	0	0	1	1	?	?	0	1	2	?
Reigitherium bunodontum	?	1	1	1	2	1	?	?	?	?	?	?	1	?	?
Mesungulatum houssayi	2	1	1	0	2	1	1	1	1	?	?	0	1	2	?
Coloniatherium cilinskii	0&2	1	1	0	2	1	1	1	1	?	?	0	1	0	?
Peligrotherium tropicalis	2	1	1	1	2	1	1	1	1	?	?	0	1	0	?
Nanolestes patagonensis	2	0	0	0	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?
Anthracolestes sergei	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Donodon perscriptoris	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	2	0	0	2	0
***Donodon* sp.**	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	2	0	0	2	0
Donodontidae gen. et sp. indet. 1	0	0	0	0	1	1	0	2	0	0	2	0	0	0	0
Donodontidae gen. et sp. indet. 2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Donodontidae gen. et sp. indet. 3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Thereuodon dahmani	0	0	0	0	1	1	?	1	0	0	2	0	0	1	0

Tableau 1. (Suite).

	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
Phascolotherium bucklandi	?	?	?	0	?	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
Amphilestes broderipi	?	?	?	0	?	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
Tinodon bellus	?	0	0	0	?	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Yermakia domitor	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Gobiotheriodon inifinitus	0	0	0	0	?	?	0	1	0	0	2	0	0	0	0
Kiyatherium cardiodens	0	1	0	0	0	?	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Zhangheotherium quiquescuspidens	0	0	?	0	?	0	0	2	0	?	?	0	0	1	0
Maotherium sinense	0	0	0	0	0	0	0	3	0	?	?	0	0	1	0
Spalacotherium tricuspidens	0	1	0	0	0	?	0	3	1	0	2	0	0	1	0
Spalacolestes cretulablatta	0	1	1	0	?	1	0	3	1	1	2	0	0	1	0
Dryolestes priscus	1	1	1	0	0	1	0	4	1	1	2	0	1	0	0
Dryolestes leiriensis	1	1	1	0	0	1	0	4	1	1	2	0	1	0	0
Laolestes eminens	0&1	1	1	0	0	1	0	4	1	1	2	0	1	0	0
Krebsotherium lusitanicum	1	1	1	0	0	1	0	4	1	1	2	0	1	0	0
Guimarotodus inflatus	?	?	?	0	?	1	0	4	1	1	2	0	1	0	0
Amblotherium gracile	0	1	1	0	0	1	0	4	1	1	2	0	1	0	0
Amblotherium pusillum	0	1	1	0	0	?	0	4	1	1	2	0	1	0	0
Crusafontia cuencana	0	1	1	0	?	1	0	4	1	1	2	0	1	0	0
Euthlastus cordiformis	1	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Tathiodon agilis	0	1	1	0	0	1	0	?	0	0	2	0	0	0	0
Paurodon valens	0	1	1	0	0	1	0	1&2	0	0	2	1	0	0	0
Henkelotherium guimarotae	0	1	1	0	0	?	0	3	?	?	?	0	0	0	0
Drescheratherium acutum	0	1	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Amphitherium prevostii	?	?	?	0	?	1	0	3	0	0	2	0	0	0	0
Palaeoxonodon ooliticus	0	1	1	0	?	?	?	?	0	0	2	?	0	0	0
Amphibetulimus krasnolutskii	?	?	?	0	?	?	?	?	1	0	?	0	0	0	0
Nanolestes drescherae	0	1	1	0	?	1	0	2	0	0	2	0	0	0	0
Arguimus khosbajari	?	?	?	0	?	?	0	1	0	0	2	0	0	0	0
Peramus tenuirostris	0	1	0	0	?	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0
Kielantherium gobiense	0	1	0	1	?	2	0	1	0	0	2	0	0	0	0
***Prokennalestes* spp.**	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	2	0	0	0	0
VIncelestes neuquenianus	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0
Cronopio dentiacutus	1	1	1	0	0	2	0	1	1	1	2	1	?	1	1
Leonardus cuspidatus	1	0	1	0	1	1	1	?	1	1	2	1	0	1	0
Reigitherium bunodontum	?	?	1	0	?	1	1	?	1	1	2	0	0	1	0
Mesungulatum houssayi	1	0	1	0	1	?	?	?	1	1	2	0	0	1	0
Coloniatherium cilinskii	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	2	0	0	1	0
Peligrotherium tropicalis	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	2	0	0	1	0
Nanolestes patagonensis	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	2	1	?	1	1
Anthracolestes sergei	?	?	?	0	?	?	?	?	1	0	2	0	1	0	0
Donodon perscriptoris	0	1	1	0	?	?	?	?	1	0	2	0	0	0	0
***Donodon* sp.**	0	1	1	0	?	?	?	?	1	0	2	?	0	0	0
Donodontidae gen. et sp. indet. 1	0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Donodontidae gen. et sp. indet. 2	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	2	0	0	0	0
Donodontidae gen. et sp. indet. 3	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	2	0	0	0	1
Thereuodon dahmani	1	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Tableau 1. (Suite).

	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75
Phascolotherium bucklandi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Amphilestes broderipi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tinodon bellus	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Yermakia domitor	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gobiotheriodon inifinitus	1	?	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Kiyatherium cardiodens	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Zhangheotherium quiquescuspidens	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Maotherium sinense	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Spalacotherium tricuspidens	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Spalacolestes cretulablatta	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Dryolestes priscus	1	1	2	1	2	1	1	1	1	0	1	0	0	2	0
Dryolestes leiriensis	1	1	2	1	2	1	1	1	1	0	1	0	0	2	0
Laolestes eminens	1	1	2	1	2	1	1	1	1	0	1	0	0	2	0
Krebsotherium lusitanicum	1	1	2	1	2	1	1	1	1	0	1	0	0	2	0
Guimarotodus inflatus	1	1	2	1	2	1	1	1	1	0	1	0	0	2	0
Amblotherium gracile	1	1	2	1	2	1	1	0	0	0	0	0	0	2	0
Amblotherium pusillum	1	1	2	1	2	1	1	0	0	0	0	0	0	2	0
Crusafontia cuencana	1	1	2	1	2	1	1	1	0	0	1	0	0	2	0
Euthlastus cordiformis	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Tathiodon agilis	1	1	2	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	2	0
Paurodon valens	1	0	2	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
Henkelotherium guimarotae	1	1	?	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
Drescheratherium acutum	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Amphitherium prevostii	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	2	1	1	1	1
Palaeoxonodon ooliticus	1	0	1	1	1	1	1	0&1&2	0	0	2	1	1	3	1
Amphibetulimus krasnolutskii	1	0	1	2	1	1	1	2	0	0	2	1	1	?	1
Nanolestes drescherae	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	2	1	1	3	1
Arguimus khosbajari	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	2	1	2	3	1
Peramus tenuirostris	1	0	1	2	1	1	1	0&1&2	0	0	2	1	1	3	1
Kielantherium gobiense	1	0	1	2	1	1	1	2	0	0	2	1	1	3	1
***Prokennalestes* spp.**	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	2	1	1	3	1
VIncelestes neuquenianus	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Cronopio dentiacutus	1	0	1	?	1	1	?	?	?	1	?	0	0	0	0
Leonardus cuspidatus	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Reigitherium bunodontum	1	?	1	?	1	1	?	0	?	1	0	0	0	0	0
Mesungulatum houssayi	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Coloniatherium cilinskii	1	1	1	?	1	1	0	?	0	1	0	0	0	0	0
Peligrotherium tropicalis	1	1	1	0	1	1	0	0	?	1	0	0	0	0	0
Nanolestes patagonensis	1	1	1	0	1	1	?	0	?	1	0	0	0	0	0
Anthracolestes sergei	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	2	0
Donodon perscriptoris	1	1	2	0	2	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0
***Donodon* sp.**	1	1	2	0	2	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Donodontidae gen. et sp. indet. 1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Donodontidae gen. et sp. indet. 2	1	1	2	0	2	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Donodontidae gen. et sp. indet. 3	1	1	2	0	2	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0
Thereuodon dahmani	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Tableau 1. (Suite).

	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90
Phascolotherium bucklandi	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Amphilestes broderipi	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2
Tinodon bellus	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2
Yermakia domitor	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Gobiotheriodon inifinitus	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Kiyatherium cardiodens	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Zhangheotherium quiquescuspidens	0	0	0	1	0	?	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Maotherium sinense	0	0	0	1	0	?	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Spalacotherium tricuspidens	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	2	0	?
Spalacolestes cretulablatta	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	2	?	?
Dryolestes priscus	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	2	0	2
Dryolestes leiriensis	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	2	0	2
Laolestes eminens	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	2	0	2
Krebsotherium lusitanicum	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	2
Guimarotodus inflatus	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	2	0	?
Amblotherium gracile	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	2	0	2
Amblotherium pusillum	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	2	0	2
Crusafontia cuencana	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	2	1	2
Euthlastus cordiformis	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?
Tathiodon agilis	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	2	?	?
Paurodon valens	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	2	0	0
Henkelotherium guimarotae	0	0	?	0	?	1	1	?	?	0	0	1	2	?	?
Drescheratherium acutum	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	?	?
Amphitherium prevostii	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	2	0	2
Palaeoxonodon ooliticus	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	2	?	?
Amphibetulimus krasnolutskii	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	2	?	?
Nanolestes drescherae	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	2	0	0
Arguimus khosbajari	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	2	?	2
Peramus tenuirostris	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	2	0	0
Kielantherium gobiense	1	2	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	2	?	0
***Prokennalestes* spp.**	1	2	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	2	0	2
VIncelestes neuquenianus	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0
Cronopio dentiacutus	0	0	?	0	?	1	1	0	?	0	0	0	2	0	2
Leonardus cuspidatus	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	2	?	?
Reigitherium bunodontum	0	0	0	2	1	1	1	0	2	0	1	0	2	?	?
Mesungulatum houssayi	0	0	0	2	1	1	1	0	2	0	0	0	2	?	?
Coloniatherium cilinskii	0	0	0	2	1	1	1	0	2	0	0	0	2	0	2
Peligrotherium tropicalis	0	0	0	2	1	1	1	0	2	0	1	0	2	0	2
Nanolestes patagonensis	?	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	2	1	0
Anthracolestes sergei	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	2	0	0
Donodon perscriptoris	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	2	?	?
***Donodon* sp.**	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	2	?	?
Donodontidae gen. et sp. indet. 1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Donodontidae gen. et sp. indet. 2	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	2	?	?
Donodontidae gen. et sp. indet. 3	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	2	?	?
Thereuodon dahmani	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Tableau 1. (Suite).

	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105
Phascolotherium bucklandi	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
Amphilestes broderipi	3	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
Tinodon bellus	2	0	0	0	1	?	0	0	0	0	0	0	2	1	0
Yermakia domitor	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?
Gobiotheriodon inifinitus	1	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	?	?	1	?
Kiyatherium cardiodens	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	?	0
Zhangheotherium quiquescuspidens	?	1	0	0	?	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0
Maotherium sinense	2	1	0	0	2	0	?	?	?	?	?	1	0	?	0
Spalacotherium tricuspidens	0	1	0	1	1	0	0	?	0	0	0	0	1	2	0
Spalacolestes cretulablatta	?	0	0	1	1	1	1	?	?	1	0	0	1	?	?
Dryolestes priscus	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	2	?
Dryolestes leiriensis	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	2	1
Laolestes eminens	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	2	1
Krebsotherium lusitanicum	1	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	1	2	1
Guimarotodus inflatus	?	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	?	2	1
Amblotherium gracile	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	2	1
Amblotherium pusillum	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	2	1
Crusafontia cuencana	3	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	2	1
Euthlastus cordiformis	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Tathiodon agilis	?	?	?	0	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?
Paurodon valens	1&2	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	?	1	?	1
Henkelotherium guimarotae	?	1	1	?	?	0	0	1	0	0	0	0	1	2	1
Drescheratherium acutum	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Amphitherium prevostii	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	2
Palaeoxonodon ooliticus	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?
Amphibetulimus krasnolutskii	3	0	0	1	1	?	0	?	1	0	0	?	?	1	?
Nanolestes drescherae	2	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	1	?	2
Arguimus khosbajari	1&2	0	0	1	0	0	1	?	?	?	?	?	1	?	?
Peramus tenuirostris	1&2	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	2
Kielantherium gobiense	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	?	?	?	?	?
***Prokennalestes* spp.**	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	2	2
VIncelestes neuquenianus	0	1	0	0	2	0	1	?	?	1	1	0	1	2	1
Cronopio dentiacutus	0	1	1	1	1	1	1	?	?	1	?	1	1	?	?
Leonardus cuspidatus	?	?	?	1	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?
Reigitherium bunodontum	2	1	?	1	?	?	1	?	?	?	?	?	2	?	?
Mesungulatum houssayi	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Coloniatherium cilinskii	2	1	1	1	1	?	1	?	?	1	?	?	2	?	?
Peligrotherium tropicalis	2	1	1	1	2	?	1	?	?	1	0	0	2	1	?
Nanolestes patagonensis	0	1	1	1	1	0	1	?	?	1	0	1	2	1	2
Anthracolestes sergei	0	?	0	1	1	0	0	1	1	0	0	?	1	?	?
Donodon perscriptoris	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
***Donodon* sp.**	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Donodontidae gen. et sp. indet. 1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Donodontidae gen. et sp. indet. 2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Donodontidae gen. et sp. indet. 3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Thereuodon dahmani	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Tableau 1. (Suite).

	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120
Phascolotherium bucklandi	0	0	0	0	1	0	0	-	-	-	-	0	0	0	0
Amphilestes broderipi	1	0	0	?	1	1	1	?	?	?	?	0	0	?	0
Tinodon bellus	0	1	0	0	1	1	1	?	?	?	?	0	?	?	0
Yermakia domitor	0	1	0	?	1	1	1	?	?	?	?	0	0	0	0
Gobiotheriodon inifinitus	?	?	0	?	1	1	1	-	-	-	-	0	0	?	0
Kiyatherium cardiodens	0	1	0	0	?	1	1	-	-	-	-	0	0	1	0
Zhangheotherium quiquescuspidens	0	0	0	0	1	1	1	?	?	?	?	0	0	1	0
Maotherium sinense	0	?	0	0	1	?	?	-	-	-	-	0	0	1	0
Spalacotherium tricuspidens	0	1	0	0	1	1	1	?	?	?	?	0	?	1	0
Spalacolestes cretulablatta	?	?	0	?	1	1	1	-	-	-	-	1	?	1	0
Dryolestes priscus	1	?	1	?	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0
Dryolestes leiriensis	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0
Laolestes eminens	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0
Krebsotherium lusitanicum	1	0	1	?	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0
Guimarotodus inflatus	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Amblotherium gracile	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0
Amblotherium pusillum	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0
Crusafontia cuencana	1	0	1	2	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0
Euthlastus cordiformis	?	?	?	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Tathiodon agilis	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Paurodon valens	2	0	0	?	0	1	1	?	?	?	?	0	?	1	0
Henkelotherium guimarotae	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0
Drescheratherium acutum	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Amphitherium prevostii	2	1	1	1	1	1	1	4	1	0	1	0	0	1	0
Palaeoxonodon ooliticus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Amphibetulimus krasnolutskii	?	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Nanolestes drescherae	2	1	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Arguimus khosbajari	?	1	0	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?
Peramus tenuirostris	2	0	0	1	1	1	1	4	1	0	1	0	0	1	0
Kielantherium gobiense	?	0	0	?	1	1	1	4	1	0	?	0	1	1	0
***Prokennalestes* spp.**	2	0	0	?	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0
VIncelestes neuquenianus	1	0	1	2	1	1	1	1&4	1	0	1	0	0	1	0
Cronopio dentiacutus	0	1	0	0	1	1	1	3	1	0	1	0	0	1	0
Leonardus cuspidatus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Reigitherium bunodontum	?	?	0	?	1	1	1	?	?	?	?	0	?	1	0
Mesungulatum houssayi	?	?	?	?	?	1	1	?	?	?	?	0	?	?	0
Coloniatherium cilinskii	?	1	0	?	1	1	1	1	1	0	?	0	0	1	0
Peligrotherium tropicalis	?	1	0	2	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0
Nanolestes patagonensis	2	1	0	2	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0
Anthracolestes sergei	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	?
Donodon perscriptoris	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
***Donodon* sp.**	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Donodontidae gen. et sp. indet. 1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Donodontidae gen. et sp. indet. 2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Donodontidae gen. et sp. indet. 3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Thereuodon dahmani	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Tableau 1. (Suite).

	121	122	123	125	126	127	128	129	130	131	132	133	134	135	135
Phascolotherium bucklandi	1	1	1	0	1	1	?	?	?	?	0	0	1	?	?
Amphilestes broderipi	1	1	1	0	0	?	?	0	?	1	0	0	1	0	?
Tinodon bellus	1	1	1	1	1	1	?	0	?	?	0	0	0	0	?
Yermakia domitor	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	0	?	0	?	?
Gobiotheriodon inifinitus	1	?	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Kiyatherium cardiodens	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	0	0	1	1	?
Zhangheotherium quiquescuspidens	1	1	1	1	1	1	?	0	1	1	0	1	0	1	0
Maotherium sinense	1	?	?	?	1	1	?	?	?	?	0	0	1	?	?
Spalacotherium tricuspidens	1	1	1	1	1	1	?	?	1	?	1	0	0	1	0
Spalacolestes cretulablatta	1	?	?	?	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Dryolestes priscus	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0
Dryolestes leiriensis	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0
Laolestes eminens	0	1	1	1	1	0&2	?	0	1	?	0	0	0	1	0
Krebsotherium lusitanicum	1	?	1	?	1	1	?	?	?	?	0	0	0	1	1
Guimarotodus inflatus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	?	?
Amblotherium gracile	0	1	1	1	1	0&2	?	0	1	?	0	0	0	1	?
Amblotherium pusillum	0	1	1	1	1	0&2	?	0	1	?	0	0	0	1	?
Crusafontia cuencana	1	1	1	1	1	0	?	?	?	?	0	0	1	?	?
Euthlastus cordiformis	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Tathiodon agilis	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Paurodon valens	?	?	?	?	1	?	?	?	1	?	0	0	1	1	0
Henkelotherium guimarotae	0	1	1	1	1	0&2	1	0	1	1	0	0	0	1	0
Drescheratherium acutum	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
Amphitherium prevostii	0	1	1	1	1	2	?	0	?	?	0	0	1	0	?
Palaeoxonodon ooliticus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Amphibetulimus krasnolutskii	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Nanolestes drescherae	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Arguimus khosbajari	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	1	?	?
Peramus tenuirostris	0	1	1	1	1	2	?	0	1	?	0	0	1	1	0
Kielantherium gobiense	0	?	?	1	1	?	?	?	?	?	0	0	1	0	0
***Prokennalestes* spp.**	0	1	3	1	1	2	?	0	?	?	0	1	1	0	1
VIncelestes neuquenianus	0	1	1	1	1	0&2	?	0	1	?	0	0	1	1	0
Cronopio dentiacutus	1	1	1	1	0	1	?	?	1	?	1	0	1	2	0
Leonardus cuspidatus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	1	2	0
Reigitherium bunodontum	?	?	?	?	1	2	?	?	?	?	1	0	1	0	0
Mesungulatum houssayi	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	?	0	1	0
Coloniatherium cilinskii	?	?	?	?	0	2	?	?	1	?	2	1	0	1	0
Peligrotherium tropicalis	0	?	1&3	1	0	2	?	?	1	?	2	1	1	2	0
Nanolestes patagonensis	0	1	1	1	1	2	?	1	?	?	0	0	0	2	0
Anthracolestes sergei	1	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Donodon perscriptoris	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
***Donodon* sp.**	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Donodontidae gen. et sp. indet. 1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Donodontidae gen. et sp. indet. 2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	?
Donodontidae gen. et sp. indet. 3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Thereuodon dahmani	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Tableau 1. (Suite).

	136	137	138	139	140	141	142	143	144	145	146	147	148	149	150
Phascolotherium bucklandi	?	?	0	-	-	0	0	1	0	1	0	0	1	-	0
Amphilestes broderipi	?	1	0	?	0	?	0	1	0	0	0	?	0	?	0
Tinodon bellus	?	1	0	?	0	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0
Yermakia domitor	?	1	0	?	0	?	2	1	0	1	0	0	0	0	0
Gobiotheriodon inifinitus	?	1	0	?	0	?	2	1	0	1	0	0	0	0	0
Kiyatherium cardiodens	0	1	0	-	0	1	2	1	1	1	0	0	0	0	0
Zhangheotherium quiquescuspidens	0	1	0	?	0	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0
Maotherium sinense	?	1	0	-	0	?	2	1	0	2	0	0	0	0	0
Spalacotherium tricuspidens	-	1	0	?	0	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0
Spalacolestes cretulablatta	-	1	0	-	0	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0
Dryolestes priscus	-	1	0	?	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Dryolestes leiriensis	-	1	0	?	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Laolestes eminens	-	1	0	?	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Krebsotherium lusitanicum	-	1	0	-	0	1	?	1	0	2	0	0	0	0	0
Guimarotodus inflatus	?	1	0	-	0	1	2	1	0	2	0	1	0	0	0
Amblotherium gracile	0	1	0	?	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Amblotherium pusillum	0	1	0	?	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Crusafontia cuencana	0	1	0	-	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	0
Euthlastus cordiformis	-	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Tathiodon agilis	-	1	0	-	0	1	0	0	?	1	0	0	0	1	0
Paurodon valens	-	1	0	?	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0
Henkelotherium guimarotae	-	1	0	?	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Drescheratherium acutum	-	1	?	?	?	1	?	?	0	1	0	?	?	?	?
Amphitherium prevostii	?	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0
Palaeoxonodon ooliticus	-	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	?	1	1	0
Amphibetulimus krasnolutskii	-	1	0	-	0	1	0	?	?	1	0	0	0	0	0
Nanolestes drescherae	-	1	0	1	0	1	0	?	?	1	0	0	1	0	0
Arguimus khosbajari	-	1	0	-	0	1	0	1	2	1	0	0	0	0	0
Peramus tenuirostris	-	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0&1	1	1	0
Kielantherium gobiense	-	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0
***Prokennalestes* spp.**	1	1	0	0	1	1	0	1	2	1	0	0	1	1	1
VIncelestes neuquenianus	-	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Cronopio dentiacutus	-	1	0	?	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0
Leonardus cuspidatus	-	1	0	?	?	1	0	0	0	2	0	0	0	?	0
Reigitherium bunodontum	-	1	0	?	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Mesungulatum houssayi	-	1	0	?	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Coloniatherium cilinskii	-	1	0	?	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Peligrotherium tropicalis	-	1	0	?	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Nanolestes patagonensis	-	1	0	?	0	1	0	0	0	2	0	0	0	-	0
Anthracolestes sergei	-	?	0	-	0	?	0	?	?	1	0	0	0	-	0
Donodon perscriptoris	-	1	0	-	0	1	0	0	-	2	0	1	0	0	0
***Donodon* sp.**	-	1	0	-	0	1	0	0	-	2	0	1	0	0	0
Donodontidae gen. et sp. indet. 1	-	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Donodontidae gen. et sp. indet. 2	-	1	0	-	0	1	0	?	?	2	0	1	1	0	0
Donodontidae gen. et sp. indet. 3	-	1	0	-	0	1	0	?	?	2	0	1	1	0	0
Thereuodon dahmani	-	1	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Tableau 1. (Suite).

	151	152	153	154	155	156	157	158	159	160	161	162	163	164	165
Phascolotherium bucklandi	-	-	-	?	?	?	?	?	?	-	1	1	?	1	?
Amphilestes broderipi	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	1	1	0	1	0
Tinodon bellus	?	?	?	?	?	0	?	0	0	0	2	0	1	1	1
Yermakia domitor	-	-	-	-	-	?	?	?	?	?	2	0	?	1	?
Gobiotheriodon inifinitus	-	-	-	-	-	?	?	?	?	?	?	0	?	1	?
Kiyatherium cardiodens	-	-	-	-	-	0	-	0	0	0	4	1	2	1	1
Zhangheotherium quiquescuspidens	?	?	?	?	?	0	?	0	0	0	4	1	2	1	1
Maotherium sinense	-	-	-	-	-	0	-	0	0	0	4	1	2	1	1
Spalacotherium tricuspidens	?	?	?	?	?	0	?	0	0	0	4	1	2	1	1
Spalacolestes cretulablatta	-	-	-	-	-	0	-	0	0	0	4	1	2	1	1
Dryolestes priscus	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	4	1	2	1	1
Dryolestes leiriensis	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	4	1	2	1	1
Laolestes eminens	?	?	?	?	?	0	0	0	0	1	4	1	2	1	1
Krebsotherium lusitanicum	-	-	-	-	-	0	-	1	0	0	4	1	2	1	1
Guimarotodus inflatus	-	-	-	-	-	0	-	?	?	?	4	1	?	1	1
Amblotherium gracile	?	?	?	?	?	0	0	0	0	1	4	1	2	1	1
Amblotherium pusillum	?	?	?	?	?	0	0	0	0	1	4	1	2	1	1
Crusafontia cuencana	-	-	-	-	-	0	-	1	0	0	4	1	2	1	?
Euthlastus cordiformis	?	?	-	-	-	0	-	1	?	0	?	?	2	1	?
Tathiodon agilis	-	-	-	-	-	0	-	1	0	0	?	1	2	1	?
Paurodon valens	-	-	?	-	?	?	?	?	?	?	4	1	2	1	1
Henkelotherium guimarotae	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	4	1	2	1	1
Drescheratherium acutum	?	?	?	?	?	0	?	0	0	1	?	?	2	1	1
Amphitherium prevostii	?	?	?	?	?	0	?	0	0	0	4	1	1	1	1
Palaeoxonodon ooliticus	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	?	1	1	1	1
Amphibetulimus krasnolutskii	-	-	-	-	-	0	0	1	?	0	?	1	?	1	?
Nanolestes drescherae	-	-	-	-	-	0	0	1	?	0	?	0	?	1	?
Arguimus khosbajari	-	-	-	-	-	0	-	?	?	?	5	0	?	1	?
Peramus tenuirostris	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	3	1	1	1	1
Kielantherium gobiense	0	?	1	0	0	0	0	0	0	0	3	1	1	1	2
***Prokennalestes* spp.**	1	0	1	1	1	1	0	0	0	?	3	1	2	1	2
VIncelestes neuquenianus	0	?	1	0	0	0	?	0	0	0	3	1	1	1	1
Cronopio dentiacutus	-	-	?	-	-	0	?	0	0	0	4	1	2	1	1
Leonardus cuspidatus	?	?	?	?	?	0	?	0	0	1	4	1	2	1	1
Reigitherium bunodontum	?	?	?	?	?	0	?	0	0	0	5	1	2	1	0
Mesungulatum houssayi	?	?	?	?	?	0	?	0	?	1	5	1	2	1	1
Coloniatherium cilinskii	-	?	?	?	?	0	?	0	0	1	5	1	2	1	1
Peligrotherium tropicalis	?	?	?	?	?	0	?	0	0	1	5	1	4	1	1
Nanolestes patagonensis	-	-	?	-	-	0	?	1	0	0	4	0&1	2	1	1
Anthracolestes sergei	-	-	-	-	-	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?
Donodon perscriptoris	-	-	-	-	-	0	-	0	0	1	?	0	2	1	1
***Donodon* sp.**	-	-	-	-	-	0	-	0	0	1	?	0	2	1	1
Donodontidae gen. et sp. indet. 1	?	?	-	-	-	0	-	0	0	0	?	?	2	?	1
Donodontidae gen. et sp. indet. 2	-	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?
Donodontidae gen. et sp. indet. 3	-	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?
Thereuodon dahmani	?	?	-	-	-	0	-	1	?	1	?	?	2	?	?

Tableau 1. (Suite).

	166	167	168	169	170	171	172	173	174	175	176	177	178	179	180
Phascolotherium bucklandi	?	0	?	0	0	?	-	?	?	?	1	?	?	-	?
Amphilestes broderipi	?	0	?	0	0	?	?	?	?	0	1	?	?	0	0
Tinodon bellus	?	0	?	0	0	1	?	0	0	0	1	?	0	0	?
Yermakia domitor	?	0	-	0	0	?	?	?	?	?	1	?	0	0	?
Gobiotheriodon inifinitus	?	0	-	0	0	?	?	?	?	?	1	?	0	0	?
Kiyatherium cardiodens	0	0	-	0	1	0	?	0	1	0	1	?	1	0	0
Zhangheotherium quiquescuspidens	0	0	?	0	1	0	?	0	1	0	1	1	1	0	0
Maotherium sinense	0	0	-	0	1	0	?	0	1	0	1	?	1	0	0
Spalacotherium tricuspidens	1	0	?	0	1	0	?	0	1	0	1	?	1	0	0
Spalacolestes cretulablatta	1	0	-	0	1	0	?	0	1	0	1	?	1	0	?
Dryolestes priscus	1	0	?	0	1	1	?	1	1	0	1	1	0	0	0
Dryolestes leiriensis	1	0	?	0	1	1	?	1	1	0	1	1	0	0	0
Laolestes eminens	1	0	?	0	1	1	?	1	1	0	1	1	1	0	0
Krebsotherium lusitanicum	1	0	-	0	1	0	?	0	1	0	1	?	1	0	0
Guimarotodus inflatus	?	0	-	1	1	?	?	?	?	?	1	?	?	0	?
Amblotherium gracile	1	0	?	0	1	1	?	0	?	0	1	1	1	0	0
Amblotherium pusillum	1	0	?	0	1	1	?	0	?	0	1	1	1	0	0
Crusafontia cuencana	1	0	-	1	1	0	?	0	1	0	1	?	?	0	0
Euthlastus cordiformis	1	?	?	?	?	0	?	0	1	0	?	?	?	?	?
Tathiodon agilis	1	0	-	0	1	0	?	0	1	0	1	?	?	0	?
Paurodon valens	1	0	?	0	?	?	?	?	?	0	1	?	?	0	0
Henkelotherium guimarotae	1	0	?	0	1	1	?	0	1	0	1	1	0	0	0
Drescheratherium acutum	1	?	?	?	?	1	?	1	0	0	1	?	1	?	0
Amphitherium prevostii	1	1	0	0	1	1	?	0	0	0	1	?	0	0	0
Palaeoxonodon ooliticus	1	1	0	0	1	1	?	0	1	0	1	?	0	0	?
Amphibetulimus krasnolutskii	1	?	?	0	1	0	?	0	1	0	1	?	?	0	?
Nanolestes drescherae	1	?	?	?	1	1	?	0	1	0	1	?	?	0	?
Arguimus khosbajari	?	2	0	1	1	?	?	?	?	?	1	?	?	0	?
Peramus tenuirostris	1	1	0	0	1	1	?	0	0&1	0	1	?	0	0	0
Kielantherium gobiense	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	?	0	0	?
***Prokennalestes* spp.**	2	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0
VIncelestes neuquenianus	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	?	0	0	0
Cronopio dentiacutus	1	0	?	0	1	1	?	0	1	0	0	1	1	0	0
Leonardus cuspidatus	1	0	?	0	?	0	?	2	0	0	1	?	1	?	0
Reigitherium bunodontum	1	0	?	0	1	?	?	2	0	1	1	1	?	0	?
Mesungulatum houssayi	1	0	?	0	?	1	?	2	1	0	1	?	0	0	?
Coloniatherium cilinskii	1	0	?	0	1	1	?	2	1	0	1	1	0	0	1
Peligrotherium tropicalis	1	0	?	0	1	1	?	2	1	1	1	1	0	0	1
Nanolestes patagonensis	1	0	?	-	1	?	?	0	0	0	0	?	1	0	0
Anthracolestes sergei	?	0	-	1	1	?	-	?	?	?	1	?	?	?	?
Donodon perscriptoris	1	0	-	1	1	0	-	0	0	0	1	0	?	0	?
***Donodon* sp.**	1	0	-	1	1	0	-	0	0	0	1	0	?	0	?
Donodontidae gen. et sp. indet. 1	1	0	-	?	1	0	?	0	0	0	?	?	?	?	?
Donodontidae gen. et sp. indet. 2	?	0	-	1	1	?	-	?	?	?	1	0	?	0	?
Donodontidae gen. et sp. indet. 3	?	0	-	1	1	?	-	?	?	?	0	?	?	0	?
Thereuodon dahmani	?	?	?	?	?	0	?	0	1	0	?	?	?	?	?

Tableau 1. (Suite et fin).

	181	182	183	184	185	186	187	188	189	190
Phascolotherium bucklandi	0	1	?	?	?	?	?	0	0	0
Amphilestes broderipi	0	0	?	?	?	?	?	0	0	0
Tinodon bellus	0	0	0	-	0	-	0	0	0	0
Yermakia domitor	0	0	?	?	?	?	?	0	0	0
Gobiotheriodon inifinitus	0	0	?	?	?	?	?	0	0	0
Kiyatherium cardiodens	0	0	0	-	0	-	0	0	0	0
Zhangheotherium quiquescuspidens	0	0	0	-	0	-	0	0	0	0
Maotherium sinense	0	0	0	-	1	-	0	0	1	0
Spalacotherium tricuspidens	0	?	0	-	0	-	0	0	1	0
Spalacolestes cretulablatta	?	?	0	-	0	-	0	0	1	0
Dryolestes priscus	0	0	0	-	0	-	0	0	1	1
Dryolestes leiriensis	0	0	0	-	0	-	0	0	1	1
Laolestes eminens	0	0	0	0	0	-	0	0	1	0
Krebsotherium lusitanicum	0	0	0	-	1	-	0	0	1	1
Guimarotodus inflatus	0	0	?	?	?	?	?	0	1	1
Amblotherium gracile	0	0	0	?	0	-	0	0	1	1
Amblotherium pusillum	0	0	0	?	0	-	0	0	1	1
Crusafontia cuencana	0	0	0	-	1	-	0	0	1	1
Euthlastus cordiformis	?	?	0	-	1	-	0	0	?	?
Tathiodon agilis	?	?	0	-	1	-	0	0	1	0
Paurodon valens	0	0	?	?	?	?	?	0	1	1
Henkelotherium guimarotae	0	0	0	-	0	-	0	0	1	1
Drescheratherium acutum	?	?	0	?	0	-	0	?	?	?
Amphitherium prevostii	0	0	0	-	0	-	0	0	1	0
Palaeoxonodon ooliticus	?	?	0	-	1	-	0	0	1	1
Amphibetulimus krasnolutskii	?	?	0	-	1	-	0	0	1	1
Nanolestes drescherae	?	?	0	-	1	-	0	0	1	1
Arguimus khosbajari	0	0	?	?	?	?	?	0	1	0
Peramus tenuirostris	0	0	0	-	1	-	0	0	1	1
Kielantherium gobiense	0	?	?	?	?	?	?	0	1	1
***Prokennalestes* spp.**	0	0	0	-	0	-	0	0	1	1
VIncelestes neuquenianus	0	0	0	-	0	-	0	0	1	1
Cronopio dentiacutus	0	1	0	-	1	-	0	0	1	0
Leonardus cuspidatus	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0
Reigitherium bunodontum	1	?	1	0	0	0	0	0	1	0
Mesungulatum houssayi	?	1	1	1	0	0	0	0	1	0
Coloniatherium cilinskii	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0
Peligrotherium tropicalis	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0
Nanolestes patagonensis	0	?	0	-	0	-	0	0	1	0
Anthracolestes sergei	?	?	?	?	?	?	?	0	1	1
Donodon perscriptoris	?	?	1	0	1	0	0	0	1	1
***Donodon* sp.**	?	?	1	1	1	1	1	0	1	1
Donodontidae gen. et sp. indet. 1	?	?	0	-	0	-	0	0	?	?
Donodontidae gen. et sp. indet. 2	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1
Donodontidae gen. et sp. indet. 3	?	?	?	?	?	?	?	0	2	1
Thereuodon dahmani	?	?	0	0	1	-	1	?	?	?

Annexe IV – Abondances et diversités spécifiques relatives

Les diagrammes généraux d'abondances relatives des grands groupes de vertébrés des sites du synclinal d'Anoual, après correction du biais dû à la surreprésentation des actinoptérygiens, ont été illustrés dans le Chapitre III.2 de cette thèse. Nous fournissons ici le détail des abondances relatives des grands groupes de vertébrés pour chaque locus de Ksar Metlili (**Fig. 1 – Annexe IV**) et de Guelb el Ahmar (**Fig. 2 – Annexe IV**). Les diversités spécifiques relatives de ces grands groupes de vertébrés sont également figurées ici, pour Ksar Metlili et Guelb el Ahmar (**Fig. 3 – Annexe IV**).

