



HAL
open science

Mosasaures du Maastrichtien au sud du Niger

Marc Michaut

► **To cite this version:**

| Marc Michaut. Mosasaures du Maastrichtien au sud du Niger. 2013. hal-01063581

HAL Id: hal-01063581

<https://hal.science/hal-01063581v1>

Preprint submitted on 12 Sep 2014

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.

Mosasaures du Maastrichtien au sud du Niger

Marc MICHAUT

Institut préparatoire aux études scientifiques et techniques, Université de Tunis, La Marsa, Tunisie

4 juillet 2013

Abstract

It is easy to find numerous fossil elements of Mosasaurs in the Maastrichtian sedimentary levels of In Daman, Niger. Unfortunately, this material is almost always very fragmentary : it consists essentially in isolated teeth, vertebrae or mandibles. We use metric methods in order to clearly identify 6 different species and compare them to previously described species from Niger or Nigeria. We found two species already known : *Igdamanosaurus aegyptiacus* and *Goronyosaurus nigeriensis*. A third species, a Plioplatecarpinae, is sufficiently well documented in order to create a new name : *Platecarpus indamanensis nov. sp.* The three remaining species are poorly defined. Nevertheless, two of them can be related to the genus *Halisaurus*. But it is not necessary at this stage to create new species. The last species possesses strong crushing teeth and can perhaps be related to Globidentinae.

Résumé

Les sites du Maastrichtien du Niger, au premier rang desquels on peut citer In Daman, livrent de nombreux restes de mosasaures. Il s'agit presque toujours de dents ou d'os isolés, et très rarement de petits ensembles appartenant à un même animal. Nous utilisons des méthodes thanatométriques afin de distinguer clairement 6 taxons et de les comparer à des espèces déjà décrites, provenant du Niger ou du Nigéria. Deux espèces déjà nommées, *Igdamanosaurus aegyptiacus* et *Goronyosaurus nigeriensis* ont été retrouvées ; un Plioplatecarpinae est suffisamment bien défini pour justifier une création : *Platecarpus indamanensis nov. sp.* Les 3 autres espèces sont pauvrement représentées ; nous avons cependant pu placer deux d'entre elles dans le genre *Halisaurus*, en attendant du matériel supplémentaire pour les nommer plus complètement ; la troisième, peut-être apparentée aux Globidentinae, appartient, comme *Igdamanosaurus aegyptiacus*, à la guide des broyeur.

Sommaire

1 Géologie, paléogéographie	3
2 Paléontologie systématique	6
2.1 Stratigraphie	6
2.2 Systématique	6
2.3 Remarques	7
3 Mosasauridae : généralités	8
4 Espèces déjà décrites	14
5 Matériel dentaire	14
5.1 Les problèmes à résoudre	14
5.2 La solution retenue : analyses dans des espaces de paramètres	15
5.3 Descriptions détaillées et comparaisons	21
5.4 Mesures et graphes complémentaires	27
5.5 Relations avec les vertèbres	27
5.6 Ecologie	28
6 Mâchoires de Mosasauridae	36
7 Vertèbres	39
8 Squelette partiel <i>MT5</i>	42
9 Planches : dents isolées	43
10 Planches : mâchoires, os dentés	59
11 Planches : vertèbres	66

Abréviations, acronymes, symboles

- ACP analyse en composantes principales
BB *bone bed* (lit osseux)
BBB *basal bone bed* (lit osseux basal)
coll. collecteur
† précède le nom d'un taxon dont tous les représentants sont réputés éteints.

Echelles

Sauf indication contraire, tous les traits de jauge mesurent 1 cm. Les ensembles de 3 traits noirs séparés de 2 espaces blancs représentent toujours 5 cm. Toutes les figures d'une planche donnée sont à la même échelle, sauf indication contraire là encore.

1 Géologie, paléogéographie

Le bassin sédimentaire des lullimeden est délimité, au nord par les massifs composites de l'Adrar des Iforas, du Hoggar et de l'Aïr, surélevés par l'activité passée d'un point chaud, à l'est par le bassin tchadien, au sud par un bouclier archéo-protérozoïque du Nigeria, le plateau Bauchi, enfin à l'ouest par le plateau du Liptako-Gourma, formation appartenant au grand craton ouest-africain : voir la figure 1. La photographie satellite 2a, en fausses couleurs, retravaillée d'après *Google Earth*, et la carte 2b d'après HANON [1984] et BIRON [1987] représentent la même région, avec la ville de Kao à gauche et, sur la même horizontale, 7 km à l'est, le site d'In Daman. La carte géologique est ici à une échelle un peu réduite par rapport à la photographie. Formation de l'Alanbanya hachurée en verts, du Farin-Doutchi en vert foncé, d'In Wagar en vert clair. Toutes les trois appartiennent au Maastrichtien supérieur. Paléocène en rouge, pour la formation de Garadoua, et en rose ; formations plus récentes en orangé et tons de jaune. A In Daman, la formation du Farin-Doutchi, en vert foncé, émerge de dépôts sableux très récents sur une aire de quelques dizaines d'hectares. La carte 4b reprend en la simplifiant la géologie des environs de Kao. Cette carte, adaptée de DIKOUMA [1994], reprend les noms originaux des localités utilisés par ce dernier pour ses études.

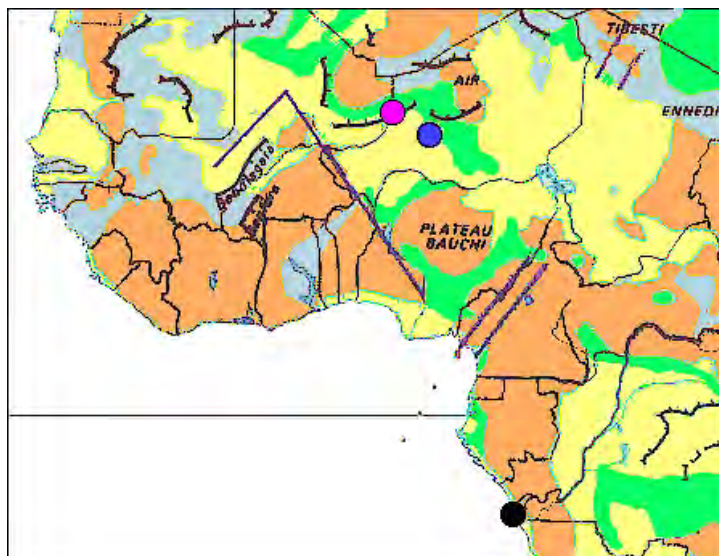
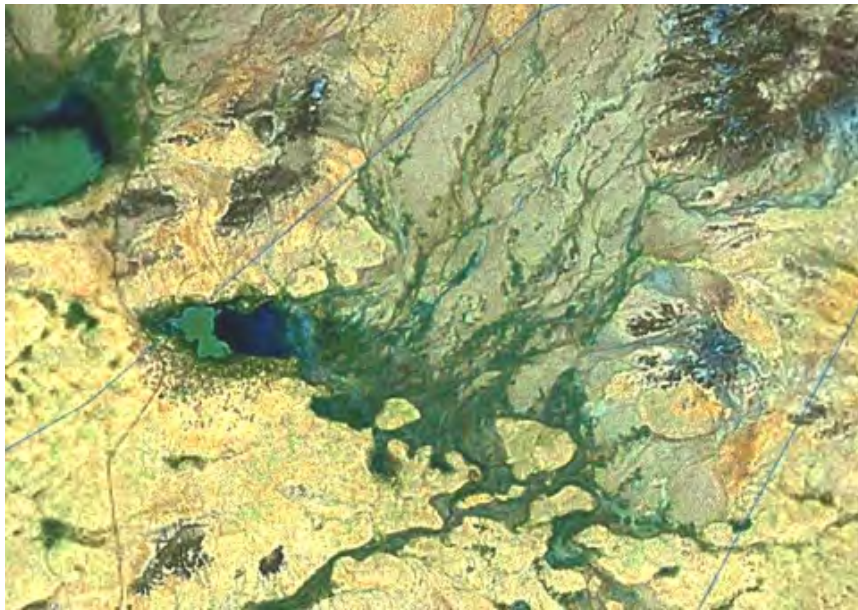
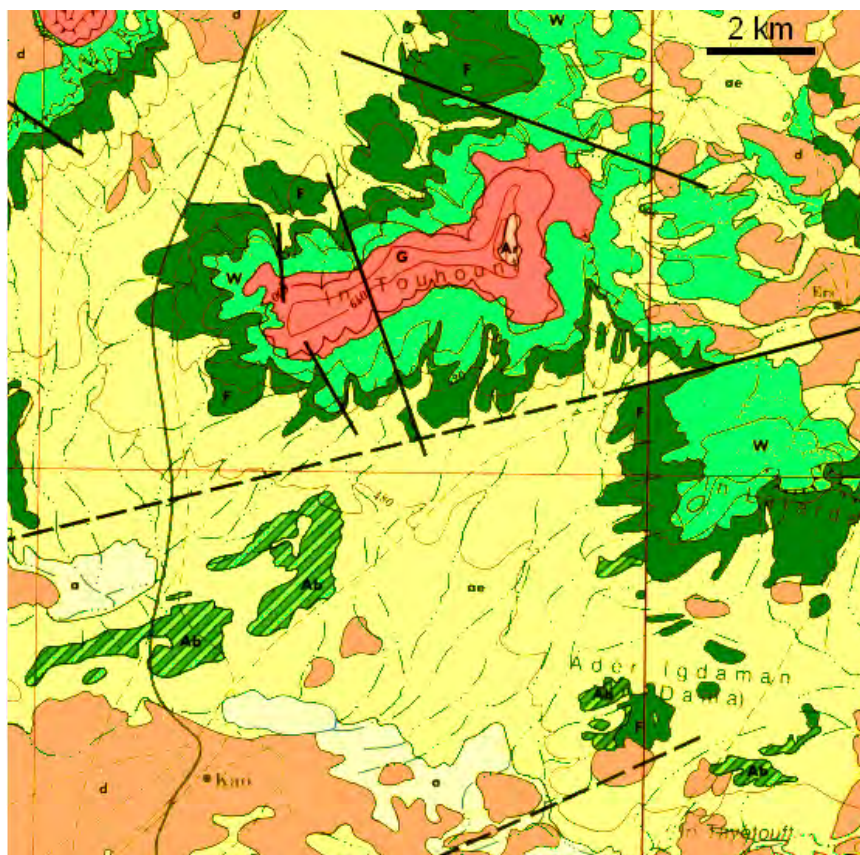


FIG. 1: Sur cette carte, adaptée de l'Atlas de l'Afrique, MDI [1977], les terrains archéens, protérozoïques ou ignés plus récents en brun ; les zones sédimentaires paléozoïques en bleu ; mésozoïques en vert ; cénozoïques et quaternaires en jaune indifférencié. Sont indiqués les sites maastrichtiens d'In Daman et Kéhéhé, confondus dans le point bleu, de Mentess et Ilatane, point mauve, de Cabinda, point noir.

Le Crétacé terminal de la région de Kao se caractérise, comme dans tout l'Ouest africain, par une succession de transgressions marines. Les mers épicontinentales se déploient sur de vastes zones pénéplanées, à la faveur d'une subsidence relative du continent et surtout d'un climat planétaire très chaud. Les calottes polaires sont quasiment inexistantes et le niveau des océans par conséquent est très élevé. On peut imaginer dans la région de Kao un paysage ressemblant aux bordures de mers tropicales actuelles, avec mer, lagunes, fleuves et mangroves où sont réalisés des biotopes variés et, entre autres, divers degrés de salinité. La mise en évidence de pollen d'aspect très frais : DIKOUMA [1994], dans la plupart des strates d'In Daman montre la proximité de la terre ferme, ou du moins de terrains marécageux. La présence de restes de grands dinosaures terrestres comme un cf. *Titanosaurus* permet d'aboutir à la même conclusion. La région de Kao est profondément intriquée à l'intérieur du continent. Une communication marine certaine existe du côté nord avec la Téthys ; une seconde, plus hypothétique, du côté sud, avec l'océan Atlantique. La profondeur du bras de mer transcontinental peut être estimée à quelques dizaines de mètres, comme par exemple la Manche actuelle. Il en



(a) Vue satellite de la région de Kao. Les couleurs sont réalistes, sauf les portions très ferrugineuses qui sont représentées en tons de bleu. Le lac temporaire de Kao, à gauche, en bleu lui aussi. La forme du site d'In Daman se reconnaît facilement sur la carte 2b également.



(b) Carte géologique des environs de Kao. Voir la figure 4b pour une version simplifiée.

FIG. 2: Terrains et géologie de la région de Kao. Les deux cartes sont approximativement à la même échelle. Largeur de la vue en haut : 12.5 km ; largeur de la carte, en bas : 15.5 km.

résulte une pénétration très lente des ondes de marées et donc une atténuation considérable de ces ondes lors de leur arrivée sur le site. Ainsi l'amplitude des marées devait-elle être très faible, de quelques centimètres à un ou deux décimètres tout au plus. Il en résulte en terrain très peu incliné, une zone intertidale vaste, calme et probablement marécageuse, avec végétation.

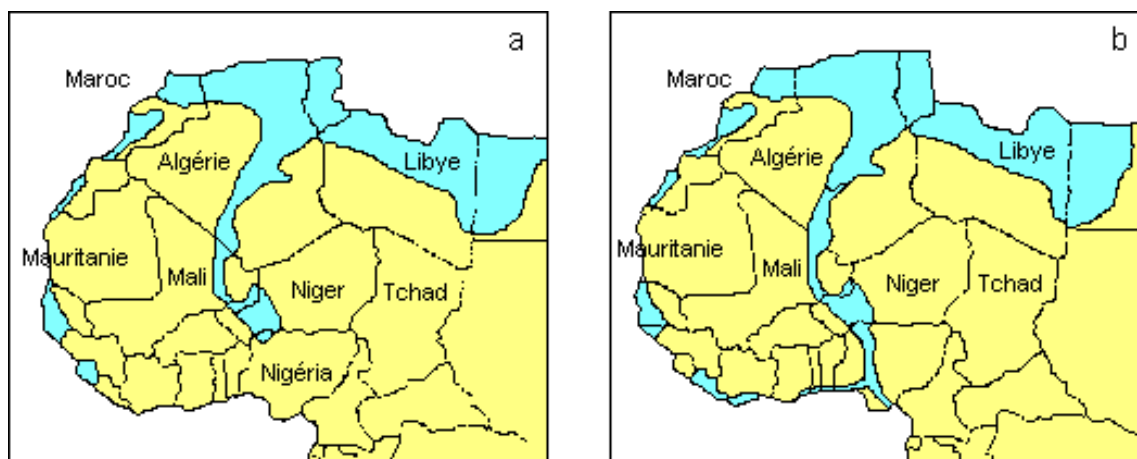
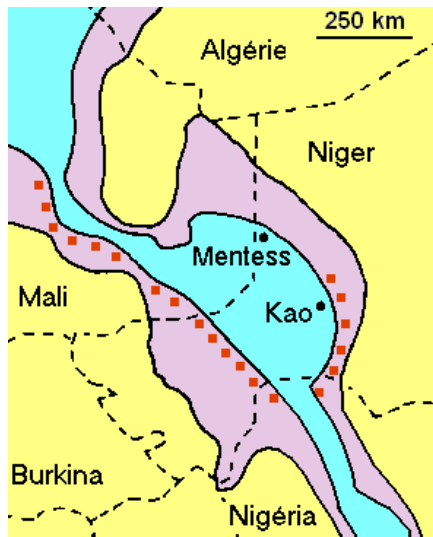


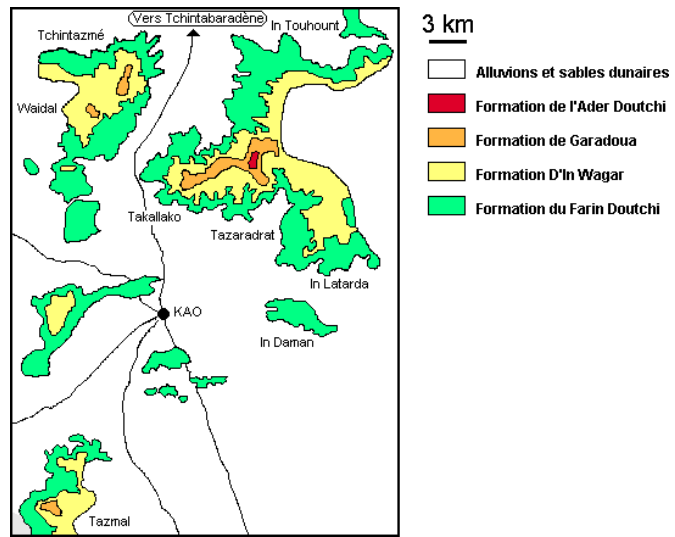
FIG. 3: Transgression maastrichtienne. (a) d'après PETERS et (b) d'après KOGBE. Les reconstructions des deux auteurs sont essentiellement les mêmes; toutefois une différence, très importante pour notre étude, apparaît : le bras de mer épicontinental est borgne pour PETERS, alors qu'il s'ouvre sur le golfe de Guinée d'après KOGBE. Selon l'une ou l'autre de ces reconstitutions, le biotope au milieu du bras de mer est *a priori* très différent, en ce qui concerne par exemple la salinité. Les investigations récentes soutiennent, avec l'identification de sédiments marins maastrichtiens à l'intérieur des terres du golfe, la thèse de KOGBE.

La reconstitution de PETERS montrée sur la figure 3 ne rend pas compte de la totalité des dépôts du Nigéria. Nous lui préférons celle de KOGBE, même figure. La communication sud avec l'atlantique a certainement existé, mais peut-être pas en permanence.

La figure 4a reprend un détail de la carte 3, version KOGBE. Les sites d'In Daman et de Kéhéhé apparaissent en bordure de la mer, dans une zone qui a laissé d'abondants dépôts de gypse, d'ailleurs exploités actuellement de manière artisanale pour alimenter une cimenterie. Le gypse apparaît comme évaporitique, bien que sa matière provienne, comme l'a montré DIKOUMA, d'apports continentaux et non de l'océan. DIKOUMA interprète toute la région bordière figurée sur cette carte comme une zone à lagunes et marécages séparés de la mer par des cordons littoraux. Nous préférons y voir une situation purement marine, qui ne se différencie de la pleine mer que par une profondeur moindre : quelques mètres au lieu de quelques dizaines de mètres. Ceci en accord avec le contenu fossile de la majorité des formations lithiques qui en proviennent : faune typiquement marine; animaux de grandes tailles tels que les *Stratodus*, les mosasaures, un plésiosaure, etc., certains mesurant jusqu'à 10 m ou davantage. Citons enfin comme études récentes portant tout particulièrement sur les sites d'In Daman et de Kéhéhé : DIKOUMA [1994] et ALZOUMA [1994] pour la géologie et la micropaléontologie; MICHAUT [2002], KANÉ and MICHAUT [2007], MICHAUT [2012] pour la macropaléontologie.



(a) Carte paléogéographique de la région de Kao au Maastrichtien supérieur, modifié d'après GREIGERT et d'après DIKOUMA. La mer profonde en bleu clair; platiers et lagunes en bleu violacé. Les carrés orangés représentent des dépôts de gypse.



(b) Géologie très simplifiée de la région étudiée par DIKOUMA. Seules les formations maastrichtiennes et paléocènes ont été mises en évidence. Voir la figure 2b pour une version complète.

FIG. 4: Carte paléogéographique de la région de Kao, à gauche et géologie simplifiée au voisinage de la ville, à droite.

2 Paléontologie systématique : position stratigraphique ; positions taxinomiques

2.1 Stratigraphie

Position stratigraphique : formation du Farin-Doutchi, Maastrichtien supérieur.

Localité principale : près du village d'In Daman, centre du site à 15° 24.9' Nord, 5° 47.4' Est, Niger.

2.2 Systématique

Ordre Squamata OPPEL, 1811
Sous-ordre Anguimorpha FÜRBRINGER, 1900
Platynota BAUR, 1890
Pythonomorpha COPE, 1869
Famille †Mosasauridae GERVAIS, 1853

†Halisaurinae BARDET et PEREDA SUBERBIOLA in BARDET, PEREDA SUBERBIOLA, IAROCHÈNE, BOUYA et AMAGHZAZ, 2005

Genre †cf. *Halisaurus* MARSH, 1869

cf. *Halisaurus* sp.1

Matériel examiné : 8 dents matricule MT4.

†Halisaurinae BARDET et PEREDA SUBERBIOLA in BARDET, PEREDA SUBERBIOLA, IAROCHÈNE, BOUYA et AMAGHZAZ, 2005

Genre †*cf. Halisaurus* MARSH, 1869

cf. Halisaurus sp.2

Matériel examiné : 2 dents matricule *MT6* ; 3 dentaires.

†Russellosaurina POLCYN et BELL, 2005

†Plioplatecarpinae (DOLLO, 1884)

Genre †*Platecarpus* COPE, 1869

Platecarpus indamanensis nov. sp.

Matériel examiné : 135 dents matricule *MT5* ; os dentés ; vertèbres ; un squelette très partiel constituant l'holotype : voir planche 4.

†Russellosaurina POLCYN et BELL, 2005

†Plioplatecarpinae RUSSELL, 1967 (DOLLO, 1884)

Genre †*Igdamosaurus* LINGHAM-SOLIAR, 1991

Igdamosaurus aegyptiacus (ZDANSKY, 1935) [*Globidens aegyptiacus* ZDANSKY, 1935]

Matériel examiné : une dent matricule *MT1*.

†Russellosaurina POLCYN et BELL, 2005

†Tylosaurinae (WILLISTON, 1897)

Genre †*Goronyosaurus* AZZAROLI *et al.*, 1972

Goronyosaurus nigeriensis (SWINTON, 1930)

Matériel examiné : 58 dents matricule *MT2* ; un dentaire ; vertèbres.

†Mosasaurinae (GERVAIS, 1853) WILLISTON, 1897

Gen. sp.

Matériel examiné : 9 dents matricules *MT3*.

2.3 Remarques

Le classement d'*Igdamosaurus aegyptiacus* parmi les Plioplatecarpinae est le fait de LINGHAM-SOLIAR ; une alternative, correspondant à l'ancienne dénomination *Globidens aegyptiacus*, est un classement parmi les Mosasaurinae.

Le placement des dents *MT2* et du matériel associé au matricule dentaire *MT2* comme *Goronyosaurus nigeriensis* est compatible avec les observations mais reste une identification par défaut étant donné la pauvreté du matériel osseux non dentaire.

Aucune identification des *Halisaurinae*, matricules *MT4* et *MT6* à des espèces identifiées, telle *Pluridens walkeri* par exemple, n'est possible étant donné le peu de matériel disponible et aussi le manque d'information en général sur les dents des *Halisaurinae*.

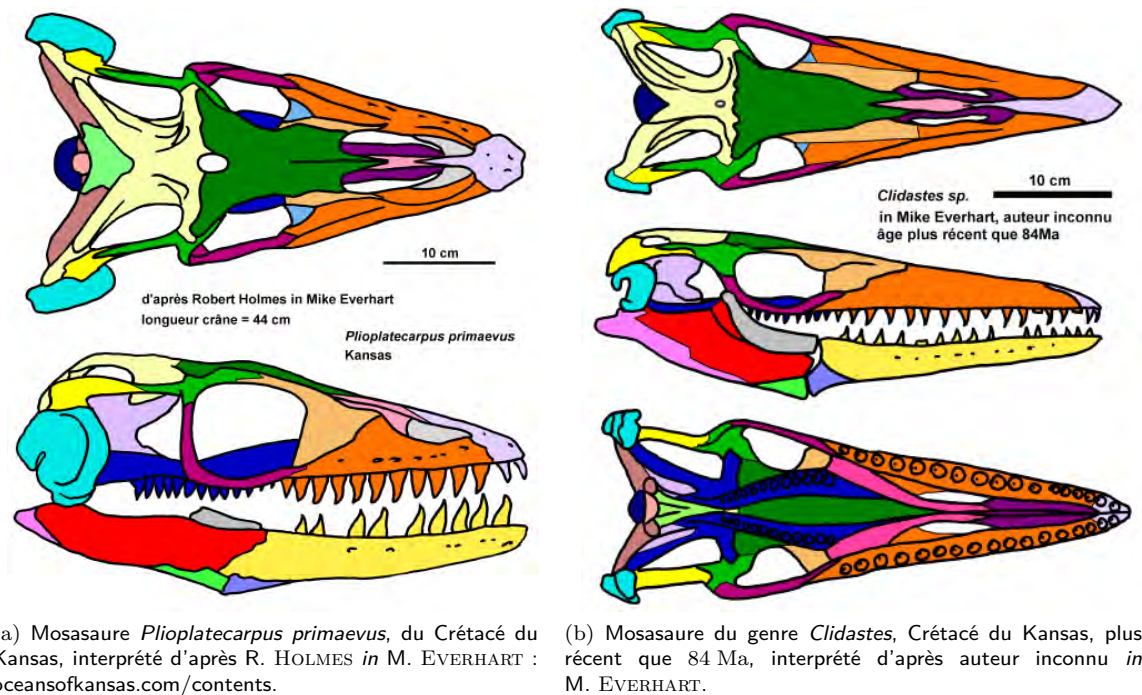


FIG. 5: Crânes de mosasaures du Crétacé du Kansas

3 Mosasauridae : généralités

Les argiles du Farin-Doutchi ont été nommées *mosasaurus shales* par les géologues qui ont travaillé sur le prolongement nigérian de cette formation. Ceci pour dire l'importance des restes de mosasaures, qui y constituent véritablement les fossiles stratigraphiques principaux. Les marnes grises d'In Daman et de Kéhéhé contiennent une forte densité de vertèbres, plus rarement des dents ou d'autres os. Dans les *bone beds* (BB) d'In Daman, les dents bien conservées sont fréquentes ainsi que les vertèbres, souvent réduites à leurs centrums, portant plus rarement leurs apophyses neurales ou costales, ou leurs zygapophyses. Dans les marnes grises comme dans les BB se trouvent d'assez nombreux fragments de mâchoires, le plus souvent des dentaires.

Les mosasaures sont de grands lacertiliens ayant acquis au Crétacé une adaptation secondaire à la vie aquatique. Les tailles varient en général de 1 à 10 mètres et il s'agit toujours de prédateurs de rangs élevés : soit des prédateurs généralistes, soit des prédateurs adaptés à un type particulier de nourriture, ichthyophages ou durophages par exemple. Le corps est très allongé, avec une queue puissante aplatie latéralement. La propulsion s'effectue par ondulation latérale ; les pattes sont transformées en palettes avec hyperphalangie et jouent bien davantage le rôle de gouvernails que de propulseurs. Les vertèbres dorsales et / ou caudales présentent souvent de longues apophyses neurales. La queue représente jusqu'à la moitié de la longueur totale, ce qui témoigne de son importance pour la propulsion. Cette importance est confortée par le fort diamètre des centrums vertébraux de la queue : la colonne vertébrale caudale était

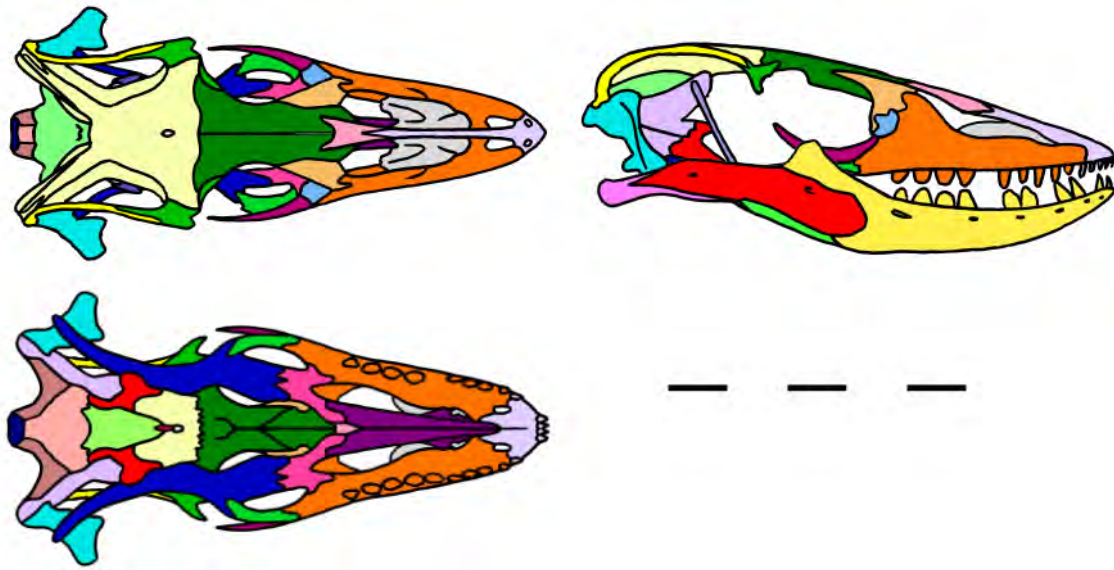


FIG. 6: Crâne d'un varan de Côte d'Ivoire.

soumise à de fortes contraintes. Les apophyses des vertèbres caudales servaient à agrandir sa surface portante et aussi comme attaches musculaires. Le tronc, avec des centrums vertébraux plus allongés, apparaît moins souple que la queue, ce qui ne signifie pas nécessairement qu'énergétiquement parlant, il soit moins impliqué qu'elle dans l'effort propulsif.

Les mosasaures sont connus comme espèces marines, du moins à l'âge adulte. Il semble que les mosasaures du Crétacé eussent été incapables de se déplacer à terre, même sur de courtes distances ; contrairement aux tortues marines par exemple, il est probable que la totalité de leur cycle reproducteur se déroulât en milieu aqueux. On ne trouve jamais de juvéniles dans des dépôts marins ; par contre des restes d'adultes figurent dans certains dépôts d'origine continentale. Ceci conduit de nombreux auteurs à supposer que la ponte avait lieu en eau douce et que les jeunes vivaient dans des rivières ou dans des lacs, ce qui les mettait à l'abri des superprédateurs marins. Les dépôts du Farin-Doutchi ne font pas exception à la règle : nous n'avons jamais trouvé aucun os pouvant être rapporté à un mosasaure jeune. Dans les études biométriques qui suivent, on pourra constater que tous les histogrammes de tailles sont tronqués dans leur partie inférieure. Cependant la taille, au sein d'une même espèce, varie tout de même du simple au double, ou presque. Le même phénomène apparaît à In Daman pour le sauropsidé *Kaosaurus spiniferus* : KANÉ and MICHAUT [2007]. Pour prendre un exemple contraire, les histogrammes se prolongent loin dans la direction des petites tailles pour l'ostéichthyen *Stratodus indamanensis*, dont les juvéniles cohabitaient avec les individus matures.

Les figures 5, 6 et 7 permettent de comparer les crânes de deux mosasaures typiques du Crétacé du Kansas, d'un varan actuel trouvé à Yamoussoukro, Côte d'Ivoire, et d'un *Iguana iguana* amazonien. La ressemblance entre les 4 crânes est frappante. Les différences consistent seulement en quelques allomorphies et quelques pertes ou acquisitions de contacts entre certains os, ainsi qu'une réduction ou un renforcement d'autres os. On remarque une pleurodontie très prononcée chez *Iguana*, alors qu'elle est presque inexistante chez le varan et chez les mosasaures. La classification phylogénétique au sein des Squamata est difficile, discutée et

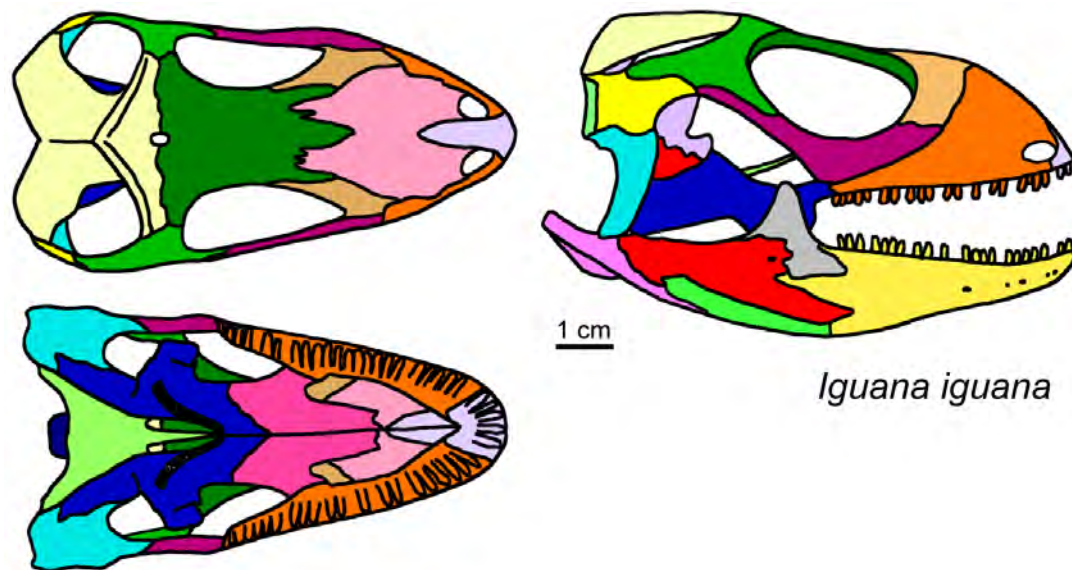
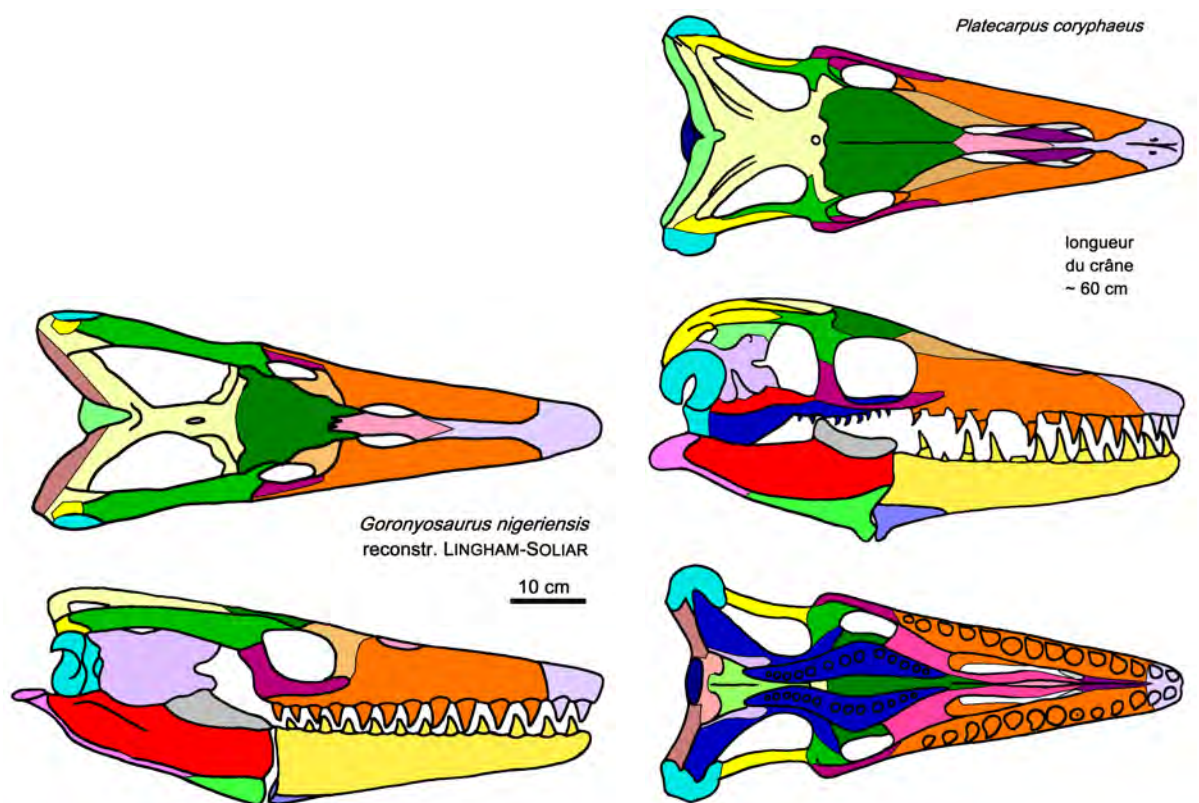


FIG. 7: Crâne d'un iguane, Guyane française.

encore confuse. *Iguania* serait le taxon-frère de *Pythonomorpha*, ce dernier groupe contenant *Mososauridae*, ainsi que *Varanidae* selon certains auteurs. Nous ne représenterons pas ici de phylogénie consensuelle, tant les avis semblent divergents. L'évolution chez les mosasaures par rapport aux groupes apparentés a concerné surtout le tronc, devenu plus longiligne avec augmentation du nombre de vertèbres troncales et caudales, et les membres, transformés en palettes et devenus incapables de soutenir le corps en milieu terrestre. La queue semble être devenue hypocerque dans un très grand nombre de cas, voire dans tous les cas, avec un point anguleux marqué sur la colonne vertébrale bien observé chez certaines espèces. Les crânes des mosasaures ont assez peu évolué par rapport aux taxons voisins : par exemple, les formes et les proportions relatives des os restent très semblables entre les mosasaures et les varans actuels. La comparaison avec *Iguana* fait apparaître le crâne de ce dernier comme moins allongé, ce qui correspond à un régime essentiellement herbivore, en opposition avec les crânes longs du varan et des mosasaures, adaptés à la capture de proies rapides. Dans le détail, on notera la légèreté du crâne de varan : la fenestration est très développée, tandis que les os sont réduits à un ensemble de fines poutrelles. Les crânes de mosasaures sont encore fortement fenestrés mais globalement assez massifs, et ce d'autant plus que les dents sont trapues et grosses relativement à la tête. Le *Plioplatecarpus* se nourrissait de proies plus grosses et plus coriaces que le *Clidastes*. Ce dernier, avec son museau fin et allongé, est adapté à la capture de poissons peu cuirassés et de céphalopodes : en effet l'extrémité du museau, située loin des attaches des muscles adducteurs, ne peut exercer qu'une pression relativement modeste. *Plioplatecarpus* par contre présente des mâchoires courtes, épaisses et par conséquent plus musclées et puissantes, pour attaquer des animaux peut-être moins rapides mais surtout plus coriaces, comme des tortues, des ostéichthyens caparaçonnés ou d'autres mosasaures. Au Niger les éléments essentiels d'identification et d'étude sont les dents des BB. Les comparaisons qui précèdent permettent d'induire des éléments autorisant des reconstructions globales des animaux : des dents fines et allongées signifient une tête également fine et allongée, assez légère, ainsi qu'un tronc et une queue adaptés à la poursuite de proies rapides ; des dents plus robustes autorisent à imaginer une tête plus courte, plus lourde, plus musclée, et peut-être une moindre adaptation

du reste du corps à la vitesse. Figure 8, deux crânes intéressant notre étude : *Goronyosaurus nigeriensis*, que nous pensons avoir retrouvé, ainsi qu'un *Platecarpus coryphaeus* du Kansas, pouvant donner une idée de l'allure du crâne de notre *Platecarpus indamanensis nov. sp.*

Sur les figures 9 et 10, une phylogénie simplifiée des Mosasauridae, redessinée pour l'arbre d'après POLCYN et al. [2012], LINGHAM-SOLIAR [1988], ROSS [2009] et pour les crânes d'après diverses photographies et dessins d'auteurs. Un cladogramme alternatif existe, où Halisaurinae est le groupe-frère de tout le reste : voir une analyse complète de cette alternative dans CALLAWAY and NICHOLLS [1997]. On remarquera l'inhomogénéité des crânes décrits comme Halisaurinae ; ce groupe reste le moins bien connu pour le moment. Un *Lacertia*, un *Iguana* et un *Varanus* en bas à droite pour comparaison.



(a) Mosasaure *Goronyosaurus nigeriensis*, du Maastrichtien du Nigeria, redessiné d'après la reconstitution de T. LINGHAM-SOLIAR.

(b) Mosasaure *Platecarpus coryphaeus*, Crétacé du Kansas, in M. EVERHART : oceansofkansas.com/contents.

FIG. 8: Crânes de mosasaures du Crétacé

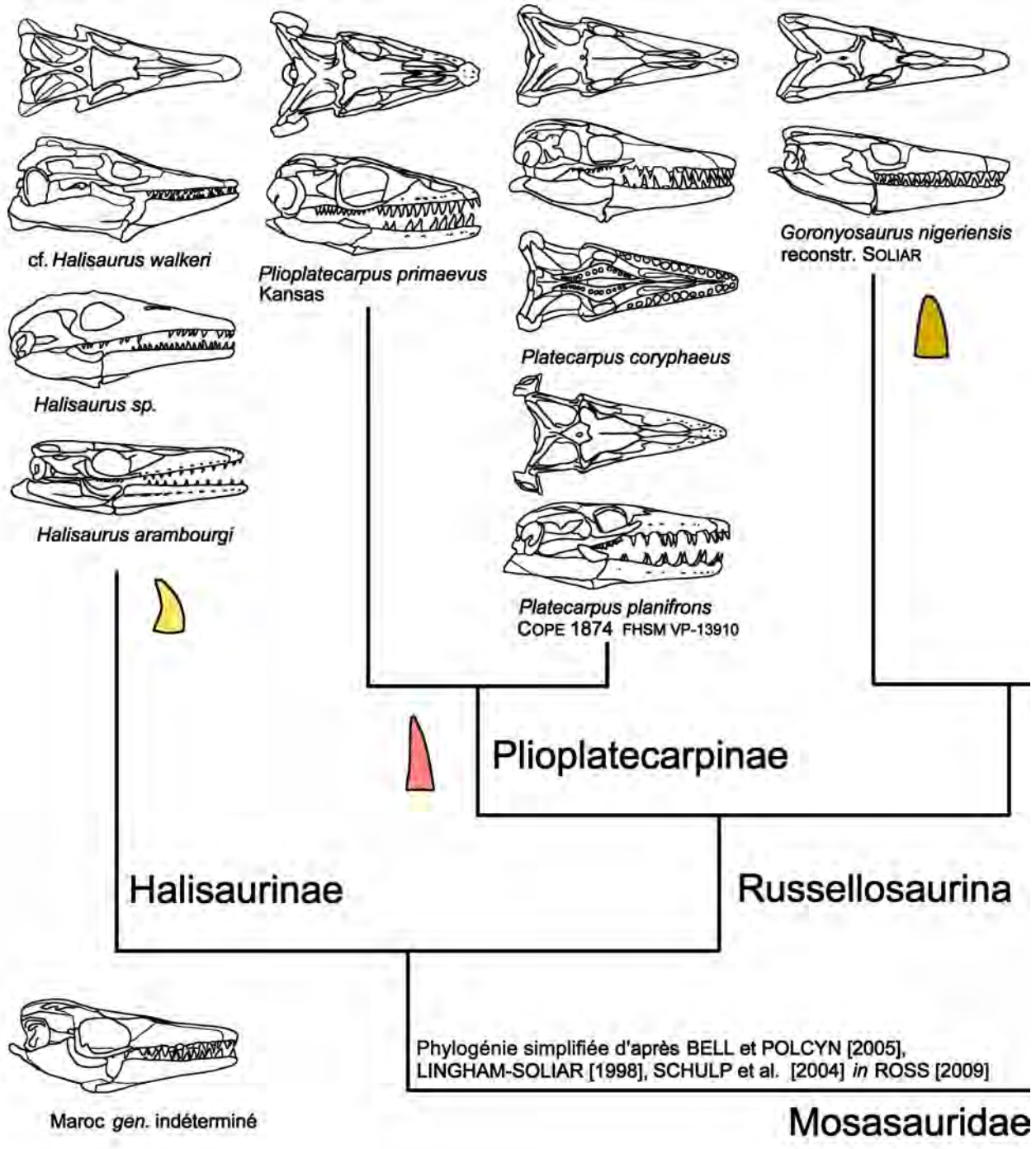


FIG. 9: Phylogénie simplifiée des mosasaures : Halisaurinae, Russellosaurinae

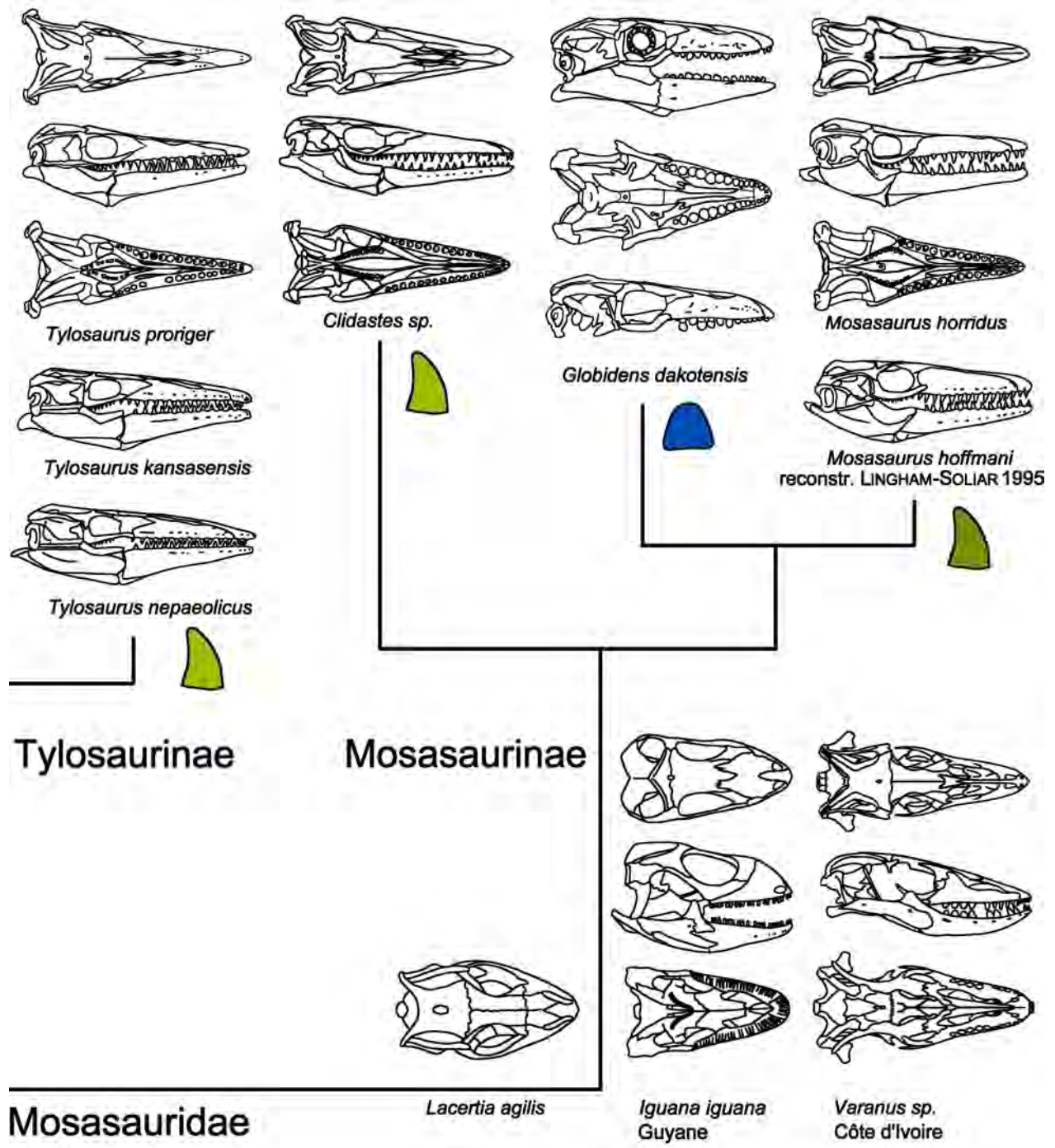


FIG. 10: Phylogénie simplifiée des mosasaures : Russellosaurinae, Mosasaurinae

4 Espèces déjà décrites ou mentionnées au Maastrichtien en Afrique de l'ouest

Une recherche exhaustive sur internet, complétée par un examen des compilations du site Paleofile.com, nous fournit les données brutes suivantes :

- à Kéhéhé et In Daman :
 - Mosasauridae indéterminé
 - *Halisaurus* sp.
 - *Igdamanosaurus aegyptiacus* (ZDANSKY, 1935)
 - *Platecarpus* sp. ou cf. *Angolosaurus*
 - *Mosasaurus* sp.
- à In Daman :
 - *Pluridens walkeri* LINGHAM-SOLIAR, 1998 [*Halisaurus walkeri*]
 - *Plioplatecarpus* sp.
 - *Platecarpus* sp.
 - *Goronyosaurus* sp. ou *Goronyosaurus nigeriensis* (SWINTON, 1930)
 - *Mosasaurus* cf. *hoffmani*

Nous pouvons raisonnablement regrouper ces indications sous 7 espèces au maximum, énumérées ci-dessous, concernant indifféremment les localités de la mer épicontinentale de la région centrale du Niger ; parmi ces espèces, la première ne signifie pratiquement rien ; les *Plioplatecarpus*, *Platecarpus* et *Mosasaurus* cf. *hoffmani* sont pauvrement définies. Il ne reste que 3 espèces munies d'un binom complet, dont seules *Igdamanosaurus aegyptiacus* et *Goronyosaurus nigeriensis* nous paraissent relativement robustes quant à leurs définitions. Ces deux dernières espèces sont identifiables dans nos collections, essentiellement sous les matricules dentaires *MT1* et *MT2* respectivement, ainsi que pour la seconde, sous le matricule mandibulaire *MM1* et le matricule vertébral *MV1*.

- Mosasauridae indéterminé
- *Pluridens walkeri* LINGHAM-SOLIAR, 1998 [*Halisaurus walkeri*]
- *Igdamanosaurus aegyptiacus* (ZDANSKY, 1935)
- *Plioplatecarpus* sp.
- *Platecarpus* sp.
- *Goronyosaurus nigeriensis* (SWINTON, 1930)
- *Mosasaurus* cf. *hoffmani*

Nous aurons l'occasion de retrouver, ou de ne pas retrouver, chacune des 5 autres identifications, relativement au matériel récolté par nous-mêmes à In Daman.

5 Matériel dentaire

5.1 Les problèmes à résoudre

Les dents de type sauropsidé sont abondantes dans les BB d'In Daman. Il s'agit de dents d'allure conique, pouvant appartenir à un crocodilien, à un mosasaure, à un plésiosaure, à un dinosaure ou à un ptérosaure. Dans les deux derniers cas, il s'agirait de matériel allochtone par rapport au milieu aquatique. Le premier problème à résoudre est de classer chaque dent parmi ces différents groupes. Les dents de mosasaures ayant été identifiées, il convient ensuite de les classer entre les différentes espèces de mosasaures. Ce second classement est compliqué par le fait que chaque espèce présente *a priori* 3 types dentaires : dents symphysaires, sur les

extrémités antérieures des mâchoires ; dents latérales, sur les longues portions rectilignes des mâchoires ; et enfin dents pharyngiennes, uniquement supérieures, portées par les ptérygoïdes. Les dents symphysaires sont en général plus recourbées que les dents latérales ; elles peuvent être plus longues, ou égales, ou plus courtes que ces dernières. Les dents pharyngiennes sont, toujours en général, plus minces et plus courtes que les dents latérales. Sur une même série, latérale ou pharyngienne, peuvent apparaître des variations de forme, de proportions ou de taille. Certaines espèces sont caractérisées par des séries très homogènes ; d'autres par des séries typiquement inhomogènes.

Le premier comme le second problème sont assez difficiles. Il n'existe pas de clef, ni de procédure générale permettant d'attribuer une dent isolée à tel ou tel taxon de sauropsidé. Pas de recette non plus pour distinguer à coup sûr entre deux espèces de mosasaures. Seules des comparaisons patientes, complétées par des batteries de mesures, permettent d'y voir clair petit à petit. Les références à d'autres ensembles d'espèces de mosasaures observées ailleurs peuvent être utiles, mais seulement dans une mesure limitée car les espèces sont très diversifiées, endémiques et de faible extension à la fois dans l'espace et dans le temps.

5.2 La solution retenue : analyses dans des espaces de paramètres

5.2.1 Types de dents ; regroupements en matricules

catégorie dentaire	$\langle a \rangle$ (mm)	$\langle b \rangle$ (mm)	$\langle c \rangle$ (mm)	b/a	c/b	c/a
<i>Glob.</i>	18.6	17.8	19	.957	1.07	1.02
I	18.62	15.89	32.73	.856	2.062	1.77
II	15.75	13.35	31.87	.853	2.374	2.034
III	8.31	7.74	11.21	.913	1.464	1.342
IV	9.78	7.52	15.58	.769	1.927	1.489
V	9.88	8.01	26.32	.810	3.282	2.712
VI	9.16	6.67	19.63	.734	2.946	2.171
VII	6.55	5.20	12.40	.794	2.389	1.894

TAB. 1: Paramètres de 8 types de dents. Chaque vecteur contient 6 composantes $\langle a \rangle$, $\langle b \rangle$, $\langle c \rangle$, b/a , c/b et c/a . Les 3 dernières composantes sont les pentes des graphes linéarisés : voir certains d'entre eux sur la planche 1 page 30. *Glob.* pour *Globidens*, appellation provisoire du premier type de dents, représenté par un seul spécimen.

Sur le tableau 1, paramètres globaux des 7 types de dents initialement distinguées par examen visuel sur le matériel d'In Daman, numéros en chiffres romains de *I* à *VII*. L'unique dent du matricule *MT1*, nommée provisoirement *Globidens* à ce stade, n'a pas reçu de numéro. Analyse en composantes principales (ACP) correspondante sur la figure 11. Il s'agit ici de reconnaître quels types de dents doivent être regroupés sous un même matricule, c'est-à-dire *a priori* relever d'une même taphoespèce. Le plan principal est très largement suffisant : le nuage de points dans l'espace à 6 dimensions des paramètres ressemble à une crêpe bidimensionnelle. En témoignent la performance très élevée de l'analyse à 2 dimensions et les très faibles valeurs propres d'ordres supérieurs à 2. Rappelons que la performance varie entre les bornes -1 et $+1$; un signe négatif indique une représentation contraire à la réalité, c'est-à-dire une projection trompeuse. Un seul paramètre apparaît non discriminant : il s'agit du facteur de forme du collet b/a . Corrélativement, les paramètres a et b d'une part, c/a et c/b d'autre part, apparaissent

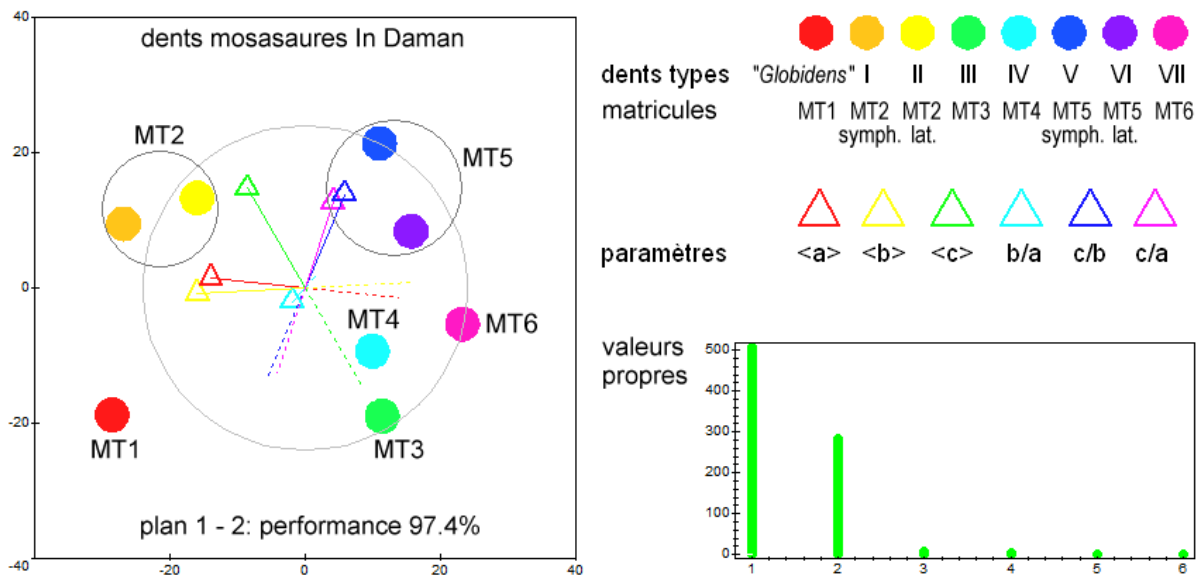
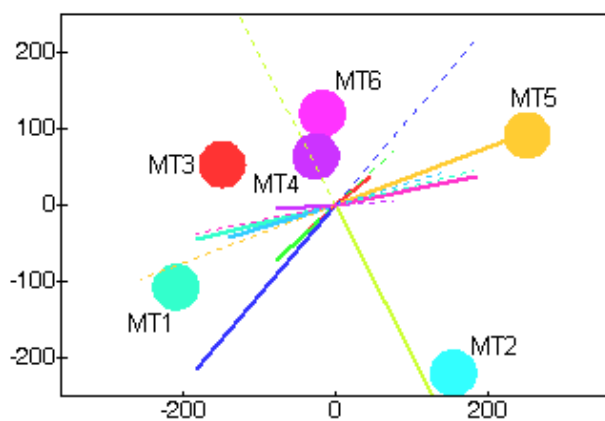


FIG. 11: Types de dents et matricules : analyse en composantes principales, plan principal

très liés. Ceci était prévisible car en définitive, seuls 3 paramètres sont indépendants. L'analyse prenant en compte les facteurs de forme en outre des dimensions brutes est toutefois plus précise et pertinente que celle qui ne s'appuierait que sur ces dernières. La forte redondance des données est non seulement acceptable, mais profitable à l'acuité de la discrimination et à la mise en évidence des paramètres déterminants. Nous sommes amenés finalement, grâce à cette analyse et à la comparaison visuelle, à rassembler les types *I* et *II*, sous le matricule *MT2*; les types *V* et *VI*, sous le matricule *MT5*. La dent ressemblant à un *Globidens* forme à elle seule le matricule *MT1*, et les types *III*, *IV*, *VII* à eux seuls, les matricules *MT3*, *MT4*, *MT6* respectivement.