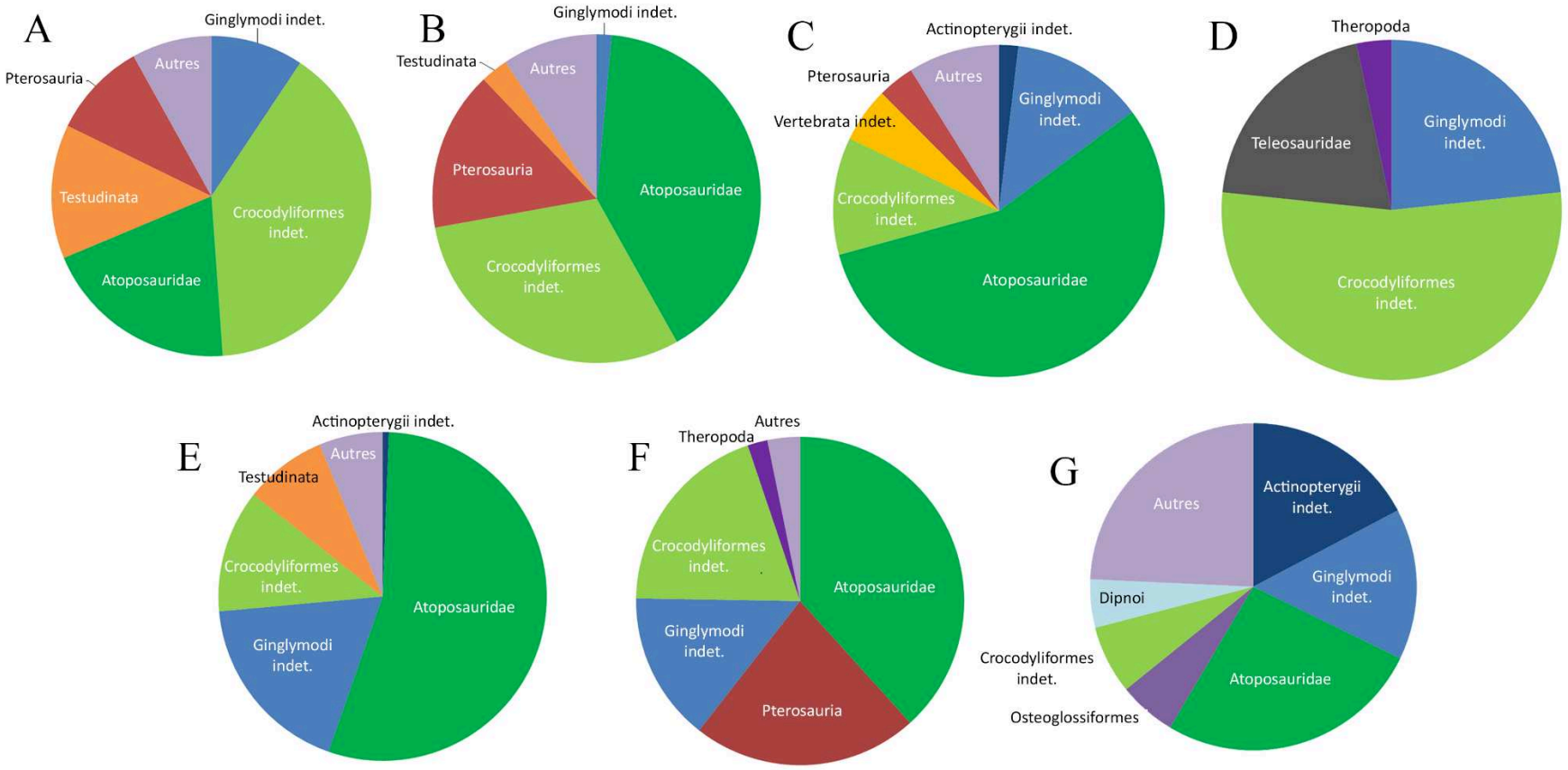


Figure 1 – Annexe IV. Abondances relatives des grands groupes de vertébrés présents dans les différents locus du site de Ksar Metlili (Tithonien – Berriasien), Oriental, Maroc. Les écailles d'actinoptérygiens ainsi que les ostéodermes de crocodyliformes ont été exclus des calculs. **A.** KM-A1. **B.** KM-A2. **C.** KM-B'. **D.** KM-C. **E.** KM-D1. **F.** KM-D2. **G.** KM-ASH.

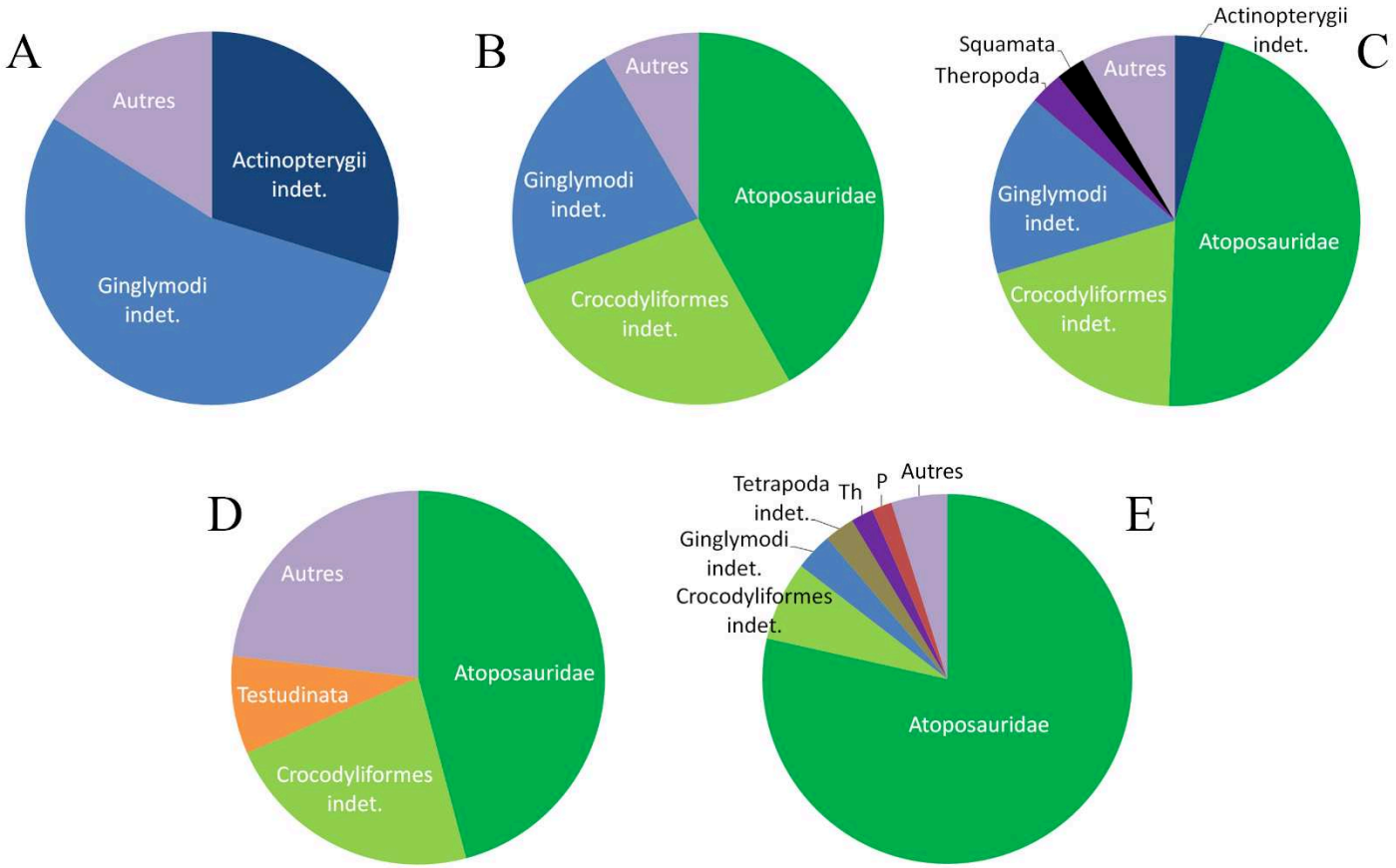


Figure 2 – Annexe IV. Abondances relatives des grands groupes de vertébrés présents dans les différents locus du site de Guelb el Ahmar (Bathonien), Oriental, Maroc. Les écailles d'actinoptérygiens ainsi que les ostéodermes de crocodyliformes ont été exclus des calculs. **A.** GEA1. **B.** GEA2. **C.** GEA3. **D.** GEA6. **E.** GEA7. P = Pterosauria ; Th = Theropoda.

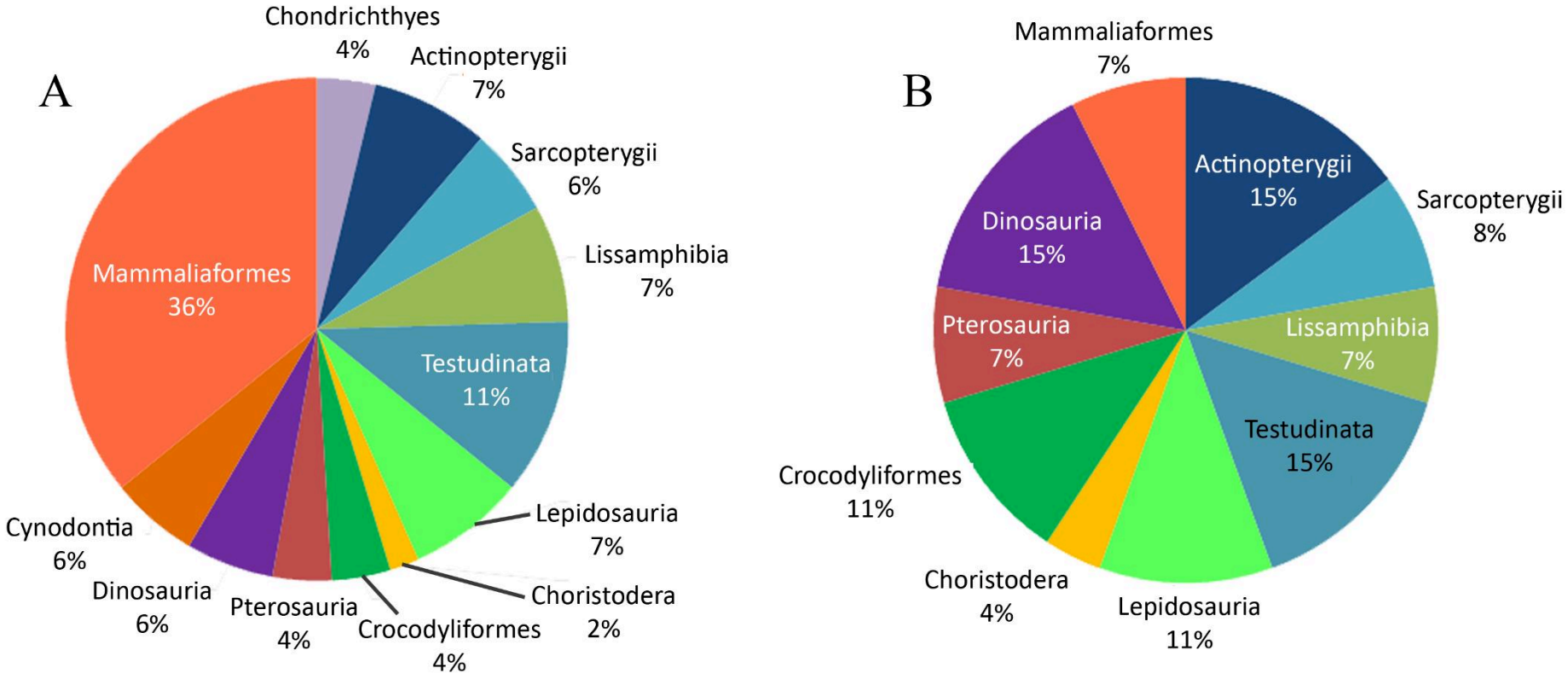


Figure 3 – Annexe IV. Diversités relatives des grands groupes de vertébrés présents dans les sites du synclinal d'Anoual (Oriental, Maroc). **A.** Ksar Metlili, Tithonien – Berriasien. **B.** Guelb el Ahmar, Bathonien.

Annexe V – Analyse cluster complémentaire

Des analyses clusters ont été menées dans le Chapitre III.4 de cette thèse afin d'étudier statistiquement le degré de similitude des locus des deux sites à microvertébrés du synclinal d'Anoual. La première (**Fig. 114**) était basée sur une matrice de présence/absence des grands groupes de vertébrés de ces deux sites. Nous présentons ici (**Fig.1 – Annexe V**) une analyse cluster complémentaire, également en « mode Q », mais basée sur une matrice de présence/absence des taxons de rang spécifique (que l'espèce soit formellement identifiée ou non) des différents locus de KM et de GEA. Si la topologie du dendrogramme de similitude obtenu diffère de celle présentée dans la thèse, les résultats sont comparables : les locus de KM et ceux de GEA se retrouvent mêlés, ce qui implique, une fois encore, que les contenus fauniques des différents locus de GEA et de KM sont trop similaires pour que des groupements stratigraphiques des locus puissent être différenciés. Comme précédemment, cela fournit également un argument supplémentaire en faveur d'une relative stabilité des faunes tout au long de la transition Jurassique – Crétacé (voir Chapitre IV).

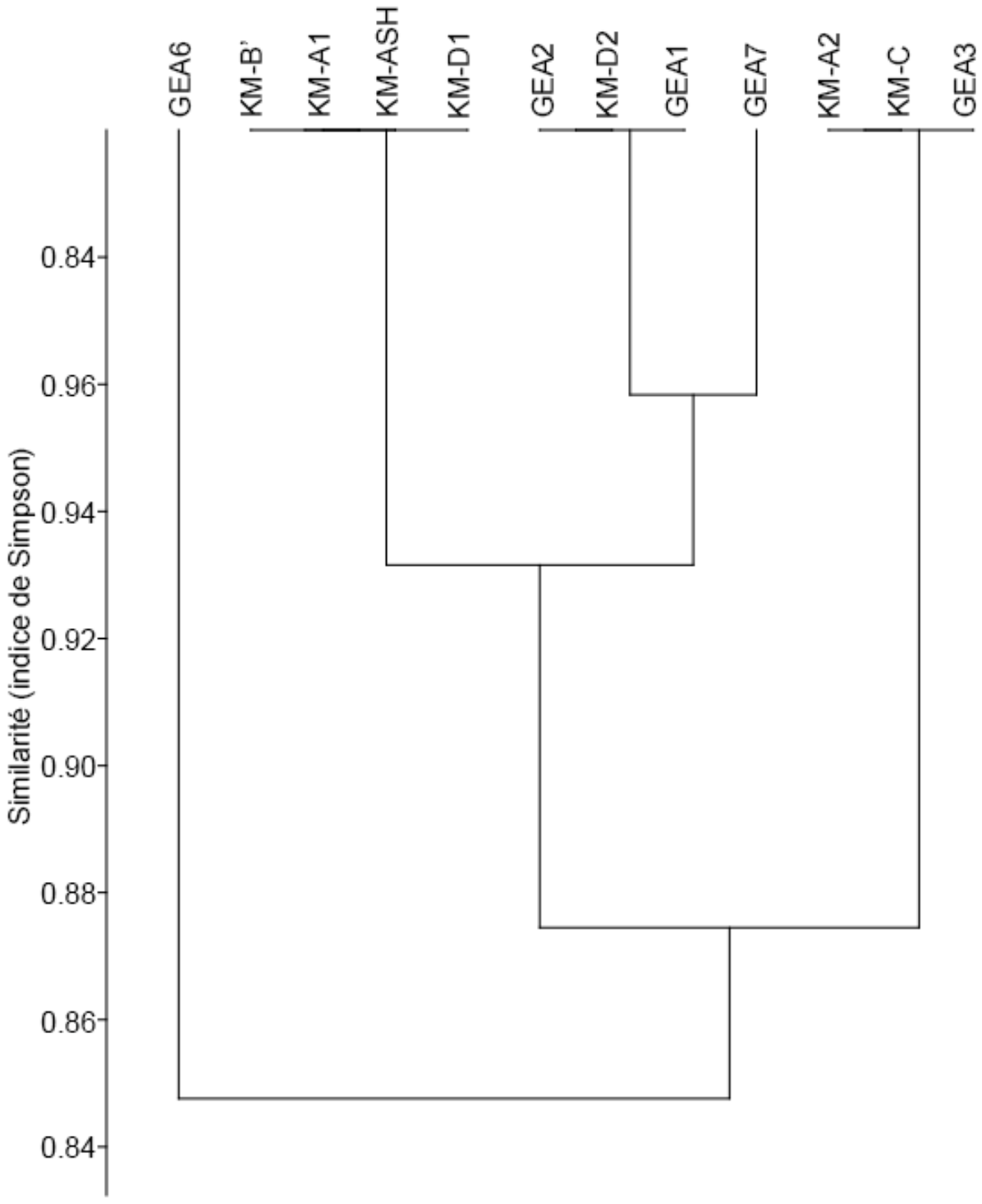


Figure 1 – Annexe V. Dendrogramme des indices de similitudes de Simpson, obtenu par l'analyse cluster en « mode Q » (méthode UPGMA) de la matrice présence/absence au rang spécifique des taxons des différents locus à microvertébrés du synclinal d'Anoual (Oriental, Maroc). Les contenus fauniques de ces locus sont trop proches taxonomiquement pour que des groupements stratigraphiques puissent être différenciés.

Annexe VI – Comparaisons fauniques

Le tableau présenté ici (**Tab. 1 – Annexe VI**) liste les taxons en commun entre les sites marocains de Guelb el Ahmar, Ksar Metlili et les autres sites de la transition Jurassique – Crétacé listés dans le Chapitre IV.2, à savoir :

- La Formation Kota (Jurassique inférieur à moyen (Jain, 1973 ; Govindan, 1975 ; Yadagiri & Prasad, 1977 ; Bandyopadhyay & Sengupta, 2006 ; Prasad & Manhas, 2007 ; Joyce & Bandyopadhyay, 2020) ou Jurassique moyen à Crétacé inférieur (Vijaya & Prasad, 2001 ; Prasad & Manhas, 2007), Inde) ;
- La Berezovsk Quarry (Bathonien, Jurassique moyen, Russie ; Averianov *et al.*, 2017) ;
- La Langenberg Quarry (Oxfordien – Kimméridgien, Jurassique supérieur, Allemagne ; Fischer, 1991 ; Wings, 2015 ; Schwarz *et al.*, 2017) ;
- Guimarota (Kimméridgien, Jurassique supérieur, Portugal ; Schudack, 2000 ; Mateus *et al.*, 2017) ;
- La Formation Morrison (Kimméridgien – Tithonien, Jurassique supérieur, États-Unis ; Davis *et al.*, 2018 ; Kirkland *et al.*, 2020) ;
- Chassiron (Tithonien – Berriasien, Jurassique supérieur – Crétacé inférieur, France ; Schnyder *et al.*, 2012 ; Vullo *et al.*, 2014 ; Benoit *et al.*, 2017) ;
- Cherves-de-Cognac (Berriasien, Crétacé inférieur, France ; Colin *et al.*, 2004 ; El Albani *et al.*, 2004 ; Benoit *et al.*, 2017) ;
- Angeac-Charente (Berriasien, Crétacé inférieur, France ; Benoit *et al.*, 2017 ; Allain *et al.*, in prep.) ;
- Les sites du Purbeck Group (Tithonien – Berriasien, Jurassique supérieur – Crétacé inférieur, Royaume-Uni ; Hopson *et al.*, 2008).

Ce tableau compare liste aussi la distribution écologique et stratigraphique de ces taxons partagés, ainsi que leur distribution géographique entre le Jurassique moyen et le Crétacé inférieur.

Tableau 1 – Annexe VI. Liste des taxons de vertébrés partagés par les faunes de Guelb el Ahmar, Ksar Metlili et d'autres sites de la transition Jurassique – Crétacé et comparaison de leur distribution écologique, de leur extension stratigraphique et de leur distribution géographique entre le Jurassique moyen et le Crétacé inférieur. Les listes fauniques des sites de comparaison présentées ici se limitent à souligner les taxons partagés avec les faunes du synclinal d'Anoual et ne représentent pas leur liste faunique complète. Abréviations : Af, Afrique ; ANG, Angeac-Charente ; As, Asie ; BQ, Berezovsk Quarry ; Cont., continental ; CdC, Cherves-de-Cognac ; Ch, Chassiron ; CZ, zone côtière ; Eu, Europe ; FW, eau douce ; GEA, Guelb el Ahmar ; Gu, Guimarota ; In, Inde ; KF, Formation Kota ; KM, Ksar Metlili ; LC, Crétacé inférieur ; LD, Dévonien inférieur ; Litt., littoral *s.l.* ; LJ, Jurassique inférieur ; LP, Permien inférieur ; LQ, Langenberg Quarry ; LS, Silurien inférieur ; LT, Trias inférieur ; Lt, littoral *s.s.* ; Mar., marin ; MD, Dévonien moyen ; MF, Formation Morrison ; MJ, Jurassique moyen ; MT, Trias moyen ; NA, Amérique du Nord ; PG, Purbeck Group ; PR, paralique ; SA, Amérique du Sud ; TE, terrestre ; UC, Crétacé supérieur ; UCa, Carbonifère supérieur ; UD, Dévonien supérieur ; UJ, Jurassique supérieur ; UP, Permien supérieur ; UT, Trias supérieur.

Taxa		Locality											Environment					Stratigraphic range	Geographical distribution (MJ - LC)
		KF	BQ	GEA	LQ	Gu	MF	KM	Ch	CdC	ANG	PG	Cont.		Litt.		Mar.		
													TE	FW	PR	Lt	CZ		
Chondrichthyes																			
Hybodontiformes		**X**			**X**	**X**			**X**									Lockovian LD - Maastrichtian UC	Eu, As, Af, NA, SA
Lonchidiidae	*Lonchidion*							**X**										Carnian UT - Maastrichtian UC	Eu, As, Af, NA
	Autres Lonchidiidae									**X**	**X**	**X**						Moscovian Uca - Maastrichtian UC	Eu, As, Af, NA, SA
Hybodontidae			**X**		**X**	**X**		**X**				**X**						Frasnian UD - Maastrichthian UC	Eu, As, Af, NA, SA
Actinopterygii																			
Holostei		**X**						**X**										Cisuralian UP - Holocene	Eu, As, Af, NA, SA
Ginglymodi		**X**		**X**	**X**	**X**	**X**	**X**	**X**	**X**	**X**	**X**						Berriasian LC - Holocene	Eu, As, Af, NA, SA

Tableau 1 – Annexe VI. (Suite).

Taxa		Locality											Environment					Stratigraphic range	Geographical distribution (MJ - LC)
		KF	BQ	GEA	LQ	Gu	MF	KM	Ch	CdC	ANG	PG	Cont.		Litt.		Mar.		
													TE	FW	PR	Lt	CZ		
Ionoscopiformes		**X**		**X**	**X**	**X**			**X**		**X**							Anisian MT - Cenomanian UC	Eu, As, Af, NA, SA
Pycnodontiformes				**X**	**X**	**X**	**X**	**X**	**X**	**X**	**X**	**X**						Sakmarian LP - Pleistocene	Eu, As, Af, NA, SA
Osteoglossiformes				**X**				**X**										Bathonian MJ - Holocene	Eu, As, Af, NA, SA
?Cypriniformes								**X**										Tithonian UJ - Holocene	Eu, As, Af, NA
Sarcopterygii																			
Actinistia																			
Mawsoniidae				**X**				**X**										Changhsingian UP - Maastrichtian UC	Af, SA, In
Autres Actinistia		**X**						**X**										Givetian MD - Holocene	Eu, As, Af, NA, SA
Dipnoi								**X**											
Arganodontidae	cf. *Arganodus*			**X**														Induan LT - Aptian LC	Af, SA
Ptychoceratodontidae								**X**										Induan LT - Maastrichtian UC	As, Af
Autres Dipnoi			**X**				**X**											Aeronian LS - Holocene	Eu, As, Af, NA, SA
Lissamphibia																			
Allocaudata																			
Albanerpetontidae	*Anoualerpeton*							**X**										Bathonian MJ - Berriasian LC	Eu, Af
	Autres Albanerpetontidae			**X**		**X**			**X**	**X**	**X**	**X**						Bathonian MJ - Pliocene	Eu, Af

Tableau 1 – Annexe VI. (Suite).

Taxa		Locality											Environment					Stratigraphic range	Geographical distribution (MJ - LC)
		KF	BQ	GEA	LQ	Gu	MF	KM	Ch	CdC	ANG	PG	Cont.		Litt.		Mar.		
													TE	FW	PR	Lt	CZ		
Caudata																			
Caudata			X	X		X	X		X		X							Moscovian Uca - Holocene	Eu, As, Af, NA
Anura																			
Alytidae	(aff.) *Enneabatrachus*						X	X										Kimmeridgian UJ - Berriasian LC	Af, NA
	(cf.) Alytidae		X			X		X										Bathonian MJ - Holocene	Eu, As, Af, NA
incertae sedis	*Aygroua*							X										Berriasian LC	Af
Autres Anura		X				X	X	X	X		X	X						Sinemurian LJ - Holocene	Eu, As, Af, NA, SA
Gymnophiona																			
	Rubricacaecilia																	Tithonian UJ - Berriasian LC	Af
Reptilia																			
Testudinata																			
Testudinata			X	X		X		X		X	X	X						Rhaetian UT - Holocene	Eu, As, Af, NA, SA
Pleurodira				X		X		X										Tithonian UJ - Holocene	Eu, Af, SA
Cryptodira			X		X	X		X	X									Rhaetian UT - Holocene	Eu, As, Af, NA, SA

Tableau 1 – Annexe VI. (Suite).

Taxa		Locality											Environment					Stratigraphic range	Geographical distribution (MJ - LC)
		KF	BQ	GEA	LQ	Gu	MF	KM	Ch	CdC	ANG	PG	Cont.		Litt.		Mar.		
													TE	FW	PR	Lt	CZ		
Lepidosauria																			
Sphenodontia		X					X											Olenekian LT - Holocene	Eu, Af, NA, SA, In
	Tingitana							X										Tithonian UJ - Berriasian LC	Af
	Sphenodontia gen. et sp. indet. 1			X				X										Bathonian MJ - Berriasian LC	Af
	Sphenodontia gen. et sp. indet. 2			X				X										Olenekian LT - Holocene	Eu, Af, NA, SA, In
Scincomorpha	*Paramacellodus*					X	X	X				X						Bathonian MJ - Albian LC	Eu, Af, NA
	Paramacellodidae				X	X	X					X						Bathonian MJ - Maastrichtian UC	Eu, As, Af, NA
	Scincomorpha indet.		X	X		X	X	X			X							Bathonian MJ - Holocene	Eu, As, Af, NA, SA
Anguimorpha				X		X	X					X						Bathonian MJ - Holocene	Eu, As, Af, NA
	(cf.) *Parviraptor*			X		X	X											Bathonian MJ - Barremian LC	Eu, As, Af, NA
incertae sedis	*Tarratosaurus*							X										Tithonian UJ - Berriasian LC	Af
Autres squamates		X	X	X		X	X	X	X			X						Wuchiapingian UP - Holocene	Eu, As, Af, NA, SA
Choristodera																			
Choristodera			X	X		X	X	X	X		X							Rhaetian UT - Miocene	Eu, As, Af, NA

Tableau 1 – Annexe VI. (Suite).

Taxa		Locality											Environment					Stratigraphic range	Geographical distribution (MJ - LC)
		KF	BQ	GEA	LQ	Gu	MF	KM	Ch	CdC	ANG	PG	Cont.		Litt.		Mar.		
													TE	FW	PR	Lt	CZ		
Crocodyliformes																			
Crocodyliformes indet.		X		X		X		X				X						Carnian UT - Holocene	Eu, As, Af, NA, SA
Atoposauridae	(cf.) *Theriosuchus*			X				X	X	X	X	X						Bajocian MJ - Maastrichtian UC	Eu, As, Af
	Atoposauridae			X	X	X		X				X						Bathonian MJ - Barremian LC	Eu, As, Af
Thalattosuchia	Teleosauridae			X	X	X		X	X		X							Toarcian LJ - Albian LC	Eu, Af, NA
	?Metriorhynchidae indet.			X														Bajocian MJ - Aptian LC	Eu, As, Af, SA
Pterosauria																			
Pterosauria				X				X		X	X							Norian UT - Maastrichtian UC	Eu, As, Af, NA, SA
Rhamphorhynchidae			X	X		X		X	X									Hettangian LJ - Tithonian UJ	Eu, As, Af, NA
Ctenochasmatidae	?Gnathosaurinae indet.							X										Tithonian UJ - Barremian LC	Eu, Af
	Ctenochasmatidae indet.								X		X							Oxfordian UJ - Aptian LC	Eu, As, Af, SA
Dinosauria																			
Theropoda	Theropoda indet.			X		X		X										Anisian MT - Holocene	Eu, As, Af, NA, SA
	Coelurosauria		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X						Carnian UT - Holocene	Eu, As, Af, NA, SA
	Abelisauroidea			X				X										Aalenian MJ - Maastrichtian	Eu, As, Af, SA

Tableau 1 – Annexe VI. (Suite).

Taxa		Locality											Environment					Stratigraphic range	Geographical distribution (MJ - LC)
		KF	BQ	GEA	LQ	Gu	MF	KM	Ch	CdC	ANG	PG	Cont.		Litt.		Mar.		
													TE	FW	PR	Lt	CZ		
Sauropoda	Sauropoda indet.			X														Norian UT - Maastrichtian UC	Eu, As, Af, NA, SA
	Autres Sauropoda	X	X			X	X			X	X							Norian UT - Maastrichtian UC	Eu, As, Af, NA, SA
Ornithischia	Ornithischia indet.			X				X										Norian UT - Maastrichtian UC	Eu, As, Af, NA, SA
	(cf.) Heterodontosauridae		X				X	X			X	X						Norian UT - Barremian LC	Eu, As, Af, NA
	(cf.) Stegosauria		X	X	X		X		X	X	X							Toarcian LJ - Maastrichtian UC	Eu, As, Af, NA, SA
	Autres Ornithischia	X	X			X	X		X	X	X							Norian UT - Maastrichtian UC	Eu, As, Af, NA, SA
Synapsida																			
Cynodontia	Cynodontia indet. morphotype I							X										Tithonian UJ - Berriasian LC	Af
	Cynodontia indet. morphotype II							X										Tithonian UJ - Berriasian LC	Af
	Cynodontia indet. morphotype III							X										Tithonian UJ - Berriasian LC	Af
Mammaliaformes																			
Haramiyida																			
Hahnodontidae	*Hahnodon*							X										Tithonian UJ - Berriasian LC	Af
	Denisodon							X										Tithonian UJ - Berriasian LC	Af
Autres Haramiyida			X															Rhaetian UT - Berriasian LC	Eu, As, Af

Tableau 1 – Annexe VI. (Suite).

Taxa		Locality											Environment					Stratigraphic range	Geographical distribution (MJ - LC)
		KF	BQ	GEA	LQ	Gu	MF	KM	Ch	CdC	ANG	PG	Cont.		Litt.		Mar.		
													TE	FW	PR	Lt	CZ		
Mammalia																			
Eutriconodonta																			
	Eutriconodonta		X		X		X	X		X	X	X						Pliensbachian LJ - Santonian UC	Eu, As, Af, NA, SA
incertae sedis	*Dyskritodon*	X						X										Toarcian LJ - Berriasian LC	Af, In
Triconodontidae	*Ichthyoconodon*							X										Tithonian UJ - Berriasian LC	Af
Gobiconodontidae	*Gobiconodon*							X										Tithonian UJ - Berriasian LC	Eu, As, Af, NA
Amphilestidae	*Kryptotherium*							X										Tithonian UJ - Berriasian LC	Af
"Dryolestoidea"																			
Donodontidae	*Donodon perscriptoris*							X										Tithonian UJ - Berriasian LC	Af
	Donodon sp.							X										Tithonian UJ - Berriasian LC	Af
	Donodontidae gen. et sp. 1							X										Tithonian UJ - Berriasian LC	Af
	Donodontidae gen. et sp. 2							X										Tithonian UJ - Berriasian LC	Af
	Donodontidae gen. et sp. 3							X										Tithonian UJ - Berriasian LC	Af
Dryolestida	cf. Dryolestida indet.			X														Bathonian MJ - Maastrichtian UC	Eu, As, Af, NA, SA
Autres "Dryolestoidea"		X	X		X	X	X		X	X	X	X						Bathonian MJ - Miocene	Eu, As, Af, NA, SA

Tableau 1 – Annexe VI. (Suite et fin).

Taxa		Locality											Environment					Stratigraphic range	Geographical distribution (MJ - LC)
		KF	BQ	GEA	LQ	Gu	MF	KM	Ch	CdC	ANG	PG	Cont.		Litt.		Mar.		
													TE	FW	PR	Lt	CZ		
Zatheria																			
incertae sedis	*Atlasodon*							**X**										Tithonian UJ - Berriasian LC	Af
	Microderson							**X**										Tithonian UJ - Berriasian LC	Af
	Minimus							**X**										Tithonian UJ - Berriasian LC	Af
Thereuodontidae	*Thereuodon*							**X**		**X**	**X**							Tithonian UJ - Berriasian LC	Eu, Af
Amphitheriidae			**X**	**X**														Bathonian MJ - Callovian MJ	Eu, As, Af
Peramura																			
Peramuridae	*Afriquiamus*							**X**										Tithonian UJ - Berriasian LC	Af
	Peramus							**X**		**X**	**X**	**X**						Bathonian MJ - Berriasian LC	Eu, Af
Boreosphenida																			
	Hypomylos							**X**										Tithonian UJ - Berriasian LC	Af
	Tribotherium							**X**										Tithonian UJ - Berriasian LC	Af
Autres Boreosphenida												**X**						Bathonian MJ - Holocene	Eu, As, Af, NA

Annexe VII – Articles

Les travaux menés dans le cadre de cette thèse ont fait l'objet de deux articles publiés. Le premier article a été publié dans le volume spécial en hommage à Jean-Claude Rage des *Comptes Rendus Palevol* et porte sur les cynodontes non mammaliaformes de Ksar Metlili. Il fait la description des dents isolées attribuées aux deux premiers morphotypes de cynodontes non mammaliaformes discutés dans le Chapitre II.2.11 de cette thèse (le troisième morphotype décrit dans ce chapitre n'était pas encore connu) et passe en revue les différentes identifications possibles et les éléments qui les rapprochent des cynodontes non mammaliaformes.

Le second article a été publié dans *Geological Magazine* et donne un aperçu général de la paléobiodiversité des microvertébrés de Ksar Metlili. Il fait la liste des taxons identifiés (liste mise à jour dans le Chapitre II.3. de cette thèse) et de leurs implications biostratigraphiques et paléobiogéographiques, sur la base d'une partie des nouvelles données (récolte de 2010).

Lasseron, M. (2019). Enigmatic teeth from the Jurassic–Cretaceous transition of Morocco: The latest known non-mammaliaform cynodonts (Synapsida, Cynodontia) from Africa? *Comptes Rendus Palevol* **18**, 897-907. https://doi.org/10.1016/j.crpv.2019.05.002

Lasseron, M., Allain, R., Gheerbrant, E., Haddoumi, H., Jalil, N.-E., Métais, G., Rage, J.-C., Vullo, R. & Zouhri, S. (2020). New data on the microvertebrate fauna from the Upper Jurassic or lowest Cretaceous of Ksar Metlili (Anoual Syncline, eastern Morocco). *Geological Magazine* **157**, 367-392. https://doi.org/10.1017/S0016756819000761

C. R. Palevol 18 (2019) 897–907

Contents lists available at ScienceDirect

Comptes Rendus Palevol

www.sciencedirect.com

General Palaeontology, Systematics, and Evolution

Vertebrate Palaeontology

Enigmatic teeth from the Jurassic–Cretaceous transition of Morocco: The latest known non-mammaliaform cynodonts (Synapsida, Cynodontia) from Africa?

Des dents énigmatiques de la transition Jurassique–Crétacé du Maroc : les derniers cynodontes non mammaliaformes (Synapsida, Cynodontia) connus d'Afrique ?

Maxime Lasseron

CR2P – Centre de recherche en paléontologie – Paris, UMR 7207, MNHN–CNRS–Sorbonne Université, Muséum national d'histoire naturelle, 8, rue Buffon, CP38, 75005 Paris, France

ARTICLE INFO

Article history:
Received 11 February 2019
Accepted after revision 7 May 2019
Available online 9 July 2019

Handled by Eric Buffetaut

Keywords:
Non-mammaliaform cynodonts
Late Jurassic
Earliest Cretaceous
Ksar Metlili
Anoual Syncline
Gondwana

Mots clés :
Cynodontes non mammaliaformes
Jurassique supérieur
Crétacé basal
Ksar Metlili
Synclinal d'Anoual
Gondwana

ABSTRACT

Two tooth morphotypes corresponding to one or two tetrapod species from the Late Jurassic or Earliest Cretaceous locality of Ksar Metlili (KM), Anoual Syncline (eastern Morocco), are reported and described. These teeth cannot be related to any of the identified vertebrate major groups of this site. They are tricusped and uniradiculate, with a high and large main central cusp mesio-distally surrounded by two smaller accessory cusps. Their morphology is reminiscent of several taxa such as pterosaurs, notosuchians and mammals, with which they are compared here. These morphotypes are tentatively referred to cf. Cynodontia indet. They would be the most recent non-mammaliaform cynodonts reported in Africa and among the latest described. The KM specimens display remarkable plesiomorphic dental features with respect to known contemporaneous non-mammaliaform cynodonts. They might indicate the survival of a relict lineage in a North African refugium.

© 2019 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

RÉSUMÉ

Deux morphotypes de dents de la localité de Ksar Metlili (KM), dans le Jurassique supérieur ou le Crétacé basal du synclinal d'Anoual (Maroc oriental), et correspondant à une ou deux espèces de tétrapodes, sont signalés et décrits. Ces dents ne peuvent être rattachées à aucun des groupes majeurs de vertébrés identifiés dans ce site. Elles sont tricuspides et uniradiculées, avec une cuspide centrale principale haute et bien développée entourée par deux cuspides accessoires mésio-distales plus réduites. Leur morphologie rappelle plusieurs taxons tels que les ptérosaures, notosuchiens et mammifères, auxquels elles sont comparées ici. Ces morphotypes sont provisoirement attribués à cf. Cynodontia indet. Ils seraient les plus récents cynodontes non mammaliaformes signalés en Afrique et parmi les plus jeunes

E-mail address: maxime.lasseron@edu.mnhn.fr

https://doi.org/10.1016/j.crpv.2019.05.002
1631-0683/© 2019 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

décrits. Les spécimens de KM montrent des caractéristiques dentaires remarquablement plésiomorphes par rapport aux cynodontes non mammaliaformes contemporains connus. Ils pourraient appartenir à une lignée relique ayant survécu dans un refuge nord-africain.
© 2019 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Cet article est publié en Open Access sous licence CC BY-NC-ND (http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

1. Introduction

The Cynodontia is the youngest of the six therapsid lineages, which also include dinocephalians, biarmosuchians, gorgonopsians, anomodonts, and therocephalians (Abdala and Ribeiro, 2010; Botha et al., 2007), since the earliest known cynodont record and their first radiation date back from the Latest Permian, nearly 252 million years ago (Abdala and Ribeiro, 2010; Abdala et al., 2007; Botha et al., 2007; Ruta et al., 2013). It is the only surviving therapsid lineage, comprising the extant mammals (Botha et al., 2007; Hopson and Kitching, 2001; Rowe, 1988; Rubidge and Sidor, 2001). Moreover, these are the only therapsids which main diversification occurred in the Triassic (Abdala, 2007; Abdala and Ribeiro, 2010; Ruta et al., 2013).

Extinct representatives of the group are comprised in a paraphyletic assemblage known as non-mammaliaform cynodonts; they represent the stage at which many mammalian characteristics first appeared in therapsids (Botha et al., 2007; Hopson and Kitching, 2001; Martinelli et al., 2017a). Here, we report and describe a new dental material from the Late Jurassic or Earliest Cretaceous locality of Ksar Metlili, Anoual Syncline, eastern Morocco, identified as possible non-mammaliaform cynodonts species. We discuss the possible taxonomic affinities of this new material.

Abbreviations–CR2P = Research Centre on Palaeontology–Paris, France; KM = Ksar Metlili fossil locality, Ksar Metlili Formation, Late Jurassic–Earliest Cretaceous, Anoual Syncline, eastern Morocco; MNHN = National Museum of Natural History, Paris, France.

2. Location and geological setting

The fossils were discovered in the microvertebrate locality of Ksar Metlili, Morocco, which is located in the "Couches rouges" ("Red Beds", or "Continental intercalaire"; Kilian, 1931), nearby the city of Anoual. This fossiliferous locality belongs to the Ksar Metlili Formation, which was considered to be Early Cretaceous (?Berriasian) in age for a long time (Haddoumi et al., 1998, 2008; Mojon et al., 2009; Sigogneau-Russell et al., 1990), but could be instead regarded as Late Jurassic at least (Lasseron et al., in prep.).

The mixing of continental (e.g., wood, mammals, dinosaurs, root traces; etc.), brackish (e.g., bivalves) and marine (e.g., echinoderms, corals, brachiopods, etc.) species in the KM Formation (Sigogneau-Russell et al., 1990), as well as the sedimentary facies (e.g., fine-to-medium-grained sandstones, overturned cross stratifications, ripple marks; Haddoumi et al., 2008) suggest a near-shore, river-dominated deltaic depositional environment, probably controlled by eustatic variations (Haddoumi et al., 2008; Sigogneau-Russell et al., 1990, 1998; Lasseron et al., in press).

The KM site delivered a rich and diverse microvertebrate fauna, with more than 24,500 identified specimens, representing at least 47 species. This vertebrate assemblage includes mammals, dinosaurs, pterosaurs, crocodylomorphs, turtles, lepidosaurs, lissampibians, lungfishes, coelacanths, actinopterygians, and chondrichthyans (Botha et al., 2007; Duffin and Sigogneau-Russell, 1993; Sigogneau-Russell et al., 1998; Watabe et al., 2007; Lasseron et al., in press).

3. Materials and methods

The teeth described here were recovered from blocks of calcareous sandstones collected in 2010, following acid attack of the matrix using 7% formic acid saturated with tricalcium phosphate. The recovered lithoclastic and bioclastic residue was then reconcentrated using hydrogen peroxide. Different size fractions were separated from each other using sieves of 5-, 2-, 1-, and 0.5-mm mesh, and finally sorted under a stereomicroscope.

The orientation of these isolated teeth was made following the criteria of Godefroit and Battail (1997). The most convex side of the crown is traditionally regarded as the labial face, so we applied this criterion to identify the lingual and labial faces of the KM specimens. The mammal lineage shows a general trend toward simpler and smaller dental structures in the anterior direction, and the accessory cusps are usually more numerous or better developed on the distal side, so the side bearing the most developed and differentiated accessory cusp has been considered as probably distal and the side bearing the most reduced one as mesial; the distal inclination of the cusps, when present, also helps to determine the mesial and distal faces of the teeth. All measurements were made on lingual face (Fig. 1).

These teeth are provisionally stored at the MNHN and will be housed, after study, at the Faculty of Sciences Aïn Chock, University Hassan II of Casablanca, Morocco. The collection numbers given here (prefix KM) are provisional; they will receive a permanent one (prefix FSAC) when the specimens will be relocated at Casablanca.

4. Systematic palaeontology

cf. **Synapsida** Osborn, 1903
cf. **Cynodontia** Owen, 1861
cf. Cynodontia gen. et sp. indet. (Figs. 2, 3, 4)

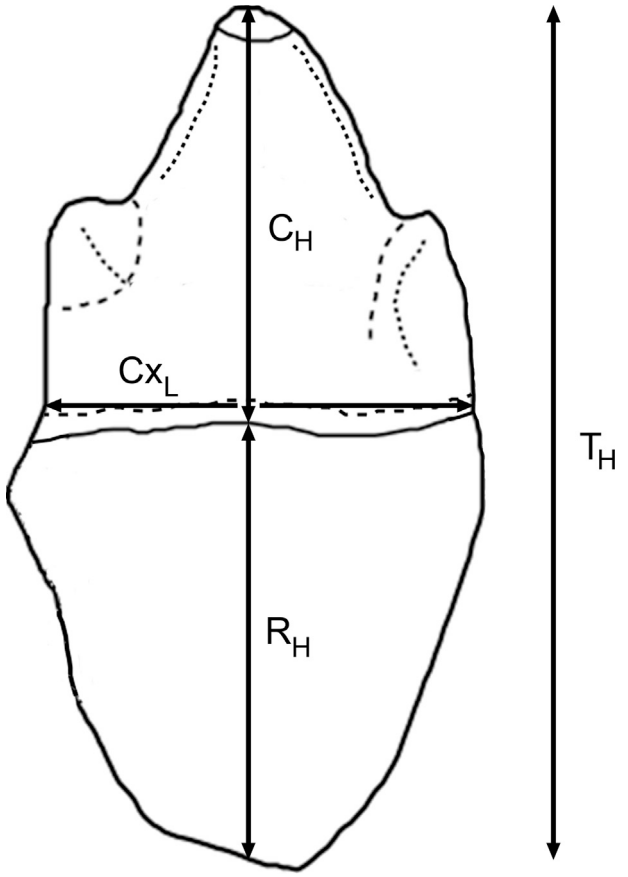


Fig. 1. Measurements made on the Ksar Metlili cf. non-mammaliaform cynodonts teeth. T_H = total height; C_H = crown height; R_H = root height; Cx_L = length at the cervix dentis.
Fig. 1. Mesures effectuées sur les dents de cf. cynodontes non mammaliaformes de Ksar Metlili. T_H = hauteur totale ; C_H = hauteur de la couronne ; R_H = hauteur de la racine ; Cx_L = longueur au niveau du cervix dentis.

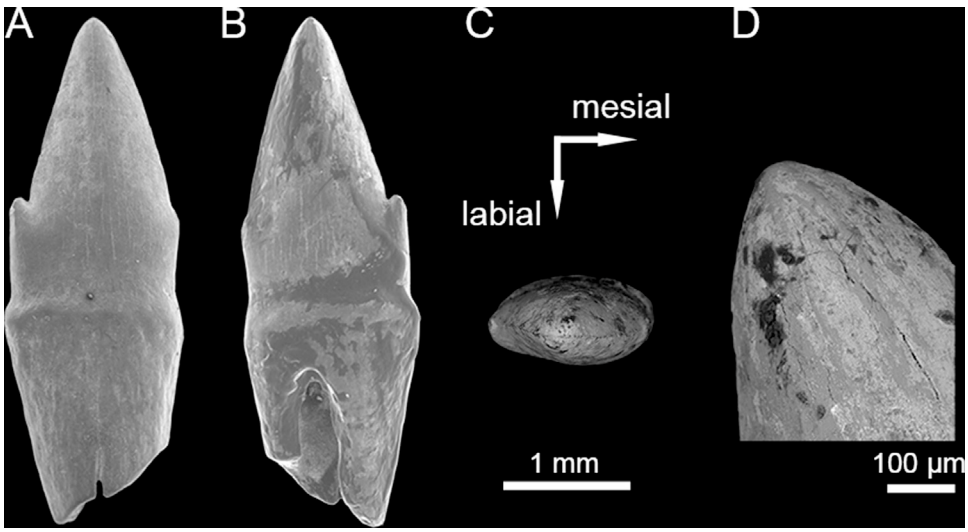


Fig. 2. Specimen KM-B'-44, tooth of cf. Cynodontia gen. et sp. indet., in (**A**) labial, (**B**) lingual and (**C**) occlusal views. (**D**) Close-up on the main central cusp apex, in lingual view. SEM views.
Fig. 2. Spécimen KM-B'-44, dent de cf. Cynodontia gen. et sp. indet., en vues (**A**) labiale, (**B**) linguale et (**C**) occlusale. (**D**) Détail de l'apex de la cuspide centrale principale, en vue linguale. Vues MEB.

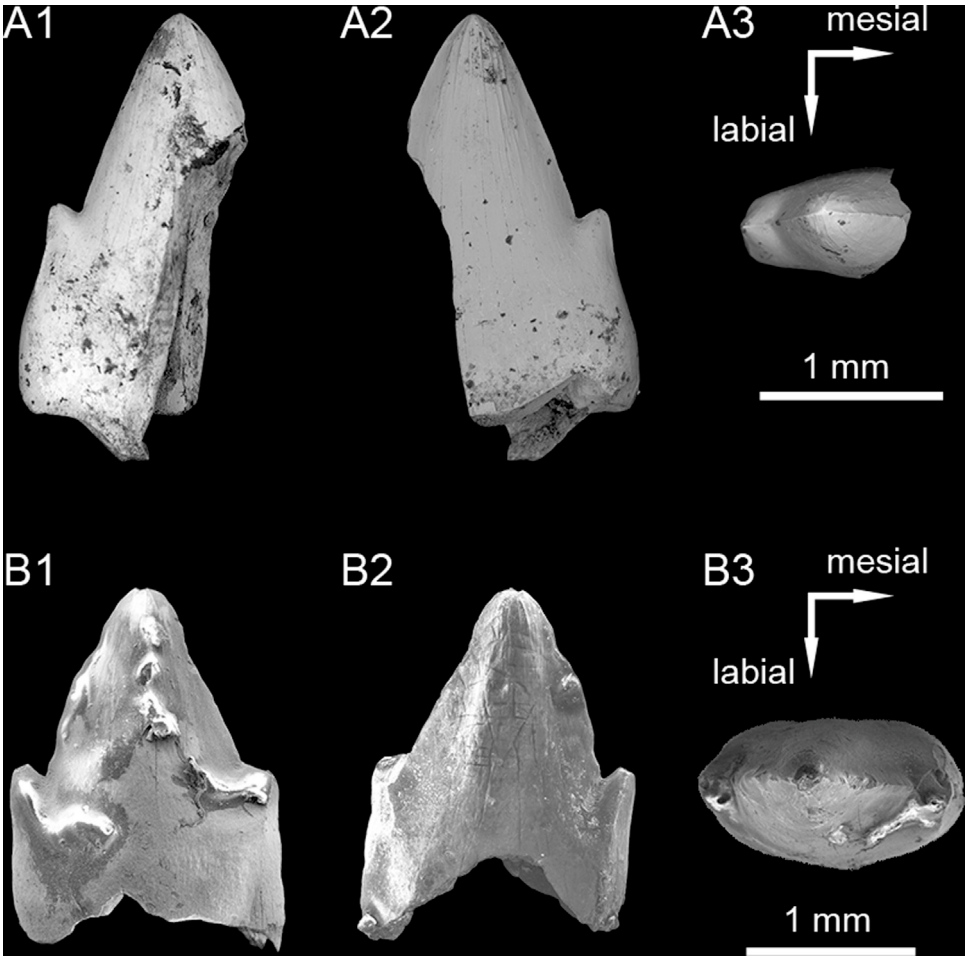


Fig. 3. Teeth of cf. Cynodontia gen. et sp. indet. **A.** Specimen KM-B'-43 in (A1) labial, (A2) lingual and (A3) occlusal views. **B.** Specimen KM-B'-98 in (B1) labial, (B2) lingual, and (B3) occlusal views. SEM views.
Fig. 3. Dents de cf. Cynodontia gen. et sp. indet. **A.** Spécimen KM-B'-43 en vues (A1) labiale, (A2) linguale et (A3) occlusale. **B.** Spécimen KM-B'-98 en vues (B1) labiale, (B2) linguale et (B3) occlusale. Vues MEB.

Referred material. KM-B'-44: complete?upper tooth crown with almost complete root (Fig. 2); KM-B'-43: distal part of an?upper tooth crown (accessory cusp and partial main cusp; Fig. 3A); KM-B'-98: complete?lower tooth crown (Fig. 3B); KM-?-1: almost complete?lower tooth (Fig. 4).

Description. The tooth KM-B'-44 (Fig. 2) is almost complete, with the whole crown and most of the root. It is uniradiculate, with a straight and hollow root almost as long as the crown, from which it is separated by a slight constriction (Figs. 2A, 2B); this constriction also marks the limit of the enamel and thus corresponds to the cervix dentis. The root shows an apical bulge. The tooth is strongly compressed transversely and broadly symmetrical in occlusal view (Fig. 2C). It bears a high main central cusp flanked by two small accessory cusps on both mesio-distal sides, one being strongly reduced relatively to the other one. The larger accessory cusp is probably distal and the reduced one is mesial, following the general trend toward simpler and smaller dental structures in the anterior direction in the mammal lineage. The distal cusp is clearly separated from the main central cusp and is about the third of the crown's size in height. The crown has a slight convexity that is probably labial, and so it is slightly curved lingually. The labial face is smooth (Fig. 2A), but the crown apex shows converging ridges on its lingual face (Fig. 2D). In KM-B'-44, the ridges extend approximatively to the middle of the crown height. Lingual and labial faces of the crown are separated by slight carinae.

The specimen KM-B'-43 (Fig. 3A) consists of a tooth fragment: only one accessory cusp and the main central cusp apex are preserved. As for KM-B'-44, the preserved accessory cusp (probably distal) is well developed, but, in comparison with KM-B'-44, it is higher relatively to the main central cusp, its height being about the half of that of the central one. The crown is slightly concave lingually. The lingual face of the main central cusp apex bears slight converging ridges, which extend to the middle of the crown height, just at the level of the accessory cusp edge (Fig. 3A2).

The specimen KM-B'-98 (Fig. 3B) is a complete tooth crown. As for the teeth KM-B'-44 and KM-B'43 (Figs. 2, 3A),

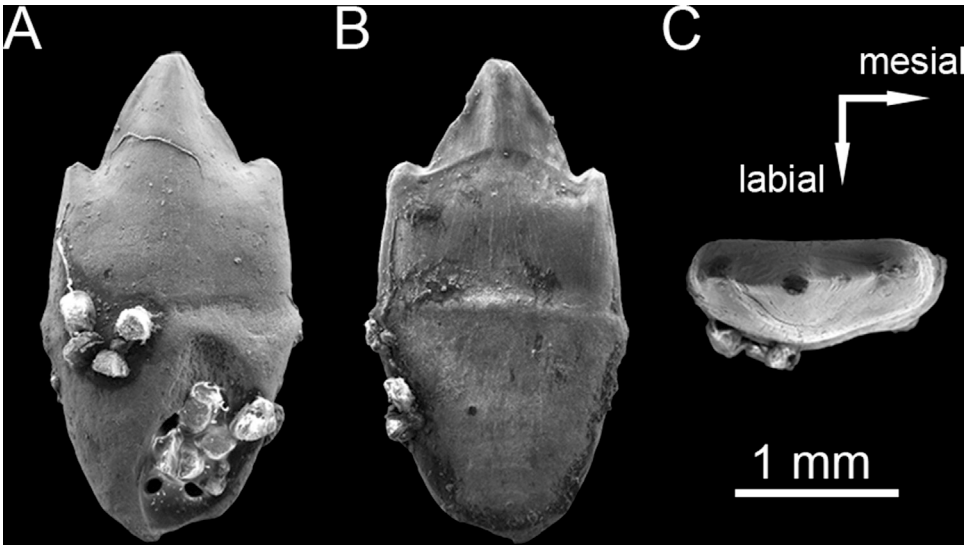


Fig. 4. Specimen KM-?-1, tooth of cf. Cynodontia gen. et sp. indet., in (**A**) labial, (**B**) lingual and (**C**) occlusal views. SEM views.
Fig. 4. Spécimen KM-?-1, dent de cf. Cynodontia gen. et sp. indet., en vues (**A**) labiale, (**B**) linguale et (**C**) occlusale. Vues MEB.

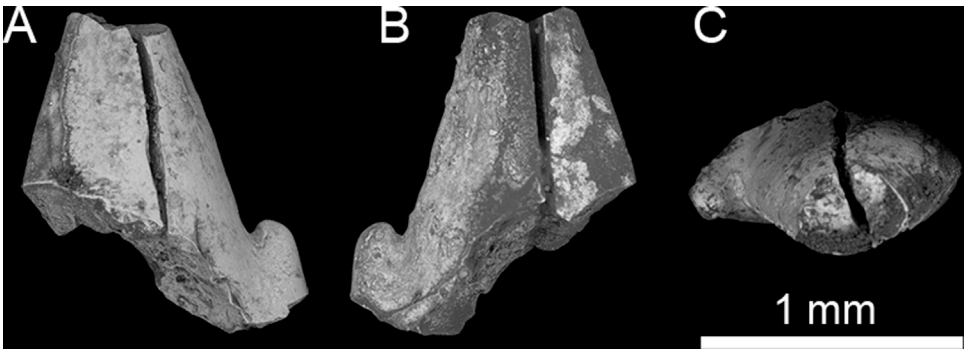


Fig. 5. Specimen KM-B'-99, tooth of cf. Cynodontia indet. (undetermined morphotype) in (**A**)?labial, (**B**)?lingual and (**C**) occlusal views. SEM views.
Fig. 5. Spécimen KM-B'-99, dent de cf. Cynodontia indet. (morphotype indéterminé) en vues (**A**) ?labiale, (**B**) ?linguale et (**C**) occlusale. Vues au MEB.

the distal accessory cusp is more differentiated than the other one and as for KM-B'-43, it is higher relatively to the main central cusp than in KM-B'-44 and measures about half of its height. The crown is slightly curved lingually. Because this tooth is stockier, wider and lower than the other two, we infer that it might belong to the lower tooth row.

The morphology of the specimen KM-?-1 (Fig. 4) is noticeably close to the morphotype of the three previous teeth described above, but without apical ridges (Fig. 4B). The transverse compression is not symmetrical and the labial face is inflated while the lingual face is flat (Fig. 4C). The two accessory cusps are about half of the tooth height; they are of similar size but poorly developed relatively to the main central cusp, in comparison with the three previous teeth. The crown is slightly curved lingually, as in the teeth described above, but the distal side of the crown is slightly convex, which is unseen in the three other. There are slightly marked anterior and posterior carinae. A ridge connecting the two accessory cusps with the base of the main central one on the lingual face can be seen on SEM views (Fig. 4B), even if it is difficult to detect with a stereomicroscope. As for KM-B'-98, its stocky morphology suggests that it belongs to the lower tooth row. The root is oval in cross section.

See Table 1 for the dimensions of KM-B'-44, KM-B'-43, KM-B'-98 and KM-?-1.

The three isolated teeth KM-B'-44, KM-B'-43 and KM-B'-98 described here share several features that could indicate and characterize a single and same species: (1) a broadly symmetrical transverse compression in occlusal view, and (2) an apical ornamentation consisting of ridges on the lingual face of the main central cusp. In addition, their dimensions are very similar (Table 1). The tooth KM-?-1, which differs by several features (e.g, no apical ridges, asymmetry of the lateral compression, similar size of the accessory cusps, slight convexity of the distal side of the crown), could represent a distinct species. The tentative referral of these morphotypes to Cynodontia is discussed in Section 5.

cf. Cynodontia indet. (Fig. 5)

Table 1
Dimensions (in mm) of the possible non-mammaliaform cynodont teeth from Ksar Metlili[a].
Tableau 1
Dimensions (en mm) des possibles dents de cynodontes non mammaliaformes de Ksar Metlili[b].

	cf. Cynodontia gen. et sp. indet.		cf. Cynodontia indet.		
	KM-B'-44	KM-B'-43	KM-B'-98	KM-?-1	KM-B'-99
T_H	4.02	?	?	3.01	?
C_H	2.17	2.43	2.15	1.54	1.29
R_H	1.85	?	?	1.47	?
Cx_L	1.40	0.93 (1.75)	1.43	1.52	1.16 (1.37)

[a] Estimated values for incomplete teeth are indicated in brackets. See Fig. 1 for abbreviation meaning.
[b] *Les valeurs estimées pour les spécimens incomplets sont indiquées entre parenthèses. Voir la* Fig. 1 *pour la signification des abréviations.*

Referred material. KM-B'-99: distal part of a tooth crown (Fig. 5).

Description. Only the tooth crown is preserved. The apex of the main central cusp and the mesial accessory cusp are missing (Fig. 5). The morphology of this tooth is closely related to other KM tricuspid teeth described here, but it is too incomplete to allow its formal specific assignation.

See Table 1 for the dimensions of KM-B'-99.

5. Comparisons and discussion

In the KM material described here, two dental morphotypes are characterized and are distinguished as representing one or two tetrapod species. However, we do not exclude that these morphotypes could also represent two ontogenetic stages and/or two dental positions of the same species.

The teeth attributed to the morphotype 1 (KM-B'-44, KM-B'-43, and KM-B'-98; Figs. 2, 3) are distinguished by their symmetrical transverse compression in occlusal view and their lingual apical ornamentation made of ridges converging on the apex of the main central cusp. In contrast, the material attributed to the morphotype 2 (KM-?-1; Fig. 4) has no apical ridges–and this absence does not seem to be due to wear, since the tooth does not bear any sign of it–, the transverse compression is not symmetrical and the distal side of the crown is slightly convex.

All these teeth are reminiscent of those of the pterosaurs *Eudimorphodon* (see Dalla Vechia, 2013; Jenkins et al., 2001; Kellner, 2015; Wellnhofer, 2003 for comparison) or *Peteinosaurus* (Dalla Vechia, 2013) with multi-cusped teeth. Nevertheless, these taxa are primarily Triassic in age, and all post-Triassic pterosaurs have single-cusped teeth or are toothless (Kellner, 2003). Considering that numerous pterosaurs are known in Late Jurassic to late Early Cretaceous Lagerstätten (Butler et al., 2009, 2013) and have yielded the best record of the pterosaur diversity, the occurrence of a fossil gap in this interval for similar pterosaur teeth seems unlikely. In addition, in *Eudimorphodon*, the crown is much shorter and higher than in cynodonts, and the enamel is strongly wrinkled, with numerous ridges (Hahn et al., 1984; Sigogneau-Russell and Hahn, 1994), while cynodont enamel is frequently smooth, as in KM-?-1 (Fig. 4), and may be wrinkled only at the tips of the main cusps (as in *Gaumia incisa*; Hahn et al., 1987; Sigogneau-Russell and Hahn, 1994), as in the KM morphotype 1. In the KM material, these ridges do not seem to result from acid attack because of their localised position. Hahn et al. (1984) also used other criteria to make the difference between *Eudimorphodon*-like pterosaur teeth and non-mammaliaform cynodont ones. Following the authors, the most important among them are (1) the constriction between the crown and the root, present in pterosaur teeth, but often absent or only slightly marked in cynodonts, and (2) the incipient division of the root in cynodonts, unseen in pterosaurs. The crown–root constriction is really slight in the KM specimens (Figs. 2, 4), close to what can be seen in *Gaumia*? *incisa* (Hahn et al., 1987), *Prozostrodon brasiliensis* (Martinelli et al., 2017b; Pacheco et al., 2018) or *Thrinaxodon liorhinus* (Abdala et al., 2013). The tooth KM-B'-44 (Fig. 2) shows an incipiently root division; the development of a double-rootedness has been reported for several non-mammaliaform cynodonts taxa, such as *Microconodon tenuirostris* (Sues, 2001) and *Rewaconodon tikiensis* (Datta et al., 2004), but as far as is known, all pterosaurs have a single and undivided root (Fröbisch and Fröbisch, 2006). Furthermore, cutting edges are often sharp in 'dromatheriid' cynodonts, but only weakly developed in *Eudimorphodon* (Fröbisch and Fröbisch, 2006); in the KM specimens, even if the carinae are slight, they are sharper than what can be seen in *Eudimorphodon* (see Hahn et al., 1984) in occlusal view. Thus, the pterosaur identity of the KM material can be confidently refuted, even though we cannot exclude the hypothesis of a basal and unknown lineage of pterosaurs maintained in the Late Jurassic or Earliest Cretaceous of Africa.

Another interesting systematic comparison of the KM material can be made with notosuchian crocodylomorphs. Representatives of this clade have developed an unexpected array of dental morphologies comparable to mammals and their extinct relatives, and several were initially identified as mammals because of their complex, multicuspid teeth and heterodont dentition (*Candidodon itapecuruense* and *Lavocatchampsa sigogneaurussellae*, for example; Martin and Lapparent de Broin, 2016). Some notosuchians, such as *Lavocatchampsa sigogneaurussellae* from the Kem-Kem Beds of the Cretaceous of Morocco (Martin and Lapparent de Broin, 2016), *Candidodon itapecuruense* from the late Early Cretaceous of Brazil (Carvalho, 1994; Carvalho and Campos, 1988; Santos et al., 2011) or *Malawisuchus mwakasyungutiensis* from the Early Cretaceous of Malawi (Gomani, 1997), have tricuspid teeth, with a large main central cusp flanked by two accessory cusps, one being smaller than the other one. Their crown–root junction is constricted. However, in these species, the crown–root constriction is strongly marked and the cin-

gulum bears small and rather numerous cuspids arranged all around the tooth crown (Carvalho, 1994; Carvalho and Campos, 1988; Martin and Lapparent de Broin, 2016; Santos et al., 2011), which is not the case in the KM teeth described here. Moreover, the transverse compression is less distinct in notosuchian teeth than in the specimens reported here (see Carvalho, 1994; Martin and Lapparent de Broin, 2016; Santos et al., 2011 for comparison). Thus, a notosuchian identity of the KM teeth seems unlikely.

The difference in the development of the two accessory cusps reminds the mammal lineage, where the tooth complexification usually increases distally. The KM specimens are quite similar in morphology to single-rooted premolariform teeth of some eutriconodontan mammals such as the small gobiconodontid BMNH M 45513 described by Sweetman (2006) in the Barremian of southern England, or *Gobiconodon borrisiaki* from the Aptian-Albian of Mongolia (Kielan-Jaworowska and Dashzeveg, 1998). However, they differ from BMNH M 45513 in having a straight, not curved root and less clearly separated accessory cusps; in the KM specimens of morphotype 1 (KM-B'-44, KM-B'-43 and KM-B'-98; Figs. 2, 3), only the apex of the main central cusp is curved (lingually), whereas in BMNH M 45513 the base of the cusps is lingually convex (i.e. cusp base not inflated in the KM material); moreover, the roots of the KM specimens show an apical bulge, and the apex of the main cusp of the teeth attributed to morphotype 1 bears ridges, which is not the case in BMNHN M 45513 (Sweetman, 2006). They also differ from p2–p3 of *G. borrisiaki*, which are slightly bent mesiolingually in comparison with m1–m2 (Kielan-Jaworowska and Dashzeveg, 1998), a feature which seems absent in the KM specimens because of their straight root. The shape of the root is also different: in *G. borrisiaki*, the uniradiculate teeth as well as those with two roots, have a strong vertical constriction in the root (Kielan-Jaworowska and Dashzeveg, 1998; Sweetman, 2006), whereas in KM-?-1 the root is oval in cross section. Thus, we exclude the eutriconodontan hypothesis for the KM teeth attribution.

The KM teeth are somewhat similar to those figured by Lucas and Oakes (1988) and Godefroit and Battail (1997) and identified as non-mammaliaform cynodonts. The Tritylodontidae are the only Late Jurassic surviving family of this non-mammaliaform cynodonts (Ruta et al., 2013). However, Tritylodontidae have complex teeth, with several rows of curved cusps well adapted to their herbivorous diet (Velazco et al., 2017). In comparison, the KM teeth morphology is quite simple and is clearly different from the non-mammaliaform cynodonts from the Late Jurassic (see Hu et al., 2009; Maisch et al., 2004; Velazco et al., 2017; Watabe et al., 2007) for comparison material) or Early Cretaceous (see Lopatin and Agadjanian, 2008; Matsuoka and Setoguchi, 2000; Matsuoka et al., 2016; Setoguchi et al., 1999; Tatarinov and Mashchenko, 1999) for comparison material). Thus, the tritylodontid systematic hypothesis can be reasonably excluded.

Such quite simple tooth morphology is also found in the anterior dentition of probainognathian cynodonts, such as *Prozostrodon brasiliensis* (Barberena et al., 1987; Bonaparte and Barberena, 2001; Martinelli et al., 2017b; Pacheco et al., 2018) from the Late Triassic of Brazil. It also reminds even more basal cynodonts such as the Late Permian *Nanictosaurus* and *Cynosaurus suppostus* (Van den Brandt and Abdala, 2018; Van Heerden and Rubidge, 1990), or the Early Triassic *Thrinaxodon* (Abdala et al., 2013; Van Heerden and Rubidge, 1990), although the roots of the KM specimens seem to be shorter and the height of the main cusp in morphotype 1 is much higher.

The KM teeth are even more similar to those of Triassic non-mammaliaform cynodonts (Fig. 6). Their general morphology and their small size are reminiscent of the teeth of the Late Triassic non-mammaliaform cynodonts from Saint-Nicolas-de-Port (Rhaetian, France; Godefroit and Battail, 1997), such as *Gaumia* (Godefroit and Battail, 1997; Hahn et al., 1987; Figs. 6F, 6G) and *Pseudotriconodon* (Godefroit and Battail, 1997; Hahn et al., 1984; Lucas and Oakes, 1988; Fig. 6H). They share a high main central cusp surrounded by a smaller accessory cusp, one being less developed than the other one. A similar pattern can be seen also in the first postcanines of some Late Triassic Tritheledontidae, such as *Pachygenelus* (Gow, 1980). The KM specimens are also very similar to the tricuspid postcanine teeth of 'dromatheriids', such as *Microconodon tenuirostris* (Simpson, 1926; Sues, 2001; Sues et al., 1994; Fig. 6I), *Rewaconodon tikiensis* (Datta et al., 2004) and the recently described *Polonodon woznikiensis* (Sulej et al., 2018; Fig. 6J) from the early Late Triassic of United States, India and Poland respectively. However, in *Polonodon* the roots have a strong vertical constriction (Sulej et al., 2018), whereas in KM-?-1 the root is oval in cross section.

No wear facets are noticeable on these teeth, so it is difficult to define an occlusion pattern. However, because their morphology is close to that of Triassic non-mammaliaform cynodonts, we can suppose that the occlusion pattern was also similar. In *Thrinaxodon,* when the jaws are closed, the lower postcanines teeth lay lingual to the upper ones, but without any contact between the two sets (Crompton, 1972, 1995); they did not occlude with one another and so did not develop extensive intermolar contact and attrition wear facets (Crompton, 1972; Crompton and Jenkins, 1968). The main cusps of the upper and lower postcanines lay adjacent to the intervals between successive teeth (Crompton and Jenkins, 1968). A close pattern of the crown (but the roots are different) can be seen in the probainognathian *Probainognathus* (Crompton, 1995), *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Bonaparte et al., 2003, 2005). In trithelodonts, such as *Pachygenelus* and *Diarthroganthus*, the postcanines developed wear facets on the lingual face of the upper ones and labial face of the lower ones, producing sharp edges along the apical border (Crompton, 1995); so, the tooth rows also lay medial relatively to each other, as in *Thrinaxodon* and *Probainognathus*, but with contact.

Thus, we tentatively propose a similar pattern of occlusion for the KM non-mammaliaform cynodonts, with lower tooth row occluding lingual relatively to the upper tooth row and, because there is no noticeable wear facets, maybe without direct contact between the lower and the upper teeth (Fig. 7) as in *Thrinaxodon*. Another explanation for this absence of wear facets is that the teeth presented here could be newly, recently erupted teeth, still unworn by food consumption; the KM possible cynodonts could be subadult individuals, with a tooth replacement frequency higher than in the adults. Tooth wear in this case would

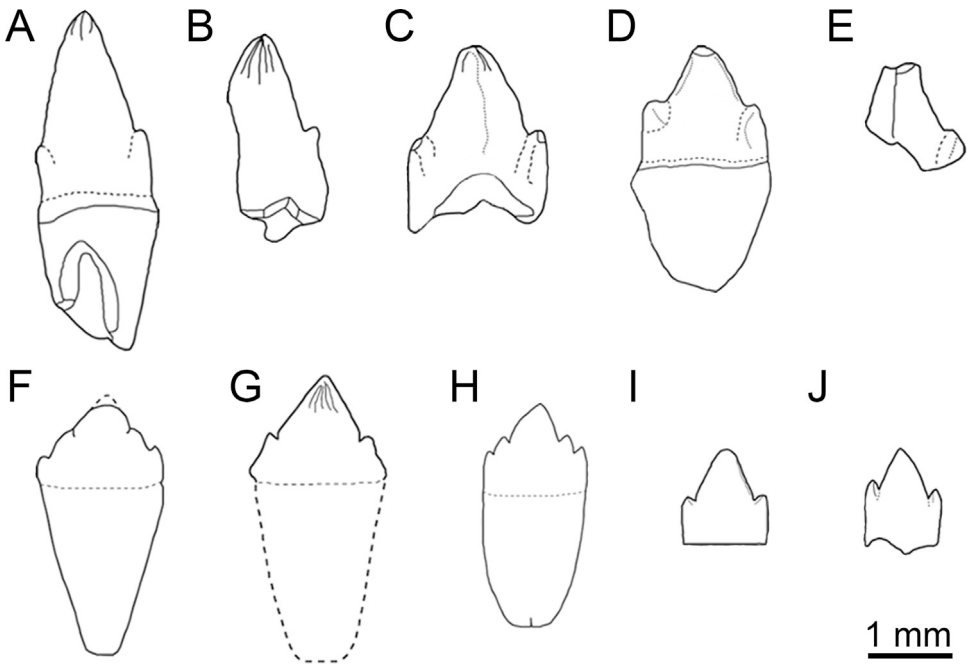


Fig. 6. Comparative sketches of the Ksar Metlili cynodont-like teeth and other non-mammaliaform cynodonts, in lingual view and at the same scale. cf. Cynodontia gen. et sp. indet., specimens (**A**) KM-B'-44, (**B**) KM-B'-43, (**C**) KM-B'-98, ?upper tooth and (**D**) KM-?-1, ?upper tooth. (**E**)?Cynodontia indet., specimen KM-B'-99. (**F**) *Gaumia longiradicata*. (**G**) *Gaumia? incisa*. (**H**) *Pseudotriconodon wildi*. (**I**) *Microconodon tenuirostris*, USNM 448600, upper tooth. (**J**) *Polonodon woznikiensis*, ZPAL V.34/51. (**F, G** from Hahn et al., 1987; H from Hahn et al., 1984; I from Sues et al., 1994; J from Sulej et al., 2018).
Fig. 6. Schémas comparatifs des dents de Ksar Metlili attribuées à des cynodontes, comparées à d'autres dents de cynodontes non mammaliaformes, en vue linguale et à la même échelle. cf. Cynodontia gen. et sp. indet., spécimens (**A**) KM-B'-44, (**B**) KM-B'-43, (**C**) KM-B'-98, dent ?supérieure, et (**D**) KM-?-1, dent ?supérieure. (**E**) ?Cynodontia indet., spécimen KM-B'-99. (F) *Gaumia longiradicata*. (**G**) *Gaumia ? incisa*. (H) *Pseudotriconodon wildi*. (**I**) *Microconodon tenuirostris*, USNM 448600, dent supérieure. (**J**) *Polonodon woznikiensis*, ZPAL V.34/51. (**F** d'après Sues et al., 1994 ; **G** d'après Sulej et al., 2018 ; **H**, I d'après Hahn et al., 1987 ; **J** d'après Hahn et al., 1984).

be expected in more advanced stages, as in *Bonacynodon schultzi* (Martinelli et al., 2016).

The KM teeth also show features that are rare for cynodonts, such as the apical bulge of the root or the ridges on the apex of the lingual face (see for example Martinelli et al., 2017a, b; Pacheco et al., 2018). Thus, if the hypothesis that these teeth belong to a bizarre and still unknown lineage of non-mammaliaform cynodonts is possible, we cannot exclude that they represent another taxon. This explains our attribution of the KM teeth in open nomenclature as cf. non-mammaliaform cynodonts.

After a first phase of diversification toward the end of the Permian and only a slight decrease after the Permian–Triassic extinction event (Abdala and Ribeiro, 2010; Botha et al., 2007), non-mammaliaform cynodonts had a remarkable diversification in the Middle Triassic (Abdala, 2004). However, their diversity dropped during the Jurassic: they are only represented by the family Trityglodontidae, with a few Asian genera (Averianov et al., 2017; Lopatin and Agadjanian, 2008; Hu et al., 2009; Maisch et al., 2004; Matsuoka and Setoguchi, 2000; Matsuoka et al., 2016; Setoguchi et al., 1999; Tatarinov and Mashchenko, 1999; Velazco et al., 2017; Watabe et al., 2017). Thus, the non-mammaliaform cynodont fossil record is really poor around the Jurassic–Cretaceous transition, and it is restricted to Asia. Hence, in the current state of the present fossil data, the KM cf. non-mammaliaform cynodonts are for sure the youngest known in Africa and in Gondwana, and among the youngest ever described in the world outside Asia.