5.2.2 Analyse discriminante de 6 matricules dentaires

Les 6 matricules *MT1* à *MT6* ayant été définis à partir de l'étude et du regroupement des types de dents, nous allons les placer dans un espace prenant en compte davantage de paramètres; nous constaterons à l'issue de cet exercice que les deux matricules *MT4* et *MT6* devraient être confondus, c'est-à-dire qu'ils devraient raisonnablement se rapporter à une seule et même espèce. Ce serait notre conclusion concernant ces deux matricules si nous ne disposions que de dents isolées; cependant l'observation de mâchoires corrélées sans équivoque au matricule *MT6* exclut l'identification de *MT4* et de *MT6*: les dents *MT4* sont beaucoup trop grosses pour appartenir à la même taphospèce que *MT6*. Les paramètres utilisés sont donnés dans les 6 premières lignes du tableau 3, page 20. la figure 12 traduit ces données en ACP à 3 et 4 dimensions, l'une des dimensions étant représentée par la couleur des points, entre le rouge et le violet. Les matricules *MT4* et *MT6* devraient *a priori* être confondus: leurs couleurs jaune et orangés respectivement dans la représentation 4D sont proches et ne justifient pas de les distinguer même selon le quatrième axe du repère principal. L'observation de dentaires invalidera cependant cette conclusion qui semblerait s'imposer pour le moment: la méthode d'ACP n'est qu'un guide, ses indications doivent toujours être vérifiées et discutées. Les formes des 6 matricules sur les photographies au-dessous des graphes.



plan 123=couleur performance 95%
 espace 1234=couleur performance 99%

dents Mosasaures In Daman

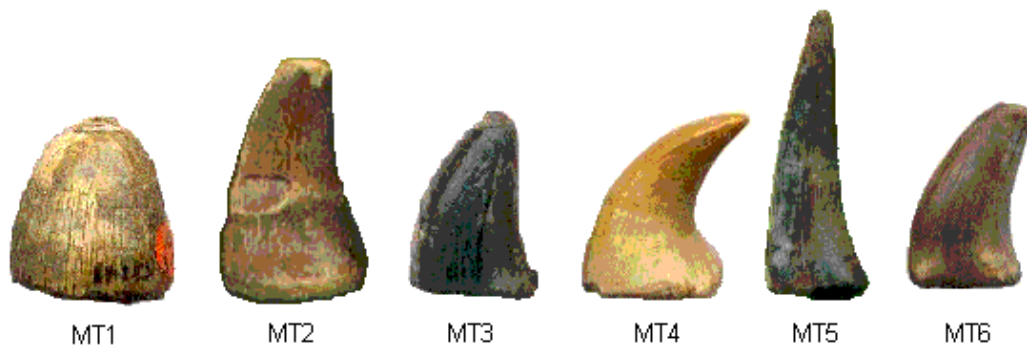
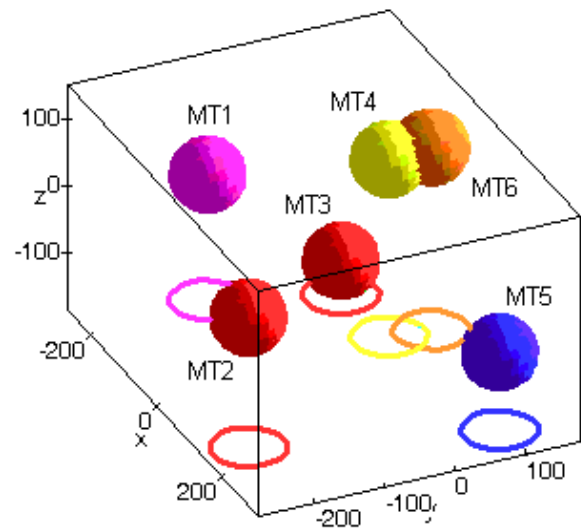


FIG. 12: 6 matricules : analyses en composantes principales, 3 et 4 dimensions. Les photographies en-dessous ne sont pas à l'échelle.

La planche 1 montre 8 graphes choisis comme bien représentatifs des formes des dents des différents types. Le type *I* doit être reconnu comme dents symphysaires du matricule *MT2* tandis que le type *II* correspond aux dents latérales de ce même matricule, avec peut-être deux dents pharyngiennes. Le type *V* représente les dents symphysaires de *MT5*; le type *VI* ses dents latérales et pharyngiennes. On remarquera pour le type *V* la coupure très nette du côté des petites tailles, indiquant l'absence de mosasaures juvéniles; pour le type *VI*, la coupure n'apparaît pas car les dents pharyngiennes suivent dans le sens de la diminution des tailles les plus petites dents latérales, sans solution de continuité. La distinction dans ce type *VI* entre dents latérales et dents pharyngiennes doit se faire visuellement, au cas par cas, avec parfois des doutes. Deux graphes $\{a; c\}$ concernant *MT4* et *MT6* pour le premier, le type *VI* pour le second, sont beaucoup mieux fittés par des arcs de paraboles que par des droites. En ce qui concerne les données utilisées pour les ACP, les fits de ces graphes ont été faits par des droites passant par l'origine pour obtenir des pentes ordinaires.

matricule ou espèce	a/b	c/b	c (cm)	e (mm)	ar. comm.	ar. sym.	apex	plis	collet
<i>MT1</i>	1.05	1.07	1.9	.75	2	2	1.7	1	0
<i>MT2</i>	1.15	2.33	3.7	.2	1.5	1.3	1	.5	.5
<i>MT3</i>	1	1.42	1.2	.25	1.5	1.7	1	.2	-.5
<i>MT4</i>	1.3	2	1.6	.125	2	1.5	.5	1	.5
<i>MT5</i>	1.37	2.82	2.1	.04	.5	1	0	.2	1
<i>MT6</i>	1.26	2.38	1.25	.1	2	1.45	.5	1	.5
<i>Gor.</i>	1.1	2	3.5	.2	1.3	1.3	.5	.2	.2
<i>Igd.</i>	≈ 1	≈ 1.2	1.5	.5	2	2	1.7	1	0
<i>Hal.</i>	1.2	2	1.6	.2	2	2	.5	.5	.2
<i>Pla.</i>	1.3	2.5	2.5	.1	.5	.5	0	.2	.5
<i>Pro.</i>	1.2	2	3.5	.5	1.5	1.5	.5	.5	.5

TAB. 2: Paramètres pour les 6 matricules dentaires et dents de 5 espèces de référence. *Gor.* : *Goronyosaurus nigeriensis*; *Igd.* : *Igdamanosaurus aegyptiacus*; *Hal.* : *Halisaurus cf. walkeri*; *Pla.* : *Platecarpus ptychodon*; *Pro.* : *Prognathodon overtoni*

5.2.3 Comparaison des 6 matricules avec des espèces de référence

Le tableau 3 reprend les données de la table de diagnose 4, sous la même forme pour ce qui est des grandeurs chiffrées, sous forme traduites en nombres pour les données qualitatives, selon le codage qui suit.

- arête commissurale : aiguë ou à angle droit $\rightarrow 0.5$; angle de $100^\circ \rightarrow 1$; angle supérieur à $100^\circ \rightarrow 1.5$; absente ou facultative $\rightarrow 2$.
- arête symphysaire : même codage.
- apex : très aigu $\rightarrow 0$; aigu $\rightarrow 0.5$; plat $\rightarrow 2$.
- plis : aucun $\rightarrow 0$; très marqués $\rightarrow 1$.
- collet, cavité pulpaire : circulaire avec cavité $\rightarrow -0.5$; circulaire sans cavité $\rightarrow 0$; ovale $\rightarrow 0.5$; ovale avec extrémités anguleuses $\rightarrow 1$

Sont également tabulées 5 espèces de références : *Goronyosaurus nigeriensis*; *Igdamanosaurus aegyptiacus*; *Halisaurus cf. walkeri*; *Platecarpus ptychodon*; *Prognathodon overtoni*, choisies pour les deux premières, comme ayant déjà été décrites dans le Maastrichtien d’Afrique de l’ouest; pour les autres, comme se prêtant à un chiffrage relativement précis étant donné l’état de conservation de leurs dents. L’analyse en composantes principales (ACP) est présentée sur la figure 13. Outre le plan des deux premières coordonnées, est présenté le plan des coordonnées 1 et 3 afin de montrer que *MT3* est bien distinct de *MT4*, ce qui n’apparaît pas sur le premier plan. Par contre, on observe dans les deux plans, la très grande proximité entre *MT1* et *Igdamanosaurus*; entre *MT2*, *Prognathodon* et *Goronyosaurus*; entre *MT4* et *Halisaurus*; entre *MT5* et *Platecarpus*; une assez grande proximité entre *MT6* et *Halisaurus*. Le diagramme des coefficients de restitution $\cos \theta$ pour les trois premières coordonnées principales présente des valeurs très élevées, sauf pour *Halisaurus* avec tout de même 0.7 : ainsi, les proximités relevées existent non seulement dans les deux plans figurés, mais aussi dans l’espace complet des paramètres. Sans grande surprise, le plan principal $\{1; 2\}$ est commandé par la taille, paramètre c , longueur de la dent, et par un facteur de forme qui est l’allongement. Dans le plan $\{1; 3\}$ interviennent par contre des détails plus fins, comme les plis ou la forme du collet.

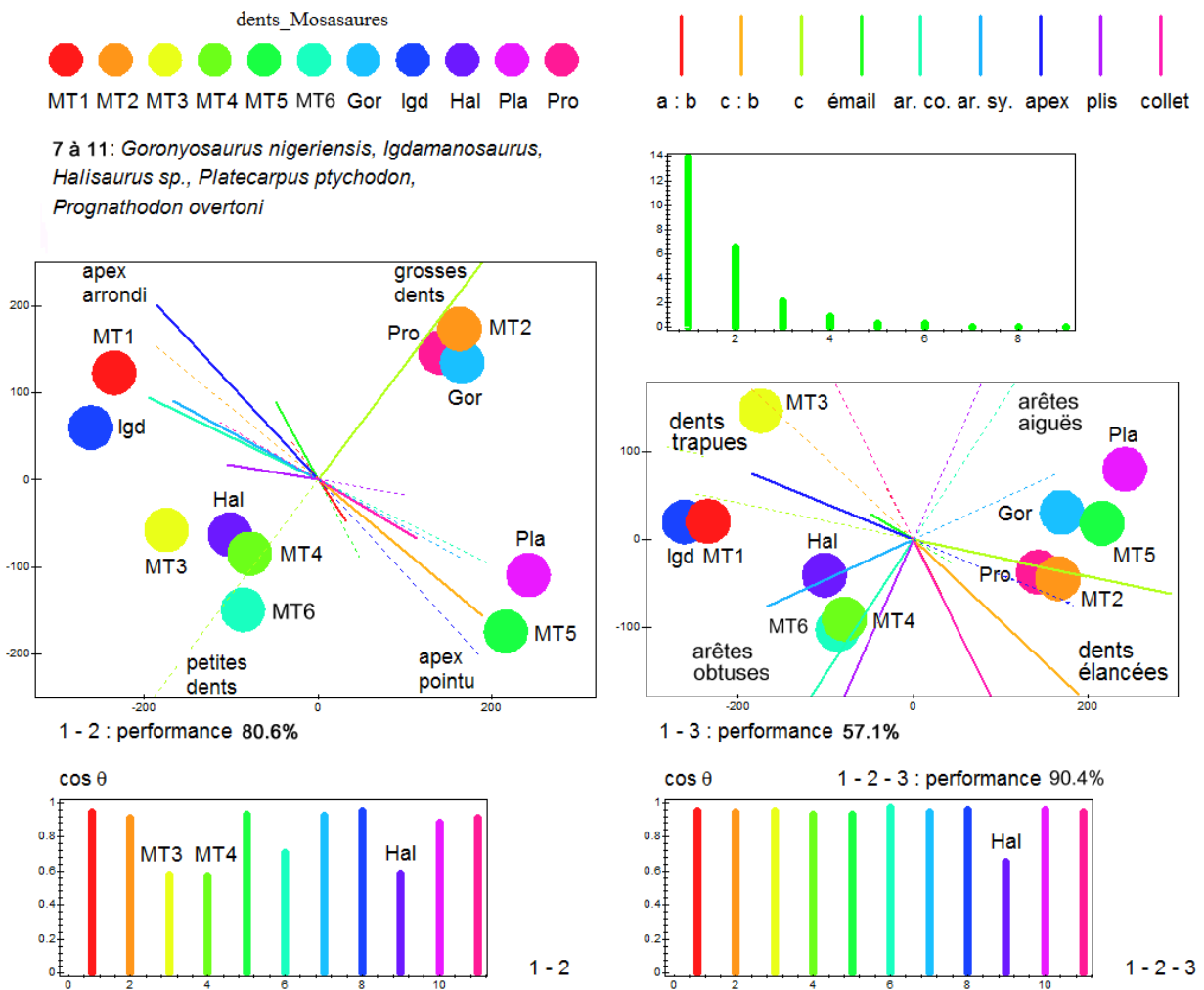


FIG. 13: Dents d'In Daman et espèces de référence : analyse en composantes principales.

5.2.4 Comparaison des 6 matricules avec des genres de référence, sur la base des caractères de détail

Nous reprenons le même type d'étude, mais avec une autre base de paramètres. CALLAWAY and NICHOLLS [1997] donnent une base de 142 caractères pour une phylogénie des mosasaures. Nous retenons en ce qui concerne les dents, les 6 caractères discriminants suivants, en conservant la numérotation des auteurs ainsi que leurs valeurs censées être polarisées : 0 pour plésiomorphe, 1 pour apomorphe.

- n°83 : surface de la dent finement striée 0, sinon 1
- n°84 : rides épaisses sur la surface de la dent 1, sinon 0
- n°85 : facettes 1 si présentes, 0 si absentes
- n°87 : dent enflée 1, subconique 0
- n°88 : arêtes marquées et aiguës 2, subaiguës 1, obtuses ou absentes 0
- n°89 : arêtes crénelées 1, sinon 0

On remarquera que ni les caractères de tailles, ni facteurs de formes principaux, n'interviennent cette fois-ci. Ceci amènera à une vision différente des choses. Les sept genres de comparai-

son, paramétrés par les auteurs, sont *Clidastes*, *Globidens*, *Halisaurus*, *Mosasaurus*, *Platecarpus*, *Prognathodon*, *Tylosaurus*. Les 6 caractères pour *Plioplatecarpus* seraient par ailleurs les mêmes que ceux de *Platecarpus*. Matrice de caractères ci-dessous.

matricule ou genre	83	84	85	87	88	89
<i>MT1</i>	1	1	0	1	1	0
<i>MT2</i>	.5	0	0	0	2	0
<i>MT3</i>	1	1	0	.5	1.5	0
<i>MT4</i>	0	0	.5	0	1	0
<i>MT5</i>	.5	0	1	0	2	0
<i>MT6</i>	0	0	0	0	1	0
<i>Clidastes</i>	1	0	1	0	2	0
<i>Globidens</i>	1	1	0	1	1	0
<i>Halisaurus</i>	1	0	0	0	1	0
<i>Mosasaurus</i>	1	0	1	0	2	1
<i>Platecarpus</i>	0	0	1	0	2	0
<i>Prognathodon</i>	1	1	0	1	2	1
<i>Tylosaurus</i>	0	0	1	0	2	1

TAB. 3: Paramètres d'aspect pour les 6 matricules dentaires et dents de 7 espèces de référence. Numéros des caractères d'après CALLAWAY and NICHOLLS [1997].

La figure 14 montre l'aspect du nuage de points projeté sur les deux premiers plans principaux. Les performances sont assez bonnes ; l'analyse de détail indique une représentation fiable en combinant ces deux plans sauf pour *MT2*, qui ne recueille qu'un coefficient de restitution de 0.2 pour les 3 premières coordonnées principales. Autrement dit, sa proximité avec tout autre point représentatif d'une autre espèce ou d'un autre genre ne peut être qu'illusoire. Pour les autres, les cosinus des angles de projection vont de 0.6 pour *Halisaurus*, à 1 pour *Tylosaurus*. Contrairement à l'analyse précédente, qui combinait paramètres de taille et paramètres d'aspect, les rapprochements sont moins évidents. Une autre cause de la distance entre les matricules définis à In Daman et les genres référents est le choix des genres de référence, qui ne sont peut-être pas représentés à In Daman. On retiendra les conclusions suivantes, à discuter ensuite ; d'abord celles de la première ACP, ensuite celles de la dernière :

première ACP :

- pour *MT1* : *Igdamosaurus* possible.
- pour *MT2* : *Goronyosaurus* ou *Prognathodon* possibles.
- pour *MT3* : corrélation assez lointaine avec *MT1* et *Igdamosaurus*.
- pour *MT4* : *Halisaurus* seul possible.
- pour *MT5* : *Platecarpus* seul possible.
- pour *MT6* : *Halisaurus* seul possible.

seconde ACP :

- pour *MT1* : *Globidens* possible.
- pour *MT2* : tous les genres de référence exclus.
- pour *MT3* : proximité avec *MT1*.
- pour *MT4* : proximité avec *MT6*, rapprochement avec *Halisaurus*, avec *Platecarpus* aussi mais un peu moins.
- pour *MT5* : *Platecarpus* ou *Clidastes* possibles.
- pour *MT6* : proximité avec *MT4*, rapprochement avec *Halisaurus*.

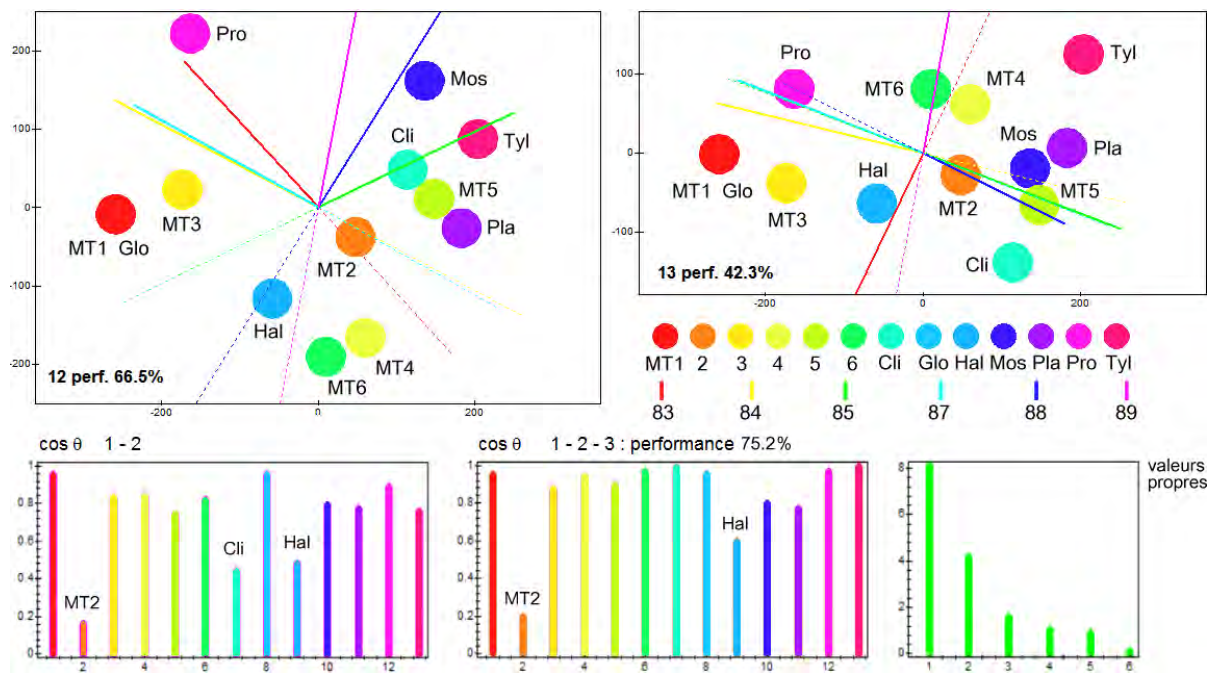


FIG. 14: Dents d'In Daman et genres de référence, caractères d'aspect de détail : analyses en composantes principales. Cli. : *Clidastes* ; Glo. : *Globidens* ; Hal. : *Halisaurus* ; Mos. : *Mosasaurus* ; Pla. : *Platecarpus* ; Pro. : *Prognathodon* ; Tyl. : *Tylosaurus*.

On remarque l'absence de contradiction entre les deux approches, qui sont finalement utilement complémentaires, mais non exhaustives. Les deux analyses réunies fournissent une base de travail, mais une base seulement. Il convient de toujours se rappeler que l'éloignement de deux points représentatifs dans une ACP signifie l'impossibilité d'une identification, tandis que la proximité de deux points indique seulement la possibilité d'une identification. On procède davantage par éliminations successives que par identification directe. Pour *MT2* par exemple, la possibilité *Prognathodon* est exclue par la seconde analyse.

5.3 Descriptions détaillées et comparaisons

5.3.1 Matricule dentaire *MT1* : 1 dent, *Igdamosaurus aegyptiacus* (Zdansky, 1935)

Voir la planche 5, page 43. Une seule dent découverte, très robuste, couronne haute de 18 mm, avec une épaisseur d'émail supérieure ou égale à 0.5 mm. Forme générale en mamelon, régulière. Collet presque parfaitement circulaire. Des plis très réguliers et assez profonds, au nombre de 100 environ, sont disposés selon les méridiens de la dent, depuis l'apex jusqu'au collet. Les arêtes commissurale et symphysaire sont à peine marquées par deux fines nervures. Il n'est pas possible de décider si la couronne débordait au-dessus de la thèque racinaire. La cavité pulpaire est inexistante dans la couronne, la dentine est structurée par quelques lignes de contour d'OWEN. L'apex est passablement usé, indiquant la mastication de proies abrasives. Il n'existe pas de fracture, cependant. Cette espèce semble différente de *Globidens aegyptiacus* Zdansky 1935 reconnu par ARAMBOURG [1952] dans les gisements phosphatés d'Afrique du Nord. Les dents de *G. aegyptiacus* possèdent des sillons verticaux plus marqués et tendant à être divisés en tubercules, un émail très mince et des formes beaucoup plus irrégulières, tant en ce qui concerne le profil que la section horizontale. L'apex chez *Globidens*

aegyptiacus se redresse souvent en un cône qui ne suit plus la convexité du reste de la dent, avec parfois une inflexion du profil. La dent *MT1* ressemble plutôt quant à sa forme, sinon à son ornementation, à quelque chose qui serait intermédiaire entre *Globidens dakotensis* ou *Globidens alabamaensis*, aux couronnes subsphériques, et *Globidens (?) timorensis*, aux dents ogivales, subconiques pour certaines. La dent *MT1* est possiblement identique à *Igdamanosaurus aegyptiacus* (Zdansky, 1935), cité par BARDET and PEREDA SUBERBIOLA [2002] comme provenant d'un *Maastrichtien d'Afrique*. Aucun autre élément figuré parmi tous ceux que nous avons retrouvés au Niger ne semble pouvoir être rapproché de cette dent *MT1*, qui constitue donc le seul témoin d'*Igdamanosaurus aegyptiacus* dans nos collections. Il reste cependant un problème nomenclatural non négligeable, car *Igdamanosaurus aegyptiacus* est le nouveau nom donné par LINGHAM-SOLIAR en 1991 à *Globidens aegyptiacus* Zdansky 1935 ; or selon nous, ces deux espèces devraient être distinguées, c'est-à-dire que *Globidens aegyptiacus* devrait être réhabilité comme désignant une espèce différente de celle trouvée à In Daman. On remarquera cependant que les séries dentaires de *Globidens aegyptiacus* retrouvées en connexion, ou les séries reconstituées par les auteurs, comme par exemple celles de *Globidens phosphaticus*, par BARDET et al. [2005], sont extrêmement irrégulières quant aux tailles et aux formes des dents. Ainsi, il devient difficile de déterminer une espèce d'après une seule dent. Il est donc à la rigueur possible que la dent *MT1* constitue un type extrême et atypique de forme et d'ornementation pour un *Igdamanosaurus aegyptiacus* identifiable à *Globidens aegyptiacus*.

5.3.2 Matricule dentaire *MT2* ; 58 dents, *Goronyosaurus nigeriensis* (Swinton, 1930)

Les photographies des dents racinées sur la planche 6, page 44. Les autres planches représentent des dents retrouvées sans racines : planches 7 à 12, pages 45 à 48. Les 58 dents présentées du matricule *MT2* ont été réétiquetées pour les besoins de cet article, dans l'ordre des photographies, par ordre alphabétique de *a* à *bf*. Les planches montrent chaque dent sous deux vues latérales, linguale et labiale, la distinction précise entre les deux côtés étant en général impossible dans le cas de ce matricule, sauf pour les dents extrêmes des symphyses. La planche 12 montre aussi 11 vues racinaires de quelques dents choisies, afin de montrer un éventail de cavités pulpaires, entières depuis le collet pour *g*, *n*, *o*, *u*, *ae*, *af* ; partielles, amputées de leurs parties basales, pour *h*, *p*, *r*, *s*, *t*.

Les dents de ce matricule, assez variées, pourraient au premier abord laisser supposer plusieurs espèces distinctes. Cependant tous les termes de passage existent entre les types extrêmes observables ; il y a en fait un important polymorphisme dans la série couvrant la mâchoire. Dents symphysaires coniques, trapues, arquées vers l'arrière. Dents latérales coniques également, mais nettement plus élancées et seulement très légèrement courbées, du côté commissuro-lingual. Collet en forme d'ovale presque circulaire, à extrémités anguleuses, avec des angles compris entre 155° et 175°. La section en remontant vers l'apex de la dent devient plus aplatie, et les arêtes plus aiguës : les angles des sections prennent des valeurs proches de 90° au voisinage de l'apex. Les arêtes s'étendent toutes deux du collet à l'apex. L'émail est assez mince : 150 à 250 µm. Plissement inconstant, très irrégulier et peu profond. Les plis disparaissent facilement avec l'usure. Les dents *MT2*, surtout les symphysaires, ont souvent été fortement usées du vivant de l'animal : apex et arêtes abrasés et /ou fracturés. La thèque racinaire, lorsqu'elle est préservée, est globuleuse, effilée, en moyenne presque deux fois plus longue que la couronne. Le canal possède un diamètre maximal au niveau du collet, il se rétrécit des deux côtés, dans la dentine et dans la racine. *MT2* peut être comparé au Mosasauridae décrit sous *Mosasaurus (Leiodon) cf. anceps* (Owen) 1851 par ARAMBOURG [1952]. Les deux

espèces ont en commun des dents de grande taille, trapues à la symphyse, plus élancées vers l'arrière de la mâchoire, et un assez grand polymorphisme. Les dimensions de *MT2* semblent toutefois plus petites que celles de *M. cf. anceps*. D'autre part, les arêtes de *MT2* ne sont pas tranchantes, elles s'étendent toutes les deux sur toute la hauteur de la dent, et elles ne sont pas crénelées : autant de caractères divergents par rapport à *M. cf. anceps*. L'assimilation des deux espèces est impossible. Quant à *M. anceps* lui-même, il est, d'après ARAMBOURG, mal défini : aucune comparaison utile ne semble envisageable dans ces conditions. TAVERNE [1970] a cru reconnaître *M. anceps* dans le Sénonien-Maastrichtien de Vonso, au Congo-Kinshasa, sous forme d'une dent pharyngienne haute de 5 mm. Cette observation trop ponctuelle ne permet pas de comparaison avec le matériel d'In Daman. Une certaine ressemblance apparaît encore avec *Mosasaurus beaugei* Arambourg, 1952. Les dents de ce dernier sont cependant caractérisées par des facettes très bien dessinées. Les dents *MT2* n'ont, quant à elles, jamais de facettes. On rappelle encore que notre seconde ACP excluait l'identification de *MT2* au genre *Mosasaurus*. Par contre, *MT2* semble pouvoir être rapproché de *Goronyosaurus nigeriensis* (SWINTON, 1930) initialement dénommé *Mosasaurus nigeriensis* par ce dernier auteur, le genre *Goronyosaurus* appartenant aux Tylosaurinae, ayant été créé lors d'une révision en 1972 par AZZAROLI *et al.*

5.3.3 Matricule dentaire *MT3* ; 9 dents, Mosasaurinae probable

Planche 14, page 50. Etiquettes alphabétiques pour les besoins des figures de cet article. Chaque dent de *a* à *g* est présentée sous deux vues latérales, davantage antérieure et postérieure que linguale et labiale, ainsi que sous une vue racinaire. Deux vues latérales pour *h*, une seule pour *i* dont l'autre face est mal préservée. On distingue de grosses dents mandibulaires et de petites dents pharyngiennes. Les dents *MT3* sont petites, trapues, coniques, inclinées vers l'arrière et plus ou moins arquées du côté lingual. Elles sont parcourues sur toute leur surface de plis bien marqués de largeurs variables, allant de 0.25 mm à 1 mm. Ces nervures sont moins marquées du côté labial. Les arêtes sont soulignées d'une nervure plus relevée, ne formant pas un tranchant toutefois. Le collet est quasi circulaire. Email moyennement épais : 0.25 mm environ. L'apex est souvent usé et poli par frottement : il apparaît une table d'usure parallèle au plan de la mâchoire, avec de fines stries dans toutes les directions. L'animal se nourrissait de proies non caparaçonnées, mais abrasives, des chondrichthyens ou des ostéichthyens probablement. La seule proximité relevée par ACP est celle avec *Igdamanosaurus*. Nous classerons par conséquent *MT3* dans le même groupe que ce dernier : les Plioplatecarpinae si nous suivions LINGHAM-SOLIAR pour le placement d'*Igdamanosaurus*, mais plutôt et *a priori* les Mosasaurinae si nous retenons la ressemblance avec un *Globidens*. Le matériel est insuffisant pour créer un nouveau genre. Aucun autre fossile en provenance du Maastrichtien du Niger, os crânien ou vertèbre, ne peut être sérieusement corrélé à ce matricule dentaire.