The KM material would include the latest representatives of the non-mammaliaform cynodonts, but with strongly plesiomorphic dental features that remind the first members of the group and especially the Late Triassic ones. This could be explained in two ways: first, the KM species belong to a North African relict lineage, which had retained ancestral dental characteristics all along its evolution until the Late Jurassic-Early Cretaceous; second, the plesiomorphic dental features of the KM species are the result of a convergent evolution with Late Permian–Triassic cynodonts within a more recent lineage. The hypothesis of a relict lineage fits well with the occurrence of other relict lineages recently reported in the KM fauna, such as basal ornithischians and haramiyidan mammaliaforms (Lasseron et al., in press).

6. Conclusions

One or two putative new non-mammaliaform cynodonts are described from the Ksar Metlili Formation (Late Jurassic or Earliest Cretaceous), eastern Morocco. The KM new material documents a poorly known period and suggests that some non-mammaliaform cynodonts persisted until the Late Mesozoic not only in Asia, but also in Africa. The KM non-mammaliaform cynodonts would be the most recent known from Gondwana, and among the latest

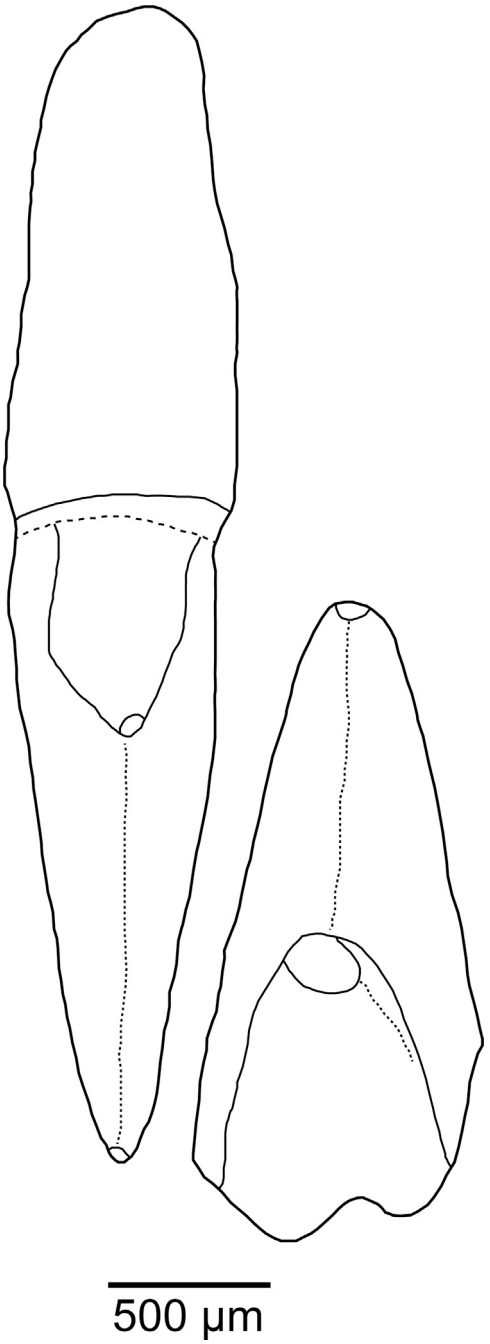


Fig. 7. Sketch of the pattern of occlusion proposed for the Ksar Metlili cf. non-mammaliaform cynodonts teeth, in distal view. Based on the specimens KM-B'-44 (left) and KM-B'-98 (right).
Fig. 7. Schéma du modèle d'occlusion proposé pour les dents de cf. cynodontes non mammaliaformes de Ksar Metlili, en vue distale. Il est basé sur les spécimens KM-B'-44 (à gauche) and KM-B'-98 (à droite).

known. However, an interesting point is that the morphology of KM non-mammaliaform cynodonts teeth does not seem to fit with their geological age. Their Late Mesozoic age would favour systematic relationships to Tritylodontidae, but their simple structure brings them closer to the Late Permian and Triassic non-mammaliaform cynodonts. The most likely explanation retained here is that the KM specimens belong to a relict lineage of non-mammalian cynodonts that retained basal dental features and survived until the Late Jurassic at least in a North African refugium, along with other relict lineages recently reported from the same site.

Funding

The 2010 field work in the Anoual area (Morocco) that allowed the recovery of the KM and GEA material, including the teeth reported here, was supported by the National Geographic Society (CRE GRANT #8706-09; PI: E. Gheerbrant).

Acknowledgments

This paper is dedicated to the memory of our friend and colleague Jean-Claude Rage, who suddenly passed away on 30 March 2018.

I am grateful to F. Abdala (University of the Witwatersrand), M. Debuysschere (CR2P, MNHN), S.C. Sweetman (University of Portsmouth) and M. P. Witton (University of Portsmouth) for their help with the identification of these specimens. I thank R. Allain, E. Gheerbrant, N.E. Jalil, G. Métais (CR2P, MNHN–CNRS), R. Vullo (UMR 6118–Université de Rennes-1), H. Haddoumi (Université Mohammed-I^{er}) and S. Zouhri (Université Hassan-II de Casablanca) for their proofreading and valuable comments. Thanks also to L. Cazes and P. Loubry (CR2P, MNHN) for the SEM photographs. I also want to thank M. Forissier, J. Marchand and V. Prugneaux (SAGA) for their assistance in the sorting of the clastic samples. I am grateful to the two reviewers, A. G. Martinelli (Museo Argentino de Ciencias Naturales) and T. Sulej (Polish Academy of Sciences), as well as to the editor for their corrections and useful comments, which helped to improve the manuscript.

References

Abdala, F., 2004. Abundance and diversity of non-mammaliaform cynodonts in the South African Karoo. Geosciences Africa, University of the Witwatersrand, Johannesburg, Abstract volume 1, 1.

Abdala, F., 2007. Redescription of *Platycraniellus elegans* (Therapsida, Cynodontia) from the Lower Triassic of South Africa, and the cladistic relationships of eutheriodonts. Palaeontology 50, 591–618, http://dx.doi.org/10.1111/j.1475-4983.2007.00646.x.

Abdala, F., Ribeiro, A.M., 2010. Distribution and diversity patterns of Triassic cynodonts (Therapsida, Cynodontia) in Gondwana. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 286 (3–4), 202–217, http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.01.011.

Abdala, F., Damiani, R., Yates, A., Neveling, J., 2007. A non-mammaliaform cynodont from the Upper Triassic of South Africa: a therapsid Lazarus taxon? Palaeontol Afr 42, 17–23.

Abdala, F., Jasinoski, S.C., Fernandez, V., 2013. Ontogeny of the Early Triassic cynodont *Thrinaxodon liorhinus* (Therapsida): dental morphology and replacement. J. Vert. Paleontol. 33 (6), 1408–1431, http://dx.doi.org/10.1080/02724634.2013.775140.

Averianov, A.O., Martin, T., Lopatin, A.V., Schultz, J.A., Skutschas, P.P., Rico, S., Krasnolutskii, S.A., 2017. A tritylodontid synapsid from the Middle Jurassic of Siberia and the taxonomy of derived tritylodontids. J. Vert. Paleontol. 37 (5), http://dx.doi.org/10.1080/02724634.2017.1363767, e1363767, 1-11.

Barberena, M.C., Bonaparte, J.F., Teixeira, A.M.S., 1987. *Thrinaxodon brasiliensis* sp., nov. a primeira ocorrencia de cinodontes galessauros para o Triássico do Rio Grande do Sul. In: Anais do X Congresso Brasileiro de Paleontologia, Rio de Janeiro, Brazil. 1, pp. 67–76.

Bonaparte, J.F., Barberena, M.C., 2001. On two advanced carnivorous cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. Bull. Mus. Comp. Zool. 156 (1), 59–80.

Bonaparte, J.F., Martinelli, A.G., Schultz, C.S., 2005. New information on *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Cynodontia, Proabinognathia) from the Late Triassic of southern Brazil. Revista Brasileira de Palentologia 8 (1), 25–46, http://dx.doi.org/10.4072/rbp.2005.1.03.

Bonaparte, J.F., Martinelli, A.G., Schultz, C.S., Rubert, R., 2003. The sister group of mammals: small cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. Revist. Brasil. Paleontol. 5, 5–27.

Botha, J., Abdala, F., Smith, R., 2007. The oldest cynodont: new clues on the origin and early diversification of the Cynodontia. Zool. J. Linn. Soc. 149, 477–492, http://dx.doi.org/10.1111/j.1096-3642.2007.00268.x.

Butler, R.J., Barrett, P.M., Nowbath, S., Upchurch, P., 2009. Estimating the effects of sampling biases on pterosaur diversity patterns: implications for hypotheses of bird/pterosaur competitive replacement. Paleobiology 35 (3), 432–447, http://dx.doi.org/10.1666/0094-8373-35.3.432.

Butler, R.J., Benson, R.B.J., Barrett, P.M., 2013. Pterosaur diversity: Untangling the influence of sampling biases, Lagerstätten, and genuine biodiversity signals. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 372, 78–87, http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.08.012.

Carvalho, I.S., 1994. *Candidodon*: um crocodile com heterodontia (Notosuchia, Cretáceo Inferior—Brasil). Anais Acad. Brasil. Ciênc. 66, 331–346.

Carvalho, I.S., Campos, D.A., 1988. Um mamífero triconodonte do Cretáceo Inferior do Maranhão, Brasil. Anais Acad. Brasil. Ciênc. 60, 437–446.

Crompton, A.W., 1972. Postcanine occlusion in cynodonts and tritylodontids. Bull. Br. Mus. (Natur. Hist.), Geology 21 (2), 7–71.

Crompton, A.W., 1995. Masticatory function in nonmammalian cynodonts and early mammals. In: Thomason, J.J. (Ed.), Functional morphology in vertebrate paleontology. Cambridge University Press, Chapter 4, Cambridge, NY, USA, pp. 55–75.

Crompton, A.W., Jenkins, F.A., 1968. Molar occlusion in Late Triassic mammals. Biol. Rev. 43 (4), 427–458, http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-185X.1968.tb00966.x.

Dalla Vechia, F.M., 2013. Triassic pterosaurs. Geol. Soc. London, Spec. Publ. 379 (1), 119–155, http://dx.doi.org/10.1144/SP379.14.

Datta, P., Das, D.P., Luo, Z.X., 2004. A Late Triassic dromatheriid (Synapsida: Cynodontia) from India. Ann. Carneg. Mus. 73 (2), 72–84.

Duffin C. J. and Sigogneau-Russell D. Fossil shark teeth from the Early Cretaceous of Anoual, Morocco. *Belgian Geological Survey, Professional Paper: Élasmobranches et stratigraphie*, No. 264, 1993, pp. 175–190, 5 fig., 1 pl.

Fröbisch, N.B., Fröbisch, J., 2006. A new basal pterosaur genus from the Upper Triassic of the northern calcareous Alps of Switzerland. Palaeontology 49 (5), 1081–1090, http://dx.doi.org/10.1111/j.1475-4983.2006.00581.x.

Godefroit, P., Battail, B., 1997. Late Triassic cynodonts from Saint-Nicolas-de-Port (north-eastern France). Geodiversitas 19 (3), 567–631.

Gomani, E.M., 1997. A crocodyliform from the Early Cretaceous Dinosaur Beds, northern Malawi. J. Vert. Paleontol. 17 (2), 280–294, http://dx.doi.org/10.1080/02724634.1997.10010975.

Gow, C.E., 1980. The dentitions of the Tritheledontidae (Therapsida: Cynodontia). Proc. R. Soc. Lond. B 208, 461–481.

Haddoumi, H., Alméras, Y., Bodergat, A.M., Charrière, A., Mangold, C., Benshili, K., 1998. Âges et environnements des Couches rouges d'Anoual (Jurassique moyen et Crétacé inférieur, Haut-Atlas oriental, Maroc). C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. IIa 327, 127–133, http://dx.doi.org/10.1016/S1251-8050(98)80043-8.

Haddoumi, H., Charrière, A., Andreu, B., Mojon, P.O., 2008. Les dépôts continentaux du Jurassique moyen au Crétacé inférieur dans le Haut-Atlas oriental (Maroc) : paléoenvironnements successifs et signification paléogéographiques. Carnets de géologie, Brest. Mémoire 2008/06 (CG2008_A06), pp. 1–29.

Hahn, G., Lepage, J.C., Wouters, G., 1984. Cynodontier-Zähne aus der Ober-Trias von Medernach, Grossherzogtum Luxemburg. Bull. Soc. belge geol. 93 (4), 357–373.

Hahn, G., Wild, R., Wouters, G., 1987. Cynodontier-Zähne aus der Ober-Trias von Gaume (S - Belgien), 24., pp. 1–33 (Mem. pour servir à explication des cartes géologique et minières de la Belgique).

Hopson, J.A., Kitching, J.W., 2001. A probainognathian cynodonts from South Africa and the phylogeny of nonmammalian cynodonts. Bull. Mus. Comp. Zool. 156 (1), 5–35.

Hu, Y., Meng, J., Clark, J.M., 2009. A new tritylodontid from the Upper Jurassic of Xinjiang, China. Acta Palaeontol. Pol 54 (3), 385–391, http://dx.doi.org/10.4202/app.2008.0053.

Jenkins Jr., F.A., Shubin, N.H., Gtesy, S.M., Padian, K., 2001. A diminutive pterosaur (Pterosauria: Eudimorphodontidae) from the Greelandic Triassic. Bull. Mus. Comp. Zool. 156 (1), 151–170.

Kellner, A.W.A., 2003. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. Geol. Soc. Lond Spec. Publ. 217, 105–137, http://dx.doi.org/10.1144/GSL.SP.2003.217.01.10.

Kellner, A.W.A., 2015. Comments on Triassic pterosaurs with discussion about ontogeny and description of new taxa. Anais Acad. Brasil. Ciênc. 87 (2), 669–689.

Kielan-Jaworowska, Z., Dashzeveg, D., 1998. Early Cretaceous amphilestid ('triconodont') mammals from Mongolia. Acta Palaeontol. Pol 43 (3), 413–438.

Kilian, C., 1931. Des principaux complexes continentaux du Sahara. C. R. somm. Soc. geol. France 9, 109–111.

Lasseron, M., Allain, R., Gheerbrant, E., Haddoumi, H., Jalil, N.E., Métais, G., Rage, J.C., Vullo, Z.R., Zouhri S. in press. New data on the microvertebrate fauna from the Late Jurassic or Earliest Cretaceous of Ksar Metlili. (Anoual Syncline, eastern Morocco). Geol Mag.

Lopatin, A.V., Agadjanian, A.K., 2008. A Tritylodont (Tritylodontidae, Synapsida) from the Mesozoic of Yakutia. Doklady Biol. Sci. 419 (2), 279–282, http://dx.doi.org/10.1134/S0012496608020117.

Lucas, S.G., Oakes, W., 1988. A Late Triassic cynodont from the American South-West. Palaeontology 31 (2), 445–449.

Maisch, M., Matzke, A.T., Sun, G., 2004. A new tritylodontid from the Upper Jurassic Shishugou Formation of the Junggar Basin (Xinjiang, NW China). J. Vert. Paleontol. 24 (3), 649–656, https://doi.org/10.1671/0272-4634(2004)024[0649:ANTFTU]2.0.CO;2.

Martin, J.E., Lapparent de Broin, F. de, 2016. A miniature notosuchian with multicuspid teeth from the Cretaceous of Morocco. J. Vert. Paleontol. 36, http://dx.doi.org/10.1080/02724634.2016.1211534, e1211534, 1–17.

Martinelli, A.G., Eltink, E., Da-Rosa, A.A.S., Langer, M.C., 2017a. A new cynodont from the Santa Maria Formation, South Brazil, improves Late Triassic probainognathian diversity. Pap. Palaeontol. 3 (3), 401–423.

Martinelli, A.G., Soares, M.B., Oliveira, T.V. de, Rodrigues, P.G., Schultz, C.L., 2017b. The Triassic eucynodont *Candelariodon barberenai* revisited and the early diversity of stem prozostrodontians. Acta Palaeontol. Pol 62 (3), 527–542, http://dx.doi.org/10.4202/app.00344.2017.

Martinelli, A.G., Soares, M.B., Schwanke, C., 2016. Two new cynodonts (Therapsida) from the Middle-Early Late Triassic of Brazil and comments on South American probainognathians. PLoS ONE 11 (10), 1–43, http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0162945, e0162945, 1–43.

Matsuoka, H., Kusuhashi, N., Corfe, I.J., 2016. A new Early Cretaceous tritylodontid (Synapsida, Cynodontia, Mammaliamorpha) from the Kuwajima Formation (Tetori Group) of central Japan. J. Vert. Paleontol. 36 (4), http://dx.doi.org/10.1080/02724634.2016.1112289, e1112289, 1–17.

Matsuoka, H., Setoguchi, T., 2000. Significance of Chinese tritylodontids (Synapsida, Cynodontia) for the systematic study of Japanese materials from the Lower Cretaceous Kuwajima Formation, Tetori Group of Shiramine, Ishikawa, Japan. Asian Paleoprimatol. 1, 161–176.

Mojon, P.O., Haddoumi, H., Charrière, A., 2009. Nouvelles données sur les Charophytes et Ostracodes du Jurassique moyen-supérieur de l'Atlas marocain. Carnets de géologie, Brest. Mémoire 2009/03 (CG2009_M03), pp. 1–39, http://dx.doi.org/10.4267/2042/29781.

Osborn, H.F., 1903. The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida the early history of the Diaptosauria. Mem. Ame. Mus. Nat. Hist. 1 (8), 449–507.

Owen, R., 1861. Palaeontology, or a systematic summary of extinct animals and their geological relations, Second edition. Adam and Charles Black, Edinburgh, UK, pp. 1–463.

Pacheco, C.P., Martinelli, A.G., Pavanatto, A.E.B., Soares, M.B., Dias-da-Silva, S., 2018. *Prozostrodon brasiliensis*, a probainognathian cynodont from the Late Triassic of Brazil: second record and improvements on its dental anatomy. Hist Biol. 30 (4), 475–485, http://dx.doi.org/10.1080/08912963.2017.1292423.

Rowe, T., 1988. Definition, diagnosis, and origin of Mammalia. J. Vert. Paleontol. 8 (3), 241–264, http://dx.doi.org/10.1080/02724634.1988.10011708.

Rubidge, B.S., Sidor, C.A., 2001. Evolutionary Patterns Among Permo-Triassic Therapsids. Annu Rev. Ecol. System. 32, 449–480, http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114113.

Ruta, M., Botha-Brink, J., Mitchell, S.A., Benton, M.J., 2013. The radiation of cynodonts and the ground plan of mammalian morphological diversity. Proc. R. Soc. Lond B. 280 (20131865), 1–10, http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.1865.

Santos, B.R.C., Carvalho, I.S., Araújo Medeiros, M.A., Barros Santos, R.A., 2011. Dentes de Candidodon itapecuruense da lha do Cajual (Formação Alcântara), Cretáceo Do Maranhão. In: XXII Congresso

Brasileiro de Paleontologia. Paleontologia: Caminando pelo tempo 22, pp. 379–383.
Setoguchi, T., Matsuda, M., Matsuoka, H., 1999. New discovery of an Early Cretaceous tritylodontid (Reptilia, Therapsida) from Japan and the phylogenetic reconstruction of Tritylodontidae based on the dental characters. In: Wang, Y.Q., Deng, T. (Eds.), Proc. Seventh Annual Meeting of the Chinese Society of Vertebrate Paleontology. China Ocean Press, Beijing, pp. 117–124.
Sigogneau-Russell, D., Hahn, G., 1994. Late Triassic microvertebrates from central Europe. In: Fraser, N.C., Sues, H.D. (Eds.), In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods. Cambridge University Press, Cambridge, NY, USA, Chapter 10, pp. 197–213.
Sigogneau-Russell, D., Evans, S.E., Levin, J.F., Russel, D.A., 1998. The Early Cretaceous microvertebrate locality of Anoual, Morocco: a glimpse at the small vertebrate assemblages of Africa. In: Lucas, S.G., Kirkland, J.I., Estep, J.W. (Eds.), Lower and Middle Cretaceous Terrestrial Ecosystems. New Mexico Museum of Natural History and Science 14, Albuquerque (NM), pp. 177–182.
Sigogneau-Russell, D., Monbaron, M., Kaenel, E. de, 1990. Nouvelles données sur le gisement à Mammifères mésozoïques du Haut-Atlas marocain. Geobios 23 (4), 461–483, http://dx.doi.org/10.1016/S0016-6995(06)80272-X.
Simpson, G.G., 1926. Mesozoic Mammalia. V. Dromatherium and Microconodon. Am. J. Sci. 12 (68), 87–108, http://dx.doi.org/10.2475/ajs.s5-12.68.87.
Sues, H.D., 2001. On *Microconodon*, a Late Triassic cynodonts from the Newark supergroup of eastern North America. Bull. Mus. Comp. Zool 156 (1), 37–48.
Sues, H.D., Olsen, P.E., Kroehler, P.A., 1994. Small tetrapods from the Upper Triassic of the Richmond basin (Newark Supergroup), Virginia. In: Fraser, N.C., Sues, H.D. (Eds.), In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods. Cambridge University Press, Cambridge NY, USA, Chapter 8, pp. 161–170.
Sulej, T., Niedźwiedzki, G., Tałanda, M., Dróżdż, D., Hara, E., 2018. A new early Late Triassic non-mammaliaform eucynodont from Poland. Hist Biol., 1–13, http://dx.doi.org/10.1080/08912963.2018.1471477.
Sweetman, S.C., 2006. A gobiconodontid (Mammalia, Eutriconodonta) from the Early Cretaceous (Barremian) Wessex Formation of the Isle of Wight, southern Britain. Palaeontology 49 (4), 889–897, http://dx.doi.org/10.1111/j.1475-4983.2006.00564.x.
Tatarinov, L.P., Mashchenko, E.N., 1999. A find of an aberrant tritylodont (Reptilia, Cynodontia) in the Lower Cretaceous of the Kemerovo region. Paleontologicheskii Zhur. 4 (4), 91–92.
Van den Brandt, M.J., Abdala, F., 2018. Cranial morphology and phylogenetic analysis of *Cynosaurus suppostus* (Therapsida, Cynodontia) from the Upper Permian of the Karoo Basin, South Africa. Palaeontol Afr 52, 201–221.
Van Heerden, J., Rubidge, B.S., 1990. The affinities of the early cynodont reptile, *Nanictosaurus*. Palaeontol. Afr. 27, 41–44.
Velazco, P.M., Buczek, A.J., Novacek, M.J., 2017. Two new tritylodontids (Synapsida, Cynodontia, Mammaliamorpha) from the Upper Jurassic, southwestern Mongolia. Am. Mus. Novitates 3874, 1–35, http://dx.doi.org/10.1206/3874.1.
Watabe, M., Tsubamoto, T., Tsogtbaatar, K., 2007. A new tritylodontid synapsid from Mongolia. Acta Palaeontol. Pol 52 (2), 263–274.
Wellnhofer, P., 2003. A Late Triassic pterosaur from the Northern Calcareous Alps (Tyrol, Austria). In: Buffetaut, E., Mazin, J.M. (Eds.), Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs. Geol. Soc. Lond. Spec Publ., 217, pp. 5–22.

Geological Magazine

www.cambridge.org/geo

New data on the microvertebrate fauna from the Upper Jurassic or lowest Cretaceous of Ksar Metlili (Anoual Syncline, eastern Morocco)

Maxime Lasseron[1], Ronan Allain[1], Emmanuel Gheerbrant[1], Hamid Haddoumi[2], Nour-Eddine Jalil[1,3], Grégoire Métais[1], Jean-Claude Rage[1], Romain Vullo[4] and Samir Zouhri[5]

[1]CR2P – Centre de Recherche en Paléontologie – Paris, UMR 7207, MNHN-CNRS-Sorbonne Université, Muséum National d'Histoire Naturelle, 8 rue Buffon, CP38, 75005 Paris, France; [2]Département de Géologie, Faculté des Sciences, Université Mohamed 1er, BP 524, 60000 Oujda, Morocco; [3]Département Sciences de la Terre, Évolution des vertébrés et Paléoenvironnements, Faculté des Sciences Semlalia, Université Cadi Ayyad, Avenue Abdelkrim Khattabi, BP 511, 40000 Marrakech, Morocco; [4]UMR-CNRS 6118 Géosciences Rennes, Université de Rennes 1, Campus de Beaulieu, 263 avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes, France and [5]Département de Géologie, Faculté des Sciences Aïn Chock, Université Hassan II de Casablanca, Km 8, route de l'université, 20100 Casablanca, Morocco

Original Article

Cite this article: Lasseron M, Allain R, Gheerbrant E, Haddoumi H, Jalil N-E, Métais G, Rage J-C, Vullo R, and Zouhri S (2020) New data on the microvertebrate fauna from the Upper Jurassic or lowest Cretaceous of Ksar Metlili (Anoual Syncline, eastern Morocco). *Geological Magazine* **157**: 367–392. https://doi.org/10.1017/S0016756819000761

Received: 11 April 2019
Revised: 21 May 2019
Accepted: 26 May 2019
First published online: 20 September 2019

Keywords:
Africa; Gondwana; palaeoecosystems; biostratigraphy; palaeobiogeography; palaeoecology

Author for correspondence:
Maxime Lasseron,
Email: maxime.lasseron@edu.mnhn.fr

Abstract

The Middle Jurassic – Early Cretaceous period witnessed the emergence of some major representatives of modern continental vertebrate groups (stem lissamphibians, squamates, therian mammals and birds) and angiosperms, at a time when fragmentation of Pangaea was underway. The successive Moroccan microvertebrate faunas of Ksar Metlili (?Berriasian) and Guelb el Ahmar (Bathonian) from the Anoual Syncline significantly improve our poor knowledge of Gondwanan and especially African palaeobiodiversity at this time. They are among the richest known from the Mesozoic of Gondwana, and are well placed in northwestern Africa to record faunal interchanges with Laurasia. Here we focus on the Ksar Metlili fauna, first documented in the 1980s and most recently resampled in 2010, which produced 24 541 microremains representing 47 species of 8 main groups (Chondrichthyes, Actinopterygii, Sarcopterygii, Lissamphibia, Lepidosauromorpha, Testudinata, Archosauromorpha and Synapsida). It includes remarkable taxa: the oldest stem boreosphenidan mammals from Gondwana, probably some of the last non-mammaliaform cynodonts, a basal ornithischian, possibly freshwater teleosaurid crocodylomorphs, and some of the rare occurrences of choristoderes and albanerpetontids in Gondwana. Comparison of the Ksar Metlili fauna with that of Guimarota (Kimmeridgian, Portugal) further provides evidence of numerous shared taxa of Laurasian affinities, in contrast to the occurrence of few taxa with Gondwanan affinities. This suggests complex palaeobiogeographical relationships – implying both vicariance and dispersal events – of North Africa within Gondwana at the Jurassic–Cretaceous transition. Finally, the faunal similarities with the Guelb el Ahmar fauna question the Cretaceous age of the Ksar Metlili fauna, suggesting an alternative possible Late Jurassic age.

1. Introduction

Continental vertebrate faunas from the Jurassic–Cretaceous transition are rare and poorly known (Cifelli *et al.* 1999; Clemens *et al.* 2007; Knoll & Ruiz-Omeñaca, 2009; J. P. Tennant, unpub. Ph.D. thesis, Imperial College London, 2016; Tennant *et al.* 2016; Fig. 1). This is especially true for the Gondwanan faunas, particularly the African ones (Sigogneau-Russell *et al.* 1998; Rauhut & López-Arbarello, 2009). Yet, the Jurassic–Cretaceous transition is a pivotal interval, both from evolutionary and geodynamic perspectives. The Middle Jurassic to Early Cretaceous period saw the emergence or the first diversification of some of the major modern clades of terrestrial vertebrates: modern lissamphibians and dinosaurs diversified 165 million years ago, probably after the Pliensbachian–Toarcian mass extinction event (Marjanović & Laurin, 2007; Allain & Aquesbi, 2008; Allain & Läng, 2009); birds appeared 150 million years ago (Ostrom, 1976; Zhou, 2004); and the first tribosphenic therian mammal (Tribosphenida), *Juramaia*, has been dated as early Late Jurassic, about 160 million years ago (Ji *et al.* 2002; Luo *et al.* 2003, 2011), as have the first modern representatives of squamates, including snakes (Evans & Jones, 2010; Caldwell *et al.* 2015). The angiosperms made their first radiation about 125–130 million years ago (Heimhofer *et al.* 2005; Hochuli *et al.* 2006; Berendse & Scheffer, 2009). The Late Jurassic period was also the time of major geodynamic events involving the break-up of Pangaea, with the opening of the Neo-Tethys and Central Atlantic oceans, leading to the separation of Gondwana from Laurasia (Gheerbrant & Rage, 2006; J. Pouech, unpub. Ph.D. thesis, Claude Bernard – Lyon 1 University, 2008; J. P. Tennant, unpub. Ph.D. thesis,

© Cambridge University Press 2019.

CAMBRIDGE UNIVERSITY PRESS

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. MNHN - Museum National d'Histoire Naturelle, on 05 Mar 2020 at 16:24:20, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0016756819000761

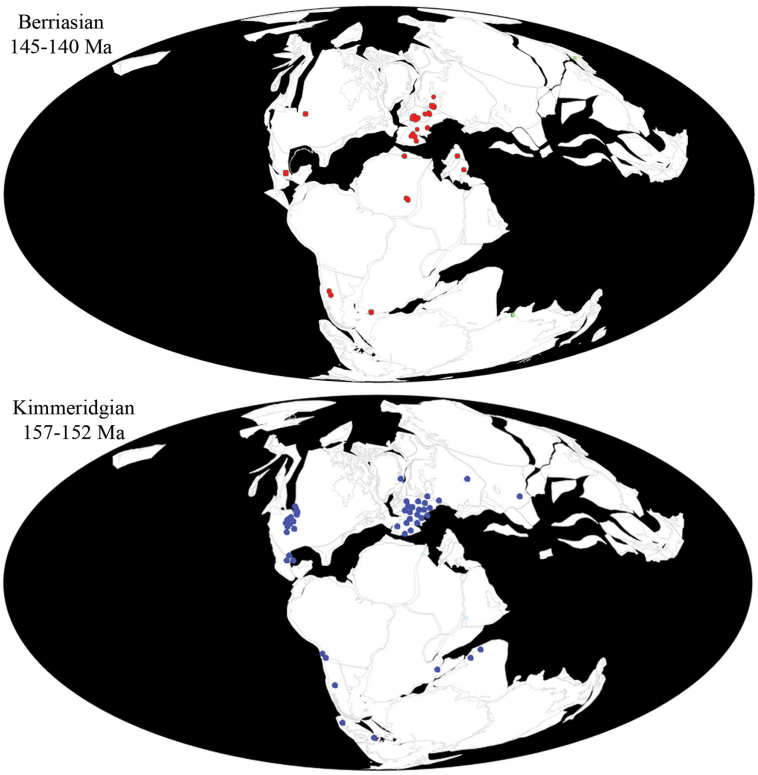


Fig. 1. (Colour online) Continental vertebrate localities known from the Upper Jurassic (Kimmeridgian; bottom) and the Lower Cretaceous (Berriasian; top). Each point represents a locality. Modified from paleobiodb.org (Paleobiology Database Contributors, 2019).

Imperial College London, 2016; Tennant *et al.* 2016), and eventually to the fragmentation of Gondwana (Li & Powell, 2001; Stampfli & Borel, 2002; Blakey, 2008). The Jurassic and Cretaceous vertebrate faunas evolved as a consequence of these tectonic events and changing geographic position of the continents.

Morocco is a key area for understanding the palaeobiogeographical history of vertebrates because of its geographic position on the African shores of the Tethys (Sigogneau-Russell *et al.* 1998; Gheerbrant & Rage, 2006; Haddoumi *et al.* 2016), at a crossroad between Laurasia and Gondwana. A remarkably rich and diverse continental microvertebrate fauna, first described in the course of three field campaigns in 1983, 1986 and 1988, occurs in a lenticular calcareous sandstone near the village of Anoual and the Ksar Metlili fort (Sigogneau-Russell *et al.* 1998) in the High Atlas Mountains, eastern Morocco. This site, known as Ksar Metlili (previously also called the 'Anoual locality') belongs to the Ksar Metlili Formation (Haddoumi *et al.* 1998; Sigogneau-Russell *et al.* 1998) and was originally dated as Berriasian (earliest Cretaceous, 140 Ma to 145 Ma) on the basis of calcareous nannofossils (Sigogneau-Russell *et al.* 1990). The vertebrate assemblage includes mammals, dinosaurs, pterosaurs, crocodylomorphs, turtles, squamates, rhynchocephalians, lissamphibians, lungfishes, coelacanths, actinopterygians and chondrichthyans (Duffin & Sigogneau-Russell, 1993; Sigogneau-Russell *et al.* 1998). In 2010, an international expedition of French, Swiss and Moroccan researchers discovered new sites with microvertebrate accumulations in the Anoual Formation (Bathonian, Middle Jurassic) near the locality of Guelb el Ahmar (Haddoumi *et al.* 2016), and the original Ksar Metlili fossil locality was revisited. About 1.5 tons of sediments were sampled for screen-washing (Figs 2, 3) from several new loci of the Ksar Metlili locality. We describe here this new Ksar Metlili collection as well as that of the 1980s.

The Anoual Syncline is the only place in Africa that has yielded microvertebrate assemblages of Middle Jurassic and possibly earliest Cretaceous age. From a palaeobiological perspective, it includes the two richest and most diversified faunas known in Africa and Gondwana for this period (Sigogneau-Russell *et al.* 1998; Haddoumi *et al.* 2016). These faunas are currently among the best-known representatives of the Mesozoic African palaeoecosystems. In addition, the Anoual Syncline records one of the few Jurassic–Cretaceous faunal successions in Gondwana (Haddoumi *et al.* 2016), if the Cretaceous age of the Ksar Metlili Formation is confirmed (see Section 6.c below). The aim of this paper is to update the faunal list of the Ksar Metlili fossil locality, to examine the diversity and the main taphonomic and palaeoenvironmental characteristics of this fossil assemblage, and to review the biostratigraphical and palaeobiogeographical significance of the fauna.

Abbreviations. CR2P – Centre for Research on Palaeontology, Paris, France; GEA – Guelb el Ahmar locality, Anoual Formation, Bathonian (Middle Jurassic), Anoual Syncline, Morocco; KM – Ksar Metlili fossil locality, Ksar Metlili Formation, ?Berriasian (Lower Cretaceous), Anoual Syncline, Morocco (it corresponds to the fossil locality discovered in 1983 by D. Sigogneau-Russell's team (old collections, indicated by the prefixes MCM or SA and deposited at the National Museum of Natural History), including the new loci sampled in 2010 by our team (Fig. 3; new collections, indicated by the prefix KM and currently housed at the MNHN); they will be deposited at the Faculty of Sciences Aïn Chock after study, with the prefix FSAC-KM); MNHN – National Museum of Natural History, Paris, France.

2. Geological context

The Ksar Metlili (KM) microvertebrate site, which forms the focus of this study, is situated in the 'Couches Rouges' ('Red Beds', or 'Continental Intercalaire'; Kilian, 1931) in the Moroccan eastern High Atlas Mountains, *c.* 12 km west of Anoual City, near the

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. MNHN - Museum National d'Histoire Naturelle, on 05 Mar 2020 at 16:24:20, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0016756819000761

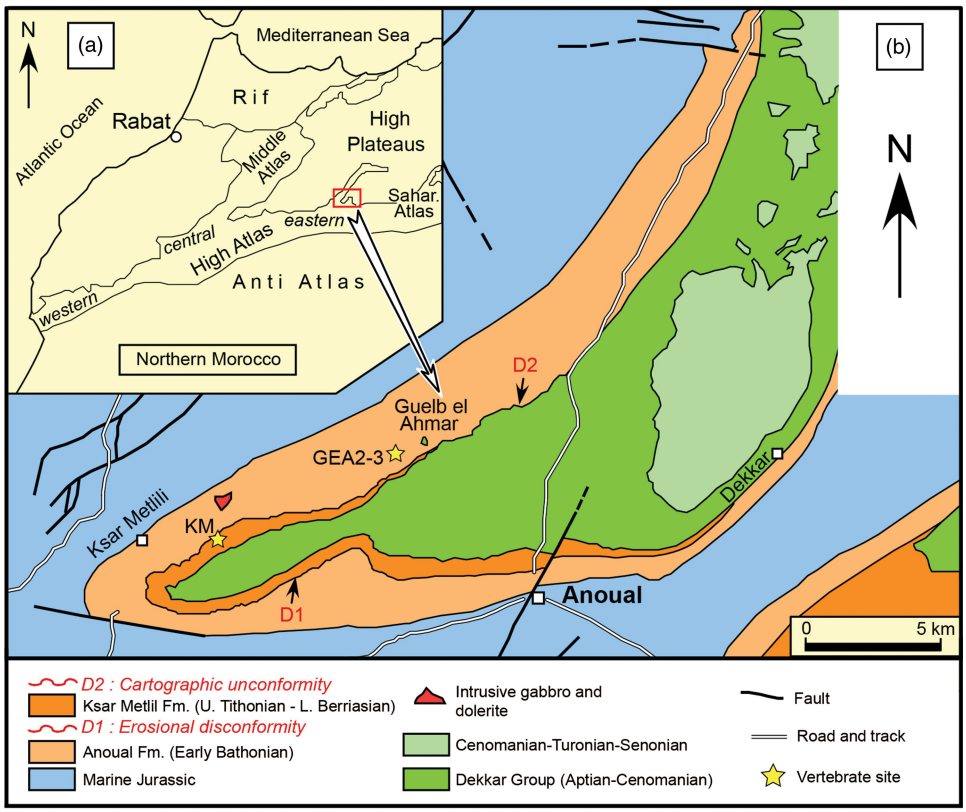


Fig. 2. (Colour online) Geographic and geological settings of the Anoual Syncline. (a) Location of the study area and (b) simplified geological map of the Anoual Syncline indicating the KM and GEA microvertebrate localities. Fm – Formation. Reprinted from *Gondwana Research*, vol. 29, Haddoumi *et al.* (2016), Guelb el Ahmar (Bathonian, Anoual Syncline, eastern Morocco): first continental flora and fauna including mammals from the Middle Jurassic of Africa, pp. 290–319, Copyright (2016), with permission from Elsevier.