5.3.4 Matricule dentaire *MT4* ; 8 dents entières, *Halisaurus sp.*

Planches 15, page 50 et 16, page 51. Réétiquetage alphabétique des 8 dents : *a* puis *d* à *j*. Les dents *b* et *c* relèvent du matricule *MT6*. La dent *a* sous 4 vues, labiale, puis linguale, commissurale, symphysaire et racinaire ; les autres dents en vues linguale, labiale et racinaire, sauf *j*, cette dernière étant très mal conservée. La dent *a* apparaît un peu atypique, peut-être parce qu'elle est plus érodée en surface.

Pour *MT4*, il s'agit encore d'un type de petites dents, trapues et coniques. Les dents sont fortement arqués dans une direction commissurale ou commissuro-linguale. L'apex est aigu. L'arête commissurale est absente ; l'arête symphysaire est parfois présente, mais seulement sur la moitié apicale de la dent. Elle est très obtuse. Toute la surface de la dent est marquée de plis fins, de largeurs comprises entre 0.10 et 0.15 mm et anastomosés, lui donnant un aspect soyeux. Ces plis sont par endroits modulés par des ondulations plus amples, larges d'environ 1 mm. Le collet présente un contour piriforme, des bords épais, une cavité pulpaire large. Le type *MT4* se distingue sans ambiguïté de *MT2* par sa taille beaucoup plus petite, sa courbure plus prononcée, l'absence d'arête commissurale, son style de plissement, la forme du collet.

Nous rattacherons *MT4* à un genre cf. *Halisaurus*, sur la foi des ACP et aussi sur la base de la présence des stries très fines qui constituent un caractère assez distinctif de ce genre. Le matériel dentaire sporadique n'est accompagné d'aucun fossile de mâchoire ou de vertèbre ; comme pour *MT3*, nous le considérons insuffisant pour la création d'une nouvelle espèce ou d'un nouveau genre.

5.3.5 Matricule dentaire *MT5* : 135 dents, *Platecarpus indamanensis nov. sp.*

Planches 17 à 22, pages 52 à 56, étiquetage alphabétique des dents de a à ee : vues linguale puis labiale de gauche à droite pour chaque dent. Planches 23 et 24, pages 57 et 58 : vues pulpaires de 48 dents choisies pour leur intégrité au niveau du collet. La planche 2 représente les faciès extrêmes que peuvent adopter les dents de ce matricule, selon la taille, la présence ou l'absence de facettes, l'usure ou l'érosion plus ou moins importantes.

Comme le matricule *MT2*, ce type présente un grand polymorphisme. Les dents *MT5* sont les plus fréquentes et les mieux conservées du site d'In Daman ; leur description peut être plus poussée que celle des matricules précédents. Trois types symphysaire, latéral et pharyngien sont bien discernables, avec une transition continue entre le type symphysaire et le type latéral.

- Type symphysaire : dent élancée mais robuste, légèrement arquée du côté commissuro-lingual. Arêtes obtuses au collet, aiguës et tranchantes vers l'apex, non crénelées. Les deux arêtes délimitent une face labiale moins étendue que la face linguale. Cette dernière, très convexe, dépasse vers l'arrière, au niveau du collet, l'arête commissurale. Le collet est piriforme, l'extrémité large se trouvant vers l'arrière. Ses bords sont aigus ; la cavité pulpaire forme un cône assez plat, se prolongeant presque jusqu'à l'apex de la dent par un fin canal. L'émail est mince : épaisseur d'environ 40 μm . Des facettes peuvent occuper toute la surface de la dent, ou seulement la base ; leur nombre, leur forme et leur relief sont très inconstants. La présence de facettes bien marquées constitue un caractère peu fréquent. Des plis peu profonds sont présents sur quelques dents symphysaires ; ils sont irréguliers ; largeur de l'ordre de 0.5 mm. Ces plis semblent être des structures sous-jacentes à l'émail et n'apparaissent en fait que sur les faces usées ou dégradées.
- Type latéral : à la différence du type précédent, la dent est plus droite, légèrement arquée à sa base du côté lingual, très légèrement inclinée vers l'arrière. Elle est comprimée latéralement et de ce fait plus gracile qu'une dent symphysaire, et d'apparence fragile. Les arêtes sont très aiguës : 45° vers l'apex, et tranchantes. La surface de la dent est convexe au centre des faces, concave au voisinage des arêtes. Les deux faces sont d'importances égales, contrairement au type symphysaire. Le collet est ovale allongé, à extrémités aiguës. Le type latéral, contrairement au type symphysaire, semble ne jamais présenter de plis. Facettes souvent totalement absentes, parfois assez marquées.

- Type pharyngien : par rapport au type précédent, la dent pharyngienne est deux fois moins haute, à diamètre égal. Les autres caractères sont identiques.

La thèque racinaire, préservée sur quelques dents isolées et observable sur des fragments de mâchoires, est bulloïde, avec un très étroit canal pulpaire : diamètre 2 mm pour un collet de 8 × 12 mm. Ce canal semble fermé. De nombreux fragments de mâchoires ont été trouvés, la plupart ne portant plus de dents. Leur rattachement au type dentaire *MT5* est cependant certain étant donné leurs dimensions, par défaut d'autre possibilité. Ce matricule *MT5* est connu moins incomplètement que les autres, ceci grâce à des fragments de squelette qui correspondent manifestement à la même espèce. On peut noter que le museau ne comportant pas de rostre saillant, correspond au type microrhynque de *DOLLO* et indique un *Platecarpinae*. Voir *PIVETEAU* [1952]. Deux ensembles de prémaxillaires du même squelette, en assez bon état, ont été retrouvés. Voir la planche 4 page 42. La seconde hypothèse plausible, celle d'un *Clidastes*, laissée ouverte par les ACP est invalidée par la présence trop sporadique des facettes sur les dents *MT5*, et surtout par l'absence de rostre pointu sur les prémaxillaires. On note encore sur le carré du squelette partiel, figure 15, une forme assez allongée, ce qui indique un nageur de surface selon *PIVETEAU* [1952]. Ceci est attendu pour un mosasaure vivant dans une mer épicontinentale peu profonde. Sur la foi des ACP qui précèdent, de la forme des prémaxillaires et de l'allure des dents, nous rattacherons *MT5* au genre *Platecarpus*, ce qui correspond à une identification déjà effectuée sous *Platecarpus sp.* dans la région d'In Daman et Kéhéhé d'après les archives disponibles : voir *Paleofile.com*. Nous le nommons *Platecarpus indamanensis nov. sp.* étant donné l'abondance des restes et la découverte d'un squelette partiel, qui constituera l'holotype. Cet holotype est déposé depuis 1998 au CAS de Niamey, un organisme dépendant du ministère de l'éducation du Niger.

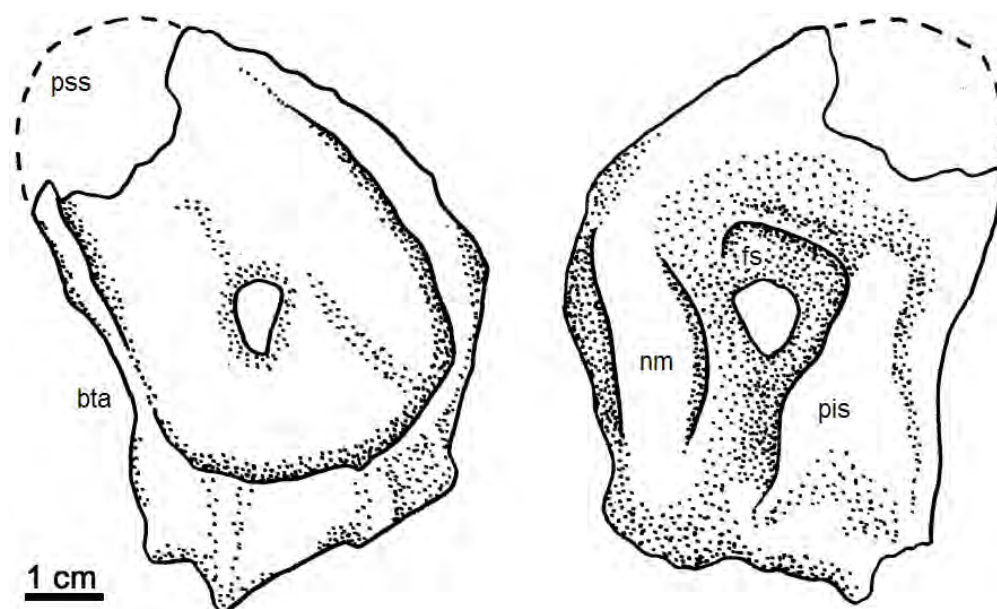


FIG. 15: Carré droit de l'holotype de *Platecarpus indamanensis nov. sp.* A gauche, vue latérale ; à droite, vue médiale. *bta* : bord tympanique ascendant ; *fs* : fossette stapédiale ; *nm* : nervure médiane ; *pis* : processus infrastapédial ; *pss* : processus suprastapédial.

Une analyse dans un espace de 23 caractères vient conforter la conclusion précédente. Nous avons utilisé pour construire les diagrammes de la figure 16, page 32, un ensemble de 19 caractères cités par CALLAWAY and NICHOLLS [1997], concernant les carrés, et 4 caractères, donnés par les mêmes auteurs, concernant les prémaxillaires. Nous renvoyons à la source citée pour les énoncés détaillés des caractères. Lorsque des espèces appartenant au même genre présentaient des valeurs différentes, nous avons choisi la valeur majoritaire, ou la moyenne en cas d'égalité ; une valeur moyenne a été choisie aussi dans les rares cas d'indétermination. Les caractères les plus discriminants sont indiqués en abrégé sur le diagramme à 2 dimensions. Ce diagramme à 2 dimensions principales ne laisse aucune autre alternative qu'un rapprochement avec *Platecarpus* ou *Plioplatecarpus* ; cependant sa performance n'étant que de 54.5%, nous présentons aussi pour plus de sécurité un diagramme à 4 dimensions, de performance égale à 82.4%. La quatrième dimension est représentée par une couleur allant du rouge au violet ; les rapprochements avec *Platecarpus* ou *Plioplatecarpus* restent les seuls acceptables, et la position préférable de *Platecarpus* par rapport à *Plioplatecarpus* est confirmée lors de la prise en compte des dimensions principales numéros 3 et 4. On remarquera aussi que, les caractères fournis par CALLAWAY and NICHOLLS [1997] étant orientés, cette orientation se traduit dans le plan principal par un demi-plan plésiomorphe (en bas, les pointillés désignant les portions négatives des axes), et par un demi-plan apomorphe, en haut. Les espèces moins dérivées selon cet ensemble de caractères se trouvent dans le premier demi-plan ; les espèces plus dérivées, dans le second demi-plan, ceci soit dit en ne considérant que les deux premières dimensions principales bien sûr.

5.3.6 Matricule dentaire *MT6* ; 2 dents entières, *Halisaurus* sp.

Les deux dents trouvées, l'une à In Daman, l'autre à Kéhéhé, sont représentées sur la figure 15, page 50. Les fragments de mandibules *81.1.1*, *81.1.2*, *81.1.3*, planche 28 page 62 appartiennent à 3 animaux adultes différents, de mêmes tailles, relèvent de la même taphoespèce que les deux dents isolées et comportent des dents de la même taille exactement que ces dernières. Ces dents sont nécessairement les plus grandes que peut présenter la taphoespèce. Tout au plus des dents symphysaires pourraient-elles être un peu plus grosses, ou un peu plus longues, mais en tout cas pas deux fois plus grosses, comme le sont les dents du matricule *MT4*. Ainsi, bien que les dents *MT4* et *MT6* soient quasiment confondues dans les ACP effectuées, il convient de distinguer deux tapho-espèces, celle correspondant à *MT4* étant environ deux fois plus grosse que l'espèce relevant du matricule *MT6*. Le matricule *MT6* doit être rattaché à un genre cf. *Halisaurus* pour les mêmes raisons que *MT4*. On retiendra, comme pour *MT4*, en tant que caractère principalement discriminant, la présence de stries très fines sur la surface de l'émail.

5.3.7 Conclusion de l'étude des dents isolées

Six espèces de mosasaures sont clairement identifiées et distinguées selon leurs caractères dentaires, si ce n'est d'un point de vue taxinomique. On remarquera qu'elles appartiennent à 5 guildes distinctes : un broyeur pour *MT1* ; un chasseur de proies caparaçonnées pour *MT2* ; un chasseur générique de proies moyennes éventuellement dures pour *MT3* ; des chasseurs de petites proies plutôt molles pour *MT4* et *MT6* ; enfin, *MT5* capturait des animaux de tailles moyennes à peau glissante. On a ici un exemple de répartition des spécialisations selon pratiquement toutes les niches écologiques accessibles à des prédateurs marins.

5.4 Mesures et graphes complémentaires

5.4.1 Graphes de discrimination

Le graphe figure 17 permet une certaine distinction entre les espèces dentaires immatriculées *MT2*, *MT3* et *MT4* : les dimensions mesurées sont les deux diamètres des collets. La grande précision des alignements provient de l'excellente conservation, sans déformation aucune, des dents présentes dans les BB (etragbone beds) d'In Daman.

Sur le graphe figure 21, concernant la seule espèce dentaire *MT5*, on peut constater que deux types similaires de dents (points rouges et noirs respectivement) appartiennent à la même espèce. Le type noir peut être interprété comme des dents symphysaires, vu leur nombre relatif ; les points noirs forment la marge supérieure du nuage de points global.

Le graphe de la figure 19 concerne de nouveau le matricule dentaire *MT5*. Les hauteurs des dents sont portées horizontalement et les diamètres longitudinaux des collets verticalement. Les trois types de dents sont très bien différenciés sur cette projection. Ils présentent en outre, à l'œil, de nettes différences de formes. Les points des graphes ne sont pas réellement disposés sur des droites. Celles qui ont été dessinés sont là davantage pour le confort visuel que pour des raisons théoriques.

5.4.2 Tables de diagnose dentaire

Les Mosasauridae sont présents à raison de 5 espèces à In Daman et Kéhéhé. Les dents sont le matériel de choix pour les distinguer précisément. Pour commencer ce paragraphe, un tableau de diagnose résumé.

Notes au sujet de ce tableau :

- *a* est le diamètre antéro-postérieur du collet ; *b* est le diamètre latéral ; *c* donne une idée de la hauteur de la dent (valeur moyenne, pour la dent supposée entière).
- Les angles des arêtes symphysaires sont mesurés au niveau du collet ; ainsi un angle légèrement supérieur à 90° peut correspondre à une arête qualifiée d'aiguë, l'angle devenant inférieur à 90° sur la plus grande partie de l'arête.
- Des variantes intraspécifiques importantes existent, surtout pour le matricule *MT2* et dans une moindre mesure pour *MT5*.
- Des portions de mâchoires portant des dents des types *MT2*, *MT5*, *MT6* ont été découvertes. Seules les mâchoires correspondant à *MT1*, *MT3* et *MT4* semblent absentes de nos collections.

5.5 Relations avec les vertèbres

Les centrums de 40 vertèbres environ ont pu être mesurés. Les vertèbres ne peuvent être rattachées avec certitude aux espèces dentaires ci-dessus. Il est très probable que les vertèbres caudales de Platecarpinae correspondent aux dents *MT5*. D'une manière générale, les vertèbres ont perdu leurs apophyses, dont seules des traces ou quelques fragments subsistent ; ainsi ce matériel n'est qu'assez pauvrement informatif. Il sera étudié plus en détail dans un prochain paragraphe.

matricule	a : b : c	c (mm)	e (μm)
MT1	1.05 : 1 : 1.07	19	500 ~ 1000
MT2	1.15 : 1 : 2.33	37	150 ~ 250
MT3	1.00 : 1 : 1.42	12	250
MT4	1.30 : 1 : 2.00	16	100 ~ 150
MT5	1.37 : 1 : 2.82	21	40
MT6	1.26 : 1 : 2.38	12.5	100

matricule	ar. comm.	ar. symphys.	apex	plis, facettes	cavité pulpaire
MT1	très obtuse	très obtuse > 155°	usé	≈ 100 plis réguliers, parallèles, sur tout le périmètre	collet circulaire, pas de cavité
MT2	obtuse, souvent usée	obtuse 120°, souvent usée	souvent très usé et par suite aplati, ou bien brisé	plis fins, irréguliers, peu profonds, inconstants	collet ovale
MT3	obtuse	obtuse 155°	souvent usé, aplani par frottement	plis larges, profonds, ramifiés, ondulants	collet circulaire à bord aigu
MT4	absente	parfois présente sur la moitié apicale seulement, obtuse	aigu	plis très fins, modulés par des ondulations plus larges	collet à contour piri-forme, à bord épais, cavité large
MT5	aiguë	aiguë 100°	très aigu	parfois quelques plis ou quelques facettes peu marquées	collet ovale à bord aigu, cavité étroite
MT6	absente	obtuse 132°	aigu	nombreux plis fins, irréguliers, ramifiés	collet ovale

TAB. 4: Diagnose des dents de mosasaures. $a : b : c$: rapports des 3 dimensions de la dent ; c : hauteur de la dent ; e : épaisseur de l'émail ; *ar. comm.* : arête commissurale ; *ar. symphys.* : arête symphysaire.

5.6 Ecologie

Les mœurs alimentaires des Mosasauridae d'In Daman et Kéhéhé peuvent être précisées grâce à leurs dents : tableau 5. Les Mollusques à coquille externe n'ont pas été spécialement envisagés comme proies possibles ; beaucoup d'entre eux, petits et à coquille mince, ne nécessitaient pas d'adaptation dentaire particulière de la part de leurs grands prédateurs tétrapodes, contrairement au cas de poissons de tailles modestes comme *Coelodus* ou *Ceratodus*. Les Mollusques pouvaient constituer une nourriture d'appoint, voire la nourriture principale, des petits Mosasauridae MT6. Les coquilles dures pouvaient intéresser MT1. De telles coquilles ont parfois été retrouvées dans des coprolithes de Globidentinae. Il est d'autre part possible, toujours d'après les dents, de représenter des distances écologiques entre les 6 espèces. Considérons les 5 paramètres : L , longueur estimée de l'animal ; c/a , paramètre d'élongation dentaire ; c , longueur dentaire ; c/L ; α , angle de l'arête symphysaire des dents. L étant à peu près proportionnelle à a , seuls 3 paramètres parmi les 5 envisagés au départ sont indépendants. Ainsi

matricule	type de dentition	type extrême de nourriture	proies particulières
<i>MT1</i>	dents broyeuses pour travail de force	os ; proies caparaçonnées	os de charognes, tortues, <i>Kaosaurus</i> , autres Mosasauridae, dyrosaures, <i>Stratodus</i>
<i>MT2</i>	dents broyeuses et pénétrantes	proies caparaçonnées	charognes, tortues, <i>Kaosaurus</i> , autres Mosasauridae, dyrosaures, <i>Stratodus</i>
<i>MT3</i>	dents agrippantes	proies molles	poissons non cuirassés
<i>MT5</i>	dents coupantes et très pénétrantes	proies fermes et glissantes	poissons non cuirassés, ammonites
<i>MT6</i>	petites dents généralistes	petites proies molles	nautilus, ammonites

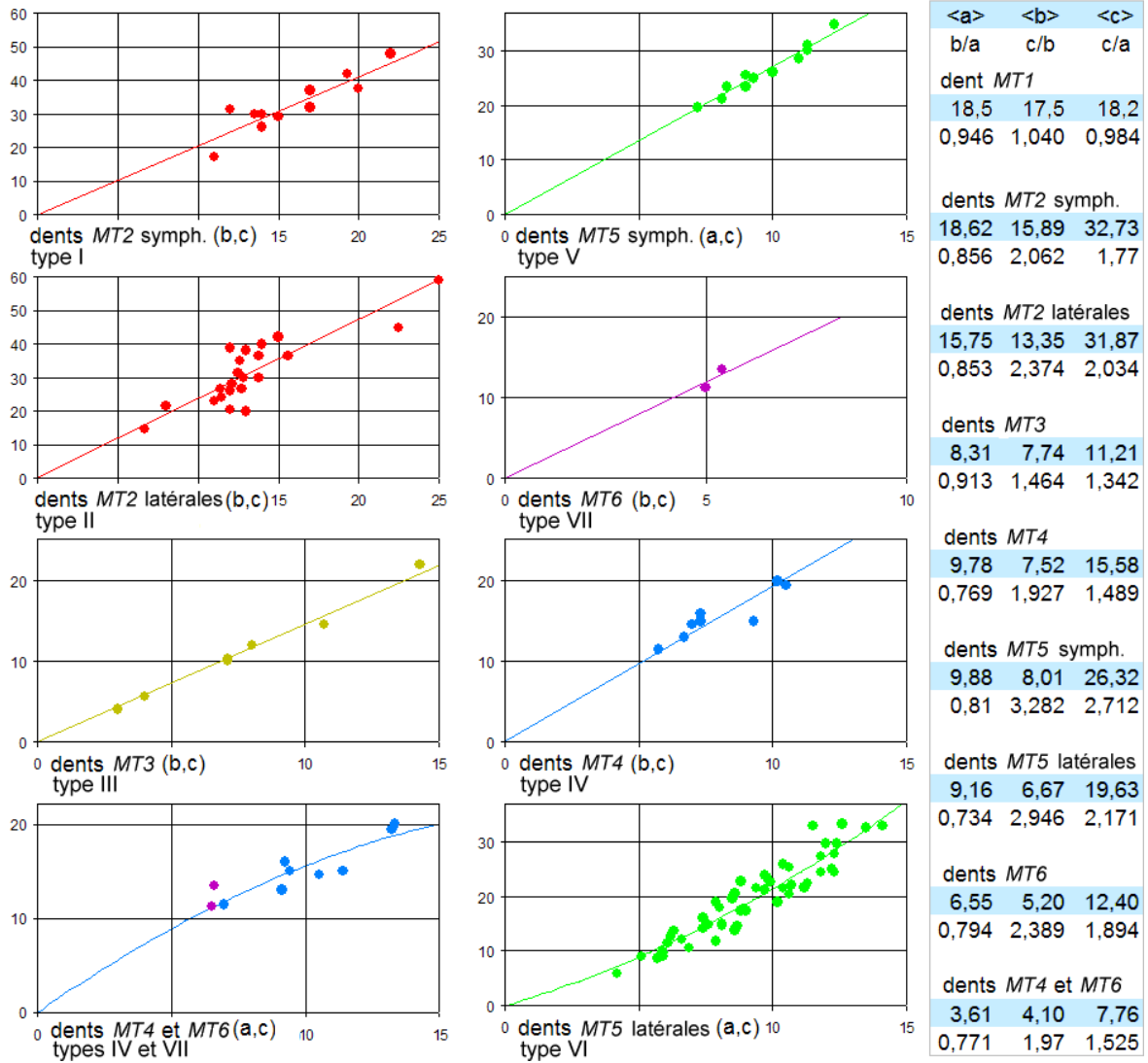
TAB. 5: Nutrition des mosasaures.

l'espace écologique dentaire peut être réduit à 3 dimensions. Par exemple, les domaines représentatifs des 6 espèces sont portés ci-après, figure 22 page 35, sur un plan $\log - \log (L, c)$, la troisième dimension α étant représentée par des couleurs : de bleu pour 100° à rouge pour 180° . Les aires des cercles sont censées être proportionnelles aux effectifs. Sont également représentés des crocodiliens ainsi qu'un plésiosaure, cf. *Hydrotherosaurus*, dont les restes sont assez peu fréquents. Bien que les dents isolées de *MT6* soient très peu nombreuses, beaucoup de fragments dentés de mâchoires de cette espèce ont été retrouvés, ce qui conduit à réévaluer l'effectif de *MT6* par rapport à ce que les seules dents isolées pourraient permettre d'estimer.

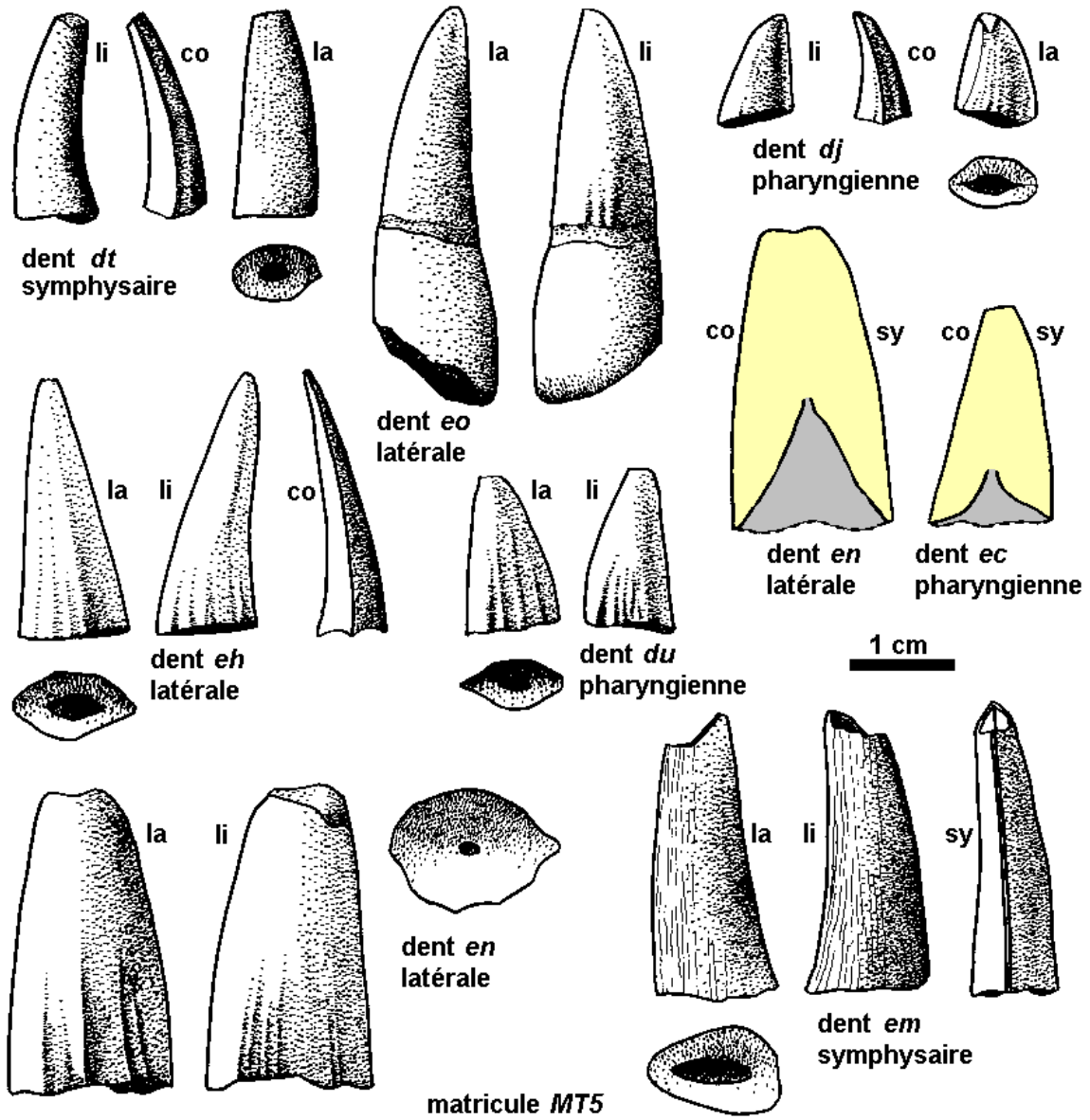
Les matricules majeurs en nombres de dents retrouvées, isolées ou fixées sur des os, *MT2*, *MT5*, *MT6*, sont largement séparés. *MT3* et *MT4* sont proches l'un de l'autre et *MT3* est proche de *MT6* mais les faibles effectifs de *MT3* et *MT4* limitent les compétitions entre les deux espèces correspondantes et avec *MT6*. Ces conclusions, apparemment consistantes, peuvent laisser supposer que, en ce qui concerne les dents des grands tétrapodes, il y a, sinon proportionnalité, du moins une corrélation convenable entre les nombres de fossiles retrouvés et les populations réelles du Maastrichtien.

Matricule dentaire	L (m)	c/a	c (mm)	$10^3 c/L$	$\alpha(^\circ)$	N
<i>MT1</i>	8	1.02	18	2.25	> 155	1
<i>MT2</i>	7	2.03	37	5.29	120	60
<i>MT3</i>	4	1.42	12	3	155	7
<i>MT4</i>	4.5	1.54	17	3.78	180	8
<i>MT5</i>	3.75	2.06	27	7.2	100	103
<i>MT6</i>	2.5	1.89	12	4.8	132	≈ 30

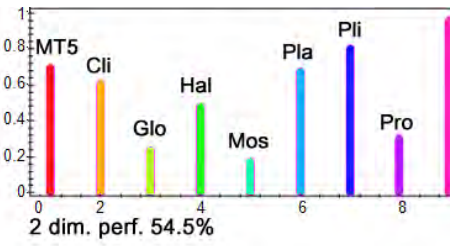
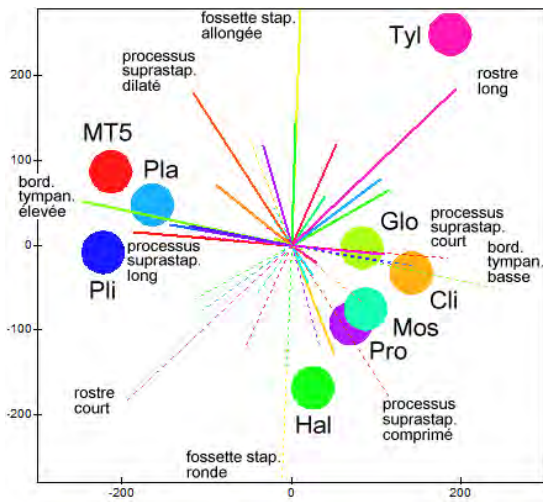
TAB. 6: Paramètres écologiquement significatifs, relatifs aux dents des mosasaures



PL. 1: Biométrie des dents de mosasaures : graphes discriminants, 7 types différents de dents et les matricules *MT1* à *MT6* associés à ces types. Pour le matricule *MT5*, les dents pharyngiennes figurent avec les dents latérales sans distinction sur le graphe du bas à droite. De même pour le second graphe à partir du haut à gauche, concernant les dents *MT2*.



PL. 2: Schémas de dents *MT5*, différents aspects rencontrés. Dents récoltées en 2002 à In Daman.



MT5	2	1	1	0	1	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	.5	1	1	1	0	1	0	0	.5	0		
Cli	1	0	.5	0	0	.5	0	.5	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	
Glo	1	0	.5	1	.5	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	
Hal	2	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	.5	0	1	0
Mos	0	0	.5	0	0	1	0	0	.5	.5	.5	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	
Pla	2	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	.5	0	1	0	0		
Pli	2	1	1	0	0	1	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	.5	0	1	0	0		
Pro	1	0	.5	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0		
Tyl	1	1	.5	0	2	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	2	1	1		

44 45 46 47 48 49 50 51 52 53 54 55 56 57 58 59 60 62 63 1 2 3 4
caractères CALLAWAY carrés prémaxillaires

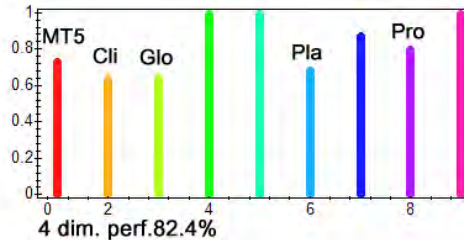
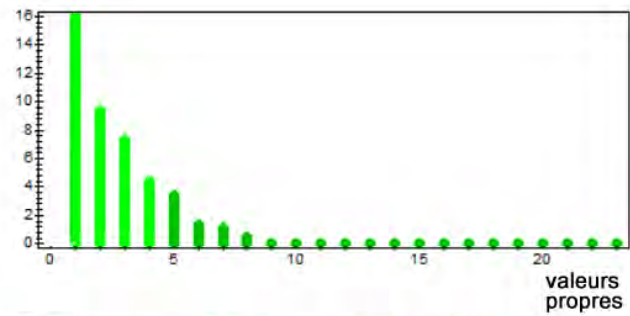
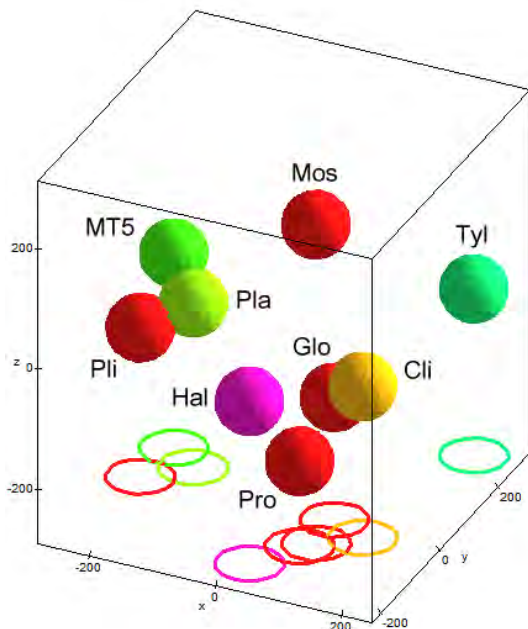


FIG. 16: Détermination du genre de l'holotype du CAS de Niamey, ACP sur la base de 19 caractères concernant les carrés et 4 caractères concernant les prémaxillaires. *Cli.* : *Clidastes*; *Glo.* : *Globidens*; *Hal.* : *Halisaurus*; *Mos.* : *Mosasaurus*; *Pla.* : *Platecarpus*; *Pli.* : *Plioplatecarpus*; *Pro.* : *Prognathodon*; *Tyl.* : *Tylosaurus*.

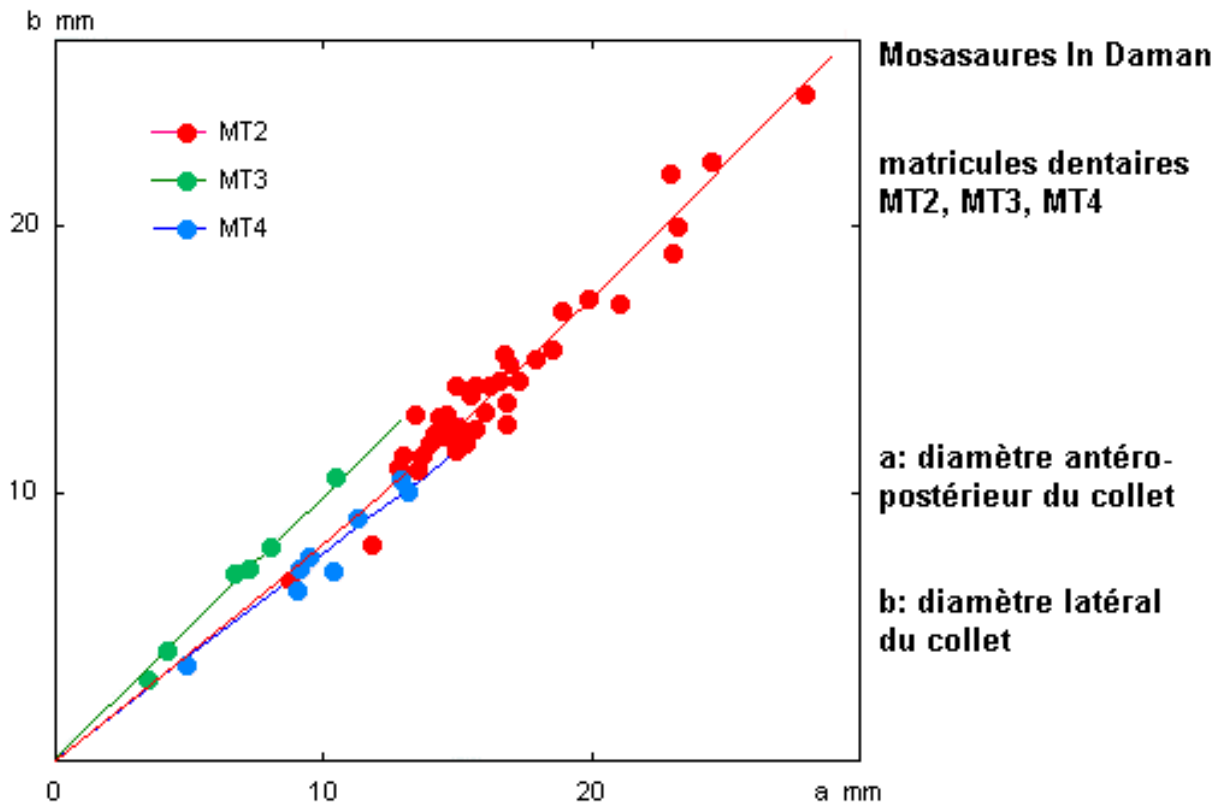


FIG. 17: Discrimination *MT2*, *MT3*, *MT4*

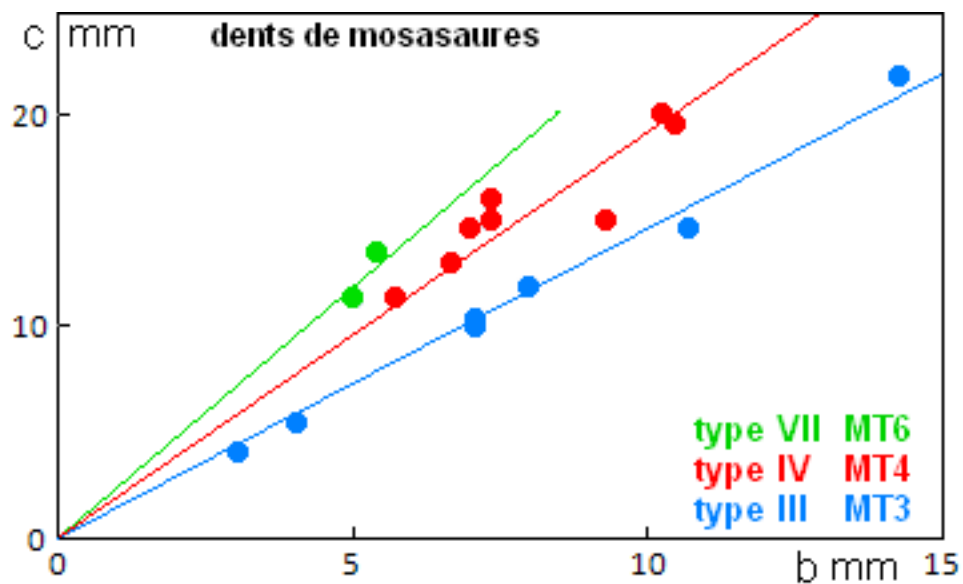


FIG. 18: Discrimination entre types *III*, *IV* et *VII*. Le type *III* constitue à lui seul le matricule *MT3*; le type *IV* constitue le matricule *MT4*; le type *VII* constitue le matricule *MT6*.

Mosasaures In Daman
matricule dentaire MT5

noir: dents symphysaires
rouge: dents latérales
vert: dents pharyngiennes

c: hauteur; a: diamètre antéro-postérieur du collet

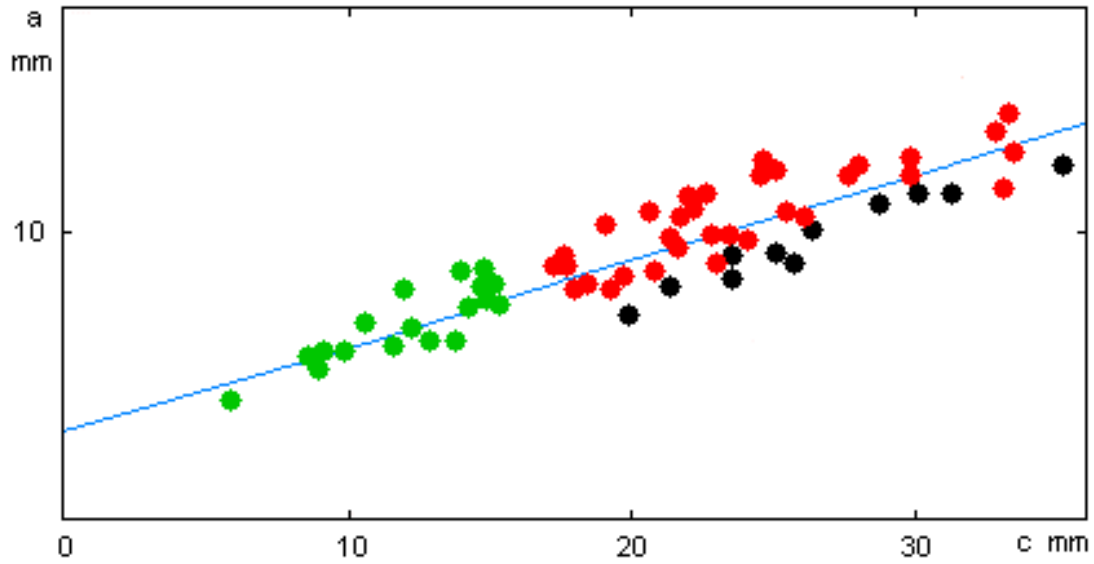


FIG. 19: Dents *MT5* : distinction entre les 3 types symphysaire, latéral et pharyngien

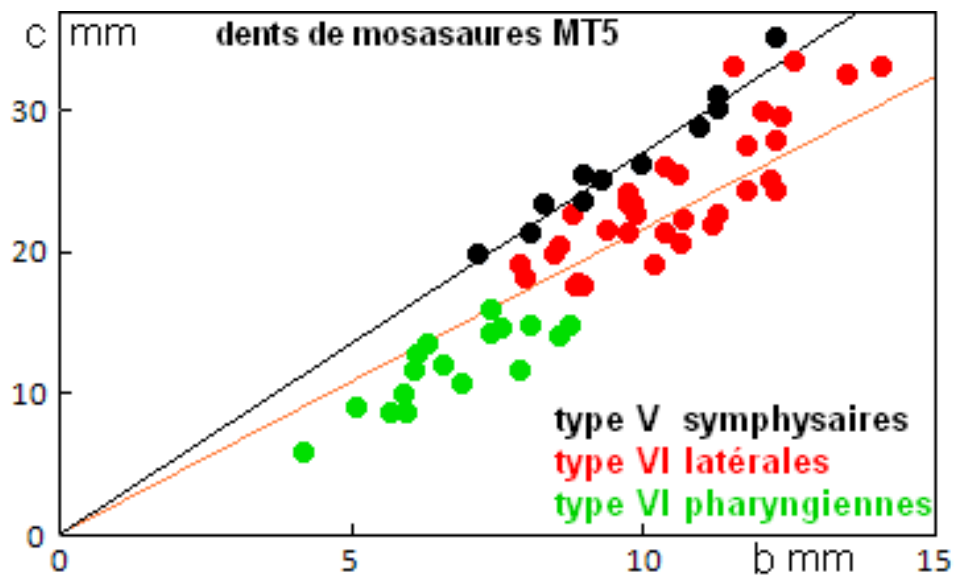


FIG. 20: Dents *MT5* : distinction entre les 3 types symphysaire, latéral et pharyngien

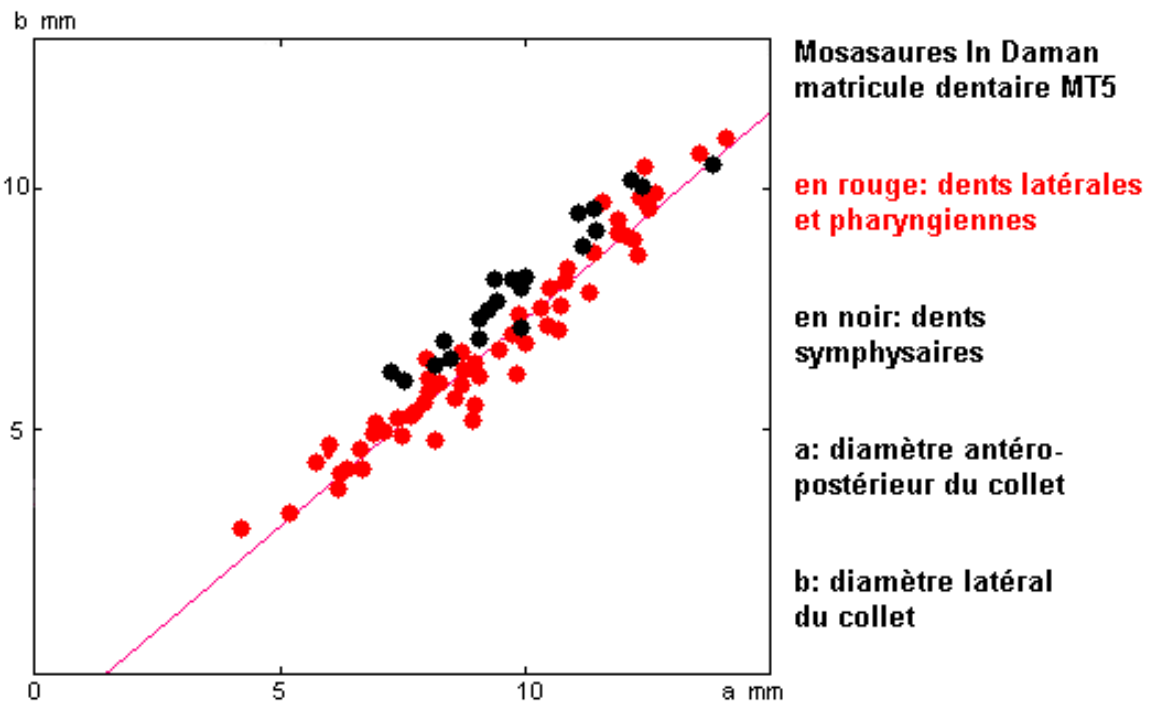


FIG. 21: Dents *MT5* : distinction entre les types symphysaire et latéral / pharyngien

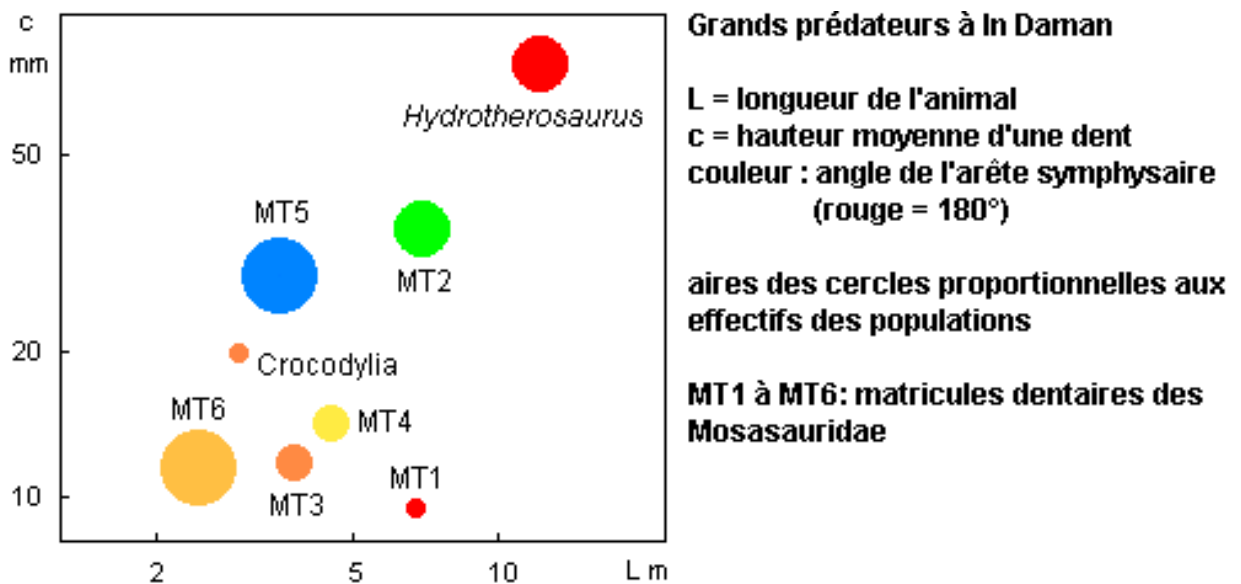


FIG. 22: Espace écologique dentaire des grands tétrapodes prédateurs

6 Mâchoires de Mosasauridae

matricule	$\langle h \rangle$ (mm)	$\langle l \rangle$ (mm)	$\langle e \rangle$ (mm)	l/h	e/l	e/h
MM1	80	70	40	.875	.571	.5
MM2	25	20	12	.8	.6	.48
MM3	43	31	19.7	.721	.635	.458
MM4	12	11.4	6.5	.929	.571	.526

TAB. 7: Paramètres des 4 matricules de mâchoires. h est la hauteur de la mandibule, l sa largeur et e l'espacement interdentaire moyen.

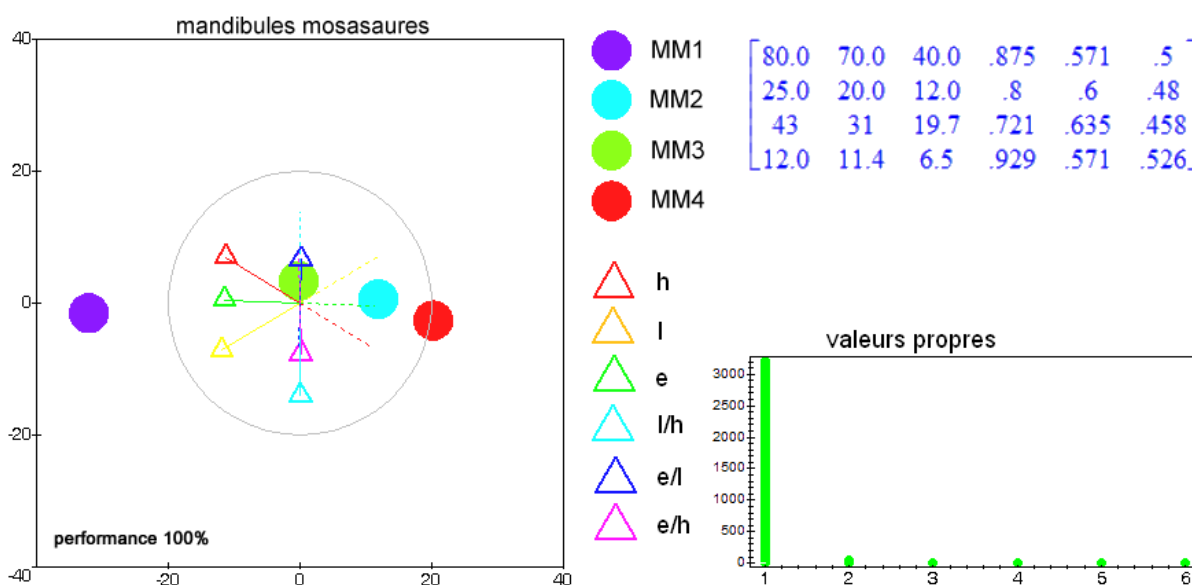


FIG. 23: Analyse en composantes principales : 4 matricules d'os dentés

Le tableau 7 donne les hauteurs h , largeurs l et espacements interdentaires e des 4 matricules d'os dentés de mosasaures, ici des mandibules, notés $MM1$ à $MM4$. L'utilisation des matricules permet de traiter les os dentés indépendamment des autres éléments figurés tels que les dents ou les vertèbres ; le regroupement de plusieurs matricules sous une même espèce peut ainsi, soit se faire, soit ne pas se faire selon les circonstances, après analyses séparées de chaque ensemble de matricules. La démarche consistant à vouloir d'emblée reconnaître une seule espèce sous forme d'éléments épars serait moins logique, plus hasardeuse et pourrait conduire à des erreurs forcées, imposées par la méthode elle-même. Sur ce tableau figurent également des grandeurs intensives : les 3 facteurs de forme déduits par divisions des dimensions h , l et e . Ces 3 facteurs sont bien entendu redondants par rapport aux dimensions.

L'analyse ACP correspondante est montrée en figure 23. Les dimensions macroscopiques h , l et e fortement corrélées constituent ensemble le seul paramètre vraiment discriminant. La performance de 100% rend inutile la poursuite de l'analyse au-delà de 2 dimensions principales, et d'ailleurs une seule dimension suffirait ainsi qu'en atteste l'évanouissement des valeurs propres au-delà de la première. Le matricule $MM1$ se distingue fortement des autres par sa

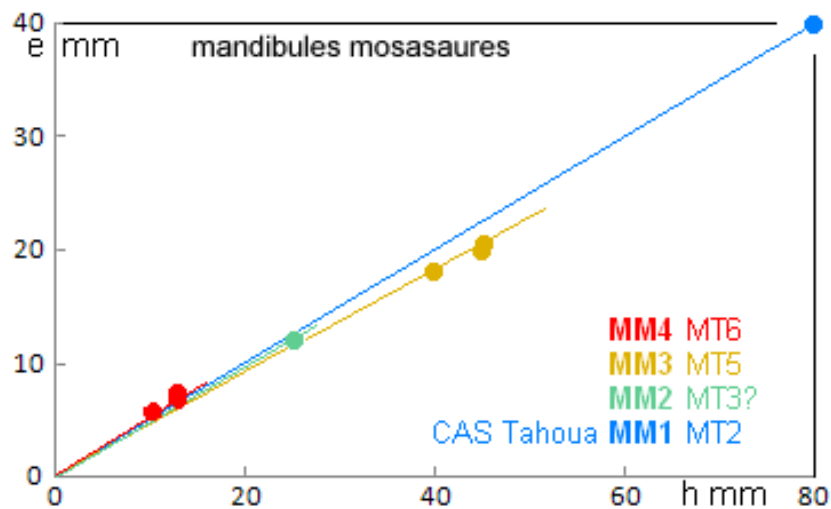


FIG. 24: Dimensions des mandibules de mosasaures. En abscisses, hauteurs des mandibules h ; en ordonnées, espacements interdentaires e .

très grande taille. On trouve par ordre de taille croissante : *MM4*, *MM2*, *MM3* et *MM1*

Sur la figure 24, distinction des 4 matricules par un graphe $\{h; e\}$. Les 4 matricules ne se distinguent pas par les pentes, mais seulement par leurs tailles : points représentatifs regroupés en des zones distinctes du plan. Cette figure fait double emploi avec l'ACP précédente, on en tire exactement les mêmes conclusions avec une représentation différente. Les 4 matricules sont en tout cas parfaitement distingués par l'une ou l'autre analyse. Le matricule *MM1* sera rapproché de *MT2* : ces deux matricules seront rapportés à une même espèce, de très grande taille par rapport aux autres espèces de mosasaures. De même, *MM3* peut être associé à *MT5*, et *MM4* au matricule *MT6*. Le matricule *MM2* quant à lui ne peut être assimilé que de manière prudente au matricule dentaire *MT3*.

Planche 25, page 59. Une extrémité de mandibule gauche, 3 vues. Elle relève très probablement de la catégorie dentaire *MT2*. Longueur de la pièce 420 mm. Hauteur de l'os 80 mm. Provenance : niveaux supérieurs d'In Daman. La dent symphysaire est arquée du côté commissural, alors que la dent latérale est presque droite. Sur la vue orale, la symphyse est à gauche. 8 ou 9 emplacements dentaires sont à peu près distinguables sur cette pièce très altérée en surface par l'infiltration et la recristallisation du gypse.

Planche 28, page 62. Trois fragments de mâchoires reliées avec certitude au matricule dentaire *MT6*, repères *81.1.1*, *81.1.2*, *81.1.3*, appartenant à 3 animaux adultes différents, de mêmes tailles, en provenance des niveaux supérieurs. Longueurs 90 mm et 140 mm pour les deux plus longs. Trois vues chacun.

Planches 29 à 31, pages 63 à 65. Vues orales de quelques fragments de dentaires ou maxillaires, très altérés, provenant des niveaux supérieurs du site. En haut, maxillaire relié au matricule dentaire *MT5* probablement, longueur 300 mm. En bas à droite, relié au matricule *MT2*, presque totalement pseudomorphosé en gypse.

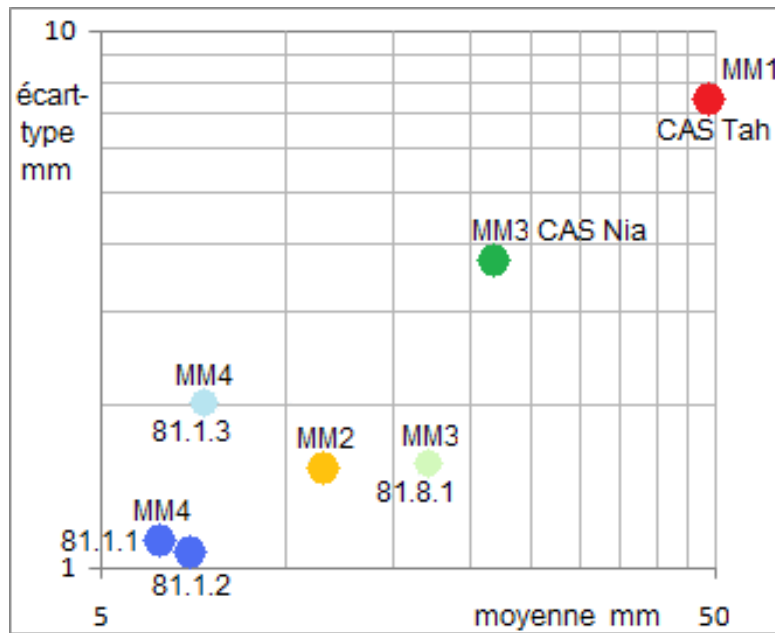


FIG. 25: Discrimination des dentaires : distances interdentaires. En abscisses : valeurs moyennes des intervalles entre deux dents successives ; en ordonnées : écart-type de la distribution de ces intervalles. En couleurs pâles, les points peu fiables étant donné la faible longueur des fragments étudiés.