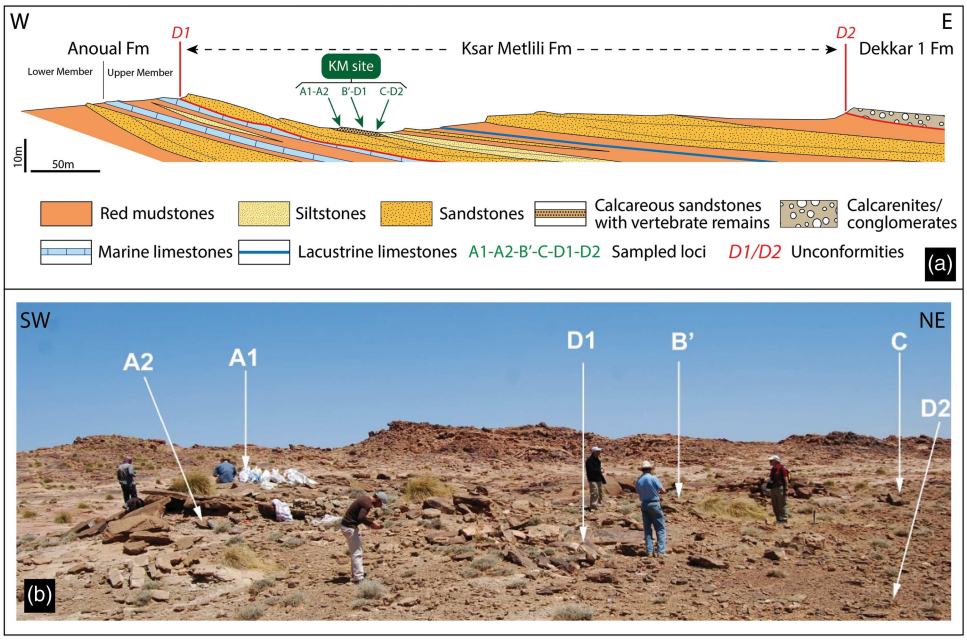


Fig. 3. (Colour online) Location of the fossiliferous loci from the KM site. (a) Geological section and (b) location of the sampled fossiliferous loci from KM (2010 expedition, photography R. Allain): sites KM-A1, KM-A2, KM-B', KM-C, KM-D1 and KM-D2. The sites are close to each other, separated by a few metres (up to 10–20 m).

Ksar Metlili fort (32° 42′ 2″ N, 3° 13′ 3″ W; Fig. 2). These 'Red Beds' are widely distributed in the Middle and High Atlas (Haddoumi *et al.* 2016).

2.a. Stratigraphy and age of the Ksar Metlili site

In the Anoual Syncline, Haddoumi *et al.* (1998, 2008) distinguished three Middle Jurassic–Cretaceous stratigraphical units in the 'Red Beds', which comprise from base to top: the Anoual Formation (lower Bathonian), the Ksar Metlili Formation (?Berriasian or upper Tithonian – lower Berriasian transition) and the Dekkar Group (?Barremian to Cenomanian). The Ksar Metlili Formation is delimited at its base by an erosional disconformity ('D1', Fig. 4) and at its top by a cartographic unconformity (the angle of unconformity is slight at the outcrop scale but is of regional scale and so easily recognized on a geological map;

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. MNHN - Museum National d'Histoire Naturelle, on 05 Mar 2020 at 16:24:20, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0016756819000761

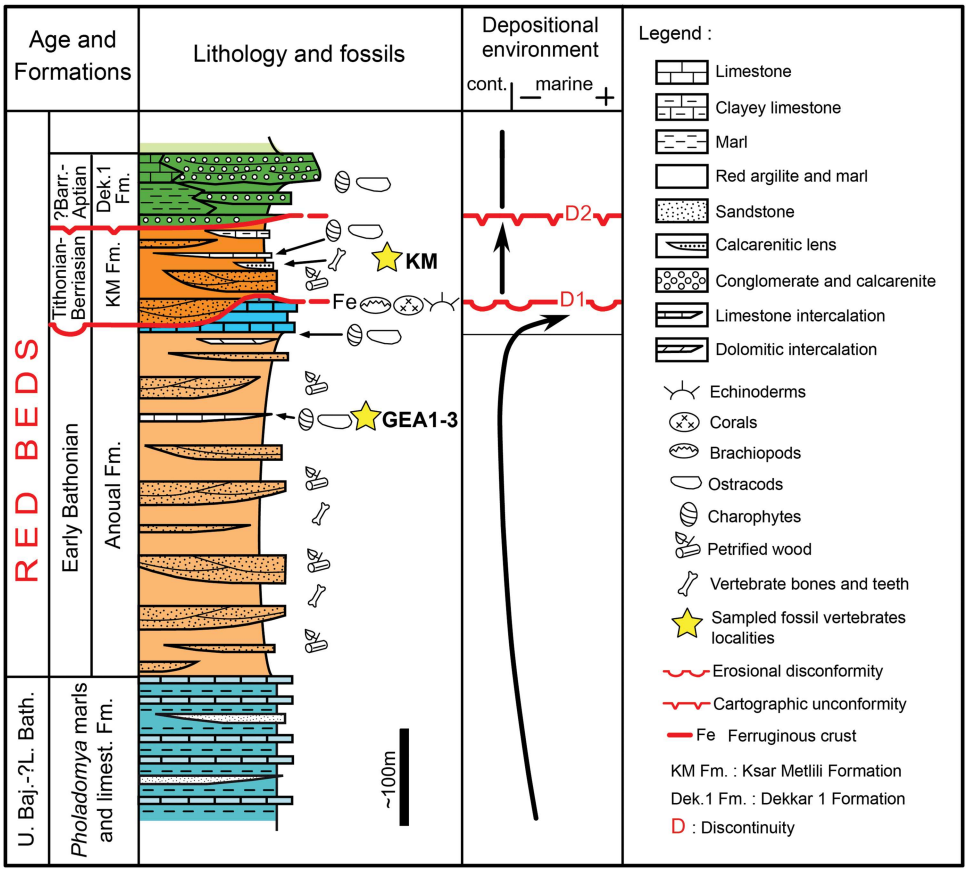


Fig. 4. (Colour online) Stratigraphic log and sequential evolution of the 'Red Beds' exposed in the Anoual Syncline, with indication of the stratigraphic position of the KM and GEA localities. Barr – Barremian; Fm – Formation. Modified from Haddoumi *et al.* (2008, Creative Commons BY-NC-SA 4.0).

'D2', Fig. 4), constituting a lenticular bedded deposit of *c.* 80 m thickness (Haddoumi *et al.* 2008).

The age of the 'Couches Rouges' has long been debated because of the absence of reliable chronostratigraphic markers (Monbaron, 1988; Sigogneau-Russell *et al.* 1990; Haddoumi *et al.* 2016), but a Middle Jurassic to Early or early Late Cretaceous age is generally assigned to the strata (Sigogneau-Russell *et al.* 1990; Zouhri *et al.* 2017). However, opinions diverge about the temporal interpretation of this sequence. The 'Red Beds' containing the KM microvertebrate lens are a thick pelitic sandstone sequence that lies in stratigraphic conformity on the upper Bajocian – ?lower Bathonian marls and limestones (*Pholadomya* marls and limestones Formation, Fig. 4; Haddoumi *et al.* 2016). A few dozen metres above the microvertebrate-yielding lens, there are some slightly discordant conglomerates, but the same index minerals (micas, potash feldspars and kaolinite) are present below and above the discordance D2. This led Sigogneau-Russell *et al.* (1990) to exclude the presence of a major hiatus and to suggest that the sequence may be continuous from the Bathonian to the Cenomanian. However, given the involved time span (*c.* 68 Ma), continuous sedimentation (i.e. the absence of an important gap) would imply incredibly low sedimentation rates, which are unlikely in the geodynamic context. Haddoumi *et al.* (2008) recognized instead a major discontinuity (D1) between the Anoual and Ksar Metlili formations. In the south of the Anoual Syncline it is represented by a hardened surface, often ferruginous, which incises the marine upper member of the Anoual Formation (Fig. 4: D1). The Ksar Metlili Formation directly overlies the continental lower member of the Anoual Formation (Fig. 4) in several sections described by Haddoumi *et al.* (2008).

The original Berriasian age of the KM microvertebrate site was based on the discovery of calcareous nannofossils resembling the genera *Polycostella* (Tithonian–lower Berriasian), *Micrantholithus* (Berriasian–Aptian) and *Nannoconus* (upper Tithonian–Barremian) in a marly horizon located just below the microvertebrate-yielding lens (Sigogneau-Russell *et al.* 1990). The presence the selachian *Egertonodus basanus* at the KM fossil locality would also support this Berriasian age (Duffin & Sigogneau-Russell, 1993). Gyrogonites of the Porocharaceae *Porochara maxima* have been identified 5 to 7 m above the KM lens (Haddoumi *et al.* 2008; Mojon *et al.* 2009). This species is restricted to the late Tithonian and early Berriasian period, thus suggesting that the top of the Ksar Metlili Formation was deposited during this interval. However, all those datings (calcareous nannofossils, charophytes and fauna) are based only on the presence of isolated species and not on faunal associations, which would give more reliable information on the Ksar Metlili Formation age, as was acknowledged by Sigogneau-Russell *et al.* (1990).

2.b. Sedimentary facies

The sedimentary facies of the Ksar Metlili Formation are similar to those of the continental lower beds of the Anoual Formation (fine-to-medium-grained sandstones, overturned cross-stratifications, ripple marks, root traces; Haddoumi *et al.* 2008). The Ksar Metlili Formation was likely deposited in a river-dominated deltaic plain, close to the sea (Sigogneau-Russell *et al.* 1990, 1998; Haddoumi *et al.* 2008). All the vertebrate-bearing beds sampled in the various KM loci show this kind of transitional facies. The KM microvertebrate lens is intercalated between two marine

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. MNHN - Museum National d'Histoire Naturelle, on 05 Mar 2020 at 16:24:20, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0016756819000761

horizons (Sigogneau-Russell *et al.* 1990, 1998). There is a mixing of continental (wood, mammals, dinosaurs, etc.), brackish (bivalves) and undisputedly marine (echinoderms, coral, brachiopods, etc.) forms in this horizon, which suggests a near-shore, deltaic depositional environment, probably influenced by eustatic variations (Sigogneau-Russell *et al.* 1990).

3. Materials and methods

The fossil microvertebrates reported here were discovered in a 0.2 m thick lenticular calcareous sandstone covering a surface of *c.* 200 m^2; and was first sampled in the 1980s (Sigogneau-Russell *et al.* 1998; Jones *et al.* 2003; Fig. 4). In 2010 we resampled six fossiliferous loci, separated a few metres apart (KM-A1, KM-A2, KM-B', KM-C, KM-D1 and KM-D2; Fig. 3), in the same calcareous fossiliferous sandstone bed.

The KM faunal assemblage consists of microvertebrate fossil remains with a size range of 0.5 to 30 mm, but most elements are millimetre sized. It includes the remains of various taxa, which have been disarticulated, fragmented and transported. It is dominated by isolated teeth and fish scales. This taphocoenosis provides a partial picture of the palaeocommunity. However, it has been demonstrated that such microvertebrate sites remain broadly representative of the local palaeobiodiversity (Rogers & Brady, 2010; Cullen *et al.* 2016). By giving a general overview of it, such sites highlight the link between large-scale environmental and faunal changes, and they are important biochronological and palaeoenvironmental indicators (Rogers & Brady, 2010; Cullen *et al.* 2016).

3.a. Material

Except for the pterosaur and dinosaur material (Knoll, 2000; Knoll & Ruiz-Omeñaca, 2009), the original KM collections made by Sigogneau-Russell and colleagues in the 1980s (prefix MCM or SA) are housed at the MNHN. The new material collected in 2010, which comprises 24 541 microvertebrate elements, will be housed, after study, at the Faculty of Sciences Aïn Chock, University Hassan II, Casablanca, Morocco (with the prefix FSAC-KM). Full details of specimen numbers are given in the online Supplementary Material Table S1.

3.b. Specimen preparation

The newly sampled blocks of calcareous sandstone containing the KM microremains were processed by acid attack, using 7 % formic acid saturated with tricalcium phosphate. The lithoclastic and bioclastic sand recovered following this process was reconcentrated using hydrogen peroxide; size fractions were separated from each other using sieves of 5, 2, 1 and 0.5 mm mesh and then sorted under stereomicroscope.

The counting of the vertebrate microremains was made using the 'Count Image Elements' script specially developed by Auréliane Gaillièque (pers. comm. to ML, April 2017). It is based on the principle of picture segmentation: the elements are pictured on a white background; the script then analyses the picture and groups together the pixels with the same grey level. A grey level threshold value is calculated using the Otsu method (see Sezgin & Sankur, 2004 for details) and defines two pixel categories: the pixels with a grey level above the threshold value (i.e. constituting the fossils) are attributed to one category; those with a grey level below this value (i.e. constituting the background) are attributed to the other. The number of pixel groups in the first category is the number of fossils. Thus, this script allows the counting of elements on the basis of the difference in contrast.

4. Review of the Ksar Metlili fauna

4.a. Faunal list and palaeobiodiversity of the Ksar Metlili fauna

The KM collections made by D. Sigogneau-Russell and colleagues in the 1980s have been presented in numerous publications (Sigogneau-Russell *et al.* 1988, 1990, 1998; Sigogneau-Russell, 1989, 1991*a*, 1991*b*, 1991*c*, 1992, 1995*a*, 1995*b*, 1999, 2003; Duffin & Sigogneau-Russell, 1993; Sigogneau-Russell & Ensom, 1994, 1998; Broschinski & Sigogneau-Russell, 1996; Evans & Sigogneau-Russell, 1997, 2001; Knoll, 2000; Gardner *et al.* 2003; Hahn & Hahn, 2003; Jones *et al.* 2003; Knoll & Ruiz-Omeñaca, 2009); these include the microvertebrate fauna from the 'Séquence B des Couches Rouges' of the Anoual Syncline (Sigogneau-Russell *et al.* 1990), now called the Ksar Metlili Formation (Haddoumi *et al.* 2008). Here we provide an updated taxonomic list of the KM microvertebrate fauna, based both on the old and new collections (Table 1).

The 1980s collections comprise 271 numbered specimens, belonging to at least 39 species, among which 22 were new and described for the first time: one selachian, one albanerpetontid, one caecilian, one anuran, one sphenodontian, one squamate and 16 mammals. The new collections contain 30 species (Tables 2, 3). Considering the entire collection and shared species of both old and new collections, there are at least 47 vertebrate species in the KM fauna.

4.b. Taxonomic composition of the Ksar Metlili fauna

4.b.1. Chondrichthyes

In the KM fauna, the chondrichthyans are only represented by elasmobranchs. Two Hybodontiformes genera have been identified, *Egertonodus basanus* and *Lonchidion marocensis* (Duffin & Sigogneau-Russell, 1993; Rees & Underwood, 2002). The Valanginian–Aptian stratigraphic range of *E. basanus* (Biddle & Landemaine, 1988; Duffin & Sigogneau-Russell, 1993; Frederickson *et al.* 2018) would tend to confirm a Cretaceous age for the Ksar Metlili deposit, although it does not provide a full corroboration of the previously suggested Berriasian age (Duffin & Sigogneau-Russell, 1993). Moreover, *E. basanus* could be a synonym of *E. duffini*, described from the middle Bathonian of Great Britain (Rees & Underwood, 2008), so *Egertonodus* does not provide any precision on the biostratigraphic dating of the KM fossil locality.

4.b.2. Actinopterygii

Ginglymode actinopterygian remains are predominant in the KM limestones. Because of the incompleteness of the majority of the scales, it is difficult to make the distinction between Lepisosteiformes and Semionotiformes, and we thus assign the material to Ginglymodi indet. Pycnodontiformes, Osteoglossiformes and, tentatively, Cypriniformes are also identified (Duffin & Sigogneau-Russell, 1993; Sigogneau-Russell *et al.* 1998). Some spine-shaped bones in the new material are reminiscent of pectoral or dorsal fin spines of Siluriformes (see Argyriou *et al.* 2015; Kovalchuk & Ferraris, 2016; Vallone *et al.* 2017 for comparison material) or Polypteriformes (see Daget *et al.* 2001 and Gayet *et al.* 2002 for comparison). These are elongated and flat bones with one end larger than the other. This larger, proximal end bears a bulge with four processes that suggest articular facets,

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. MNHN - Museum National d'Histoire Naturelle, on 05 Mar 2020 at 16:24:20, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0016756819000761

Table 1. Faunal list of the microvertebrates from the Ksar Metlili locality, Anoual Syncline, eastern Morocco, with details for each local sampled locus*

	KM-A1	KM-A2	KM-B'	KM-C	KM-D1	KM-D2	Original site (KM 1983)
Chondrichthyes							
Hybodontiformes							
Lonchidion (*Lissodus*) *marocensis*	•	•				•	•
Egertonodus basanus	•	•	•		•		•
Actinopterygii							
Ginglymodi indet.	•	•	•	•	•	•	•
Pycnodontiformes indet.	•	•			•		•
Osteoglossiformes indet.	•		•				•
?Cypriniformes indet.							•
?Siluriformes or ?Polypteriformes indet.	•		•		•		
Sarcopterygii							
Actinistia							
Actinistia indet.							•
cf. Mawsoniidae indet.		•					
Dipnoi							
cf. Ptychoceratodontidae indet.	•	•	•		•	•	•
Lissamphibia							
Albanerpetontidae							
Anoualerpeton unicus	•	•	•			•	•
Anura							
aff. *Enneabatrachus*							•
Aygroua anoualensis							•
cf. Alytidae indet.			•				
Anura indet.	•	•	•		•		•
Gymnophiona							
Rubricacaecilia monbaroni							•
Diapsida *incertae sedis*							
Choristodera indet.	•		•		•	•	
Testudinata							
Pleurodira							
?Araripemydidae indet.							•
Cryptodira indet.							•
Testudinata indet.	•	•	•		•	•	
Lepidosauromorpha							
Sphenodontia							
Tingitana anoualae							•
Sphenodontia indet. ('Sphenodontia B')							•
Sphenodontia indet.	•		•				
Scincomorpha							
Paramacellodus marocensis							•
Scincomorpha indet.			•				
Squamata *incertae sedis*							
Tarratosaurus anoualensis							•

(*Continued*)

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. MNHN - Museum National d'Histoire Naturelle, on 05 Mar 2020 at 16:24:20, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0016756819000761

Table 1. (*Continued*)

	KM-A1	KM-A2	KM-B'	KM-C	KM-D1	KM-D2	Original site (KM 1983)
Squamata indet.	•	•	•		•	•	•
Crocodylomorpha							
Atoposauridae indet.	•	•	•		•	•	
cf. *Theriosuchus* indet.			•				
Teleosauridae indet.	•	•	•	•		•	
Crocodylomorpha indet.	•	•	•	•	•	•	•
Pterosauria							
Ctenochasmatidae indet. (Gnathosaurinae?)						•	•
?Rhamphorhynchidae indet.						•	•
Pterosauria indet.	•	•	•			•	•
Dinosauria							
Ornithischia							
Ornithischia indet. (basal)		•					
Ornithischia indet.							•
Saurischia							
Maniraptora							
Dromaeosauridae indet.					•	•	•
Theropoda indet.	•	•	•	•	•	•	•
Therapsida							
cf. Cynodontia indet. morphotype 1			•				
cf. Cynodontia indet. morphotype 2			•				
Mammalia							
Eutriconodonta							
Dyskritodon amazighi							•
Gobiconodon palaios							•
Kryptotherium polysphenos							•
Ichthyoconodon jaworowskorum							•
Eutriconodonta indet.	•		•		•	•	
Haramiyida							
Hahnodon taqueti							•
Denisodon moroccensis							•
'Symmetrodonta' (Trechnotheria)							
Atlasodon monbaroni							•
Microderson laaroussii							•
Thereuodon dahmanii							•
Minimus richardfoxi							•
Afriquiamus nessovi							•
'Symmetrodonta' indet.	•					•	
Dryolestoidea							
Donodon perscriptoris			•				•
Dryolestidae indet.	•		•		•	•	
Zatheria							
Peramus sp.							•

(*Continued*)

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. MNHN - Museum National d'Histoire Naturelle, on 05 Mar 2020 at 16:24:20, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0016756819000761

Table 1. (*Continued*)

	KM-A1	KM-A2	KM-B'	KM-C	KM-D1	KM-D2	Original site (KM 1983)
Zatheria indet.							•
Cladotheria indet.							
Stem Boreosphenida							
Hypomylos phelizoni			•				•
Hypomylos micros			•				•
Tribotherium africanum			•				•

*Taxa in grey are new with respect to the old collections and determinations.

Table 2. Minimum number of species of the microvertebrate taxa from the Ksar Metlili site

Taxon	Number of species, old collections	Number of species, new collections	Number of species, both collections
Chondrichthyes	2	2	2
Actinopterygii	4	4	5
Sarcopterygii	2	2	2
Amphibia	4	2	5
Choristodera	0	1	1
Testudinata	2	1	2
Lepidosauromorpha	4	2	4
Archosauromorpha	5	8	8
?Cynodontia	0	2	2
Mammalia	16	6	16

two on the dorsal face and two on the ventral face (Fig. 5). We tentatively assign them to ?Siluriformes or ?Polypteriformes. At present, the oldest fossil record of Siluriformes varies from 72 Ma (Gayet & Meunier, 2003) to 88.6 Ma; Patterson, 1993; Gayet & Otero, 1999). The earliest fossil occurrence of polypteriforms is Cenomanian (Gayet *et al.* 2002). Thus, if one of these attributions is confirmed, then we shift back the earliest fossil occurrence of one of these groups by 45 million years at least. Thin-sections of these bones are currently under histological study and could confirm or modify this assignment, as some features in the bone microstructure could be reminiscent of what can be seen in the Holostei.

4.b.3. Sarcopterygii

The 2010 material includes lungfish dental plates similar to the material referred to Ptychoceratodontidae in the old collections (Duffin & Sigogneau-Russell, 1993; Sigogneau-Russell *et al.* 1998), and so probably belongs to the same family. It also includes an actinistian postparietal shield: its ornamentation, made of subcircular grooves and of antero-posteriorly oriented subparallel gutters (Fig. 6a), is typical of the Mawsoniidae (G. Clément, pers. comm. ML, March 2017). The notch observed in the lateral view of the external edge is probably the vestige of the otic canal (Fig. 6b). Thus, we refer this bone to cf. Mawsoniidae.

4.b.4. Lissamphibia

4.b.4.a. Albanerpetontidae (Fig. 7a, b). The presence of an albanerpetontid, *Anoualerpeton unicus*, both in old and new collections, has to be emphasized. New remains of this species (Fig. 7a, b) increase the available material for this only known Gondwanan representative of albanerpetontids (Sigogneau-Russell *et al.* 1998; Gardner *et al.* 2003). The genus is also present in the upper Bathonian of the Kirtlington Cement Quarry ('Kirtlington Mammal Bed', Forest Marble Formation), Great Britain, where it is represented by the species *A. priscus* (Gardner *et al.* 2003).

4.b.4.b. cf. Alytidae (Fig. 7c). The material collected in 2010 yielded 15 stegochordal, opisthocoelous vertebrae, wider than long, with short, robust and distally enlarged transverse processes that were unknown in the old collections and that we refer to cf. Alytidae (Holman, 2003; S. Bailon, pers. comm. to ML, November 2018; Fig. 7c); this identification must be considered provisional, because the anuran postcranial skeleton is always more uniform than the skull and because the material is fragmentary. Before the discovery of the KM fauna, alytids were unknown in Gondwana until the Late Cretaceous period of India (Prasad & Rage, 1991). Consequently, the KM locality yields the oldest known Gondwanan alytids if the present identification is confirmed.

In the old collections, two other anuran species were discovered: the alytid aff. *Enneabatrachus* sp. and the pipioid or pelobatoid *Aygroua anoualensis* (Jones *et al.* 2003). A caecilian species, *Rubricacaecilia monbaroni*, was also recognized: it is the earliest Gondwanan caecilian record (Sigogneau-Russell *et al.* 1998; Evans & Sigogneau-Russell, 2001).

4.b.5. Choristodera

Some robust vertebrae unknown in the old KM collections are found in the new material (Fig. 8): their centrum is amphicoelous or amphiplatyan, with an opened neurocentral suture and a distinct longitudinal ridge bordered laterally by longitudinal grooves on the floor of the neural canal, the cotyle rims are thick, and a slight ventral constriction gives them a coil form; all these characters are reminiscent of choristoderan reptiles (Evans, 1991; Averianov *et al.* 2006; Vullo *et al.* 2014; Haddoumi *et al.* 2016), so we assign them to this group, although this identification needs to be substantiated with additional material. These freshwater or amphibious diapsids are well known in Laurasia (Matsumoto *et al.* 2013), but up to now the first and only known Gondwanan choristoderes had been recovered from the Middle Jurassic of the Guelb el Ahmar locality, Morocco (Haddoumi

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. MNHN - Museum National d'Histoire Naturelle, on 05 Mar 2020 at 16:24:20, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0016756819000761

Table 3. Vertebrate relative abundances in the different loci of the Ksar Metlili site (% of total vertebrate microremains collected)

Taxon	KM-A1	KM-A2	KM-B'	KM-C	KM-D1	KM-D2
Chondrichthyes	1.18 %	0.74 %			0.25 %	0.10 %
Actinopterygii indet.						
Ginglymodi indet.	9.37 %	1.48 %	**13.19 %**	**23.33 %**	**18.27 %**	**14.70 %**
?Siluriformes/?Polypteriformes	0.05 %		1.76 %		0.37 %	
Osteoglossiformes			0.16 %			
Pycnodontiformes	0.10 %	0.25 %			0.25 %	
Actinistia		0.25 %				
Dipnoi	0.36 %	0.49 %	0.84 %		0.25 %	0.31 %
Albanerpetontidae	0.05 %	0.49 %	0.05 %			0.10 %
Anura	1.75 %	1.97 %	0.95 %		1.60 %	
Rhynchocephalia			0.03 %			
Squamata	0.21 %	2.46 %	0.18 %		0.62 %	0.41 %
Testudinata	**13.54 %**	2.71 %	1.50 %		8.15 %	0.83 %
Choristodera	0.05 %		0.24 %		0.25 %	0.21 %
Atoposauridae	**19.82 %**	**40.39 %**	**56.88 %**		**54.94 %**	**38.30 %**
Crocodylomorpha indet.	**39.50 %**	**30.30 %**	**11.64 %**	**53.33 %**	**12.10 %**	**19.57 %**
Thalattosuchia	0.05 %	0.25 %	1.94 %	**20.00 %**		0.31 %
Pterosauria	9.68 %	**16 %**	3.63 %			**22.26 %**
Ornithischia		0.25 %				
Theropoda	1.34 %	1.48 %	0.71 %	3.33 %	2.35 %	1.97 %
cf. Cynodontia			0.11 %			
Mammalia	0.36 %	0.74 %	0.76 %		0.49 %	0.93 %
Vertebrata indet.			5.44 %		0.12 %	
Tetrapoda indet.	2.57 %					
Sampled volume (kg)	675	189	378	81	108	54

For actinopterygians and crocodylomorphs, only teeth were considered (see Section 6.a). The most abundant taxa are bolded.

et al. 2016). Thus, the KM specimens represent one of the few occurrences of choristoderes in Gondwana.

4.b.6. Testudinata

The turtles from the KM material are currently under study. Tentative identification of shell fragments suggests they could be represented by three taxa with a great deal of reservation: Chelonii indet., Pelomedusoides indet. and ?Araripemydidae indet. (cf. *Taquetochelys* sp.?; Gmira, 1995; Zouhri *et al.* 2017). The rest of the material is referred to as Pleurodira indet., Cryptodira indet. or Testudinata indet.

4.b.7. Lepidosauromorpha

The KM lepidosauromorphs are represented by sphenodontians and squamates. At least two different sphenodontians are present: *Tingitana anoualae* (Evans & Sigogneau-Russell, 1997) and an unnamed but distinct taxon referred to as 'Sphenodontia B' by Evans & Sigogneau-Russell (1997). They were considered as the first post-Jurassic record of the group in Africa (Evans & Sigogneau-Russell, 1997; Zouhri *et al.* 2017), but the Berriasian age for the KM fauna is here reassessed as possibly Jurassic (see Section 6.c below).

Squamates are represented by scincomorphs, with the species *Paramacellodus marocensis* (Richter, 1994), and by an *incertae sedis* fossorial lizard, *Tarratosaurus anoualensis* (Broschinski & Sigogneau-Russell, 1996).

4.b.8. Crocodylomorpha

At least two types of crocodylomorphs were reported in the old KM collections (Sigogneau-Russell *et al.* 1990, 1998), but they have never been identified or studied. The new material highlights four types of crocodylomorphs: cf. *Theriosuchus*, teleosaurids, atoposaurids and a robust-toothed undetermined form.

4.b.8.a. cf. Theriosuchus (Fig. 9a). Two fused premaxillae ornamented with subcircular grooves were recovered in the 2010 material (Fig. 9a). Given the small size of the premaxillary ascending process (Fig. 9a), we can suppose that the division of external nares was made essentially by the anterior nasal process, which is reminiscent of the genus *Theriosuchus* (*T. pusillus* and *T. grandinaris*; J. P. Tennant, pers. comm. to ML, May 2017); thus, we tentatively assign this specimen to cf. *Theriosuchus* (Tennant *et al.* 2016).

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. MNHN - Museum National d'Histoire Naturelle, on 05 Mar 2020 at 16:24:20, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0016756819000761

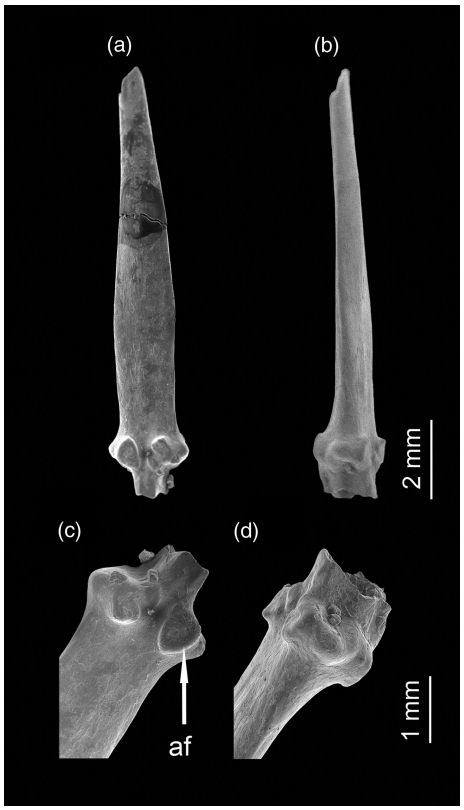


Fig. 5. Possible fin spine of ?Siluriformes or ?Polypteriformes indet. (KM-A1-40). (a) Dorsal view. (b) Ventral view. (c) Close-up on proximal end, dorsal view. (d) Close-up on proximal end, ventral view. af – articular facet (?).

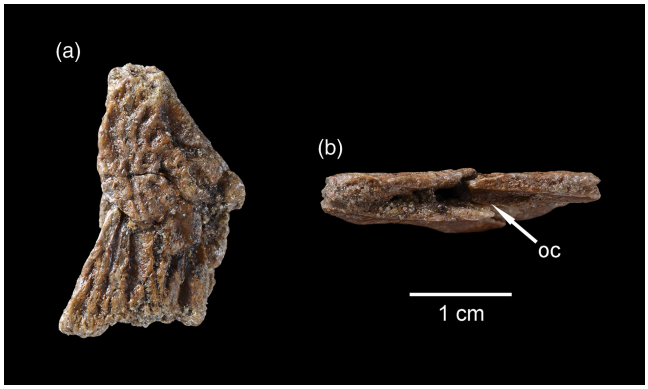


Fig. 6. (Colour online) Left postparietal shield of cf. Mawsoniidae indet. (KM-A2-11). (a) Dorsal view. (b) Left lateral view. oc – otic canal.

4.b.8.b. Teleosauridae (Fig. 9b). Teleosaurids are identified by slender, elongated, conical teeth, slightly recurved backwards and bearing numerous thin and regularly spaced longitudinal striae, converging towards the apex. They could be confused with caniniform teeth of atoposaurids, but within teleosaurids the tooth ornamentation is more pronounced, with higher ridges (Vignaud, 1997; Haddoumi *et al.* 2016), and overall the cross-section is subcircular, the crown is slightly compressed labiolingually but less than in atoposaurids, and carinae are weak to absent (Haddoumi *et al.* 2016), contrary to atoposaurid teeth (see, for example, Schwarz-Wings *et al.* 2009). The ratio between the longitudinal diameter of the crown base and the crown height is >3.5 (S. Jouve, pers. comm. to ML, May 2017; Vignaud, 1997; Fig. 9b). They closely resemble the teeth observed in teleosaurids such as *Teleosaurus*, *Pelagosaurus* and *Steneosaurus* (Vignaud, 1997; Pierce & Benton, 2006) and to those identified as 'Teleosauridae indet.' in the GEA fauna (Haddoumi *et al.* 2016). These teleosaurid teeth could be related to the morphotype A3 described by Vignaud (1997).

4.b.8.c. Atoposauridae (Fig. 9c). Atoposaurids are identified by numerous lanceolate to leaf-shaped dental crowns, labiolingually compressed with a lingual concavity and both mesial and distal carinae; both lingual and labial faces bear thin vertical wrinkles diverging towards the carinae (Vullo *et al.* 2014; Fig. 9c). The teeth here described as belonging to atoposaurids are frequently assigned to *Theriosuchus* sp. in the case of Jurassic material (Vullo *et al.* 2014), even if an alternative attribution cannot be definitively rejected.

Atoposaurids and *Theriosuchus* are thought to be mostly, if not strictly, terrestrial crocodylomorphs, and their good representation in the KM fossil material points to a mostly terrestrial palaeoenvironment. It is worth noting that *Theriosuchus* is usually considered as an atoposaurid (Young *et al.* 2016), although for some authors this is a polyphyletic taxon that includes two groups of advanced neosuchians that would not belong to the Atoposauridae (Tennant *et al.* 2016).

Teleosaurids are, by contrast, strictly aquatic, and are often considered as purely marine reptiles (Bardet, 1995). However, some recent discoveries showed that some teleosaurids were able to live in freshwater (Martin *et al.* 2015); the KM specimens are among the first-known possible freshwater teleosaurids, and so constitute new evidence in favour of freshwater habitats for the family. Given the size of their teeth in the KM material they were probably young individuals (as for the GEA specimens; Haddoumi *et al.* 2016), which might suggest that they lived in a freshwater 'nursery' before moving to the sea (S. Jouve, pers. comm. to ML, May 2017).

All these crocodylomorph taxa are under study and will be described in a dedicated paper (ML Ph.D. work in progress).

4.b.9. Pterosauria

Two pterosaur groups can be recognized in the KM fauna (Knoll, 2000): one with slender, elongated teeth quite similar to those of ctenochasmatid pterosaurs such as Gnathosaurinae (Fig. 10a), and another with stronger and smoother teeth, reminiscent of the Ornithocheiridae (Fig. 10b), according to Knoll (2000). However, this second dental morphotype is also known within Rhamphorhynchidae (Averianov *et al.* 2005; Vullo *et al.* 2014), so the occurrence of Ornithocheiridae in the KM fauna cannot be confirmed without additional diagnostic material; furthermore, the small size (less than 20 mm) and the possible Jurassic age we suggest here for the KM fauna would rather favour its assignment to ?Rhamphorhynchidae.

Though the KM ?Gnathosaurinae teeth represent one of the rare Cretaceous occurrences of the group (Knoll, 2000; Sweetman & Martill, 2010), and they are among the latest representatives of this group while being the first discovered in Africa (Knoll, 2000), these results must be considered with caution, since their teeth are frequently confused with those of teleosaurid crocodylomorphs (see, for example, Buffetaut & Jeffery, 2012), so a thorough revision of the KM pterosaur material is needed.

4.b.10. Dinosauria

4.b.10.a. Ornithischia (Fig. 11). Most of the dinosaur remains from the old KM collections are still undetermined and unstudied. Here,

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. MNHN - Museum National d'Histoire Naturelle, on 05 Mar 2020 at 16:24:20, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0016756819000761

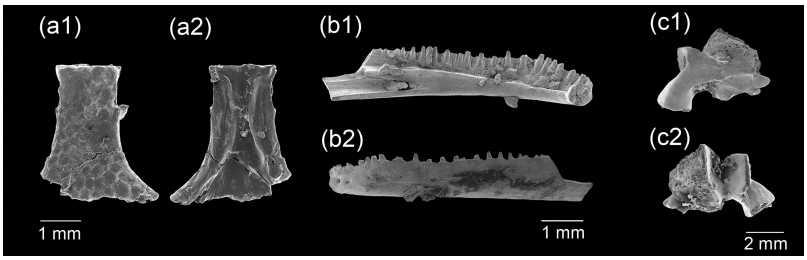


Fig. 7. Lissamphibians. (a) Fused frontals (A: KM-A2-7) of *Anoualerpeton unicus* in (a1) dorsal and (a2) ventral views. (b) Left dentary (B: KM-B'-12) of same in (b1) lingual and (b2) labial views. (c) Dorsal vertebra of cf. Alytidae indet. (KM-B'-18) in (c1) dorsal and (c2) ventral views.