La figure 25 présente une statistique sur les intervalles entre dents les plus proches pour les 4 matricules dentaires. Les points de couleurs pâles correspondent à des fragments osseux de petites longueurs, dont les statistiques sont moins pertinentes. Cette figure permet une discrimination franche entre les matricules d'os dentés *MM4*, *MM3* et *MM1*. La distinction de *MM2* par contre est moins facile : le point représentatif de l'unique spécimen rattaché à ce matricule se trouve proche à la fois de *MM4* et de *MM3*. On remarquera que les points principaux sont tous situés sur une droite de pente unité : il y a proportionnalité entre moyennes et écarts-types des espacements interdentaires, ce qui n'était pas évident *a priori* étant donné la variété des taxons représentés. Ainsi le remplacement des dents chez les mosasaures de différents groupes semble obéir à des modalités identiques pour ce qui est des intervalles dentaires.

Discutons pour terminer ce paragraphe la pertinence des taxons suggérés par les ACP sur les dents isolées, à partir des nombre de dents portées par les dentaires. Seuls les matricules dentaires *MT2*, *MT5* et *MT6* sont concernés. CALLAWAY and NICHOLLS [1997] donnent, sous le numéro de caractère 68, les nombres de dents suivants :

- *Prognathodon* : 14
- *Platecarpus* : 12
- *Clidastes* : 15 à 19
- *Halisaurus* : 20 à 24

Pour *MT2*, nous trouvons 12 ou 13 dents ; pour *MT5*, entre 10 et 15 dents, avec 13 comme nombre le plus probable ; pour *MT6*, plus de 18 dents, c'est-à-dire au moins 19 dents. Ces valeurs invalident l'hypothèse *Prognathodon* pour *MT2*, et renforcent l'hypothèse *MT2* ∈ *Goronyosaurus* ; maintiennent ouverte l'hypothèse *MT5* ∈ *Platecarpus* ; renforcent l'hypothèse *MT6* ∈ *Halisaurus*.

7 Vertèbres

catégorie dentaire	$\langle a \rangle$ (mm)	$\langle b \rangle$ (mm)	$\langle c \rangle$ (mm)	b/a	c/b	c/a
MV1	66.3	76.3	98.3	1.080	1.382	1.524
MV2	51.3	36.8	63.8	.708	1.731	1.323
MV3	37.1	34.3	39.5	.959	1.045	1.004
MV4	23.0	15.7	33.9	.686	2.1	1.46

TAB. 8: Paramètres de 4 types de vertèbres. a : diamètre horizontal de la vertèbre ; b : diamètre vertical ; c : longueur.

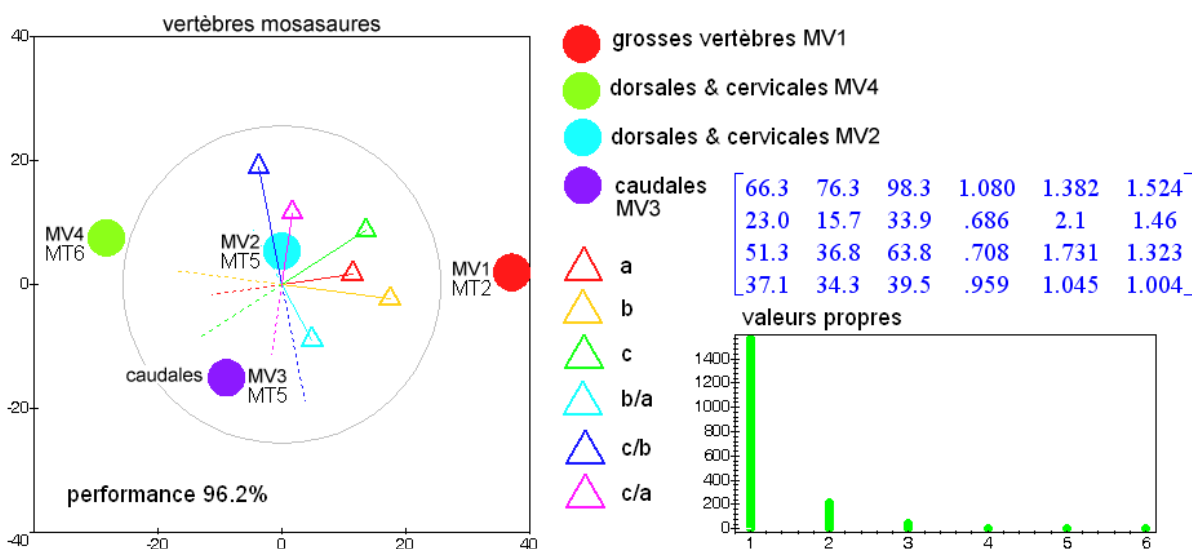


FIG. 26: Analyse en composantes principales : 4 matricules de vertèbres de mosasaures. a : diamètre horizontal de la vertèbre ; b : diamètre vertical ; c : longueur.

Sur le tableau 8 : 3 dimensions et 3 facteurs de formes pour les 4 matricules définis de vertèbres de mosasaures, $MV1$ à $MV4$. a : diamètre horizontal de la vertèbre ; b : diamètre vertical ; c : longueur. Il s'agit des dimensions des centrums, à l'exclusion des apophyses neurales, des zygapophyses ou de toute autre excroissance. Comme dans le cas des mâchoires, il y a redondance, les 6 paramètres ne relevant que de 3 degrés de liberté. L'ACP de la figure 26 est déduite du tableau 8. Contrairement au cas des mâchoires, le second axe du plan principal intervient dans la discrimination, ainsi qu'en témoigne une seconde valeur propre faible mais non négligeable. Les dimensions suivantes ne sont que de très peu. Paramètres les plus importants : la taille globale (a , b ou c indifféremment) puis le rapport c/b , corrélé à c/a et anticorrélé à b/a . Lorsque le centrum est plus long, il est aussi plus aplati : ceci correspond à l'évolution dorso-caudale des vertèbres successives, de plus en plus courtes et de section de plus en plus arrondie. Les graphes de formes de la planche 3 permettent d'apprécier la bonne qualité des données biométriques : les coefficients d'alignement sont souvent proches de l'unité, ce qui justifie l'analyse faite à partir des paramètres qui ont été choisis. Chacun des 4 matricules de vertèbres peut être rapproché de manière certaine d'un matricule dentaire. $MV1$ appartient à

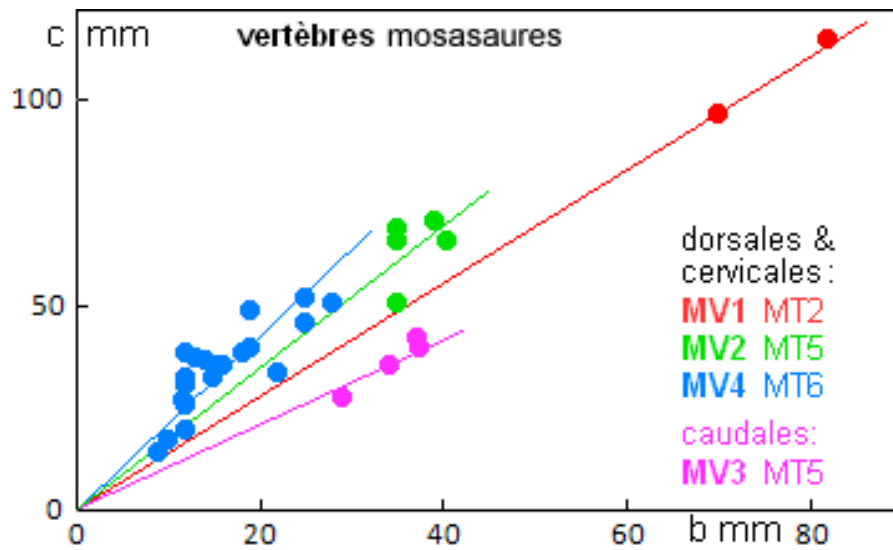
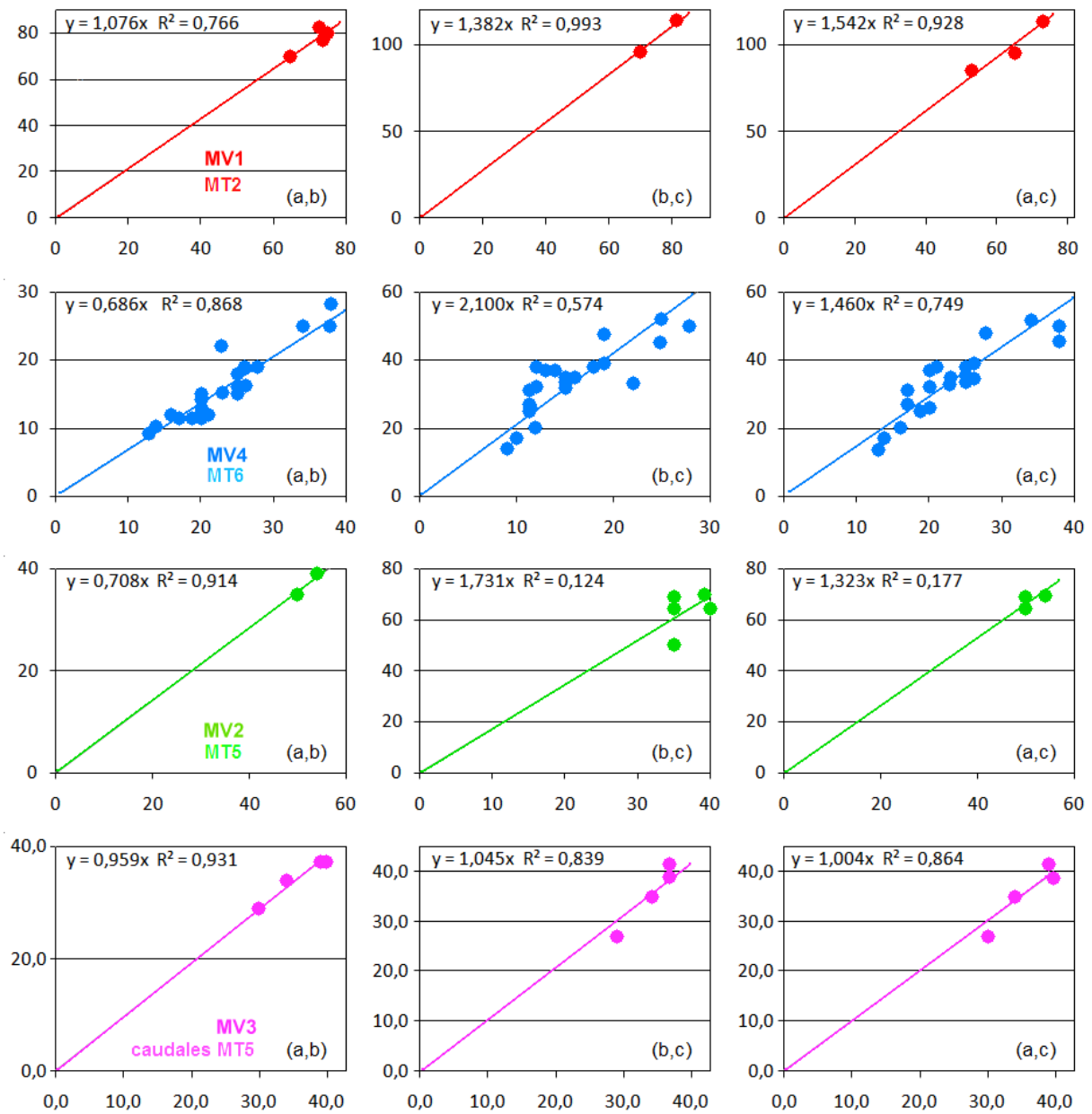


FIG. 27: Graphe discriminant (b, c) pour les vertèbres de mosasaures. Dans ce diagramme, les 4 matricules de vertèbres forment des nuages de points bien distincts. Une certaine hésitation peut cependant subsister entre $MV2$ et $MV4$, surtout lorsque les vertèbres sont très érodées et réduites à leurs centrums. Les matricules dentaires correspondant aux matricules vertébraux sont indiqués en caractères maigres.

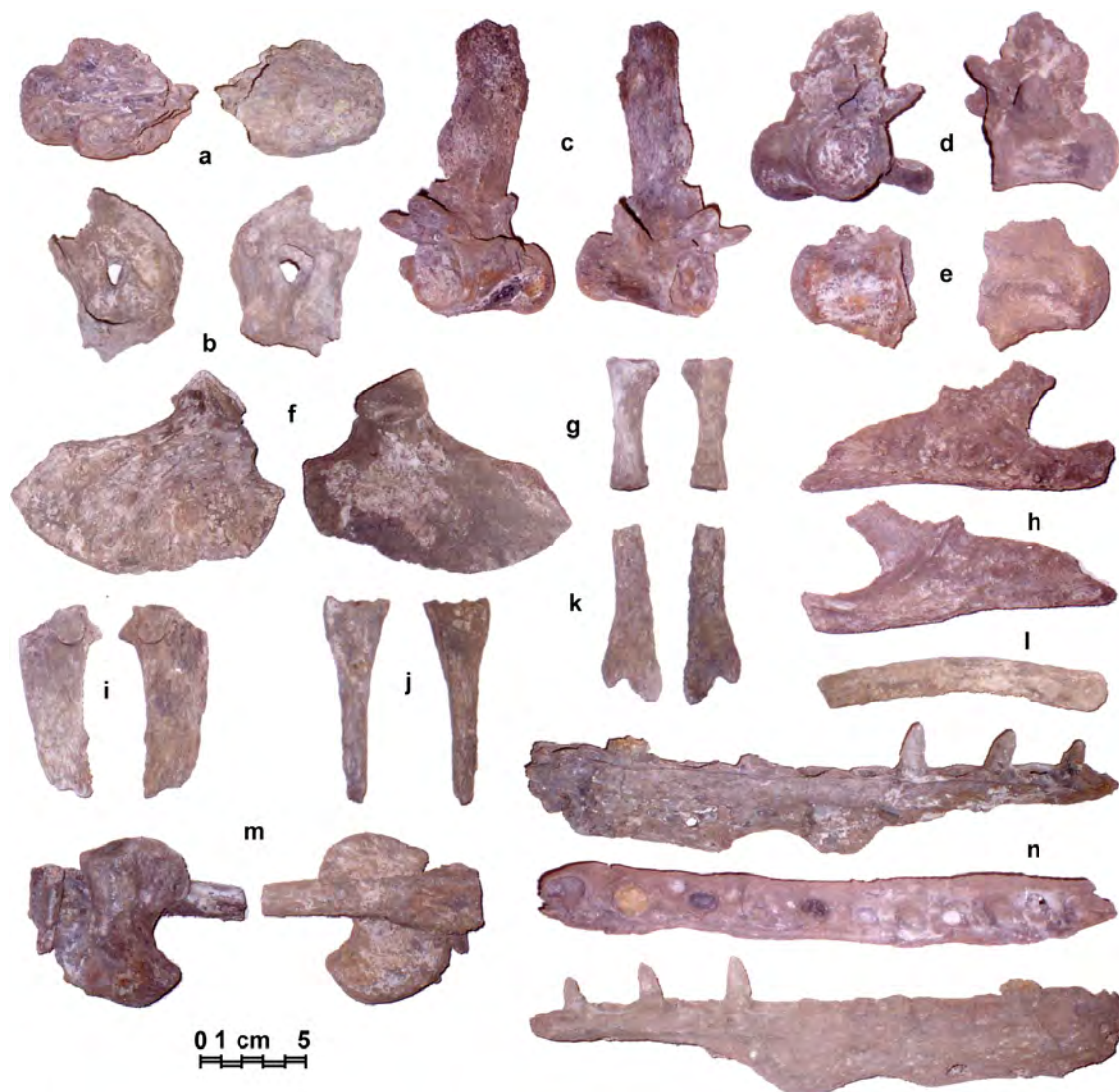
la même espèce que $MT2$; $MV2$ correspond à $MT5$; $MV3$ se rapporte lui aussi à $MT5$ mais il s'agit cette fois de ses vertèbres caudales ; enfin $MV4$ correspond au matricule dentaire $MT6$. A noter que $MV2$ ne regroupe que des vertèbres cervicales ou troncales, comme d'ailleurs $MV1$ et $MV4$.

MULDER [2003] note que les vertèbres cervicales des Halisaurinae présentent des pédicelles épaisses, de largeurs au moins égales au canal neural, et donne ce caractère comme discriminant les Halisaurinae des autres taxons. Nous n'avons recueilli que très peu de vertèbres du matricule $MV4$ ayant conservé leur arc neural intact, et malheureusement aucune n'est une vertèbre cervicale, aussi ce caractère important n'a pu être observé : le canal neural est toujours plus large que les pédicelles. Ceci n'invalide aucunement le rattachement que nous avons fait du matricule vertébral $MV4$, et donc des matricules mandibulaire $MM4$ et dentaire $MT6$, à un *Halisaurus*.



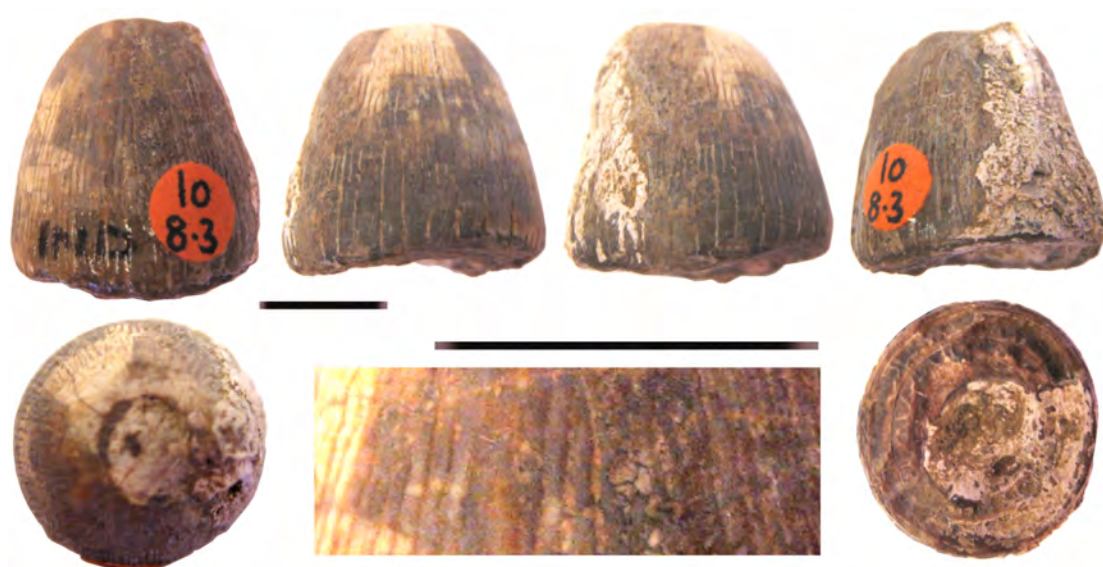
PL. 3: Graphes de formes complets des 4 matricules de vertèbres de mosasaures. *a* : diamètre horizontal de la vertèbre ; *b* : diamètre vertical ; *c* : longueur. Toutes dimensions en mm.

8 Squelette partiel *MT5*

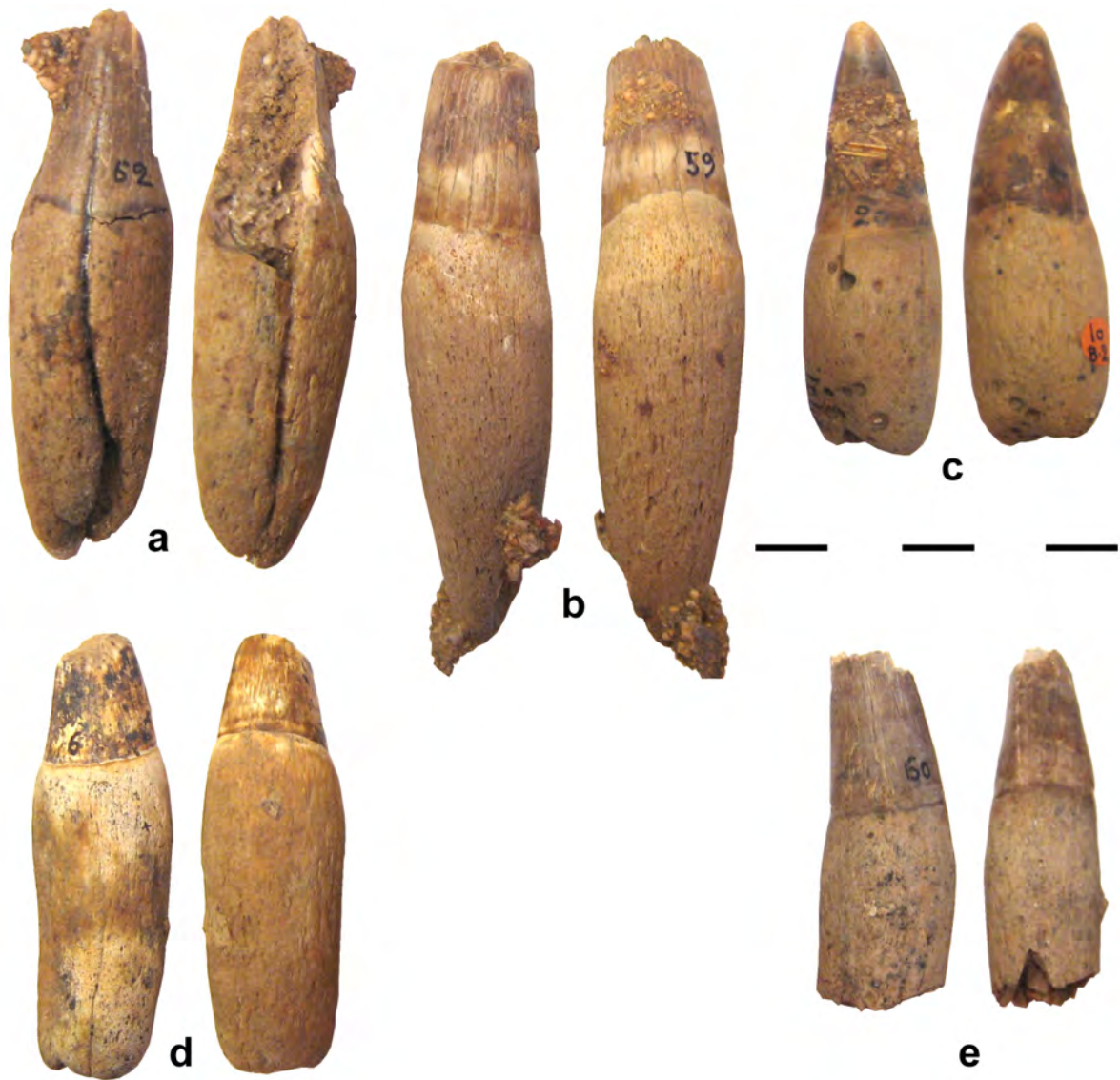


PL. 4: Squelette partiel relié au maticule dentaire *MT5*, *Platecarpus indamanensis* *nov. sp.*, holotype, collecteur M. MICHAUT, collection du CAS de Niamey, ensemble intégral des os récoltés. *a* : extrémité antérieure des prémaxillaires, vues orale et dorsale ; *b* : carré droit, vues latérale et médiale ; *c, d, e* : vertèbres troncales, la première avec son apophyse neurale complète, zygapophyses partiellement préservées. *f* : fragment de supra-angulaire ; *g* : os long indéterminé ; *h* : ptérygoïde droit, vues orale et médiale ; *i, j, k, l* : fragments indéterminés ; *m* : scapula compactée avec un os long ; *n* : fragment du dentaire gauche, vues linguale, occlusale, labiale, symphyse à gauche, à gauche et à droite respectivement.

9 Planches : dents isolées



PL. 5: Dent matricule *MT1*. 6 vues : commissurale; latérale indéterminée; symphyseaire; latérale opposée; occlusale; racinaire. En bas au centre, détail des corrugations anastomosées. Les traits d'échelles mesurent tous deux 1 cm.



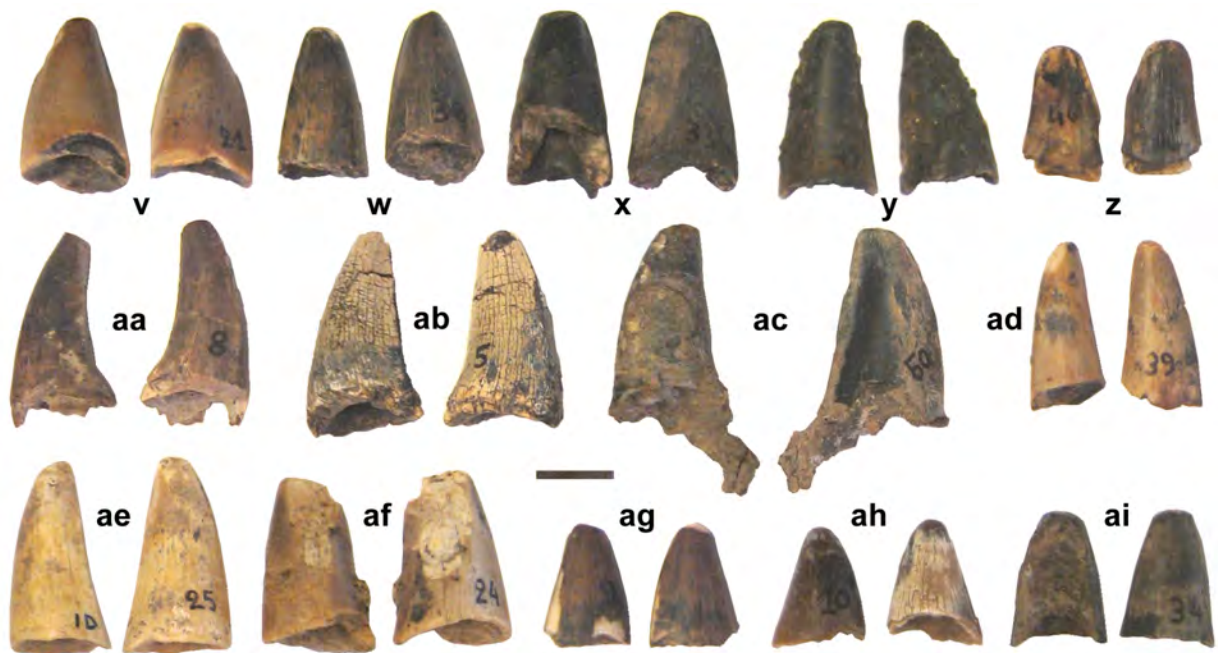
PL. 6: Dents matricule MT2, *Goronyosaurus nigeriensis*, avec thèques racinaires plus ou moins préservées. Les profondeurs d'enracinements des dents témoignent des efforts qu'elles avaient à subir lors de la capture de proies volumineuses. Deux vues latérales pour chacune des dents a à e. Les fragments de *bone bed* ont été volontairement laissés sur les dents a, b et c. Ces 5 dents sont des dents de type II, latéral.



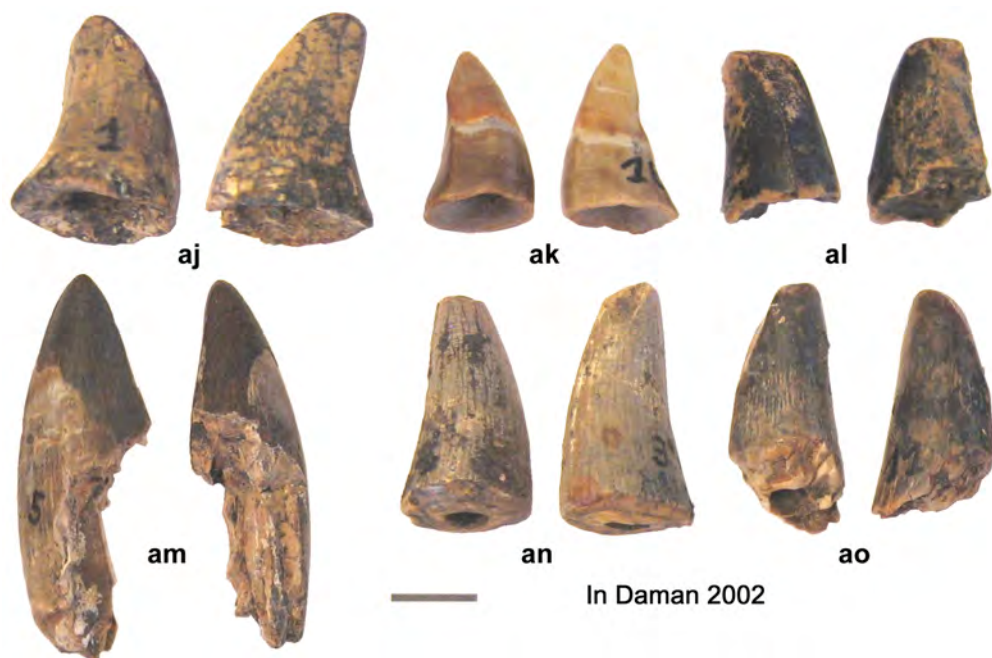
PL. 7: huit dents matricule *MT2*, *Goronyosaurus nigeriensis*. Deux vues latérales pour chacune. *g, h, j, k, l* : type *I*, symphysaire; *f, i, m* : type *II*, latéral.



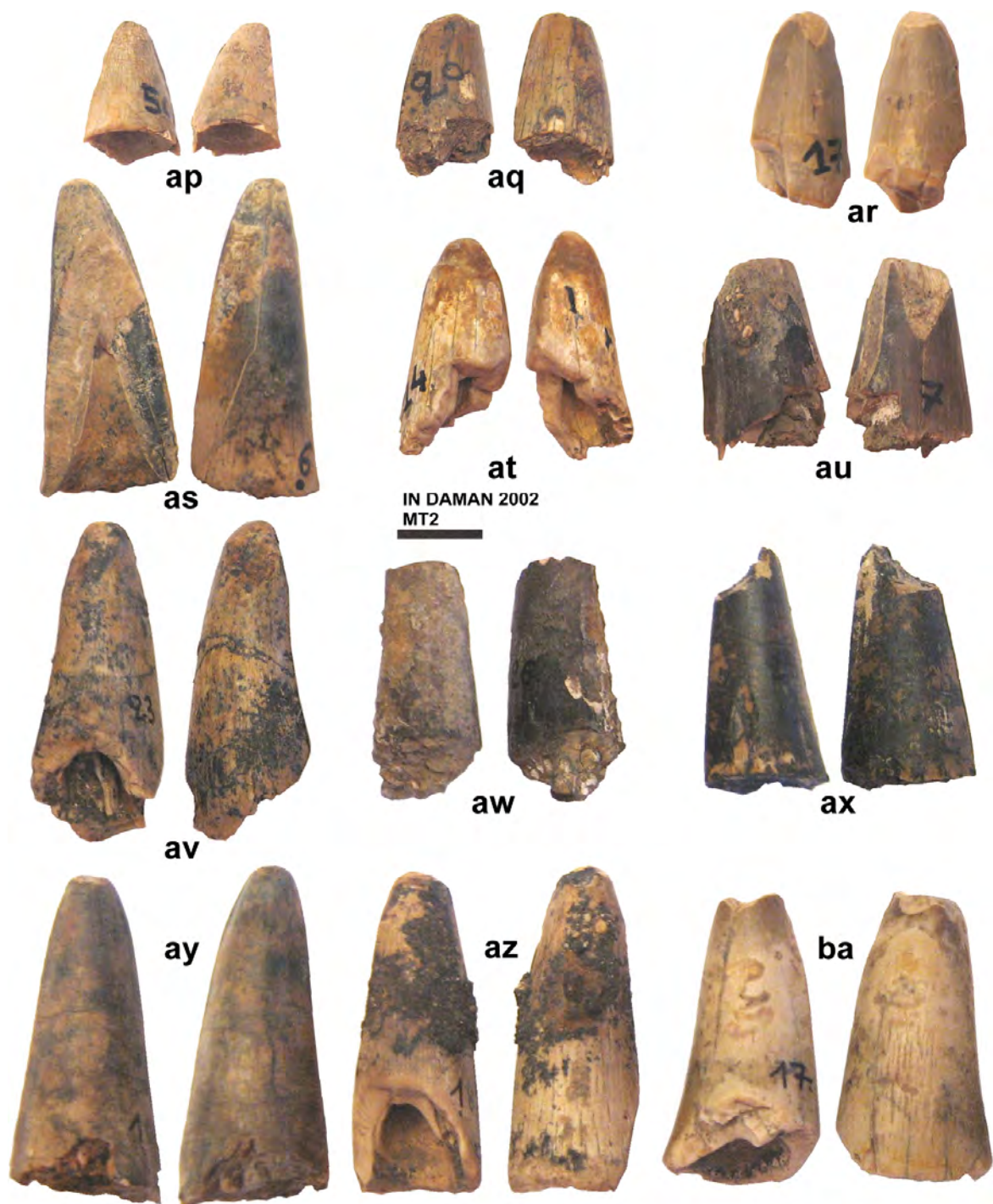
PL. 8: Dents matricule *MT2*, *Goronyosaurus nigeriensis*. Deux vues latérales pour chacune. *n, o, p, r* : type *I*, symphysaire; *q, s, t, u* : type *II*, latéral.



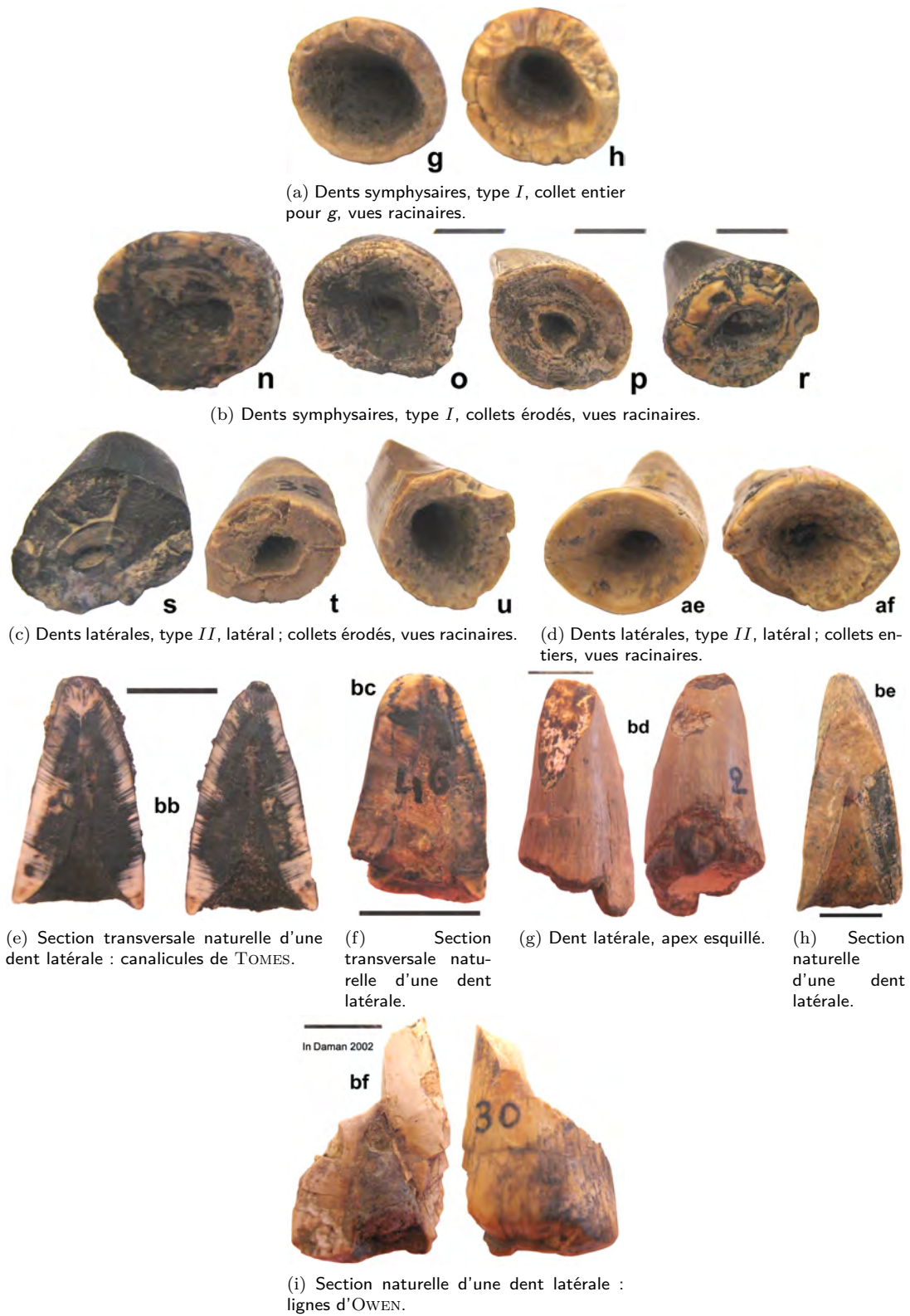
PL. 9: Dents matricule MT2, *Goronyosaurus nigeriensis*. Deux vues latérales pour chacune. aa, ab, ac : type I, symphysaire ; v à z et ad à ai : type II, latéral. On remarquera, tout comme sur la planche précédente, un passage progressif entre le type symphysaire et le type latéral : voir les dents r et ac par exemple.



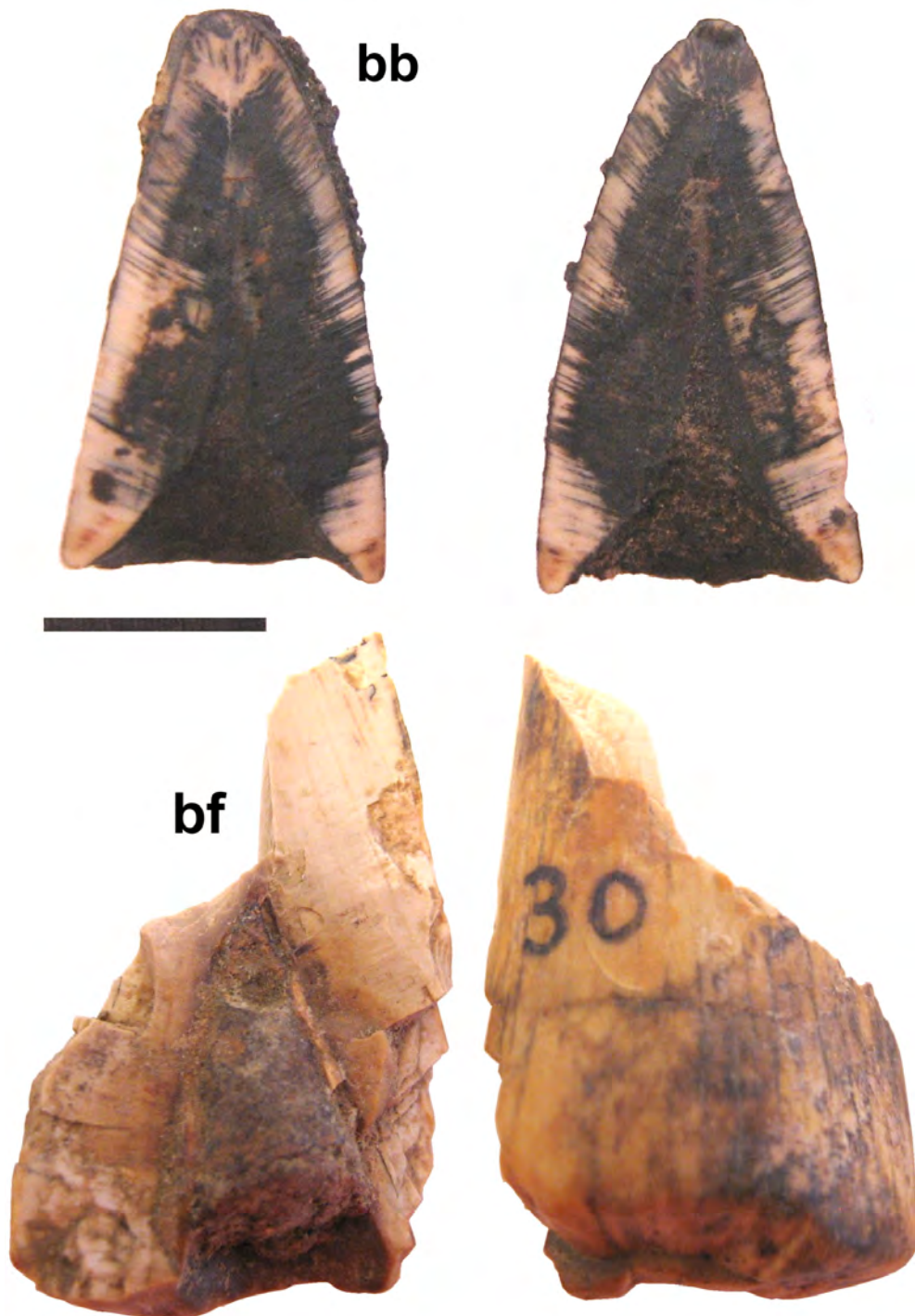
PL. 10: Dents matricule MT2, *Goronyosaurus nigeriensis*. Deux vues latérales pour chacune. aj et ak : type I, symphysaire ; al à ao : type II, latéral.



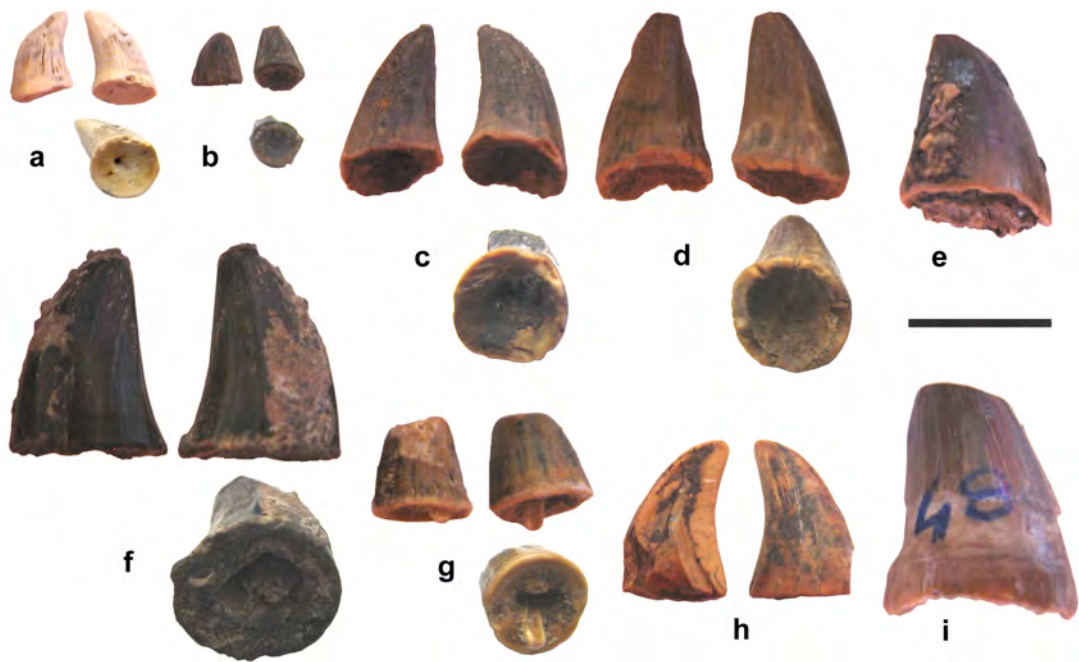
PL. 11: Dents matricule *MT2*, *Goronyosaurus nigeriensis*. Deux vues latérales pour chacune. *ap* : dent pharyngienne ; *aq* à *ba* : type *II*, latéral.



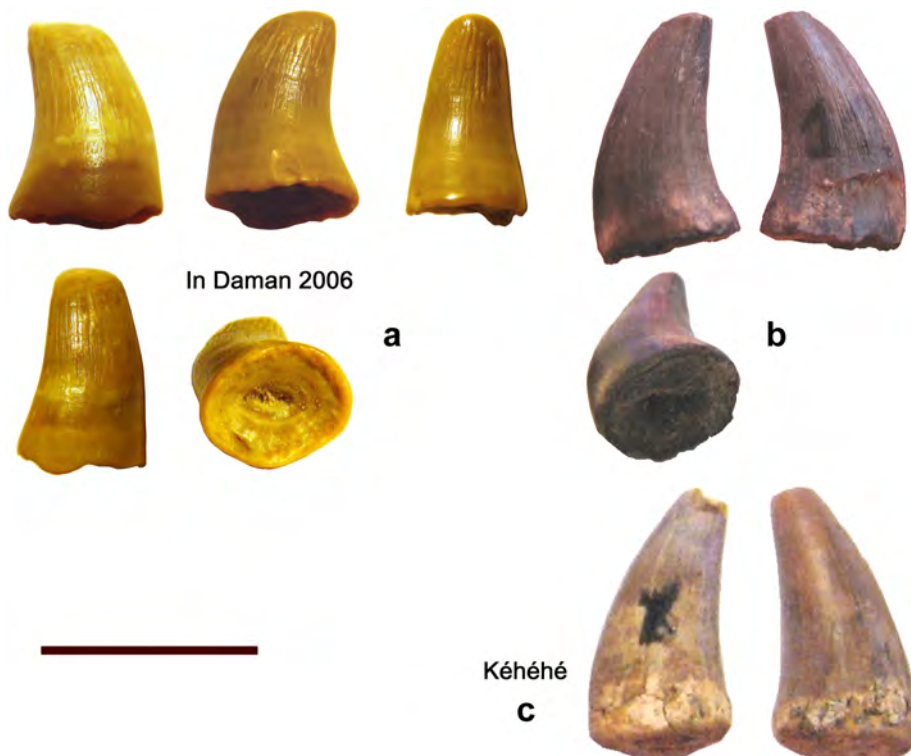
PL. 12: Dents matricule *MT2*. Différents degrés de maturité avec des cavités pulpaire plus ou moins remplies par la dentine. Echelles diverses.



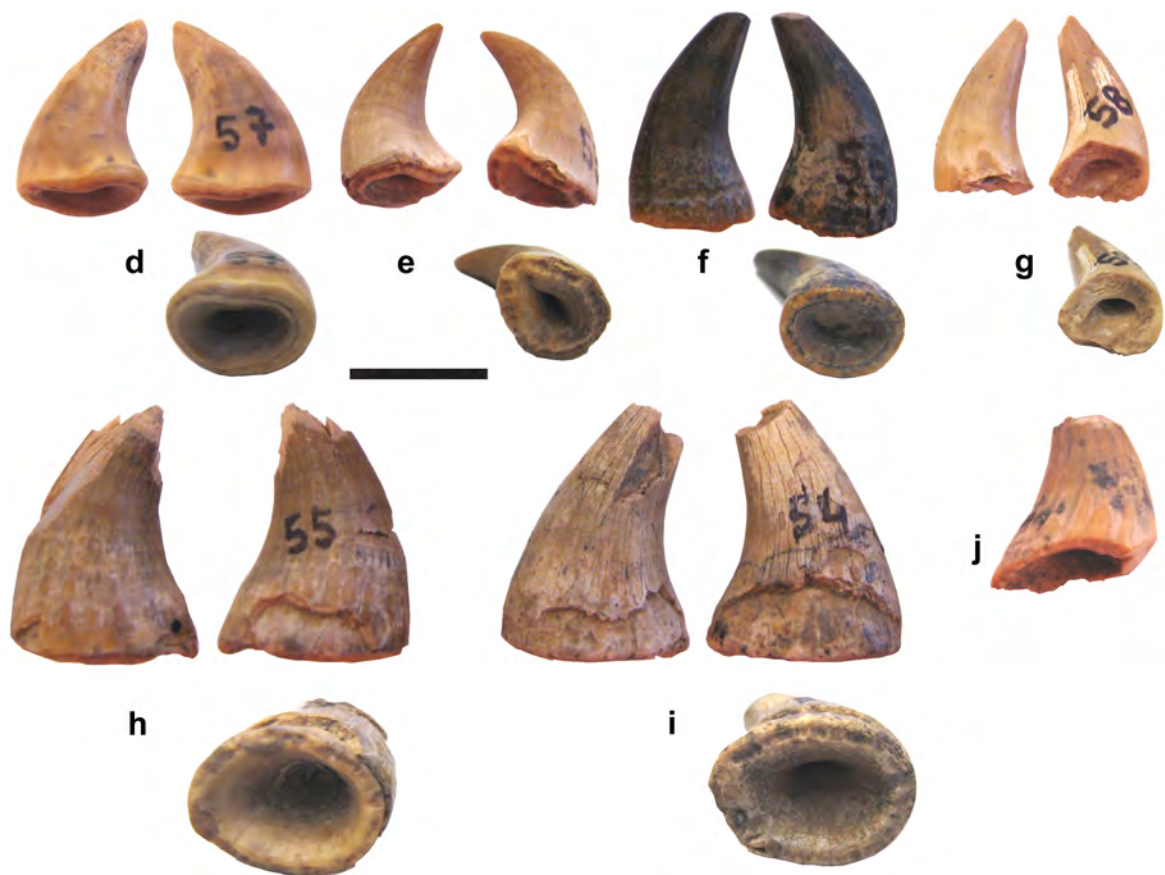
PL. 13: Dents matricule *MT2*, *Goronyosaurus nigeriensis*. La dent *bb* montre une dentine mature, très épaisse, avec ses canalicules de TOMES décorés par de la pyrolusite. Section transversale naturelle. La cavité pulpaire est entièrement comblée dans le quart supérieur de la dent. Une telle dent est adaptée à un travail de broyage de force. Sur la dent *bf*, elle aussi sectionnée naturellement, on voit une dentine encore plus mature et épaisse, et 5 lignes de contour d'OWEN.



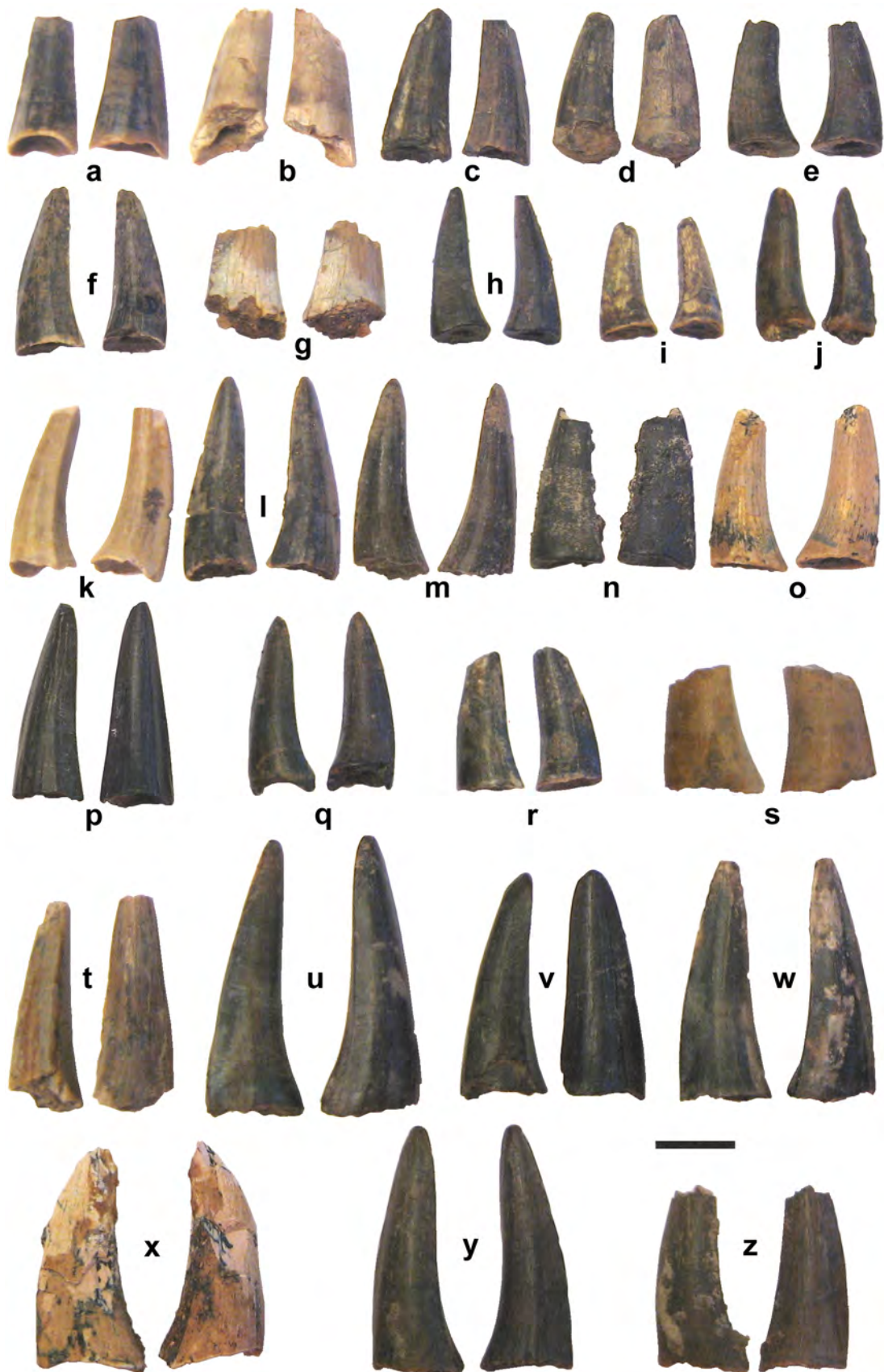
PL. 14: Dents matricule *MT3* : un Mosasaurinae peut-être. Les différences de tailles et leur répartition laissent supposer une diminution régulière des tailles des dents, depuis la symphyse jusqu'à l'extrémité postérieure des séries dentaires. Les dents *a* et *b*, très petites, sont des dents pharyngiennes.



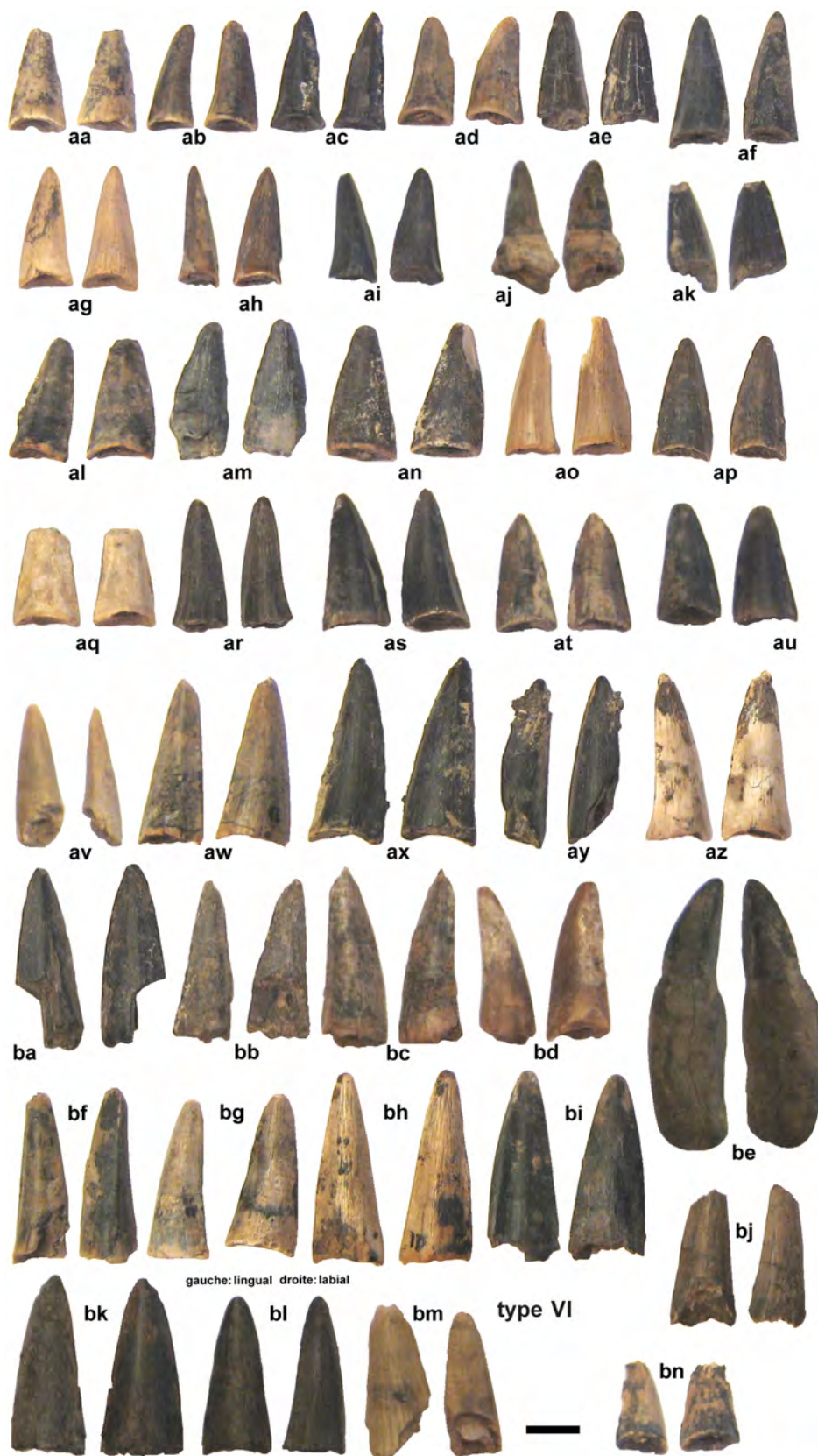
PL. 15: Une dent appartenant au matricule *MT4*, assez atypique, recueillie en 2006 à In Daman, en haut à gauche. A droite, les deux dents du matricule *MT6* avec, en haut, celle trouvée à In Daman, et en bas, celle trouvée à Kéhéhé. Deux espèces d'*Halisaurus* probablement.