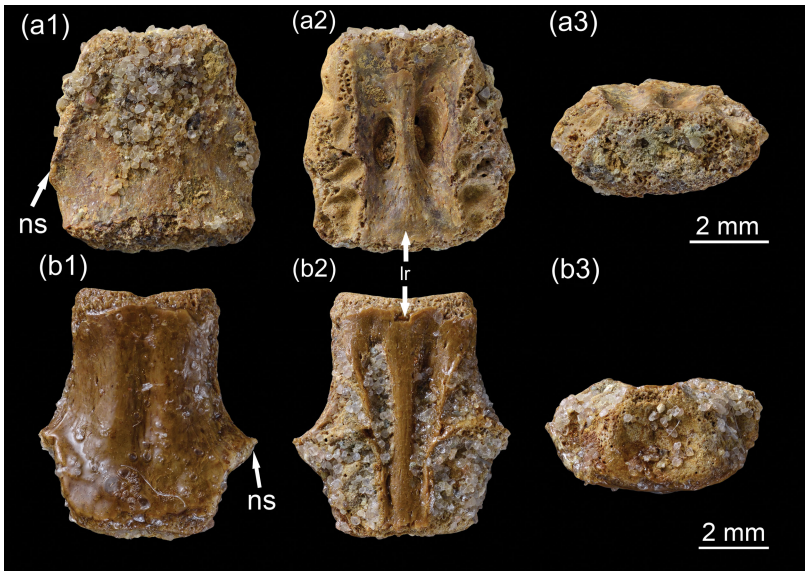


Fig. 8. (Colour online) Dorsal vertebrae of Choristodera indet. (a) KM-B'-49 in (a1) ventral, (a2) dorsal and (a3) anterior (?) views. (b) KM-D1-18 in (b1) ventral, (b2) dorsal and (b3) anterior (?) views. lr = longitudinal ridge; ns – neurocentral suture.

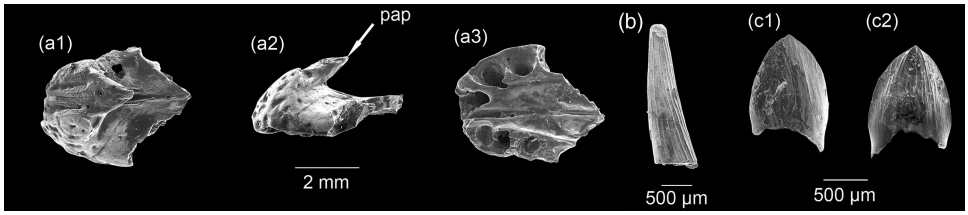


Fig. 9. Crocodylomorpha. (a) Fused premaxillaries of cf. *Theriosuchus* sp. indet. (KM-B'-42) in (a1) dorsal, (a2) left lateral and (a3) ventral views. (b) Tooth of Teleosauridae indet. (KM-B'-53). (c) Tooth of Atoposauridae indet. (KM-C-2) in (c1) labial and (c2) lingual views. pap – premaxillary ascending process.

we report the discovery in the 2010 material of a single ornithischian tooth (Fig. 11) that cannot be assigned to any known species and seems to represent a basal species of ornithischian, even if it is relatively young in geological age. The crown is slightly compressed laterally and shows a strong cingulum; it bears five well-developed cusps, aligned in the antero-posterior plane, with a central cusp about twice as high as the others; the lingual face of the crown is slightly concave; the root is unique, robust, and about one and a half times the size of the crown in height (Fig. 11). It is somewhat similar to the 'Ornithopoda basal indet. forme A' described by J. Pouech (unpub. Ph.D. thesis, Claude Bernard – Lyon 1 University, 2008) from the Berriasian of Cherves-de-Cognac (Charente, France). It can also be compared to a recently described neornithischian tooth from the Cenomanian of Utah (Avrahami *et al.* 2018). To a lesser degree, it also resembles the tooth from the Barremian of England attributed to an undetermined ornithischian or possibly referable to a heterodontosaurid by Sweetman (2016). This tooth from the KM fauna is also reminiscent of those described by Thulborn (1973) from the Kimmeridgian of Portugal and referred to the hypsilophodontid *Trimucrodon cuneatus* (nomen dubium); however, in *T. cuneatus*, the mesialmost and distalmost denticles are salient and diverge away from the crown, which is not the case in the KM specimen. Further investigations are in progress, and this specimen will be described in a future publication (ML Ph.D. work in progress).

4.b.10.b. Theropoda. The theropods are only documented by teeth, and most of them are related to Theropoda indet., Maniraptoriformes indet. or Maniraptora indet. (Knoll & Ruiz-Omeñaca, 2009). Knoll & Ruiz-Omeñaca (2009) reported the presence of three Velociraptorinae morphotypes, but this should be considered cautiously owing to the difficulty in identifying a theropod subfamily from only isolated teeth (Hendrickx *et al.* 2015). A large part of these taxa could rather be related to Dromaeosauridae, which would be one of the earliest occurrences of this group, together with the teeth from the Upper Jurassic of Guimarota (Rauhut, 2000) and the specimens from the Barremian of China (Norell & Makovicky, 2004). Isolated teeth tentatively attributed to dromaeosaurid-like theropods are reported from

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. MNHN - Museum National d'Histoire Naturelle, on 05 Mar 2020 at 16:24:20, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0016756819000761

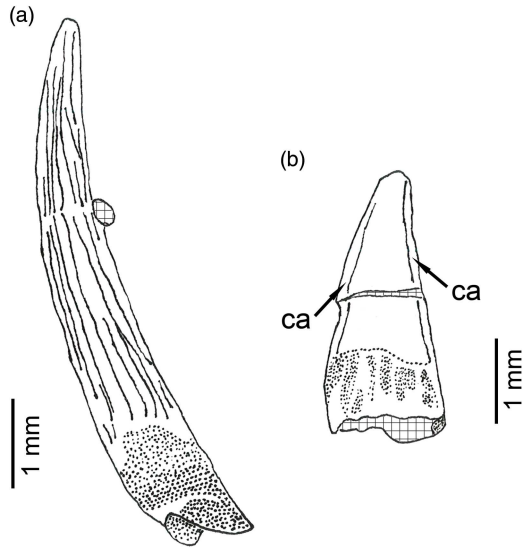


Fig. 10. Pterosauria. (a) Tooth of Ctenochasmatidae (?Gnathosaurinae) indet. (KM-A2-21). (b) Tooth of ?Rhamphorhynchidae indet. (KM-A1-38). ca – carina.

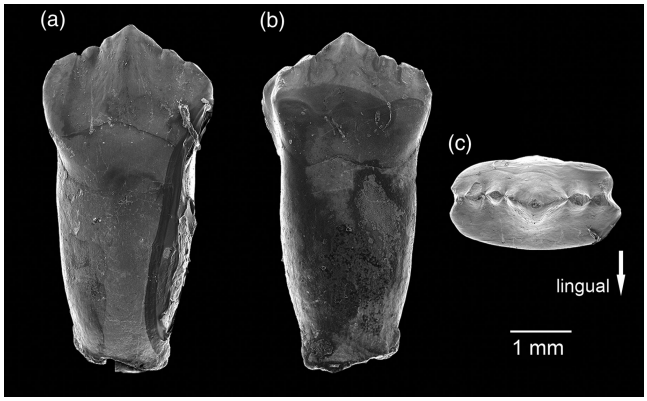


Fig. 11. Tooth of Ornithischia indet. (KM-A2-8). (a) Lingual view. (b) Labial view. (c) Occlusal view.

the Middle Jurassic of England (Metcalf *et al.* 1992), but their identification is uncertain and no fossil bones have been recovered from the Middle Jurassic so far. However, it is possible that those potential dromaeosaurid teeth from the KM fauna belong instead to Noasauridae or a basal tyrannosauroid (C. Hendrickx, pers. comm. to ML, March 2018). An in-depth revision of the KM theropod material, in progress, is beyond the scope of the present study.

4.b.11. cf. Cynodontia

Two tooth morphotypes that cannot be related to any of the identified major groups at Ksar Metlili were found in the new material collected in 2010 (Fig. 12; Lasseron, 2019). The first morphotype (Fig. 12a) consists of uniradiculate teeth with a slightly lingually curved and smooth crown, but some striae are observable on the labial face apex (Fig. 12a; see Lasseron, 2019 for details). The second dental morphotype (Fig. 12b) is broadly similar, but the lateral compression is not symmetrical (the labial face is more convex; Fig. 12b3) and there is no apical ridge (see Lasseron, 2019 for details).

These teeth are similar in morphology to single-rooted premolariform teeth of the small gobiconodontid BMNH M 45513 described by Sweetman (2006) from the Barremian of southern England (S. C. Sweetman, pers. comm. to ML, September 2018), and those of *Gobiconodon borrisiaki* from the Aptian–Albian of Mongolia (Kielan-Jaworowska & Dashzeveg, 1998). However, they differ from both of them in several points (straight root, less clearly separated accessory cusps, presence of cingulum, etc. See Lasseron, 2019 for details). These teeth are also somewhat similar to those figured by Lucas & Oakes (1988) and Godefroit & Battail (1997) and identified as non-mammaliaform cynodonts (*Pseudotriconodon, Gaumia*). They are also similar to the tricuspid postcanine teeth of 'dromatheriids', such as *Microconodon tenuirostris* (Simpson, 1926; Sues *et al.* 1994; Sues, 2001), *Rewaconodon tikiensis* (Datta *et al.* 2004) and *Polonodon woznikiensis* (Sulej *et al.* 2018) from the lower Upper Triassic of the United States, India and Poland, respectively. Considering this 'dromatheriid' resemblance and the differentiation made by Datta *et al.* (2004) between the teeth of *Rewaconodon*, the KM specimens pictured in Figure 12a (KM-B'-44) and in Figure 12b (KM-?-1) may represent an anteriormost 'premolariform' and a posterior postcanine tooth, respectively. Thus, the KM specimens are tentatively referred to one or two species of non-mammaliform cynodonts (F. Abdala, pers. comm. to ML, September 2018). If their identification is confirmed, they would be among the last representatives of the non-mammaliaform cynodonts, along with the tritylodontids *Montiricus kuwajimaensis* from the Barremian/Aptian of Japan (Setoguchi *et al.* 1999; Matsuoka & Setoguchi, 2000; Matsuoka *et al.* 2016), *Xenocretosuchus sibiricus* and *X. kolossovi* from the ?Valanginian–Hauterivian–Barremian and Barremian–Aptian of Russia, respectively (Tatarinov & Mashchenko, 1999; Lopatin & Agadjanian, 2008), and *Stereognathus* sp. from the Bathonian of Russia (Averianov *et al.* 2017). The detailed study of those possible cynodontian teeth will be published separately (Lasseron, 2019).

4.b.12. Mammalia

Mammals are remarkably diverse in the KM fauna. At least 16 species were identified in the old collections, and unpublished specimens belonging to new taxa remain to be described. Eutriconodontans are represented by *Dyskritodon amazighi*, *Ichthyoconodon jaworowskorum* (Sigogneau-Russell, 1995*b*), *Gobiconodon palaios* and *Kryptotherium polysphenos* (Sigogneau-Russell, 2003). Sigogneau-Russell (1995*b*) considered *I. jaworowskorum* and *D. amazighi* as semi-aquatic mammals. More recently, Gaetano & Rougier (2011) referred *I. jaworowskorum* to the Volaticotherini, which are gliding mammals. Allotherians are represented by two species, *Hahnodon taqueti* (Sigogneau-Russell, 1991*b*; Hahn & Hahn, 2003) and *Denisodon moroccensis* (Hahn & Hahn, 2003), which are referred to the family Hahnodontidae. Recently Huttenlocker *et al.* (2018) showed that the Hahnodontidae does not belong to the Multituberculata but to the Haramiyida. Five species of 'Symmetrodonta' (Trechnotheria) are present: *Atlasodon monbaroni*, *Microderson laaroussii* (Sigogneau-Russell, 1991*a*), *Thereuodon dahmanii* (Sigogneau-Russell, 1989; Sigogneau-Russell & Ensom, 1998; the holotype of this species has also been regarded as a deciduous posterior upper premolar of a holotherian, possibly zatherian, see Martin, 2002), *Minimus richardfoxi* and *Afriquiamus nessovi* (Sigogneau-Russell, 1999). The dryolestoids are the most frequently found among the mammal material in the KM fauna, and they are represented by at least one species, *Donodon perscriptoris* (Sigogneau-Russell, 1991*a*). In addition, one species of 'peramurid' is present, *Peramus* sp. (Sigogneau-Russell, 1999). Finally, three stem boreosphenidan (tribosphenidans) species have been described by

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. MNHN - Museum National d'Histoire Naturelle, on 05 Mar 2020 at 16:24:20, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0016756819000761

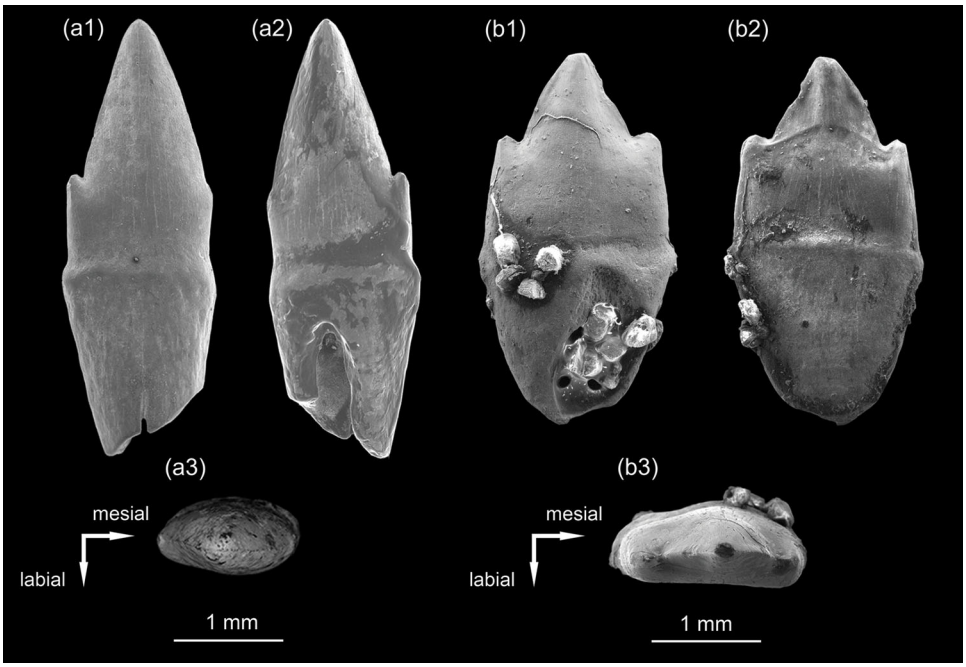


Fig. 12. cf. Cynodontia. (a) Tooth of morphotype 1 (KM-B'44) in (a1) labial, (a2) lingual and (a3) occlusal views. (b) Tooth of morphotype 2 (KM-?-1) in (b1) labial, (b2) lingual and (b3) occlusal views.

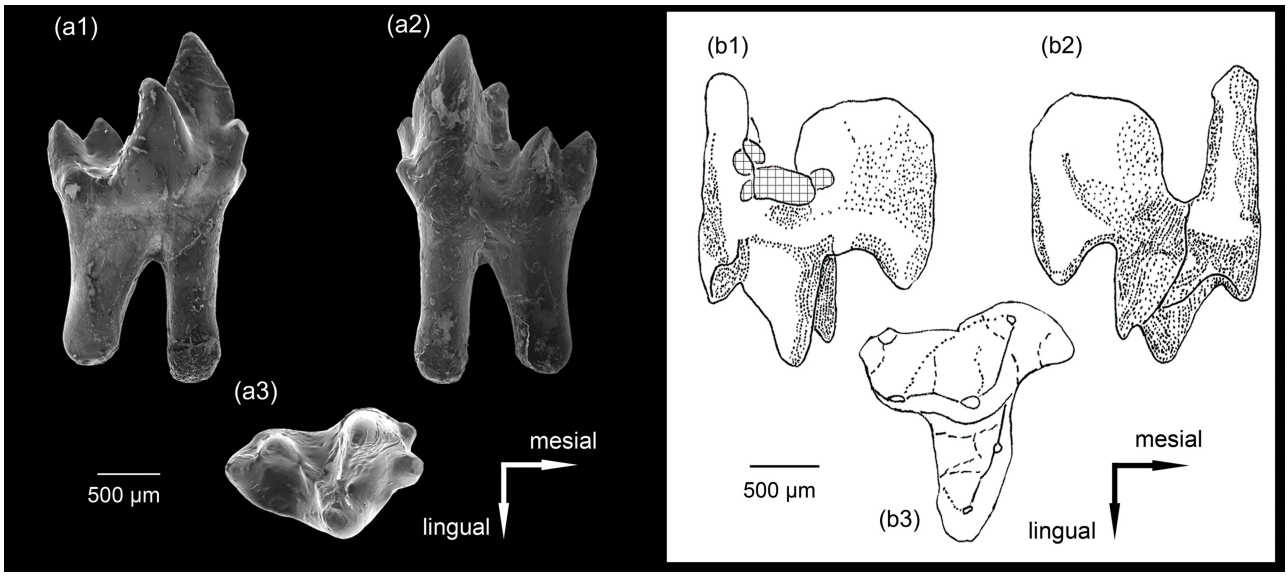


Fig. 13. Stem boreosphenidan mammals. (a) Left lower molar of *Hypomylos phelizoni* (KM-B'-4) in (a1) lingual, (a2) labial and (a3) occlusal views. (b) Right upper molar of *Tribotherium africanum* (KM-B'-5) in (b1) mesial, (b2) distal and (b3) occlusal views.

Sigogneau-Russell: *Hypomylos phelizoni* (Sigogneau-Russell, 1992, 1995*a*; Fig. 13a), *H. micros* (Sigogneau-Russell, 1995*a*) and *Tribotherium africanum* (Sigogneau-Russell, 1991*c*, 1995*a*; Fig. 13b). They are among the oldest known stem boresophenidan mammals and the first documented in Africa. Only four species of mammals, already described in the old collections, have been identified in the KM material collected in 2010: the dryolestoid *D. perscriptoris*, and the three stem boreosphenidans *H. phelizoni* (Fig. 13a), *H. micros* and *T. africanum* (Fig. 13b).

5. Quantitative analysis of the Ksar Metlili fauna

The number of identified taxa is broadly stable among the KM sites (Fig. 14; Table 1), with the notable exception of locality C, where only four taxa can be recognized with certainty (Figs 3, 14). However, this is not significant as locality C is much less sampled: only 81 kg of rocks were sampled there, versus 675 kg for A1, for example (12 %; Table 3).

The fossil material from Ksar Metlili collected in 2010 has been subject to a quantitative analysis to determine the relative

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. MNHN - Museum National d'Histoire Naturelle, on 05 Mar 2020 at 16:24:20, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0016756819000761

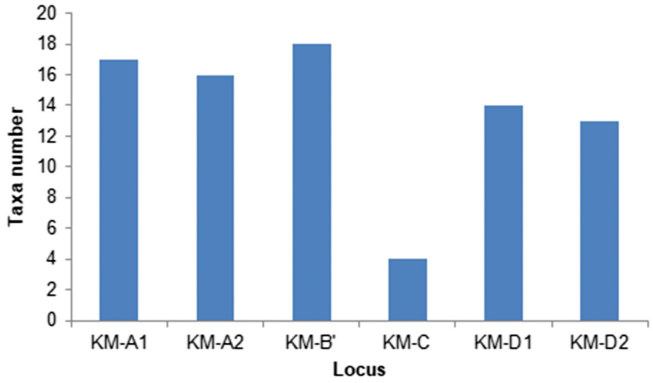


Fig. 14. (Colour online) Identified species number in each locus of the Ksar Metlili site, based on the 2010 sampled material.

abundance of each taxon, in order to detect a possible taphonomic bias or a size sorting. This analysis was carried out on the raw data from the element counting (Minimum Number of Elements, MNE). However, it was impossible to reliably determine a Minimum Number of Individuals (MNI) from actinopterygian scales or teeth, archosaur teeth and turtle plates. Thus, it was considered preferable to limit the study to the MNE, in order to understand the overall structure of the vertebrate assemblage. We recovered 24 541 fossil specimens from the 1.5 tons of matrix collected from six different loci, and we identified 30 species. We have also examined the distribution disparities of the main taxa identified in the different localities (Table 3).

From the raw data from the 2010 material, it is apparent that the fauna is widely dominated by actinopterygians, representing more than 71 % of the elements, including a majority of ginglymodians (Fig. 15). Atoposaurids and other crocodylomorphs (except teleosaurids) represent 21 % of the fossils recovered in the KM fauna, and pterosaurs and turtles 2.5 % and 1.6 %, respectively (Fig. 15).

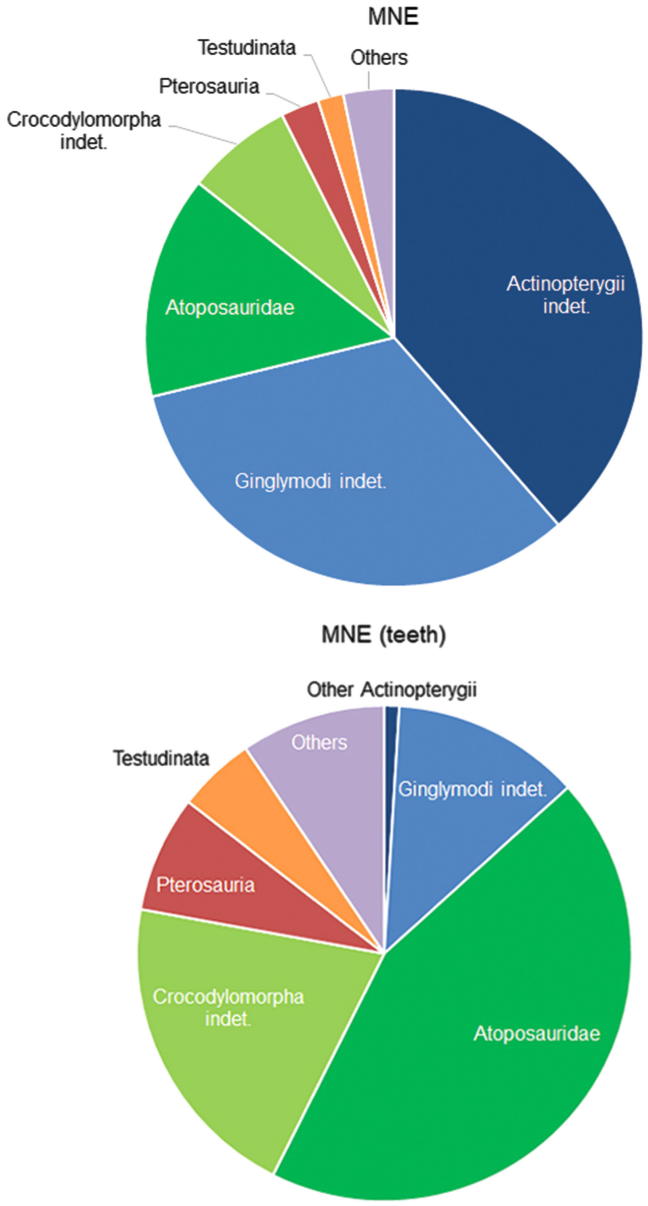


Fig. 15. (Colour online) Relative abundances of the Ksar Metlili taxa, based on the 2010 sampled material, considering all the elements or only teeth for actinopterygians and crocodylomorphs. Others = Vertebrata indet., Chondrichthyes, Pycnodontiformes, Osteoglossiformes, ?Siluriformes or Polypteriformes, Actinistia, Dipnoi, Tetrapoda indet., Albanerpetontidae, Anura, cf. Choristodera, Squamata, Rhynchocephalia, Teleosauridae, Ornithischia, Theropoda, ?Cynodontia, Mammalia.

6. Discussion

6.a. Faunal composition analysis and diversity: palaeoecological implications

Microvertebrate accumulations record a wide variety of taxa and provide important palaeoecological data that complement data from macroremain localities (Jamniczky *et al.* 2008). They provide a general overview of the local palaeobiodiversity and are important palaeoenvironmental indicators of great use for palaeoecological reconstructions (Estes & Berberian, 1970; Brinkman, 1990; Brinkman *et al.* 2004; Vullo, 2007; Rogers & Brady, 2010; Cullen *et al.* 2016).

The noticeably higher frequency of fishes in (micro-)vertebrate assemblages (71 % in the KM fauna) has been interpreted to be the result of mass mortality events, probably monotaxic or with a few taxa (Wenz & Poyato-Ariza, 1994; Martill *et al.* 2008), which could be linked to anoxia, algal blooms or seasonal drought phenomenon (Martill *et al.* 2008). The last hypothesis is the most consistent with the sedimentary context of the KM locality. This high frequency can also be due to the large number of bones released when a fish skeleton gets disarticulated (teeth, scales, spines, vertebrae, etc.). The proportion of crocodylomorphs in the KM fauna (21 %) is consistent with the frequency of crocodylomorphs usually observed in localities yielding microremains (Sankey, 2008).

Finally, four major groups – actinopterygians, crocodylomorphs, pterosaurs and turtles – represent more than 95 % of the vertebrate remains found in the KM fauna, and this assemblage appears to be autochthonous or sub-autochthonous, because the lifestyle of these taxa is consistent with the river-dominated deltaic environment of the KM locality, i.e. they were probably permanent inhabitants of the local biotope. The presence of pterosaurs (2.5 %) in this major KM faunal association dominated by aquatic taxa could be the result of a trophic relationship: it seems reasonable to assume that pterosaurs were feeding on bony fishes and/or that some of them were eaten by crocodylomorphs. Fish-eating behaviour has been frequently reported for pterosaurs, based on their dental

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. MNHN - Museum National d'Histoire Naturelle, on 05 Mar 2020 at 16:24:20, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0016756819000761

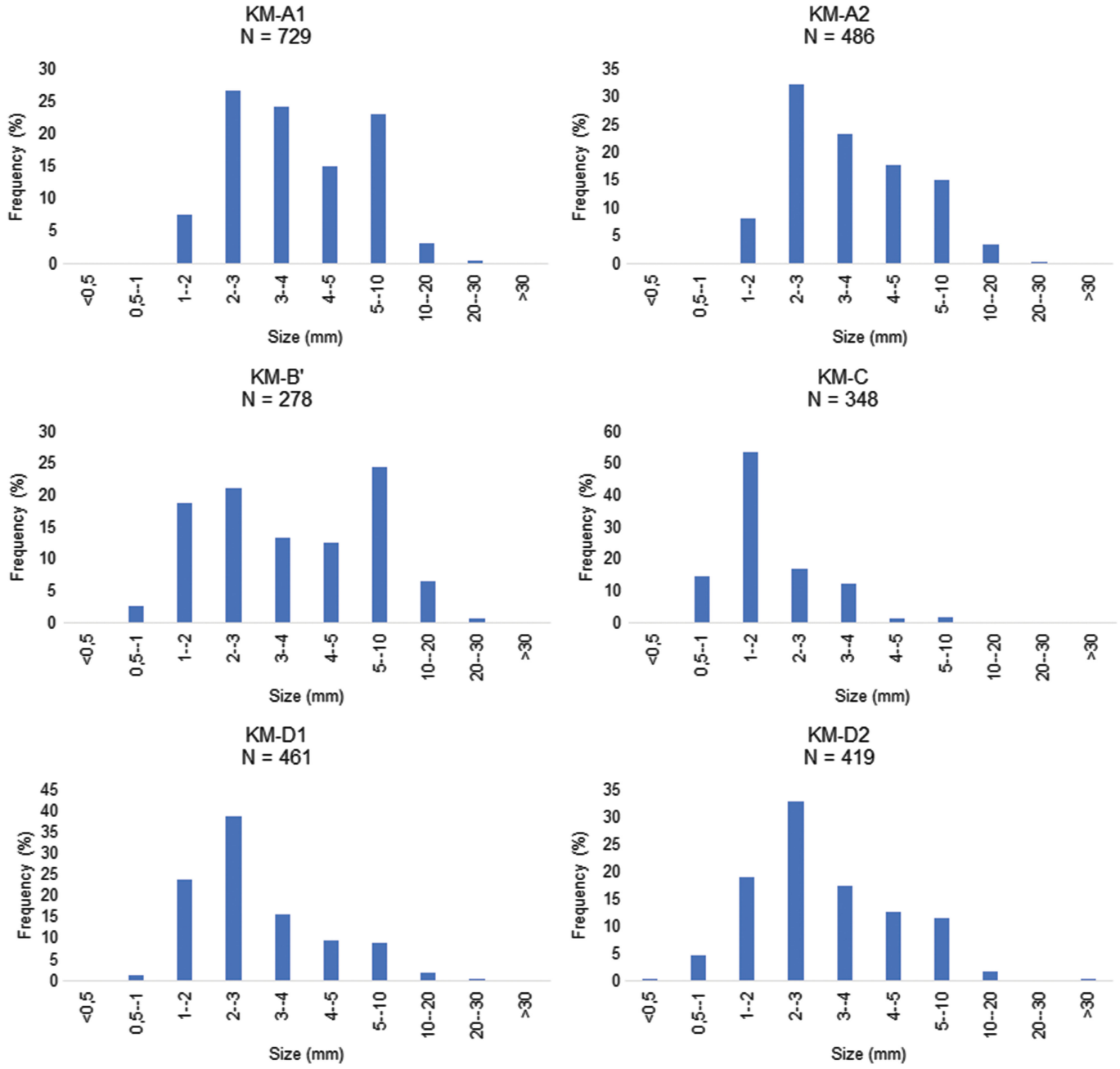


Fig. 16. (Colour online) Size-frequency distributions of unidentified vertebrate material for each locus of the Ksar Metlili site (size in millimetres). Only unidentified elements are used here, in order to avoid the taxonomic bias due to variation in taxonomic composition in the different loci (see Section 6.b).

morphology or their gut content (Witton, 2013, 2018). Rhamphorhynchidae (or Ornithocheiridae, see pterosaur systematics in Section 4.b.9 above) are sometimes thought to use skim-feeding, pushing their lower jaw tip through the water to snap up food upon impact (Nessov, 1984); even if this hypothesis has been recently discounted (see Humphries *et al.* 2007; M. P. Witton, unpub. Ph.D. thesis, Univ. Portsmouth, 2008; Witton, 2013), several anatomical features support dip-feeding, in which the animal gleans food from the water's surface like terns and frigate birds (Unwin, 1988, 2005; Veldmeijer *et al.* 2006; Witton, 2013). Some Ctenochasmatoidea, such as *Gnathosaurus* and other Gnathosaurinae, could have a feeding behaviour similar to that of modern spoonbills, because of their spatulate jaw and dental profile, snatching small fishes and other swimming animals from the water column (Swennen & Yu, 2004; Witton, 2013). The low abundance of the other taxa can be explained by different reasons: shed teeth for dinosaurs; the fragility of amphibian, lepidosaurian and mammal small bones; the cartilaginous skeleton of chondrichthyans and lungfishes (lungfishes are really scarce in the KM fauna, in contrast to the GEA fauna where their dental plates are frequent among the macroremains); different habitats; more transported remains, etc.

Actinopterygians are over-represented in the KM material, because of the large number of scales. This can be explained by the accumulation of individuals, the large number of preserved scales per individual and their robustness, which is characteristic

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. MNHN - Museum National d'Histoire Naturelle, on 05 Mar 2020 at 16:24:20, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0016756819000761

of the Anoual sites. In order to correct this bias and to get as close as possible to the MNI, a second analysis was developed, considering only their teeth (Fig. 15). In the same way, we also did not count the crocodylomorph osteoderms. In this analysis, actinopterygians only represent 13 % of the fauna, and the fauna appears dominated instead by crocodylomorphs, including atoposaurids (65 %), followed by pterosaurs (8 %) and turtles (5 %), as in the first analysis. Even if this correction still does not represent an exact picture of the palaeobiocoenosis, these results are consistent with the depositional environment of the KM locality. A similar pattern of relative abundances is found in all the KM sampled loci, suggesting the depositional environment and the faunal composition are broadly homogeneous in all the loci.

6.b. Taphonomy and representativeness of the identified faunal diversity

In order to establish comparisons of the taphonomic characters of the different studied sites, an analysis of fossil size-frequency distribution in the KM assemblage is essential (Blob & Fiorillo, 1996; Brinkman *et al.* 2004; Vullo, 2007). Blob & Fiorillo (1996) showed that this distribution may vary considerably between sites, even if they have identical sedimentological characteristics, because of the taxonomic composition. Thus, in order to reduce this taxonomic bias, only undetermined fossil remains have to be included in the analysis (Blob & Fiorillo, 1996; Brinkman *et al.* 2004; Vullo, 2007). If microvertebrate assemblages have similar size distributions, the taphonomic explanation for faunal differences can be rejected (Blob & Fiorillo, 1996; Brinkman *et al.* 2004), and the taxonomic composition of the assemblages can be properly compared (in terms of relative abundances of taxa).

For each locality, the measurements of maximum length were made on a set of randomly drawn fossils (n = 278 to 729) (Fig. 16) devoid of any fresh breaks linked with the collecting or sorting process (see online Supplementary Material Table S2 for details). To test whether the size difference was significant and thus the similarity of the size-frequency distributions, non-parametric Kolmogorov-Smirnov tests were applied in the comparison of the size-frequency distributions (Brinkman *et al.* 2004). The null hypothesis (the observed differences among the sites are not significant, and so the sites are not significantly different) cannot be rejected at the 0.05 threshold (online Supplementary Material Table S3). Thus, faunal differences may have a biological basis, rather than a taphonomic one.

These patterns of size-frequency distribution show that there is no sorting of the fossils due to the element size, i.e. there is no major granulometric bias in the representation of the microfauna between the different sampled loci. However, it appears that the most delicate taxa (lissamphibians, squamates, pterosaurs and mammals) are preserved in greater quantities in A2 and D2 (Table 3), suggesting a low-energy depositional environment. This observation is consistent with the fine and well-sorted granulometry of the associated sedimentary particles (lithoclasts) from the respective localities. The sedimentary facies and environment of all loci, corresponding to a local fluvial channel deposit, is actually similar and the preservational differences only reflect local hydrodynamic differences in the same channel: the bioclastic elements are not concentrated and sorted in the same way at the bottom or at the edge of the channel.

Table 4. Faunal list of the Guelb el Ahmar site (Bathonian, Middle Jurassic), compared with the Ksar Metlili microvertebrate fauna

	Guelb el Ahmar (Anoual Formation)	Ksar Metlili (Ksar Metlili Formation)
Chondrichthyes		
Hybodontiformes		
Lonchidion (*Lissodus*) *marocensis*		•
Egertonodus basanus		•
Actinopterygii		
Ginglymodi indet.	•	•
Pycnodontiformes indet.		•
Osteoglossiformes indet.	•	•
?Cypriniformes indet.		•
?Siluriformes or Polypteriformes indet.		•
cf. Ionoscopiforrmes indet.	•	
Sarcopterygii		
Actinistia		
Actinistia indet.		•
cf. Mawsoniidae indet.	•	•
Dipnoi		
cf. Ptychoceratodontidae indet.		•
Arganodus sp.	•	
Albanerpetontidae		
Anoualerpeton unicus		•
Albanerpetontidae indet.	•	
Caudata		
Caudata indet.	•	
Anura		
aff. *Enneabatrachus*		•
Aygroua anoualensis		•
cf. Alytidae indet.		•
Anura indet.		•
Gymnophiona		
Rubricacaecilia monbaroni		•
Diapsida *incertae sedis*		
cf. Choristodera indet.	•	•
Testudinata		
Pleurodira		
?Araripemydidae indet.		•
Cryptodira indet.		•
Testudinata indet.	•	•
Lepidosauromorpha		
Sphenodontia		
Tingitana anoualae		•

(*Continued*)

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. MNHN - Museum National d'Histoire Naturelle, on 05 Mar 2020 at 16:24:20, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0016756819000761

Table 4. (*Continued*)

	Guelb el Ahmar (Anoual Formation)	Ksar Metlili (Ksar Metlili Formation)
Sphenodontia indet. ('Sphenodontia B')		•
Sphenodontia indet.	•	•
Scincomorpha		
Paramacellodus marocensis		•
Scincomorpha indet.	•	•
Squamata *incertae sedis*		
Tarratosaurus anoualensis		•
Anguimorpha		
cf. *Parviraptor*	•	
Squamata indet.	•	•
Crocodylomorpha		
Atoposauridae indet.	•	•
cf. *Theriosuchus* indet.		•
Teleosauridae indet.	•	•
?Metriorhynchidae indet.	•	
Crocodylomorpha indet.	•	•
Pterosauria		
Ctenochasmatidae indet. (Gnathosaurinae ?)		•
Rhamphorhynchidae indet.	•	•
Pterosauria indet.	•	
Dinosauria		
Ornithischia		
cf. Stegosauria indet.	•	
Ornithischia indet. (basal)		•
Ornithischia indet.	•	
Saurischia		
Maniraptora		
Dromaeosauridae indet.		•
Theropoda indet.	•	•
Therapsida		
cf. Cynodontia indet. morphotype 1		•
cf. Cynodontia indet. morphotype 2		•
Mammalia		
Eutriconodonta		
Dyskritodon amazighi		•
Gobiconodon palaios		•
Kryptotherium polysphenos		•
Ichthyoconodon jaworowskorum		•
Eutriconodonta indet.		•

(*Continued*)

Table 4. (*Continued*)

	Guelb el Ahmar (Anoual Formation)	Ksar Metlili (Ksar Metlili Formation)
Haramiyida		
Hahnodon taqueti		•
Denisodon moroccensis		•
'Symmetrodonta' (Trechnotheria)		
Atlasodon monbaroni		•
Microderson laaroussii		•
Thereuodon dahmanii		•
Minimus richardfoxi		•
Afriquiamus nessovi		•
Symmetrodonta indet.		•
Dryolestoidea		
Donodon perscriptoris		•
Dryolestidae indet.	•	•
Zatheria		
Peramus sp.		•
Zatheria indet.		•
Amphitheriidae indet.	•	
Cladotheria indet.		
Stem Boreosphenida		
Hypomylos phelizoni		•
Hypomylos micros		•
Tribotherium africanum		•
Vertebrata *incertae sedis*	•*	•

*referred to as 'Lissamphibia incertae sedis' in Haddoumi *et al.* (2016). The taxa in bold are shared by the GEA and KM faunas.

6.c. New data on the dating of the Ksar Metlili site

The 2010 expedition also resulted in the discovery of the new microvertebrate fossil locality of Guelb el Ahmar (GEA) in the Anoual Formation, which is stratigraphically right below the Ksar Metlili Formation, and where about 1.8 tons of sediments were sampled (Haddoumi *et al.* 2016). The GEA fossil locality is Bathonian (Middle Jurassic) in age, and it is one of the richest continental vertebrate assemblages from the Middle Jurassic of Gondwana (Haddoumi *et al.* 2016). The GEA and KM fossil localities from the Anoual Syncline are reference faunas documenting the evolution of vertebrates at or close to the Jurassic–Cretaceous transition, which remains noticeably poorly known in Africa and Gondwana.

The GEA fossil locality is less than 5 km northeast of the KM site, and it essentially consists of lacustrine deposits. The brachiopod fauna (*Burmirhynchia* gr. *termeriae-aethiensis* and *Kallirhynchia oranensis*) and, to a lesser extent, the ostracods and charophytes found in the marine upper member of the Anoual Formation strictly constrain the minimum age of the GEA fossil locality as early Bathonian (Haddoumi *et al.* 1998, 2016). The GEA faunal assemblage is taxonomically close to that of the KM

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. MNHN - Museum National d'Histoire Naturelle, on 05 Mar 2020 at 16:24:20, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0016756819000761

fauna, except for some taxa that are missing in the GEA fauna (Table 4). This can be explained in different ways, but an important point is the difference in faunal richness between these two sites, KM being far richer than GEA despite a similar volume of sampled sediments (1.5 and 1.8 tons, respectively). Terrestrial vertebrates from the GEA fauna are less diversified and less abundant than aquatic ones, which is consistent with the lacustrine sedimentary facies of the GEA fossiliferous levels (Haddoumi *et al.* 2008). Moreover, the low-energy depositional (lacustrine) environment of the GEA locality did not concentrate fossil remains as much as in the KM locality, which explains the lower abundance (per square metre) and diversity of fossils in the GEA assemblage.

By contrast, some taxa are present in the GEA fauna but not in the KM fauna, for example the ionoscopiforms, metriorhynchids and stegosaurs (Table 4). Ionoscopiforms and metriorhynchids, two strictly aquatic taxa (Bardet, 1995; Brandalise de Andrade *et al.* 2010; Xu *et al.* 2014), confirm that the environment at the GEA site was more aquatic than at the KM site.

The KM and GEA faunas share numerous taxa (14 common taxa, Table 4), despite their noticeably distinct ages following current stratigraphic data and interpretation. The strong resemblance of these faunas seems to stand against the existence of a supposed major stratigraphic gap (~23 Ma) between the Bathonian Anoual Formation and the Ksar Metlili Formation, thus questioning the inferred Berriasian age of the KM site (Sigogneau-Russell *et al.* 1990, 1998; Duffin & Sigogneau-Russell, 1993; Haddoumi *et al.* 2008, 2016; Mojon *et al.* 2009). However, we cannot definitely exclude an Early Cretaceous age for the KM fauna for several reasons. The first and the most important one is that the recognized similarities between the KM fauna and the studied Jurassic faunas (GEA and Guimarota) are at higher systematic levels, owing to the numerous uncertainties in the determinations as a consequence of the poor state of preservation of the fossil material, which results in low taxonomic resolution. Another explanation is that some of the shared taxa with the GEA fauna could be long-lived taxa spanning the Middle Jurassic and Early Cretaceous periods, or that the African KM localities could be a refugium for vertebrates with Jurassic affinities, as are sites in Western Siberia (Ilek Formation) and Yakutia (Batylykh Formation) (Skutschas, 2016; Averianov *et al.* 2018; Skutschas *et al.* 2018). However, the close taxonomic resemblance of the GEA and KM faunas indicates that an age as old as Late Jurassic for the KM fauna cannot be excluded in the current state of understanding of their taxonomic composition.

The KM site is not the first vertebrate-yielding locality from the 'Continental Intercalaire' for which a Cretaceous or Jurassic age remains debated. In Morocco, the dating of the 'Red Beds' has always been debated because of the absence of reliable chronostratigraphic markers (see Section 2 above and Charrière & Haddoumi, 2016, 2017 for more details). The Tiouaren Formation in Niger was assumed to be Lower Cretaceous by many authors (Lapparent, 1960; Taquet, 1976; Moody & Sutcliffe, 1991; Mateer *et al.* 1992; Sereno *et al.* 1994, 1999, 2004), but even if the stratigraphic relationships of the Tiouaren Formation with the over- and underlying formations have helped to constrain its minimum age as Aptian, they do not provide a maximum age for that formation (Rauhut & López-Arbarello, 2009). Some dinosaur taxa from the Tiouaren Formation would not be inconsistent with a pre-Kimmeridgian Jurassic age (Rauhut & López-Arbarello, 2009). In fact, it is likely that the Tiouaren Formation and the Moroccan 'Red Beds', both spanning a large time interval, contain faunas of different ages and thus the ages inferred from stratigraphic and faunal data cannot be attributed to the entire formation.

A better characterization of the age of the KM fauna requires some large-scale comparisons with subcontemporaneous faunas, such as those from the Bathonian of Kirtlington, Britain, the Upper Jurassic Morrison Formation, North America, or the Lower Cretaceous Purbeck Limestone Group of Britain. Such comparisons have never been done and are currently still in progress, but we provide here a preliminary comparison with the Guimarota site (Portugal) that has been dated as Kimmeridgian (Upper Jurassic) on the basis of the ostracod fauna (Schudack, 2000). This site has yielded a rich and diversified microvertebrate fauna (Zinke, 1998; Martin & Krebs, 2000; Martin, 2001). The faunal assemblage from Guimarota shows affinity with that of the KM fauna at higher taxonomic levels. The two faunas share hybodont selachians (Kriwet, 2000, 2004), pycnodontiform actinopterygians (Kriwet, 2000, 2002), albanerpetontids (Wiechmann, 2000; Gardner *et al.* 2003), atoposaurids (Schwarz & Salisbury, 2005), teleosaurids (Schwarz, 2002), ornithischian dinosaurs (Zinke, 1998; Rauhut, 2000, 2001), dromaeosaurid theropods (Zinke, 1998; Rauhut, 2000) and dryolestid and zatherian mammals (Martin, 1999, 2000, 2001, 2002). Considering all these taxa together, this faunal association is consistent with a possible Late Jurassic age for the KM fauna, although the high taxonomic-rank affinity with Guimarota does not permit a definitive conclusion.

The faunal assemblage from the Langenberg Quarry, in the upper Oxfordian to upper Kimmeridgian (Fischer, 1991) of northern Germany, also shows numerous affinities with the KM fauna. Hybodont selachians (Thies, 1995; A. Mudroch, unpub. Ph.D. thesis, Univ. Hannover, 2001), ginglymode, pycnodontiform and ionoscopiform actinopterygians (A. Mudroch, unpub. Ph.D. thesis, Univ. Hannover, 2001), paramacellodid lizards (Wings, 2015; Richter *et al.* 2013; Schwarz *et al.* 2017), teleosaurid and atoposaurid crocodylomorphs (Karl *et al.* 2006; Wings & Sander, 2012; Wings, 2015; Schwarz *et al.* 2017), dromaeosaurid theropods (Lubbe *et al.* 2009) and dryolestid mammals (Wings, 2015) are shared between the two faunas. Like the previous comparison with the Guimarota mine, this comparison with the Langenberg Quarry fauna is a new consistent element to propose a possible Late Jurassic age for the KM fauna even if, again, these higher taxonomic-level affinities do not permit a definitive conclusion.

There seems to be some similarity in faunal composition between the KM site and the Lower–Middle Jurassic Kota Formation of India: teeth similar to those referred to the Atoposauridae and Dromaeosauridae are also known from the Kota Formation (G. V. R. Prasad, work in progress). The Kota Formation also shares the triconodont mammal *Dyskritodon* (*D. indicus*) with the KM site, and further haramiyid teeth have been recovered from this formation (G. V. R. Prasad, work in progress). Thus, the Kota Formation vertebrates may represent some of the few Gondwanan affinities of the KM fauna (see Section 6.d.1 below) and, because of its Lower–Middle Jurassic age (Prasad & Manhas, 2002), it could be another argument to propose a possible Late Jurassic age for the KM fauna.

Besides faunal comparisons with the GEA and Guimarota faunas, other elements of discussion may argue for a Late Jurassic age for the KM fauna instead of Early Cretaceous. The ornithischian tooth described here (see Section 4.b.10.a above) has quite a simple morphology, compared to other Jurassic and Cretaceous ornithischians, such as *Lycorhinus*, *Abrictosaurus*, *Heterodontosaurus*, *Nanosaurus* or *Hypsilophodon* (Norman *et al.* 2004; Carpenter & Galton, 2018). Because of its plesiomorphic morphology, it seems

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. MNHN - Museum National d'Histoire Naturelle, on 05 Mar 2020 at 16:24:20, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0016756819000761

closely related to the early representatives of the group or could be a survivor of an ancient, basal lineage. Thus, this ornithischian tooth could argue in favour of a Jurassic age for the KM fauna. Another argument is the possible presence in the KM fauna of several relict lineages. This includes first the youngest known putative non-mammaliaform cynodonts outside Asia, with teeth that are morphologically close to those of Late Permian – Early Triassic species (see Section 4.b.11 above and references therein). It is more reasonable to hypothesize the survival of such an African relict lineage until the Late Jurassic rather than the Early Cretaceous. The same can be said about the presence of ?Gnathosaurinae pterosaurs, of which the KM species are among the latest representatives (see Section 4.b.9 above and references therein), and of haramiyidan mammaliaforms (see Section 4.b.12 above), which are scarce outside Eurasia (Huttenlocker *et al.* 2018).

The palaeobiogeography also gives clues concerning a possible reassessment of the age of the KM fauna to the Jurassic. There are many taxa with Pangaean affinities and only a few with Gondwanan affinities in the KM fauna, despite its location in Gondwana (see Section 6.d below). The most parsimonious explanation of such a strong Pangaean affinity of the fauna is that it remained close in time to the vicariant event resulting from the Jurassic Pangaean fragmentation. If so, then the KM fauna could be older than previously thought, i.e. of Jurassic age, even if we still cannot exclude the Cretaceous hypothesis.

6.d. Palaeobiogeographical implications

6.d.1. Taxa with Gondwanan affinities

During the Jurassic–Cretaceous transition, Africa was still sutured with South America in the West Gondwanan block, but the incipient opening of the Western Tethys and Central Atlantic Ocean drifted it away from Laurasia (Cecca *et al.* 1993; Gheerbrant & Rage, 2006). Terrestrial faunal relationships between South America and Africa were possible until Aptian/Albian time. However, and unexpectedly, few taxa of Gondwanan affinities are currently identified in the KM fauna. They are only represented by osteoglossiform actinopterygians, cf. ptychoceratodontid lungfishes and ctenochasmatid pterosaurs. Other taxa, such as atoposaurids, dromaeosaurids and the mammal genus *Dyskritodon* (G. V. R. Prasad, work in progress), may represent Gondwanan affinities of the KM fauna, but we cannot exclude a trans-Tethyan dispersal from a Laurasian origin or an old Pangaean distribution for those taxa (see Sections 6.d.2 and 6.d.3 below). More generally, the known faunal relationships and dispersals between Africa and other Gondwanan continents are paradoxically scarce during the entire Cretaceous period (Gheerbrant & Rage, 2006). There is no taxon of Gondwanan affinity in the GEA fauna, with the possible exception of the dipnoan *Arganodus*, which seems to be present in Gondwana between the Triassic and Cretaceous periods (Soto & Perea, 2010; Haddoumi *et al.* 2016).

6.d.2. Taxa with Laurasian affinities: evidence for trans-Tethyan dispersals

In contrast to the occurrence of few Gondwanan taxa, the KM fauna includes numerous vertebrate taxa with Laurasian affinities that suggests either vicariance or dispersal events between Laurasia and Africa during Late Jurassic or Early Cretaceous times. An old Pangaean distribution cannot be excluded for some of these taxa based on the current state of the data presented here, but some other taxa clearly favour dispersal events.

The albanerpetontid and alytid anurans, previously unknown in Gondwana during Jurassic and Early Cretaceous times, are thought to be of Laurasian origin (Gheerbrant & Rage, 2006). Their presence in the KM fauna, at the time of Pangaean fragmentation, results either from a vicariance event or more likely from a N–S trans-Tethyan dispersal event (Gheerbrant & Rage, 2006). The hypothesis of a trans-Tethyan dispersal of the albanerpetontid and alytid anurans requires the existence of a terrestrial route across the Tethys, because the sea is an effective barrier for the dispersal of amphibians. It could have been provided by the Mediterranean Tethyan Sill during low eustatic levels (Vrielynck *et al.* 1995; Dercourt *et al.* 2000). Paramacellodid squamates, such as *Paramacellodus marocensis* from the KM fauna, are well known in Laurasia but have only two occurrences in Gondwana (Tendaguru, in the Upper Jurassic of Tanzania, and KM; Broschinski & Sigogneau-Russell, 1996; Broschinski, 1999); so, the hypothesis of a trans-Tethyan dispersal from Laurasia towards Africa is plausible, although we cannot exclude a possible old Pangaean distribution. Choristoderan reptiles and atoposaurid crocodylomorphs are exclusively known in Laurasia during this period (Matsumoto *et al.* 2013; Tennant & Mannion, 2014; Tennant *et al.* 2016), but have Gondwanan occurrences as early as Bathonian time (from Morocco and Madagascar; Flynn *et al.* 2006; Haddoumi *et al.* 2016); thus, a trans-Tethyan dispersal of these two groups is possible, although, and again, we cannot definitely exclude the Pangaean vicariance hypothesis.

Several mammals found in the KM fauna are also most likely of Laurasian origin. For example, the triconodont *Gobiconodon* and the 'symmetrodont' *Thereuodon* are known from the Jurassic and the Lower Cretaceous of Laurasia (Sigogneau-Russell & Ensom, 1998; Sigogneau-Russell, 2003; Kielan-Jaworowska *et al.* 2004; Gheerbrant & Rage, 2006; J. Pouech, unpub. Ph.D. thesis, Claude Bernard – Lyon 1 University, 2008; Butler & Sigogneau-Russell, 2016). The gobiconodontid (eutriconodont) *Gobiconodon palaios* from the KM fauna seems to be close to *G. bathoniensis* from the Middle Jurassic of Great Britain (Butler & Sigogneau-Russell, 2016), and *Thereuodon dahmani* from the KM fauna is close to *T. taraktes* from the Lower Cretaceous of Britain (Sigogneau-Russell & Ensom, 1998), which stands in favour of a trans-Tethyan dispersal of these genera. Likewise, dryolestoids are known only in Laurasia before the Late Cretaceous period, which indicates a Laurasian origin for the group (Kielan-Jaworowska *et al.* 2004). Their presence in the KM fauna can be indeed explained by a trans-Tethyan dispersal event (but see Section 6.d.3 below). The KM fauna also includes the stem boreosphenidans *Hypomylos* and *Tribotherium*, which are the oldest known tribosphenidans (= Boreosphenida; Luo *et al.* 2001) in Africa. On a global scale, they are even among the first representatives of the tribosphenidans (Sigogneau-Russell, 1991*c*; Kielan-Jaworowska *et al.* 2004). The Laurasian diversity and the phylogenetic relationships of the Tribosphenida suggest a Laurasian origin for this group (Luo *et al.* 2001, 2002, 2003). The two stem boreosphenidan species from the KM site further support the hypothesis of one or more dispersal events between Laurasia and Africa by the beginning of the Cretaceous period and possibly well back into Late Jurassic time. The KM fauna provides additional data showing that trans-Tethyan biotic interchanges between Laurasia and Africa were not minor and accidental events (Gheerbrant & Rage, 2006) and may have occurred as early as the Jurassic period.

As for the KM fauna, previous studies (Haddoumi *et al.* 2016) have shown that the GEA fauna displays noticeable affinities with Laurasian faunas, with the presence of albanerpetontids, caudatan

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. MNHN - Museum National d'Histoire Naturelle, on 05 Mar 2020 at 16:24:20, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0016756819000761

amphibians, anguimorph squamates, choristoderes, amphitheriids, dryolestoids and stem boreosphenidans (Table 4; Haddoumi *et al.* 2016). Moreover, the atoposaurid teeth from the GEA and KM faunas represent some of the scarce occurrences of this group in Gondwana (Haddoumi *et al.* 2016); atoposaurids are instead well known in Laurasia. However, because of their presence in both the KM and GEA faunas, we cannot exclude an old cosmopolitan distribution for all or part of these taxa, which thus could be vicariant Pangaean taxa.

6.d.3. Pangaean vicariant taxa

Several taxa from the KM fauna, including mammals, suggest a likely old inherited Pangaean distribution. This includes the hahnodontids that were initially described as belonging to an endemic African multituberculate family during Early Cretaceous time (Sigogneau-Russell, 1991*b*; Hahn & Hahn, 2003). Their recent discovery in the Lower Cretaceous of North America led Huttenlocker *et al.* (2018) to the inclusion of the family in the Haramiyida, and to explaining their presence in both North America and Africa by the existence of Pangaea-wide dispersal corridors, accessible to relictual clades of vertebrates such as haramiyidans. However, an old Pangaean distribution seems more likely because of the already reported presence of haramiyidans in the African Jurassic (Tanzania; Heinrich, 1999, 2001, 2004) and the Indian Jurassic and Cretaceous (Anantharam *et al.* 2006; G. V. R. Prasad, work in progress). The dryolestoids are known to occur in the Upper Jurassic and Lower Cretaceous of both Europe and North America and in the Upper Cretaceous of South America (Kielan-Jaworowska *et al.* 2004; Cifelli *et al.* 2014), which cannot exclude their wider early distribution in both Gondwana and Laurasia. Triconodontids are known from as early as the Jurassic of South America, with *Argentoconodon fariasorum* (Gaetano & Rougier, 2010, 2011); this species shares four unambiguous synapomorphies with *Ichthyoconodon jaworowskorum* from the KM fauna and with *Volaticotherium antiquus* from the Middle Jurassic of China (see Gaetano & Rougier, 2007, 2010, 2011). These three species thus represent a monophyletic group of triconodontids, the tribe Volaticotherini, nested within the Alticonodontinae (Gaetano & Rougier, 2011). Considering the Early Jurassic age of *A. fariasorum*, ghost lineages for *Ichthyoconodon* and *Volaticotherium* must extend back at least to Early Jurassic time. *Ichthyoconodon* might have arisen from vicariant evolution in Africa following Pangaean fragmentation (Gheerbrant & Rage, 2006). The genus *Dyskritodon* might also have had an old Pangaean distribution, because of the presence of the species *D. indicus* in the Lower or Middle Jurassic of India (Prasad & Manhas, 2002). The following other non-mammalian taxa from the KM fauna also have Pangaean affinities: the ginglymodians of cosmopolitan distribution; the ionoscopiform actinopterygians, widely distributed in Europe, Africa and the Americas from the Middle Triassic to the end of the Cretaceous period (Vullo & Courville, 2014); the mawsoniid actinistians of Pangaean Triassic distribution (Miguel *et al.* 2014); the rhynchocephalians, known from the Triassic in Europe, Madagascar and the Americas, and from the Lower Jurassic in Asia, Africa and India (Evans *et al.* 2001; Martínez *et al.* 2013); the scincomorphans, present in North America, Europe and Africa since Late Jurassic time (Evans, 2003) and in Asia since Middle Jurassic time (Averianov *et al.* 2016); and the teleosaurid crocodylomorphs that have a cosmopolitan distribution in Middle Jurassic time (Haddoumi *et al.* 2016). Apart from triconodontid mammals, all these taxa are also present in the GEA fauna (Table 4; Haddoumi *et al.* 2016), which is significant.

6.d.4. African endemism

Some of the KM taxa seems to be endemic to Africa or even to North Africa, despite its connection with South America and thus with other Gondwanan landmasses. Some taxa, such as stem zatherian and boreosphenids, are present in the KM fauna but unknown in South America (Kielan-Jaworowska *et al.* 2004). Australosphenids are known in the whole of Gondwana during that time, except in Africa (Kielan-Jaworowska *et al.* 2004). The hypothesis of a North African provincialism, with a geographic and/or biological isolation of North Africa within Africa and Gondwana before the separation of Africa and South America, has been suggested in previous studies (Gheerbrant & Rage, 2006; Haddoumi *et al.* 2016): it could explain the presence of some taxa in North Africa but not in South America, and the absence of others from North Africa despite their presence in South America. No significant endemism has been detected in the GEA vertebrate fauna, but this fauna is still poorly documented, so this is not a definitive statement (Haddoumi *et al.* 2016).

6.d.5. Summary of the palaeobiogeographical significance of the KM fauna

The current study of the KM fauna shows that it has, as a whole, a complex palaeobiogeographical composition. This North African fauna includes a predominant number of vicariant Pangaean taxa. It also includes several Laurasian immigrants implying trans-Tethyan dispersals. The involved dispersal events might be as early as Middle Jurassic for the taxa that were already present in the GEA fauna (albanerpetontids, choristoderes, atoposaurids and dryolestoids mammals), although we cannot exclude that the Jurassic taxa known in the GEA fauna could alternatively have an old Pangaean distribution. The Gondwanan taxa are by contrast few in the KM fauna, as was already noted in the GEA fauna (Haddoumi *et al.* 2016). Some endemic taxa also suggest evolution in the context of a ?Jurassic North African provincialism.

7. Conclusions

The KM and GEA fossil localities from the Anoual Syncline provide critical fossil data on the palaeobiodiversity and evolution of vertebrate faunas from the Middle–Upper Jurassic/Lower Cretaceous of Africa and Gondwana, which remain poorly known. Their unrivalled richness and diversity open an exceptional window on the Mesozoic palaeoecosystems of Africa. Considering both the old and new collections from the KM locality, at least 47 distinct species are identified. Some of them, such as mammals, are highly diversified in the KM fauna. The Crocodylomorpha is the dominant taxon, which indicates a more terrestrial environment at the KM than at the GEA site. A predominating four-taxa association is identified: actinopterygians, crocodylomorphs, pterosaurs and turtles, representing more than 95 % in relative abundance of the recovered fossil material. The KM fossil locality has produced some remarkable taxa including the oldest possible ?Siluriformes or ?Polypteriformes, the earliest Gondwanan record of caecilians and alytids, and one of the scarce Gondwanan records of albanerpetontids (with the albanerpetontid genus *Anoualerpeton* also recorded from the Middle Jurassic of England) and of choristoderes. Ksar Metlili also yielded one of the first occurrences of freshwater teleosaurids and an ornithischian with surprisingly primitive dental features relative to other

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. MNHN - Museum National d'Histoire Naturelle, on 05 Mar 2020 at 16:24:20, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0016756819000761

contemporaneous ornithischians. Finally, the KM locality preserves some of the last-known non-mammalian cynodonts outside Asia and some of the first-known stem boreosphenidan mammals, which are also the earliest known from Africa. Moreover, the KM fauna has a complex composite palaeobiogeographic history: it is mainly composed of taxa with Pangaean and Laurasian affinities, whereas only a few Gondwanan taxa have been found. This assemblage seems to be the result of Pangaean fragmentation and vicariance and of several trans-Tethyan dispersal events in Africa. The taxonomic comparisons between the GEA, Guimarota and KM faunas provide new data questioning the previously proposed earliest Cretaceous age for the KM fauna. The taxonomic similarities between these three key faunas seem to stand against the existence of an important time gap between the microvertebrate sites from the Anoual and Ksar Metlili formations. This leads us to conclude that a Late Jurassic age for the KM fauna, instead of Early Cretaceous, still cannot be rejected.

The study of the KM fauna is still in progress. Turtles, crocodiles, non-mammalian cynodonts and several mammal taxa have to be further studied, and the taxonomy of lissamphibians and theropods must be revised. More fossil remains from the KM locality, currently in preparation, might provide important data on the palaeobiodiversity, evolutionary and palaeobiogeographical history of African and Gondwanan vertebrates during the Jurassic period.

Acknowledgements. This paper is dedicated to the memory of our friend and co-author Jean-Claude Rage, who suddenly passed away on March 30, 2018. We thank S. Jouve (Sorbonne Université) and J. P. Tennant (Imperial College London) for discussions on crocodylomorphs and especially on the teleosaurids and atoposaurids. We thank G. Clément for his help with the identification of the coelacanth. Thanks also to J. E. Martin for discussions on the ornithischian tooth. We thank M. Debuysschere (CR2P, MNHN), F. Abdala (University of the Witwatersrand) and S. C. Sweetman (University of Portsmouth) for their help and discussions on non-mammaliaform cynodonts. We thank L. Cazes and P. Loubry (CR2P, MNHN) for the photographs. We are grateful to A. Gaillièguе (ISCD, Sorbonne Université) for the script 'Count Image Elements' that she specially developed for this study and which has been very helpful for the counting of the numerous specimens. We also want to thank M. Forissier, J. Marchand and V. Prugneaux (SAGA) for their assistance in the long and difficult sorting of the clastic samples. We are grateful to A. Benlakhdim (Ministry of Energy, Mines and Sustainable Development, Morocco) for the field work authorization. We thank P. Skutschas, three anonymous reviewers and the editor, for their corrections and useful comments which helped to improve the manuscript. The 2010 field work in Anoual area (Morocco) that allowed the recovery of the KM and GEA material was supported by the National Geographic Society (CRE GRANT #8706-09; PI: E. Gheerbrant).

Supplementary Material. To view supplementary material for this article, please visit https://doi.org/10.1017/S0016756819000761.

References

Allain R and Aquesbi N (2008) Anatomy and phylogenetic relationships of *Tazoudasaurus naimi* (Dinosauria, Sauropoda) from the late Early Cretaceous of Morocco. *Geodiversitas* **30**, 345–424.

Allain R and Läng E (2009) Origine et evolution des Saurischiens. *Comptes Rendus Palevol* **8**, 243–56. doi: 10.1016/j.crpv.2008.09.013

Anantharam S, Wilson GP, Das Sarma DC and Clemens WA (2006) A possible Late Cretaceous "Haramiyidan" from India. *Journal of Vertebrate Paleontology* **26**, 488–90.

Argyriou T, Cook TD, Muftah AM, Pavlakis P, Boaz NT and Murray AM (2015) A fish assemblage from an Early Miocene horizon from Jabal Zaltan, Lybia. *Journal of African Earth Sciences* **102**, 86–101. doi: 10.1016/j.jafrearsci.2014.11.008

Averianov AO, Martin T and Bakirov AA (2005) Pterosaur and dinosaur remains from the Middle Jurassic Balabansai Svita in the Northern Fergana Depression, Kyrgyzstan (Central Asia). *Palaeontology* **48**, 135–55. doi: 10.1111/j.1475-4983.2004.00437.x

Averianov AO, Martin T, Evans SE and Bakirov AA (2006) First Jurassic Choristodera from Asia. *Naturwissenschaften* **93**, 46–50. doi: 10.1007/s00114-005-0061-2

Averianov AO, Martin T, Lopatin AV, Schultz JA, Skutschas PP, Rico S and Krasnolutskii SA (2017) A tritylodontid synapsid from the Middle Jurassic of Siberia and the taxonomy of derived tritylodontids. *Journal of Vertebrate Paleontology* **37** e1363767, 11 pp. doi: 10.1080/02724634.2017.1363767

Averianov AO, Martin T, Lopatin AV, Skutschas PP, Schellhorn R, Kolosov P and Vitenko D (2018) A high-latitude fauna of mid-Mesozoic mammals from Yakutia, Russia. *PLoS ONE* **13** e0199983, 17 pp. doi: 10.1371/journal.pone.0199983

Averianov AO, Martin T, Skutschas PP, Danilov I, Schultz JA, Schellhorn R, Obraztsova E, Lopatin AV, Sytchevskaya E, Kuzmin I, Krasnolutskii SA and Ivantsov SV (2016) Middle Jurassic assemblage of Berezovsk coal mine in Western Siberia. *Global Geology* **19**, 187–204. doi: 10.3969/j.issn.1673-9736.2016.04.01

Avrahami HM, Gates TA, Heckert AB, Makovicky PJ and Zanno LE (2018) A new microvertebrate assemblage from the Mussentuchit Member, Cedar Mountain Formation: insights into the paleobiodiversity and paleobiogeography of early Late Cretaceous ecosystems in western North America. *PeerJ* **6**, e5883, 52 pp. doi: 10.7717/peerj.5883

Bardet N (1995) Évolution et extinction des reptiles marins au cours du Mésozoïque. *Palaeovertebrata* **24**, 177–283.

Berendse F and Scheffer M (2009) The angiosperm radiation revisited, an ecological explanation for Darwin's 'abominable mystery'. *Ecology Letters* **12**, 865–72. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01342.x

Biddle JP and Landemaine O (1988) Contribution à l'étude des Sélaciens du bassin de Paris : découverte de quelques nouvelles espèces associées à une faune de type wealdien dans le Barrémien supérieur, Crétacé inférieur, des environs de Troyes (Aube). *Musée de Saint-Dizier, Cahier* **2**, 1–22.

Blakey RC (2008) Gondwana paleogeography from assembly to breakup-A 500 m.y. odyssey. In *Resolving the Late Paleozoic Ice Age in Time and Space* (eds CR Fielding, TD Frank and JL Isbell), pp. 1–28. Geological Society of America, Special Paper no. 441.

Blob RW and Fiorillo AR (1996) The significance of vertebrate microfossil size and shape distributions for faunal abundance reconstructions: a Late Cretaceous example. *Paleobiology* **22**, 422–35. doi: 10.1017/S0094837300016377

Brandalise de Andrade M, Young MT, Desojo JB and Brusatte SL (2010) The evolution of extreme hypercarnivory in Metriorhynchidae (Mesoeucrocodylia: Thalattosuchia) based on evidence from microscopic denticle morphology. *Journal of Vertebrate Paleontology* **30**, 1451–65. doi: 10.1080/02724634.2010.501442

Brinkman DB (1990) Paleoecology of the Judith River Formation (Campanian) Of Dinosaur Provincial Park, Alberta, Canada: evidence from vertebrate microfossil localities. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **78**, 37–54. doi: 10.1016/0031-0182(90)90203-J

Brinkman DB, Russell AP, Eberth DA and Peng J (2004) Vertebrate paleocommunities of the lower Judith River Group of southeastern Alberta, Canada, as interpreted from vertebrate microfossil assemblages. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **213**, 295–313. doi: 10.1016/j.palaeo.2004.07.016

Broschinski A (1999) Ein Lacertilier (Scincomorpha, Paramacellodidae) aus dem Oberen Jura von Tendaguru (Tansania). *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde zu Berlin, Geowissenschaftliche Reihe* **2**, 155–58. doi: 10.1002/mmng.1999.4860020111

Broschinski A and Sigogneau-Russell D (1996) Remarkable lizard remains from the Lower Cretaceous of Anoual (Morocco). *Annales de Paléontologie (Vertébrés-Invertébrés)* **82**, 174–5.

Buffetaut E and Jeffery P (2012) A ctenochasmatid pterosaur from the Stonesfield Slate (Bathonian, Middle Jurassic) of Oxfordshire, England. *Geological Magazine* **149**, 552–6. doi: 10.1017/S0016756811001154

Butler PM and Sigogneau-Russell D (2016) Diversity of triconodonts in the Middle Jurassic of Great Britain. *Palaeontologia Polonica* **67**, 35–65. doi: 10.4202/pp.2016.67_035

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. MNHN - Museum National d'Histoire Naturelle, on 05 Mar 2020 at 16:24:20, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0016756819000761

Caldwell MW, Nydam RL, Palci A and Apesteguía S (2015) The oldest known snakes from the Middle Jurassic–Lower Cretaceous provide insights on snake evolution. *Nature Communications* **6**, 1–11. doi: 10.1038/ncomms6996

Carpenter K and Galton PM (2018) A photo documentation of bipedal ornithischians dinosaurs from the Upper Jurassic Morrison Formation, USA. *Geology of the Intermountain West* **5**, 167–207.

Cecca F, Azema J, Fourcade E, Baudin F, Guiraud R and Dever P (1993) Early Kimmeridgian Palaeoenvironments (146–144 Ma) Map 1:20,000,000. In *Atlas Tethys Palaeoenvironmental Maps* (eds J Dercourt, LE Ricou and B Vrielynck). Paris:CCGM.

Charrière A and Haddoumi H (2016) Les 'Couches rouges' continentales jurassico-crétacées des Atlas marocains (Moyen Atlas, Haut Atlas central et oriental): bilan stratigraphique, paléogéographies successives et cadre géodynamique. *Boletín Geológico y Minero* **127**, 407–30.

Charrière A and Haddoumi H (2017) Dater les couches rouges continentales pour définir la géodynamique atlasique. *Géologues* **194**, 29–32.

Cifelli RL, Davis BM and Sames B (2014) Earliest Cretaceous mammals from the western United States. *Acta Palaeontologica Polonica* **59**, 31–52. doi: 10.4202/app.2012.0089

Cifelli RL, Lipka TR, Schaff CR and Rowe TB (1999) First Early Cretaceous mammal from the eastern seaboard of the United States. *Journal of Vertebrate Paleontology* **19**, 199–203. doi: 10.1080/02724634.1999.10011134

Clemens WA, Goodwin MB, Hutchinson JH, Schaff CR, Wood CB and Colbert MW (2007) First record of a Jurassic mammal (?"Peramura") from Ethiopia. *Acta Palaeontologica Polonica* **52**, 433–9.

Cullen TM, Fanti F, Capobianco C, Ryan MJ and Evans DC (2016) A vertebrate microsite from a marine-terrestrial transition in the Foremost Formation (Campanian) of Alberta, Canada, and the use of faunal assemblage data as palaeoenvironmental indicator. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **444**, 101–14. doi: 10.1016/j.palaeo.2015.12.015

Daget J, Gayet M, Meunier FJ and Sire J-Y (2001) Major discoveries on the dermal skeleton of fossil and Recent polypteriforms: a review. *Fish and Fisheries* **2**, 113–24.

Datta PM, Das DP, Luo ZX (2004) A Late Triassic dromatheriid (Synapsida: Cynodontia) from India. *Annals of Carnegie Museum* **73**, 72–84.

Dercourt J, Gaetani M, Vrielynck B, Barrier E, Biju-Duval B, Brunet MF, Cadet JP, Crasquin S and Sandulescu M (eds) (2000) *Atlas Peri-Tethys Palaeogeographical Maps*. Paris: Commission de la carte géologique du monde, 24 pp.

Duffin CJ and Sigogneau-Russell D (1993) Fossil shark teeth from the Early Cretaceous of Anoual, Morocco. *Belgian Geological Survey Professional Paper* **264**, 175–90.

Estes R and Berberian P (1970) Paleoecology of a Late Cretaceous vertebrate community of from Montana. *Breviora* **343**, 1–35.

Evans SE (1991) The postcranial skeleton of the choristodere *Cteniogenys* (Reptilia: Diapsida) from the Middle Jurassic of England. *Geobios* **24**, 187–99. doi: 10.1016/S0016-6995(91)80006-L

Evans SE (2003) At the feet of the dinosaurs: the early history and radiation of lizards. *Biological Review* **78**, 513–51. doi: 10.1017/S1464793103006134

Evans SE and Jones MEH (2010) The origin, early history and diversification of lepidosauromorph reptiles. In *New Aspects of Mesozoic Biodiversity* (ed. S Bandyopadhyay), pp. 27–44. Lecture Notes in Earth Sciences no. 132. Berlin: Springer-Verlag.

Evans SE, Prasad GVR and Manhas BK (2001) Rhynchocephalians (Diapsida: Lepidosauria) from the Jurassic Kota Formation of India. *Zoological Journal of the Linnean Society* **133**, 309–34. doi: 10.1006/zjls.2000.0266

Evans SE and Sigogneau-Russell D (1997) New sphenodontians (Diapsida: Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Early Cretaceous of North Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* **17**, 45–51. doi: 10.1080/02724634.1997.10010952

Evans SE and Sigogneau-Russell D (2001) A stem-group caecilian (Lissamphibia: Gymnophiona) from the Lower Cretaceous of North Africa. *Palaeontology* **44**, 259–73. doi: 10.1111/1475-4983.00179

Fischer R (1991) Die Oberjura-Schichtenfolge des Langenbergs bei Oker. *Arbeitskreis Paläontologie Hannover* **19**, 21–36.

Flynn JJ, Fox SR, Parrish JM, Ranivoharimanana L and Wyss AR (2006) Assessing diversity and paleoecology of a Middle Jurassic microvertebrate assemblage from Madagascar. In *The Triassic–Jurassic Terrestrial Transition* (eds JD Harris, SG Lucas, JA Spielmann, MG Lockley, ARC Milner & JI Kirkland), pp. 476–89. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin no. 37.

Frederickson JA, Lipka TR and Cifelli RL (2018) Faunal composition and paleoenvironment of the Arundel Clay (Potomac Formation; Early Cretaceous), Maryland, USA. *Palaeontologica Electronica* **21.2.31A**, 1–24. doi: 10.26879/847

Gaetano LC and Rougier GW (2007) New triconodont specimens from the Middle Jurassic of Patagonia. *Ameghiniana* **44**, 19R.

Gaetano LC and Rougier GW (2010) New specimens and phylogenetic relationships of the South American Jurassic triconodont *Argentoconodon fariasorum*. *Journal of Vertebrate Paleontology* **28**, 93A. doi: 10.1080/02724634.2011.589877

Gaetano LC and Rougier GW (2011) New materials of *Argentoconodon fariasorum* (Mammaliaformes, Triconodontidae) from the Jurassic of Argentina and its bearing on triconodont phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology* **31**, 829–43. doi: 10.1080/02724634.2011.589877

Gardner JD, Evans SE and Sigogneau-Russell D (2003) New albanerpetontid amphibians from the Early Cretaceous of Morocco and Middle Jurassic of England. *Acta Palaeontologica Polonica* **48**, 301–19.

Gayet M and Meunier FJ (2003) Palaeontology and palaeobiogeography of catfishes. *Catfishes* **2**, 491–522.

Gayet M, Meunier FJ and Werner C (2002) Diversification in Polypteriformes and special comparison with Lepisosteiformes. *Palaeontology* **45**, 361–76. doi: 10.1111/1475-4983.00241

Gayet M and Otero O (1999) Analyse de la paléodiversification des Siluriformes. *Geobios* **32**, 235–46. doi: 10.1016/S0016-6995(99)80037-0

Gheerbrant E and Rage J-C (2006) Paleobiogeography of Africa: how distinct from Gondwana and Laurasia? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **241**, 224–46. doi: 10.1016/j.palaeo.2006.03.016

Gmira S (1995) Étude des chéloniens fossiles du Maroc: anatomie, systématique, phylogénie. *Cahiers de Paléontologie* **25**, 1–174.

Godefroit P and Battail B (1997) Late Triassic cynodonts from Saint-Nicolas-de-Port (north-eastern France). *Geodiversitas* **19**, 567–31.

Haddoumi H, Allain R, Meslouh S, Métais G, Monbaron M, Pons D, Rage J-C, Vullo R, Zouhri S and Gheerbrant E (2016) Guelb el Ahmar (Bathonian, Anoual Syncline, eastern Morocco): first continental flora and fauna including mammals from the Middle Jurassic of Africa. *Gondwana Research* **29**, 290–319. doi: 10.1016/j.gr.2014.12.004

Haddoumi H, Alméras Y, Bodergat AM, Charrière A, Mangold C and Benshili K (1998) Âges et environnements des Couches rouges d'Anoual (Jurassique moyen et Crétacé inférieur, Haut-Atlas oriental, Maroc). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris Série II* **327**, 127–33. doi: 10.1016/S1251-8050(98)80043-8

Haddoumi H, Charrière A, Andreu B and Mojon PO (2008) Les dépôts continentaux du Jurassique moyen au Crétacé inférieur dans le Haut-Atlas oriental (Maroc): paléoenvironnements successifs et signification paléogéographique. *Carnets de Géologie, Brest, Mémoire* **2008/06**, 29 pp. doi: 10.4267/2042/18122

Hahn G and Hahn R (2003) New multituberculate teeth from the Early Cretaceous of Morocco. *Acta Palaeontologica Polonica* **48**, 349–56.

Heimhofer U, Hochuli PA, Burla S and Weissert H (2005) New records of Early Cretaceous angiosperm pollen from Portuguese coastal deposits: implications for the timing of the early angiosperm radiation. *Review of Palaeobotany and Palynology* **144**, 39–76. doi: 10.1016/j.revpalbo.2005.09.006

Heinrich WD (1999) First haramiyid (Mammalia, Allotheria) from the Mesozoic of Gondwana. *Fossil Record* **2**, 159–70. doi: 10.1002/mmng.1999.4860020112

Heinrich WD (2001) New record of *Staffia aenigmantica* (Mammalia, Allotheria, Haramiyida) from the Upper Jurassic of Tendaguru in southeastern Tanzania, East Africa. *Fossil Record* **4**, 239–55. doi: 10.1002/mmng.20010040114

Heinrich WD (2004) *Allostaffia*, a new genus name for *Staffia* Heinrich, 1999 (Allotheria, Haramiyida) preoccupied by *Staffia* Schubert, 1911 (Protista, Foraminifera). *Fossil Record* **7**, 153. doi: 10.1002/mmng.20040070108

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. MNHN - Museum National d'Histoire Naturelle, on 05 Mar 2020 at 16:24:20, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0016756819000761

Hendrickx C, Mateus O and Araújo R (2015) The dentition of megalosaurid theropods. *Acta Palaeontologica Polonica* **60**, 627–42. doi: 10.4202/app.00056.2013

Hochuli PA, Heimhofer U and Weissert H (2006) Timing of early angiosperm radiation: recalibrating the classical succession. *Journal of the Geological Society, London* **163**, 587–94. doi: 10.1144/0016-764905-135

Holman JA (2003) *Fossil Frogs and Toads of North America*. Bloomington: Indiana University Press, 264 pp.

Humphries S, Bonser RHC, Witton MP and Martill DM (2007) Did pterosaurs feed by skimming? Physical modelling and anatomical evaluation of an unusual feeding method. *PLoS Biology* **5** e204. doi: 10.1371/journal.pbio.0050204

Huttenlocker AK, Grossnickle DM, Kirkland JI, Schultz JA and Luo Z-X (2018) Late-surviving stem mammal links the lowermost Cretaceous of North America and Gondwana. *Nature* **558**, 108–12. doi: 10.1038/s41586-018-0126-y

Jamniczky HA, Brinkman DB and Russell AP (2008) How much is enough? A repeatable, efficient, and controlled sampling protocol for assessing taxonomic diversity and abundance in vertebrate microfossil assemblages. In *Vertebrate Microfossil Assemblages: Their Role in Paleoecology and Paleobiogeography* (eds JT Sankeyand S Baszio), pp. 9–16. Bloomington: Indiana University Press.

Ji Q, Luo Z-X, Yuan CX, Wible JR, Zhang JP and Georgi JA (2002) The earliest known eutherian mammal. *Nature* **416**, 816–22. doi: 10.1038/416816a

Jones MEH, Evans SE and Sigogneau-Russell D (2003) Early Cretaceous frogs from Morocco. *Annals of Carnegie Museum* **72**, 65–97.

Karl HV, Gröning E, Brauckmann C, Schwarz D and Knötschke N (2006) The Late Jurassic crocodiles of the Langenberg near Oker, Lower Saxony (Germany), and description of related materials (with remarks on the history of quarrying the "Langenberg Limestone" and "Obernkirchen Sandstone"). *Clausthaler Geowissenschaften* **5**, 59–77.

Kielan-Jaworowska Z, Cifelli RL and Luo Z-X (2004) *Mammals from the Age of Dinosaurs: Origins, Evolution and Structure*. New York: Columbia University Press, 640 pp.

Kielan-Jaworowska Z and Dashzeveg D (1998) Early Cretaceous amphilestid ('triconodont') mammals from Mongolia. *Acta Palaeontologica Polonica* **43**, 413–38.

Kilian C (1931) Des principaux complexes continentaux du Sahara. *Comptes Rendus de la Société géologique de France* **9**, 109–11.

Knoll F (2000) Pterosaurs from the Lower Cretaceous (?Berriasian) of Anoual, Morocco. *Annales de Paléontologie* **86**, 157–64. doi: 10.1016/S0753-3969(00)80006-3

Knoll F and Ruiz-Omeñaca JI (2009) Theropod teeth from the basalmost Cretaceous of Anoual (Morocco) and their palaeobiogeographical significance. *Geological Magazine* **146**, 602–16. doi: 10.1017/S0016756809005950

Kovalchuk O and Ferraris CJ (2016) Late Cenozoic catfishes of southeastern Europe with inference to their taxonomy and palaeogeography. *Palaeontologia Electronica* **19.3.34A**, 17 pp. doi: 10.26879/616

Kriwet J (2000) The fish fauna from the Guimarota mine. In *Guimarota: A Jurassic Ecosystem* (eds T Martinand B Krebs), pp. 41–50. Munich: Verlag Dr. Friedrich Pfeil.

Kriwet J (2002) Pycnodont fish remains (Neopterygii: Pycnodontiformes) from the Kimmeridgian (Upper Jurassic) of the Lusitanian Basin (Central Portugal). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* **10**, 577–87.

Kriwet J (2004) Late Jurassic selachians (Chondrichthyes: Hybodontiformes, Neoselachii) from Central Portugal. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* **4**, 233–56.

Lapparent AF de (1960) Les Dinosauriens du "Continental Intercalaire" du Sahara central. *Mémoires de la Société géologique de France (Nouvelle Série)* **88A**, 1–57.

Lasseron M (2019) Enigmatic teeth from the Jurassic–Cretaceous transition of Morocco: the latest known non-mammaliaform cynodonts (Synapsida, Cynodontia) from Africa? *Comptes Rendus Palevol*, published online 9 July 2019. doi: 10.1016/j.crpv.2019.05.002

Li ZX, Powell CMcA (2001) An outline of the palaeogeographic evolution of the Australasian region since the beginning of the Neoproterozoic. *Earth-Science Reviews* **53**, 237–77. doi: 10.1016/S0012-8252(00)00021-0

Lopatin AV and Agadjanian AK (2008) A tritylodont (Tritylodontidae, Synapsida) from the Mesozoic of Yakutia. *Doklady Biological Sciences* **419**, 279–82. doi: 10.1134/S0012496608020117

Lubbe T van der, Richter U and Knötschke N (2009) Velociraptorine dromaeosaurid teeth from the Kimmeridgian (Late Jurassic) of Germany. *Acta Palaeontologica Polonica* **54**, 401–8. doi: 10.4202/app.2008.0007

Lucas SG and Oakes W (1988) A Late Triassic cynodont from the American South-West. *Palaeontology* **31**, 445–9.

Luo Z-X, Cifelli RL and Kielan-Jaworowska Z (2001) Dual origin of tribosphenic mammals. *Nature* **409**, 53–7. doi: 10.1038/35051023

Luo Z-X, Ji K, Wible JR and Yuan CX (2003) An Early Cretaceous tribosphenic mammal and metatherian evolution. *Science* **302**, 1934–40. doi: 10.1126/science.1090718

Luo Z-X, Kielan-Jaworowska Z and Cifelli RL (2002) In quest for a phylogeny of Mesozoic mammals. *Acta Palaeontologica Polonica* **47**, 1–78.

Luo Z-X, Yuan CX, Meng QJ and Ji Q (2011) A Jurassic eutherian mammal and divergence of marsupials and placentals. *Nature* **476**, 442–5. doi: 10.1038/nature10291

Marjanović D and Laurin M (2007) Fossils, molecules, divergence times, and the origin of lissamphibians. *Systematic Biology* **56**, 369–88. doi: 10.1080/10635150701397635

Martill DM, Brito PM and Washington-Evans J (2008) Mass mortality of fishes in the Santana Formation (Lower Cretaceous, ?Albian) of northeast Brazil. *Cretaceous Research* **29**, 649–58. doi: 10.1016/j.cretres.2008.01.012

Martin JE, Deesri U, Liard R, Wattanapituksakul A, Suteethorn S, Lauprasert K, Tong H, Buffetaut E, Suteethorn V, Suan G, Telouk P and Balter V (2015) Strontium isotopes and the long-term residency of thalattosuchians in the freshwater environment. *Paleobiology* **42**, 143–56. doi: 10.1017/pab.2015.42

Martin T (1999) Dryolestidae (Dryolestoidea, Mammalia) aus dem Oberen Jura von Portugal. *Abhandlungen der senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft* **550**, 118.

Martin T (2000) The dryolestoids and the primitive "peramurid" from the Guimarota mine. In *Guimarota: A Jurassic Ecosystem* (eds T Martinand B Krebs), pp. 109–20. Munich: Verlag Dr. Friedrich Pfeil.

Martin T (2001) Mammalian fauna of the Late Jurassic Guimarota ecosystem. *Asociación Paleontológica Argentina Publicación Especial* **7**, 123–6.

Martin T (2002) New stem-lineage representatives of Zatheria (Mammalia) from the Late Jurassic of Portugal. *Journal of Vertebrate Paleontology* **22**, 332–48. doi: 10.1671/0272-4634(2002)022[0332:NSLROZ]2.0.CO;2

Martin T and Krebs B (eds) (2000) *Guimarota: A Jurassic Ecosystem*. Munich: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 156 pp.

Martínez RN, Apaldetti C, Colombi CE, Praderio A, Fernandez E, Malnis PS, Correa GA, Abelin D and Alcober O (2013) A new sphenodontia (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Late Triassic of Argentina and the early origin of the herbivore opisthodontians. *Proceedings of the Royal Society B, London* **280**, 2013–57. doi: 10.1098/rspb.2013.2057

Mateer NJ, Wycisk P, Jacobs LL, Brunet M, Luger P, Arush MA, Hendriks F, Weissbrod T, Gvirtzman G, Mbede E, Dina A, Moody RTJ, Weigelt G, El-Nakhal HA, Hell J and Stets J (1992) Correlation of nonmarine Cretaceous strata of Africa and the Middle East. *Cretaceous Research* **13**, 273–318. doi: 10.1016/0195-6671(92)90003-9

Matsumoto R, Buffetaut E, Escuillié F, Hervet S and Evans SE (2013) New material of the choristodere *Lazarussuchus* (Diapsida, Choristodera) from the Paleocene of France. *Journal of Vertebrate Paleontology* **33**, 319–39. doi: 10.1080/02724634.2012.716274

Matsuoka H, Kusuhashi N and Corfe I (2016) A new Early Cretaceous tritylodontid (Synapsida, Cynodontia, Mammaliamorpha) from the Kuwajima Formation (Tetori Group) of central Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology* **36**. e1112289, 16 pp. doi: 10.1080/02724634.2016.1112289

Matsuoka H and Setoguchi T (2000) Significance of Chinese tritylodontids (Synapsida, Cynodontia) for the systematic study of Japanese materials from the Lower Cretaceous Kuwajima Formation, Tetori Group of Shiramine, Ishikawa, Japan. *Asian Paleoprimatology* **1**, 161–76.

Metcalf SJ, Vaughan RF, Benton MJ, Cole J, Simms MJ and Dartnall DL (1992) A new Bathonian (Middle Jurassic) microvertebrate site, within the Chipping Norton Limestone Formation at Hornsleaslow Quarry,

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. MNHN - Museum National d'Histoire Naturelle, on 05 Mar 2020 at 16:24:20, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0016756819000761

Gloucestershire. *Proceedings of the Geologists' Association* **103**, 321–42. doi: 10.1080/02724634.2017.1363767

Miguel R, Gallo V and Morrone JJ (2014) Distributional pattern of Mawsoniidae (Sarcopterygii: Actinistia). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **86**, 159–70. doi: 10.1590/0001-3765201420130035

Mojon PO, Haddoumi H and Charrière A (2009) Nouvelles données sur les Charophytes et Ostracodes du Jurassique moyen-supérieur de l'Atlas marocain. *Carnets de Géologie, Brest, Mémoire* **2009/03** , 1–39. doi: 10.4267/2042/29781

Monbaron M (1988) Un serpent de mer: le problème de la datation des 'Couches Rouges' du Haut Atlas marocain. Le point de la situation. *Actes de la société jurassienne d'Émulation*, 73–92.

Moody RT and Sutcliffe PJC (1991) The Cretaceous deposits of the Iullemmeden Basin of Niger, central West Africa. *Cretaceous Research* **12**, 137–57. doi: 10.1016/S0195-6671(05)80021-7

Nessov LA (1984) Pterosaurs and birds of the Late Cretaceous of Central Asia. *Paläontologische Zeitschrift* **1**, 47–57.

Norell MA and Makovicky PJ (2004) Dromaeosauridae. In *The Dinosauria*. 2nd edition (eds DB Weishampel, P Dodsonand H Osmólska), pp. 196–209. Berkeley: University of California Press.

Norman DB, Sues H-D, Witmer LM and Coria RA (2004) Basal Ornithopoda. In *The Dinosauria*. 2nd edition (eds DB Weishampel, P Dodsonand H Osmólska), pp. 393–412. Berkeley: University of California Press.

Ostrom JH (1976) *Archaeopteryx* and the origin of birds. *Biological Journal of the Linnean Society* **8**, 91–182. doi: 10.1111/j.1095-8312.1976.tb00244.x

Paleobiology Database Contributors (2019) *PaleoBioDB: The Paleobiology Database*. University of Wisconsin at Madison. Available at https://www.paleobiodb.org/ (accessed 8 March 2019).

Patterson C (1993) Osteichthyes: Teleostei. In *The Fossil Record 2* (ed. MJ Benton), pp. 622–56. London: Chapman and Hall.

Pierce SE and Benton MJ (2006) *Pelagosaurus typus* Bronn, 1841 (Mesoeucrocodylia: Thalattosuchia) from the Upper Lias (Toarcian, Lower Jurassic) of Somerset, England. *Journal of Vertebrate Paleontology* **26**, 621–35.

Prasad GVR and Manhas BK (2002) Triconodont mammals from the Jurassic Kota Formation of India. *Geodiversitas* **24**, 445–64.

Prasad GVR and Rage J-C (1991) A discoglossid frog in the latest Cretaceous (Maastrichtian) of India: further evidence for a terrestrial route between India and Laurasia in the latest Cretaceous. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris Série II* **313**, 273–8.

Rauhut OWM (2000) The dinosaur faun from the Guimarota mine. In *Guimarota: A Jurassic Ecosystem* (eds T Martinand B Krebs), pp. 75–82. Munich: Verlag Dr. Friedrich Pfeil.

Rauhut OWM (2001) Herbivorous dinosaurs from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Guimarota, Portugal. *Proceedings of the Geologists' Association* **112**, 275–83. doi: 10.1016/S0016-7878(01)80007-9

Rauhut OWM and López-Arbarello A (2009) Considerations on the age of the Tiouaren Formation (Iullemmeden Basin, Niger, Africa): implications for Gondwanan Mesozoic terrestrial vertebrate faunas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **271**, 259–67. doi: 10.1016/j.palaeo.2008.10.019

Rees J and Underwood CJ (2002) The status of the shark genus *Lissodus* Brough 1935, and the position of nominal *Lissodus* species within the Hybodontoidea (Selachii). *Journal of Vertebrate Paleontology* **22**, 471–9. doi: 10.1671/0272-4634(2002)022[0471:TSOTSG]2.0.CO;2

Rees J and Underwood CJ (2008) Hybondont sharks of the English Bathonian and Callovian (Middle Jurassic). *Palaeontology* **51**, 117–47. doi: 10.1111/j.1475-4983.2007.00737.x

Richter A (1994) Lacertilia aus der Unteren Kreide von Una und Galve (Spanien) und Anoual (Marokko). *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen Reihe E* **14**, 1–147.

Richter A, Knötschke N, Kosma R, Sobral G and Wings O (2013) The first Mesozoic lizard from northern Germany (Paramacellodidae, Late Jurassic, Langenberg Quarry) and its taphonomy. *Journal of Vertebrate Paleontology, Program and Abstracts* **2013**, 198.

Rogers RR and Brady ME (2010) Origins of microfossil bonebeds: insights from the Upper Cretaceous Judith River Formation of north-central Montana. *Palaeobiology* **36**, 80–112. doi: 10.1666/0094-8373-36.1.80

Sankey JT (2008) Vertebrate paleoecology from microsites, Talley Mountain, Upper Aguja Formation (Late Cretaceous), Big Bend National Park, Texas, USA. In *Vertebrate Microfossil assemblages: Their Role in Paleocology and Paleobiogeography* (eds JT Sankeyand S Baszio), pp. 61–77. Bloomington: Indiana University Press.

Schudack M (2000) Geological setting and dating of the Guimarota beds. In *Guimarota: A Jurassic Ecosystem* (eds T Martin and B Krebs), pp. 21–6. Munich: Verlag Dr. Friedrich Pfeil.

Schwarz D (2002) A new species of *Goniopholis* from the Upper Jurassic of Portugal. *Paleontology* **45**, 185–208. doi: 10.1111/1475-4983.00233

Schwarz D, Raddatz M and Wings O (2017) *Knoetschkesuchus langenbergensis* gen. nov. sp. nov., a new atoposaurid crocodyliform from the Upper Jurassic Langenberg Quarry (Lower Saxony, northwestern Germany), and its relationships to *Theriosuchus*. *PLoS ONE* **12**, e0160617. doi: 10.1371/journal.pone.0160617

Schwarz D and Salisbury SW (2005) A new species of *Theriosuchus* (Atoposauridae, Crocodylomorpha) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Guimarota, Portugal. *Geobios* **38**, 779–802. doi: 10.1016/j.geobios.2004.04.005

Schwarz-Wings D, Rees J and Lindgren J (2009) Lower Cretaceous mesoeucrocodylians from Scandinavia (Denmark and Sweden). *Cretaceous Research* **30**, 1345–55.

Sereno PC, Beck AL, Dutheil DB, Larsson HCE, Lyon GH, Moussa B, Sadleir RW, Sidor CA, Varrichio DJ, Wilson GP and Wilson JA (1999) Cretaceous sauropods from the Sahara and the uneven rate of skeletal evolution among dinosaurs. *Science* **286**, 1342–7. doi: 10.1126/science.286.5443.1342

Sereno PC, Wilson JA and Conrad JL (2004) New dinosaurs link southern landmasses in the mid-Cretaceous. *Proceedings of the Royal Society B, London* **271**, 1325–30. doi: 10.1098/rspb.2004.2692

Sereno PC, Wilson JA, Larsson HCE, Dutheil DB and Sues H-D (1994) Early Cretaceous dinosaurs from the Sahara. *Science* **266**, 267–71. doi: 10.1126/science.266.5183.267

Setoguchi T, Matsuda M and Matsuoka H (1999) New discovery of an Early Cretaceous tritylodontid (Reptilia, Therapsida) from Japan and the phylogenetic reconstruction of Tritylodontidae based on the dental characters. In *Proceedings of the Seventh Annual Meeting of the Chinese Society of Vertebrate Paleontology* (eds YQ Wangand T Deng), pp. 117–214. Beijing: China Ocean Press.

Sezgin M and Sankur B (2004) Survey over image tresholding techniques and quatitative performance evaluation. *Journal of Electronic Imaging* **13**, 146–65.

Sigogneau-Russell D (1989) Découverte du premier Symmétrodonte du continent africain. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris Série II* **309**, 921–6.

Sigogneau-Russell D (1991a) Nouveaux Mammifères thériens du Crétacé inférieur du Maroc. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris Série II* **313**, 279–85.

Sigogneau-Russell D (1991b) First evidence of Multituberculata (Mammalia) in the Mesozoic of Africa. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* **2**, 119–25.

Sigogneau-Russell D (1991c) Découverte du premier mammifère tribosphénique du Mésozoïque africain. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris Série II* **313**, 1635–40.

Sigogneau-Russell D (1992) *Hypomylos phelizoni* nov. gen. nov. sp., une étape précoce de l'évolution de la molaire tribosphénique (Crétacé basal du Maroc). *Geobios* **25**, 389–93. doi: 10.1016/0016-6995(92)80011-2

Sigogneau-Russell D (1995a) Further data and reflexions on the tribosphenid mammals (Tribotheria) from the Early Cretaceous of Morocco. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, 4e série, section C* **16**, 291–312.

Sigogneau-Russell D (1995b) Two possibly aquatic triconodont mammals from the Early Cretaceous of Morocco. *Acta Palaeontologica Polonica* **40**, 149–62.

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

Sigogneau-Russell D (2003) Diversity of triconodont mammals from the Early Cretaceous of North Africa: affinities of the amphilestids. *Palaeovertebrata* **32**, 27–55.

Sigogneau-Russell D and Ensom PC (1994) Découverte, dans le groupe de Purbeck (Berriasien, Angleterre) du plus ancien témoignage de l'existence de mammifère tribosphéniques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série II* **319**, 833–8.

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. MNHN - Museum National d'Histoire Naturelle, on 05 Mar 2020 at 16:24:20, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0016756819000761

Sigogneau-Russell D and Ensom PC (1998). *Thereuodon* (Theria, Symmetrodonta) from the Lower Cretaceous of Africa and Europe, and a brief review of symmetrodonts. *Cretaceous Research* **19**, 445–70. doi: 10.1006/cres.1998.0115

Sigogneau-Russell D, Evans SE, Levine JF and Russell DA (1998) The Early Cretaceous microvertebrate locality of Anoual, Morocco: a glimpse at the small vertebrate assemblages of Africa. In *Lower and Middle Cretaceous Terrestrial Ecosystems* (eds SG Lucas, JI Kirklandand JW Estep), pp. 177–82. New Mexico Museum of Natural History and Science no. 14.

Sigogneau-Russell D, Monbaron M and de Kaenel E (1990) Nouvelles données sur le gisement à Mammifères mésozoïques du Haut-Atlas marocain. *Geobios* **23**, 461–83. doi: 10.1016/S0016-6995(06)80272-X

Sigogneau-Russell D, Monbaron M and Russell DE (1988) Découverte de mammifères dans le Mésozoïque moyen d'Afrique. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris Série II* **307**, 1045–50.

Simpson GG (1926) Mesozoic Mammalia. V. *Dromatherium* and *Microconodon*. *American Journal of Science* **12**, 87–108. doi: 10.2475/ajs.s5-12.68.87

Skutschas PP (2016) A new crown-group salamander from the Middle Jurassic of Western Siberia, Russia. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* **96**, 41–8. doi: 10.1007/s12549-015-0216-x

Skutschas PP, Kolchanov VV, Averianov AO, Martin T, Schellhorn R, Kolosov PN and Vitenko DD (2018) A new relict stem-group salamander from the Early Cretaceous of Yakutia, Russia. *Acta Palaeontologica Polonica* **63**, 519–25. doi: 10.4202/app.00498.2018

Soto M and Perea D (2010) Late Jurassic lungfishes (Dipnoi) from Uruguay, with comments on the systematics of Gondwanan ceratodontiforms. *Journal of Vertebrate Paleontology* **30**, 1049–58. doi: 10.1080/02724634.2010.483540

Stampfli GM and Borel GD (2002) A plate tectonic model for the Paleozoic and Mesozoic constrained by dynamic plate boundaries and restored synthetic oceanic isochrones. *Earth and Planetary Science Letters* **196**, 17–33. doi: 10.1016/S0012-821X(01)00588-X

Sues HD (2001) On *Microconodon*, a Late Triassic cynodont from the Newark supergroup of eastern North America. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* **156**, 37–48.

Sues HD, Olsen PE, Kroehler PA (1994) Small tetrapods from the Upper Triassic of the Richmond basin (Newark Supergroup), Virginia. In *In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods* (eds NC Fraserand HD Sues), pp. 161–70. Cambridge: Cambridge University Press.

Sulej T, Niedźwiedzki G, Tałanda M, Dróżdż D, Hara E (2018) A new early Late Triassic non-mammaliaform eucynodont from Poland. *Historical Biology*, published online 5 June 2018, 13 pp. doi: 10.1080/08912963.2018.1471477

Sweetman SC (2006) A gobiconodontid (Mammalia, Eutriconodonta) from the Early Cretaceous (Barremian) Wessex Formation of the Isle of Wight, southern Britain. *Palaeontology*, **49**, 889–97. doi: 10.1111/j.1475-4983.2006.00564.x

Sweetman SC (2016) A comparison of Barremian–early Aptian vertebrate assemblages from the Jehol Group, north-east China and the Wealden Group, southern Britain: the value of microvertebrate studies in adverse preservational settings. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* **96**, 149–67. doi: 10.1007/s12549-015-0217-9

Sweetman SC and Martill DM (2010) Pterosaurs of the Wessex Formation (Early Cretaceous, Barremian) of the Isle of Wight, southern England: a review with new data. *Journal of Iberian Geology* **36**, 225–42.

Swennen C and Yu T (2004) Notes on feeding structures of the black-faced spoonbill *Platalea minor*. *Ornithological Science* **3**, 119–24. doi: 10.2326/osj.3.119

Taquet P (1976) *Géologie et Paléontologie du Gisement de Gadoufaoua (Aptien du Niger)*. Paris: Cahiers de Paléontologie, Éditions du Centre National de la Recherche Scientifique, 247 pp.

Tatarinov LP and Mashchenko EN (1999) A find of an aberrant tritylodont (Reptilia, Cynodontia) in the Lower Cretaceous of the Kemerovo region. *Paleontologicheskii Zhurnal* **4**, 91–2.

Tennant JP and Mannion PD (2014) Revision of the Late Jurassic crocodyliform *Alligatorellus*, and evidence for allopatric speciation driving high diversity in western European atoposaurids. *PeerJ* **2:e599**, 37 pp. doi: 10.7717/peerj.599

Tennant JP, Mannion PD and Upchurch P (2016) Evolutionary relationships and systematics of Atoposauridae (Crocodylomorpha: Neosuchia): implications for the rise of Eusuchia. *Zoological Journal of the Linnean Society* **177**, 854–936. doi: 10.1111/zoj.12400

Tennant JP, Mannion PD, Upchurch P, Sutton MD and Price GP (2016) Biotic and environmental dynamics through the Late Jurassic–Early Cretaceous transition: evidence for protracted faunal and ecological turnover. *Biological Reviews* **92**, 776–814. doi: 10.1111/brv.12255

Thies D (1995) Placoid scales (Chondrichthyes: Elasmobranchii) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of northern Germany. *Journal of Vertebrate Paleontology* **15**, 463–81. doi: 10.1080/02724634.1995.10011242

Thulborn RA (1973) Teeth of ornithischian dinosaurs from the Upper Jurassic of Portugal, with description of a hypsilophodontid (*Phyllodon henkelli* gen. et sp. nov.) from the Guimarota lignite. *Memória dos Serviços Geológicos de Portugal* **22**, 89–134.

Unwin DM (1988) New pterosaurs from Brazil. *Nature* **332**, 398–9.

Unwin DM (2005) *The Pterosaurs: From Deep Time*. New York: Pi Press, 352 pp.

Vallone ER, Vezzosi RI and Cione AL (2017) First fossil fishes (Teleostei, Siluriformes) from the Late Pleistocene of Santa Fe Province, Argentina. *Alcheringa* **41**, 369–77. doi: 10.1080/03115518.2017.1288828

Veldmeijer AJ, Signore M and Bucci E (2006) Predator-prey interaction of Brazilian Cretaceous toothed pterosaurs: a case example. In *Predation in Organisms: A Distinct Phenomenon* (ed. AMT Elewa), pp. 295–308. Berlin: Springer-Verlag.

Vignaud P (1997) La moprhologie dentaire des Thalattosuchia (Crocodylia, Mesosuchia). *Palaeovertebrata* **26**, 35–59.

Vrielynck B, Dercourt J and Cottereau N (1995) The Tethys: an ocean broken by seuils lithospheriques. In *The Tethys Ocean, Vol. 8: The Ocean Basins and Margins* (eds AEM Naim, L-E Ricou, B Vrielynckand J Dercourt), pp. 495–511. New York: Plenum Press.

Vullo R (2007) Les vertébrés du Crétacé supérieur des Charentes (Sud-Ouest de la France): biodiversité, taphonomie, paléoécologie et paléobiogéographie. *Mémoires de Géosciences Rennes* **125**, 1–302.

Vullo R, Abit D, Ballèvre M, Billon-Bruyat J-P, Bourgeais R, Buffetaut E, Daviero-Gomez V, Garcia G, Gomez B, Mazin J-M, Morel S, Néraudeau D, Pouech J, Rage J-C, Schnyder J and Tong H (2014) Palaeontology of the Purbeck-type (Tithonian, Late Jurassic) bonebeds of Chassiron (Oléron Island, western France). *Comptes Rendus Palevol* **13**, 421–41. doi: 10.1016/j.crpv.2014.03.003

Vullo R and Courville P (2014) Fish remains (Elasmobranchii, Actinopterygii) from the Late Cretaceous of the Benue Trough, Nigeria. *Journal of African Earth Sciences* **97**, 194–206. doi: 10.1016/j.jafrearsci.2014.04.016

Wenz S and Poyato-Ariza FJ (1994) Les Actinoptérygiens juveniles du Crétacé inférieur du Montsec et de Las Hoyas (Espagne). *Geobios* **27**, 203–12. doi: 10.1016/S0016-6995(94)80035-9

Wiechmann MF (2000) The albanerpetontids from the Guimarota mine. In *Guimarota: A Jurassic Ecosystem* (eds T Martinand B Krebs), pp. 51–54. Munich: Verlag Dr. Friedrich Pfeil.

Wings O (2015) The Langenberg Quarry near Goslar: unique window into a terrestrial Late Jurassic ecosystem in Northern Germany. In *Abstracts of the 12th Symposium of Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Shenyang, China, 16–20 August 2015* (eds Y Zhang, SZ Wuand G Sun), pp. 99–100.

Wings O and Sander PM (2012) The Late Jurassic vertebrate assemblage of the Langenberg Quarry, Oker, Northern Germany. *Fundamental* **20**, 281–4.

Witton MP (2013) *Pterosaurs: Natural History, Evolution, Anatomy*. Princeton: Princeton University Press, 304 pp.

Witton MP (2018) Pterosaurs in Mesozoic food webs: a review of fossil evidence. In *New Perspectives on Pterosaur Palaeobiology* (eds DWE Hone, MP Witton and DM Martill), pp. 7–23. Geological Society of London, Special Publication no. 455.

Xu GH, Zao LJ and Coates MI (2014) The oldest ionoscopiform from China sheds new light on the early evolution of halecomorph fishes. *Biology Letters* **10**, 2014.0204. doi: 10.1098/rsbl.2014.0204

Young MT, Tennant JP, Brusatte SL, Challands TJ, Fraser NC, Clark ND and Ross DA (2016) The first definitive Middle Jurassic atoposaurid (Crocodylomorpha, Neosuchia), and a discussion on the genus *Theriosuchus*. *Zoological journal of the Linnean Society* **176**, 443–62. doi: 10.1111/zoj.12315

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. MNHN - Museum National d'Histoire Naturelle, on 05 Mar 2020 at 16:24:20, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0016756819000761

Zhou Z (2004) The origin and early evolution of birds: discoveries, disputes, and perspectives from fossil evidence. *Natuwissenschaften* **91**, 455–71. doi: 10.1007/s00114-004-0570-4

Zinke J (1998) Small theropod teeth from the Upper Jurassic coal mine of Guimarota (Portugal). *Paläontologische Zeitschrift* **72**, 179–89.

Zouhri S, Sigogneau-Russell D and Haddoumi H (2017) Microvertébrés de la transition Jurassique-Crétacé du synclinal d'Anoual (Haut Atlas Oriental), Maroc. In *Paléontologie des Vertébrés du Maroc: état des connaissances* (ed. S Zouhri), pp. 285–306. Mémoires de la Société géologique de France 180.

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. MNHN - Museum National d'Histoire Naturelle, on 05 Mar 2020 at 16:24:20, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0016756819000761

“Now this is not the end.
It is not even the beginning of the end.
But it is, perhaps, the end of the beginning.”

Winston Churchill, 10 novembre 1942

RÉSUMÉ

L'évolution des vertébrés continentaux au Jurassique supérieur et au cours de la transition Jurassique – Crétacé reste mal connue et peu documentée. Cela est encore plus frappant pour les faunes du Gondwana, en particulier celles d'Afrique. Il s'agit pourtant d'une période pivot qui voit d'importants bouleversements paléogéographiques et l'apparition des grands clades modernes de vertébrés terrestres. La découverte, dans le synclinal d'Anoual (Oriental, Maroc), de nouveaux sites fossilifères, à Guelb el Ahmar (Jurassique moyen) et à Ksar Metlili (Jurassique supérieur – Crétacé inférieur), comble ces lacunes dans les archives fossiles et permet un nouveau regard sur cette période.

Ces faunes de microvertébrés sont les plus riches et les plus diversifiées du Mésozoïque gondwanien. Ces deux sites ont livré plus de 53 000 microrestes identifiés de vertébrés continentaux. Notre étude systématique décrit et identifie 53 espèces distinctes à Ksar Metlili et 27 à Guelb el Ahmar, dont une des plus riches associations de micromammifères d'Afrique et du Gondwana. Les listes fauniques sont révisées et augmentées de quatre nouvelles espèces de mammifères et trois nouveaux cynodontes non mammaliaformes, ainsi que de potentielles nouvelles espèces de lépidosaures rhynchocéphales, d'amphibiens albanerpétontidés et de dinosaures hétérodontosauridés. Les rhynchocéphales présents à Guelb el Ahmar et à Ksar Metlili, tout comme les albanerpétontidés, pourraient appartenir à une même lignée évolutive, persistant au Maroc entre le Jurassique moyen et le Jurassique supérieur. Une analyse phylogénétique préliminaire des mammifères « dryolestoïdes » inclut pour la première fois les espèces de ce groupe décrites à Ksar Metlili. Elle suggère leur appartenance à un groupe monophylétique, confirmant les données morphologiques, et nous conduit à les classer au sein des Donodontidae, dont nous fournissons une diagnose émendée. Elle suggère aussi une parenté des Donodontidae avec les Zatheria, en cohérence avec le registre fossile africain, renouvelant la question de l'origine des Zatheria. Cette thèse met aussi en lumière l'ancienneté et une diversité significative du registre fossile mésozoïque africain des premiers Zatheria, ce qui ouvre des perspectives quant à l'histoire évolutive et paléobiogéographique des mammifères modernes (Theria).

L'essentiel de la diversité des sites du synclinal d'Anoual est représenté par moins de 5% des éléments identifiés, le reste appartenant à un cortège de quelques taxons subautochtones. Des dendrogrammes de similitudes mettent en lumière une forte ressemblance entre les faunes des deux sites, qui questionne l'âge du site de Ksar Metlili, auparavant considéré comme berriasien. Des comparaisons fauniques à large échelle avec d'autres sites de la transition Jurassique – Crétacé et la présence de taxons reliques conduisent à proposer un faciès purbeckien et un âge Tithonien – Berriasien pour Ksar Metlili, ainsi qu'une réinterprétation de la limite Jurassique – Crétacé à la limite Berriasien – Valanginien. Les affinités paléobiogéographiques des microvertébrés d'Anoual révèlent une histoire paléobiogéographique complexe, liée à des événements de dispersion trans-téthysiens récurrents, à une importante composante pangéenne et à l'existence d'un provincialisme africain ou intra-africain dès la transition Jurassique – Crétacé.

Mots-clés : Afrique ; Gondwana ; Transition Jurassique – Crétacé ; Vertébrés ; Systématique ; Biostratigraphie ; Paléobiogéographie