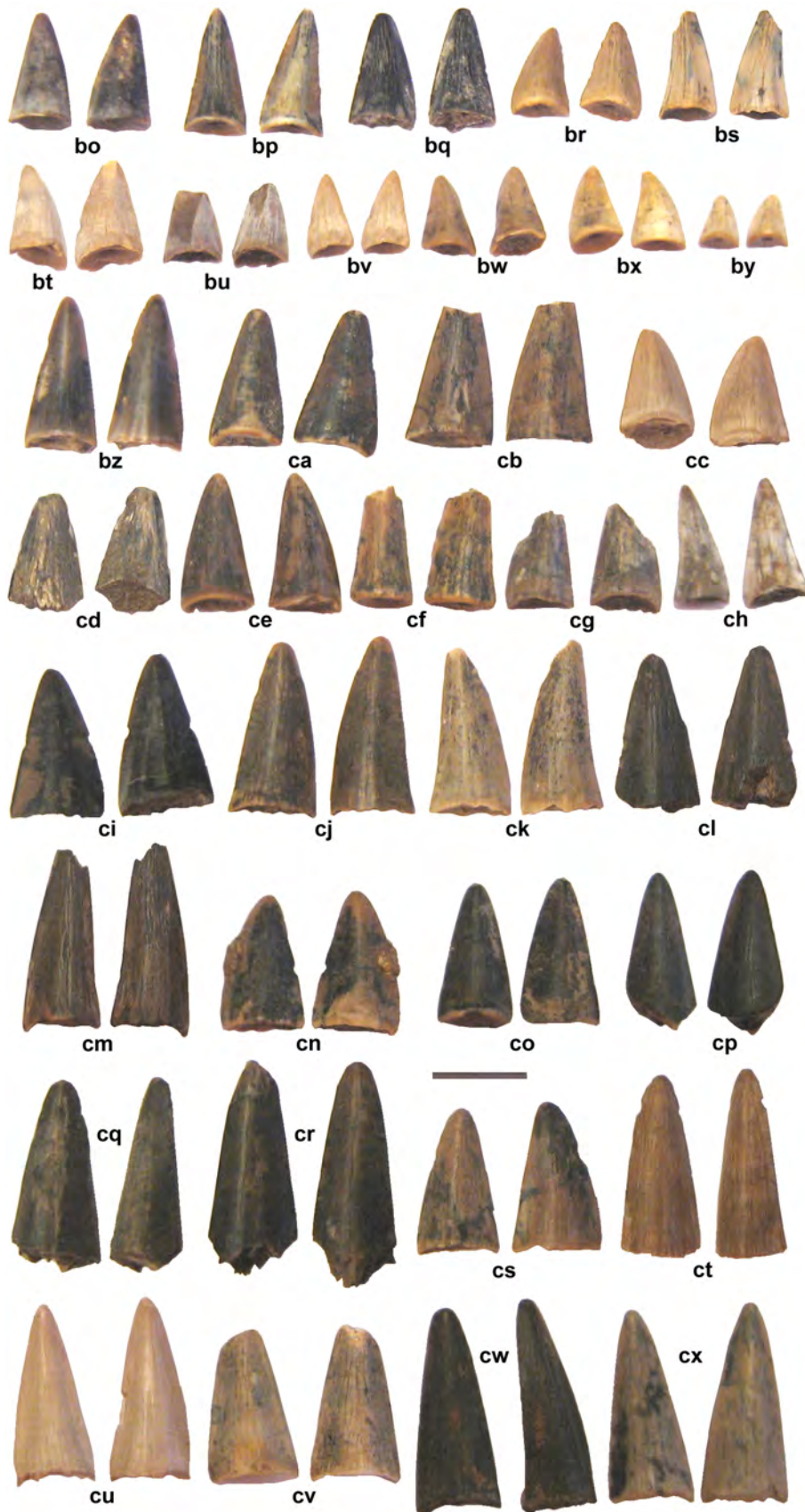
PL. 16: Dents matricules *MT4* : *Halisaurus* probablement. Deux vues latérales et une vue racinaire pour chaque dent, cette dernière permettant d'apprécier la forme oblongue du collet. Les dents *MT4* sont plus grandes et de bases relativement plus larges que les dents *MT6* de la planche 15. Comme dans le cas de *MT3*, une variété continue de tailles chez *MT4*, semble indiquer une diminution régulière de la taille des dents le long d'une série dentaire.



PL. 17: Dents matricule MT5, *Platecarpus indamanensis* nov. sp. Dents symphysaires, type V. Deux vues latérales pour chacune : labiale à gauche, linguale à droite.



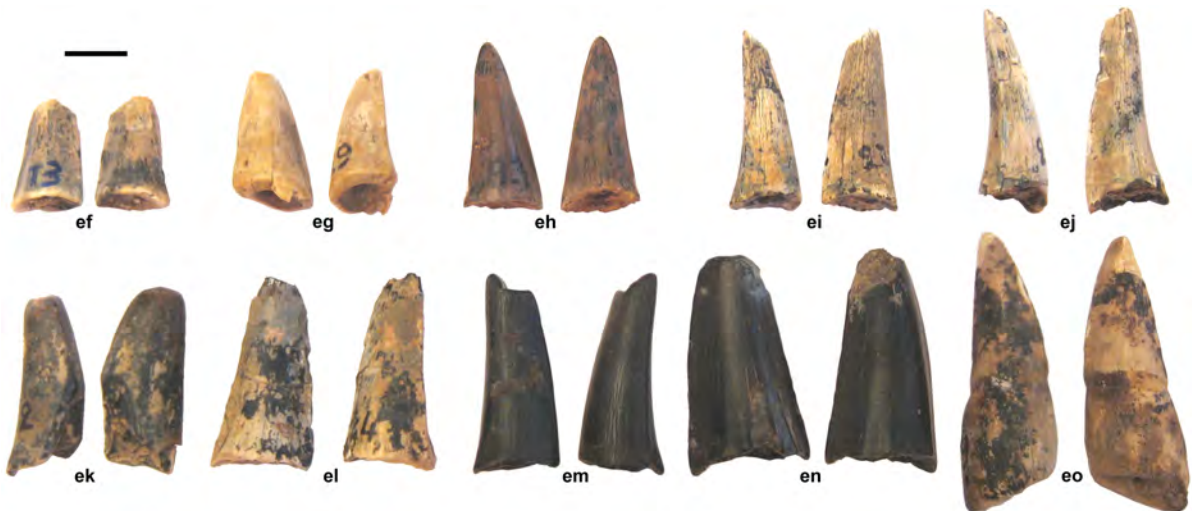
PL. 18: Dents matricule MT5, *Platecarpus indamanensis* nov. sp. Dents latérales et pharyngiennes, type VI. Deux vues latérales pour chacune : linguale à gauche, labiale à droite. Les deux dents aa et bn sont pharyngiennes, les autres sont des dents latérales. Une dent be racinée.



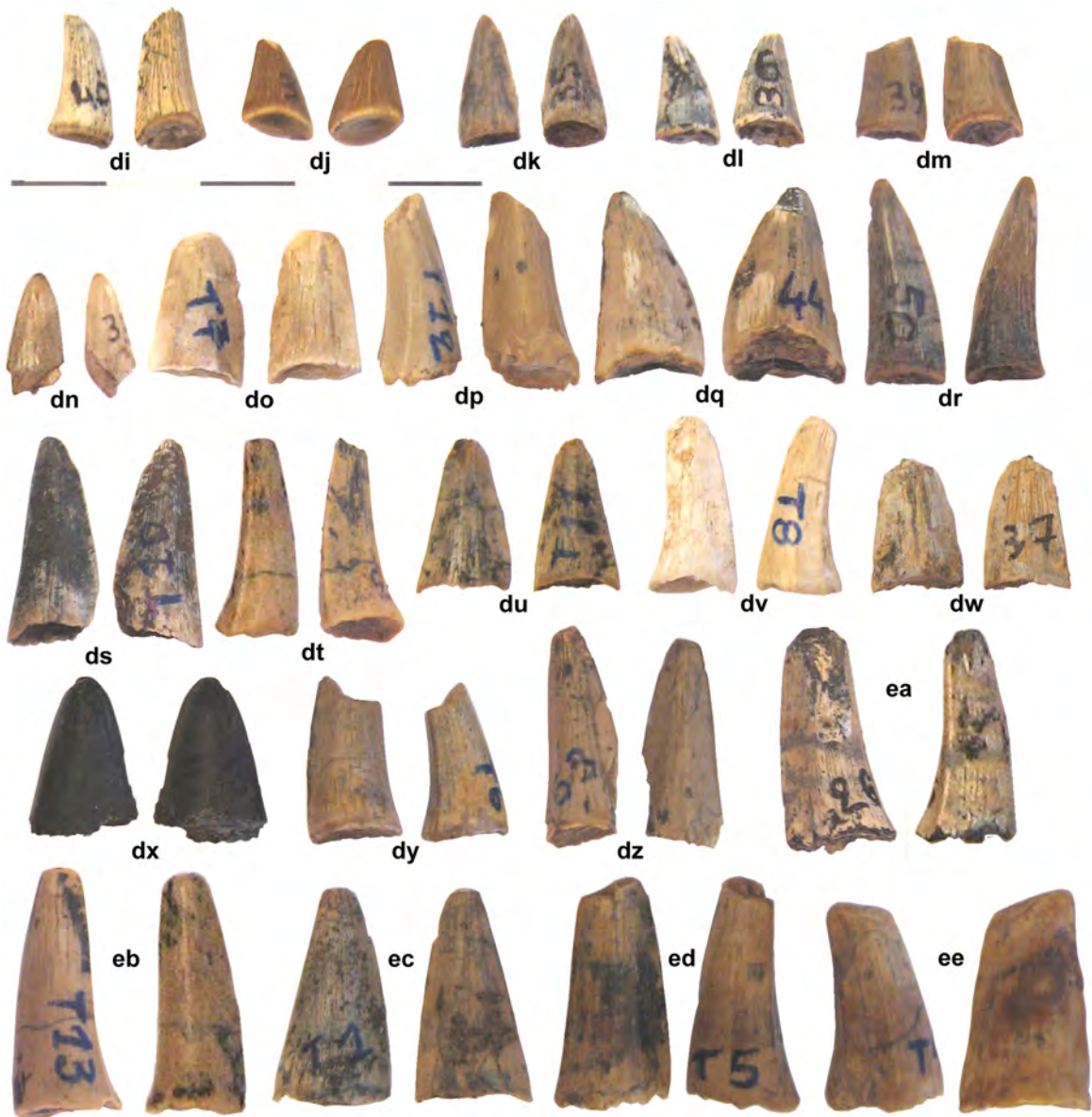
PL. 19: Dents matricule MT5, *Platecarpus indamanensis nov. sp.* Dents latérales et pharyngiennes, type VI. Deux vues latérales pour chacune : linguale à gauche, labiale à droite. bo à by et cc : dents pharyngiennes ; les autres latérales.



PL. 20: Dents matricule *MT5*, *Platecarpus indamanensis nov. sp.* Dents latérales, type *VI*. Deux vues latérales pour chacune.



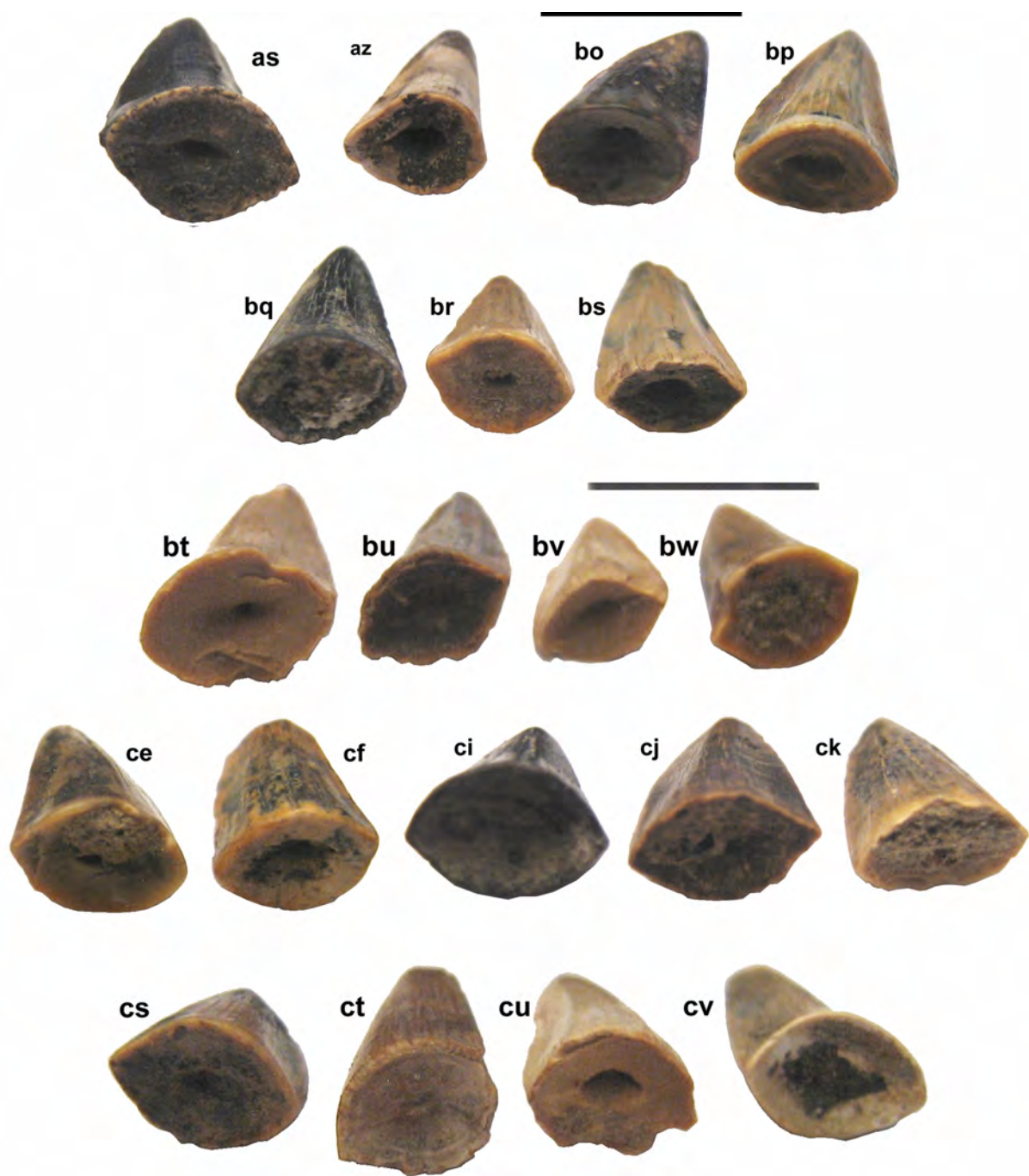
PL. 21: Dents matricule *MT5*, *Platecarpus indamanensis nov. sp.* Dents latérales, type *VI*. Deux vues latérales pour chacune. La dent *eo* conserve une partie de sa racine.



PL. 22: Dents matricule MT5, *Platecarpus indamanensis* nov. sp. Dents symphysaires type V, et dents latérales et pharyngiennes, type VI. Deux vues latérales pour chacune. dt, dv, ea, eb : dents symphysaires ; dj, dk, dl : dents pharyngiennes ; les autres dents latérales.



PL. 23: Dents matricule *MT5*, *Platecarpus indamanensis* *nov. sp.* Dents symphysaires type *V*, et dents latérales, type *VI*. Vues racinaires. Quatre premières lignes : dents symphysaires ; Deux dernières lignes : dents latérales. Echelles diverses.



PL. 24: Dents matricule *MT5*, *Platecarpus indamanensis* *nov. sp.* Dents latérales et pharyngiennes, type *VI*. Vues racinaires. Première ligne : *as* et *az* latérales, *bo* et *bp* pharyngiennes ; seconde et troisième lignes : dents pharyngiennes ; quatrième et cinquième lignes : dents latérales.

10 Planches : mâchoires, os dentés



(a) Vue labiale, symphyse à gauche



(b) Vue linguale, symphyse à droite

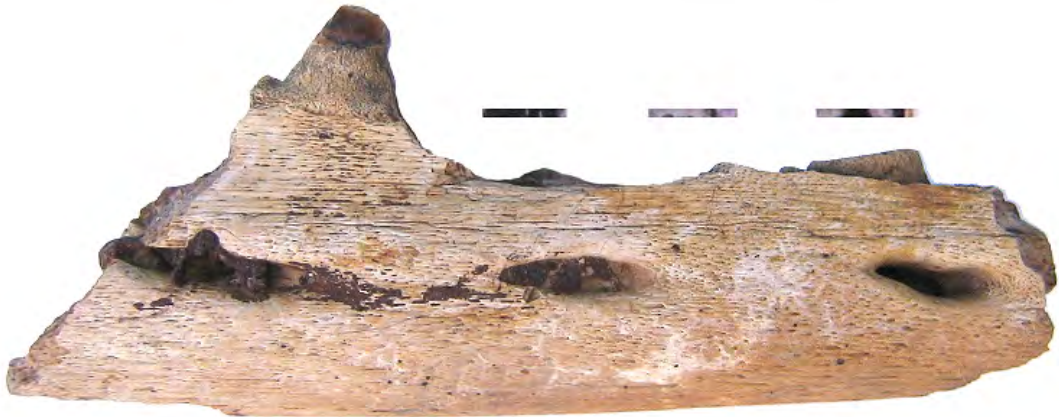


(c) Vue occlusale, symphyse en haut à gauche

PL. 25: Mâchoire matricule *MM1*, reliée aux dents immatriculées *MT2*, *Goronyosaurus nigeriensis* : dentaire gauche, partie postérieure manquante et quille manquante dans les deux cinquièmes postérieurs de la pièce. Collecteur M. MICHAUT, collection de l'ex-CAS de Tahoua.



(a) Vue occlusale, symphyse vers la gauche

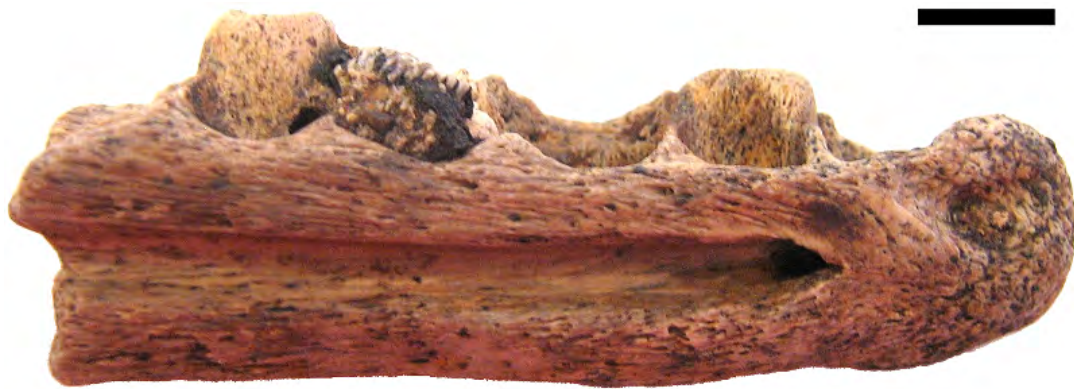


(b) Vue labiale, symphyse vers la gauche



(c) Vue linguale, symphyse vers la droite

PL. 26: Mâchoire matricule *MM3*, rapportée au matricule dentaire *MT5* : *Platecarpus indamanensis nov. sp.*, fragment de dentaire gauche avec thèques dentaires et une portion de couronne. Naissance d'une dent de remplacement avec ostéolyse : cavité en cloche bien visible sur la vue linguale.



(a) Vue linguale

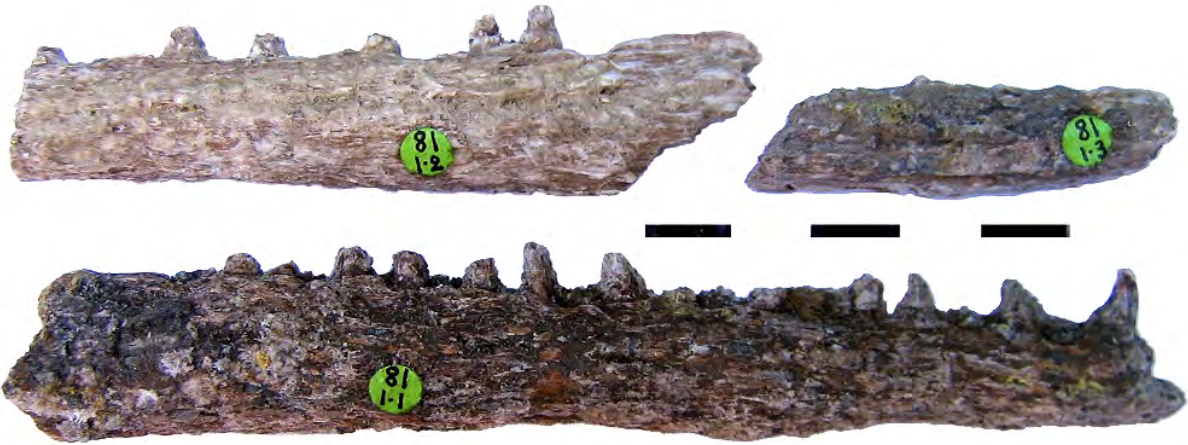


(b) Vue labiale

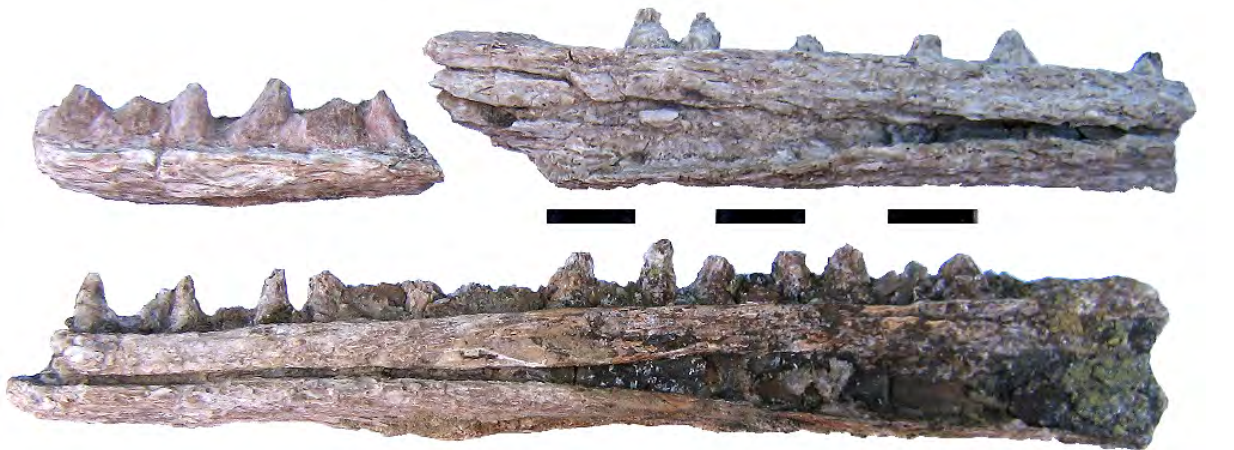


(c) Vue occlusale

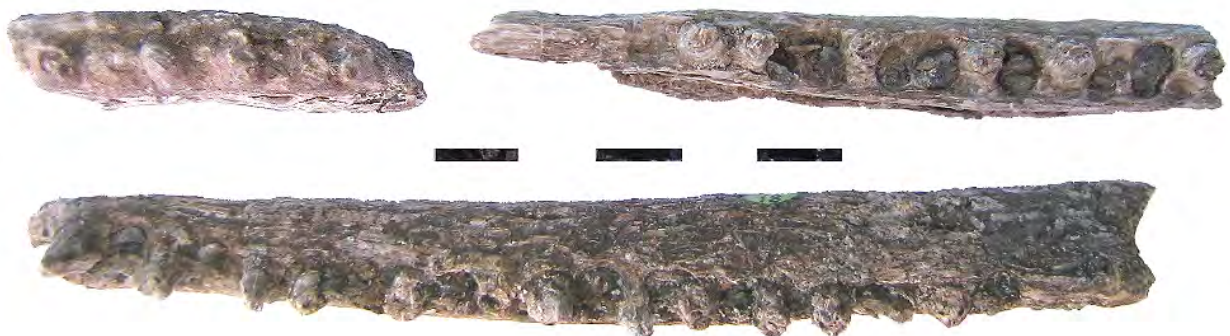
PL. 27: Mâchoire matricule *MM2* : extrémité symphysaire d'un dentaire gauche. L'un des alvéoles est occupé par des cristaux de barytine. Le mode de remplacement des dents par ostéolyse et rhizolyse est bien visible sur cette mandibule d'où les couronnes dentaires ont disparu. Le remplacement, comme la croissance en épaisseur du dentaire, se fait du côté lingual : souvenir du caractère pleurodonte plésiomorphe.



(a) Vues labiales : fragment de dentaire gauche ; deux fragments de dentaires droits.



(b) Vues linguales : fragments de dentaire droit ; de dentaire gauche ; de dentaire droit.

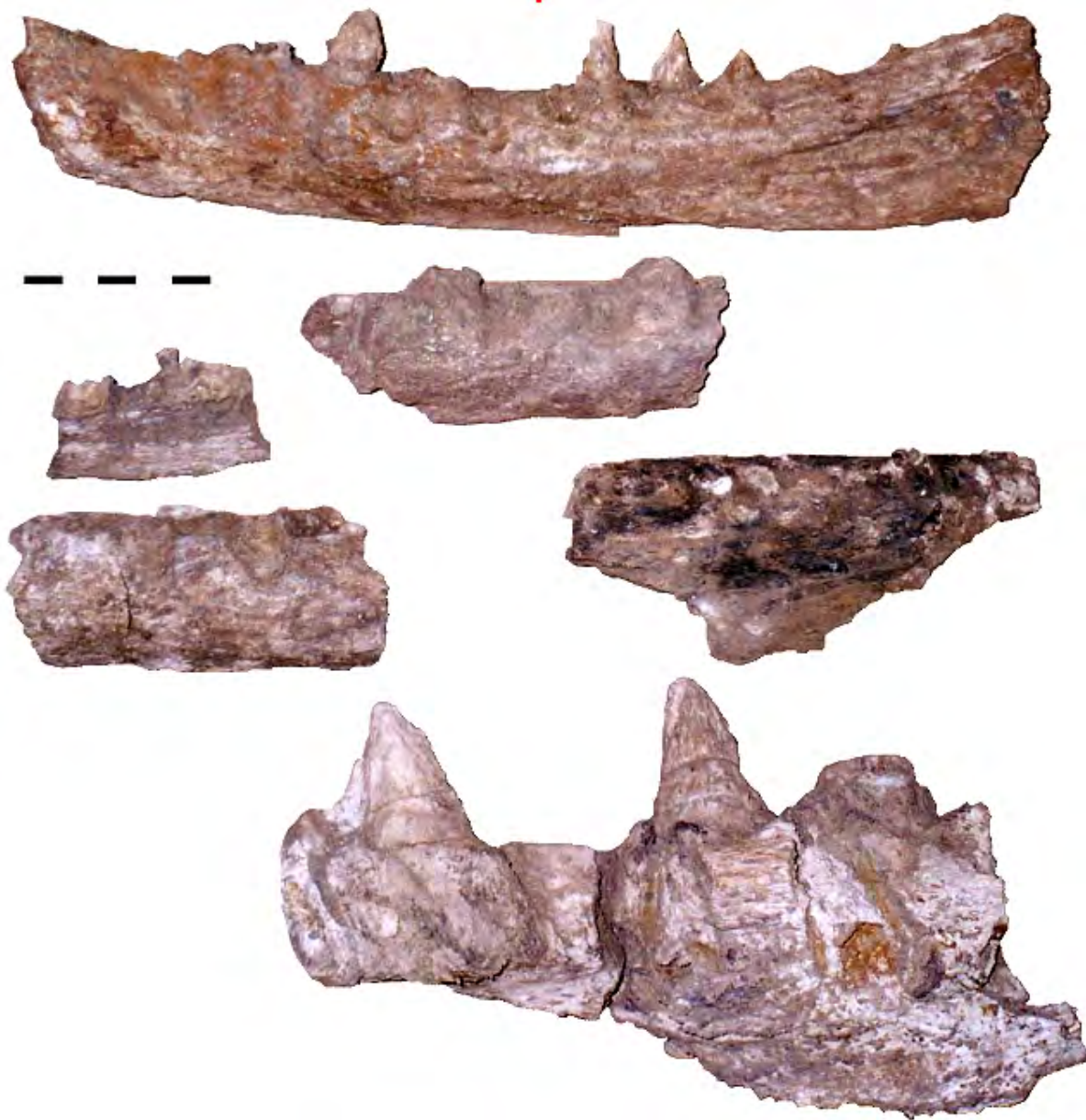


(c) Vues occlusales : fragments de dentaire droit ; de dentaire gauche ; de dentaire droit.

PL. 28: Trois fragments de dentaires du matricule *MM4*, rapportées au matricule de dents *MT6* : *Halisaurus* sp. Trois vues pour chacun. La pseudomorphose partielle en gros cristaux de gypse a effacé les détails inframillimétriques.



PL. 29: Mandibules, collecteur M. MICHAUT, collection du CAS de Niamey. Vues occlusales. Les 5 fragments minces appartiennent au matricule *MM3*, associé au matricule dentaire *MT5*; le fragment épais correspond à *MM1*, associé aux dents *MT2*. La photographie du haut est celle d'un fragment de dentaire droit, côté symphysaire à droite.

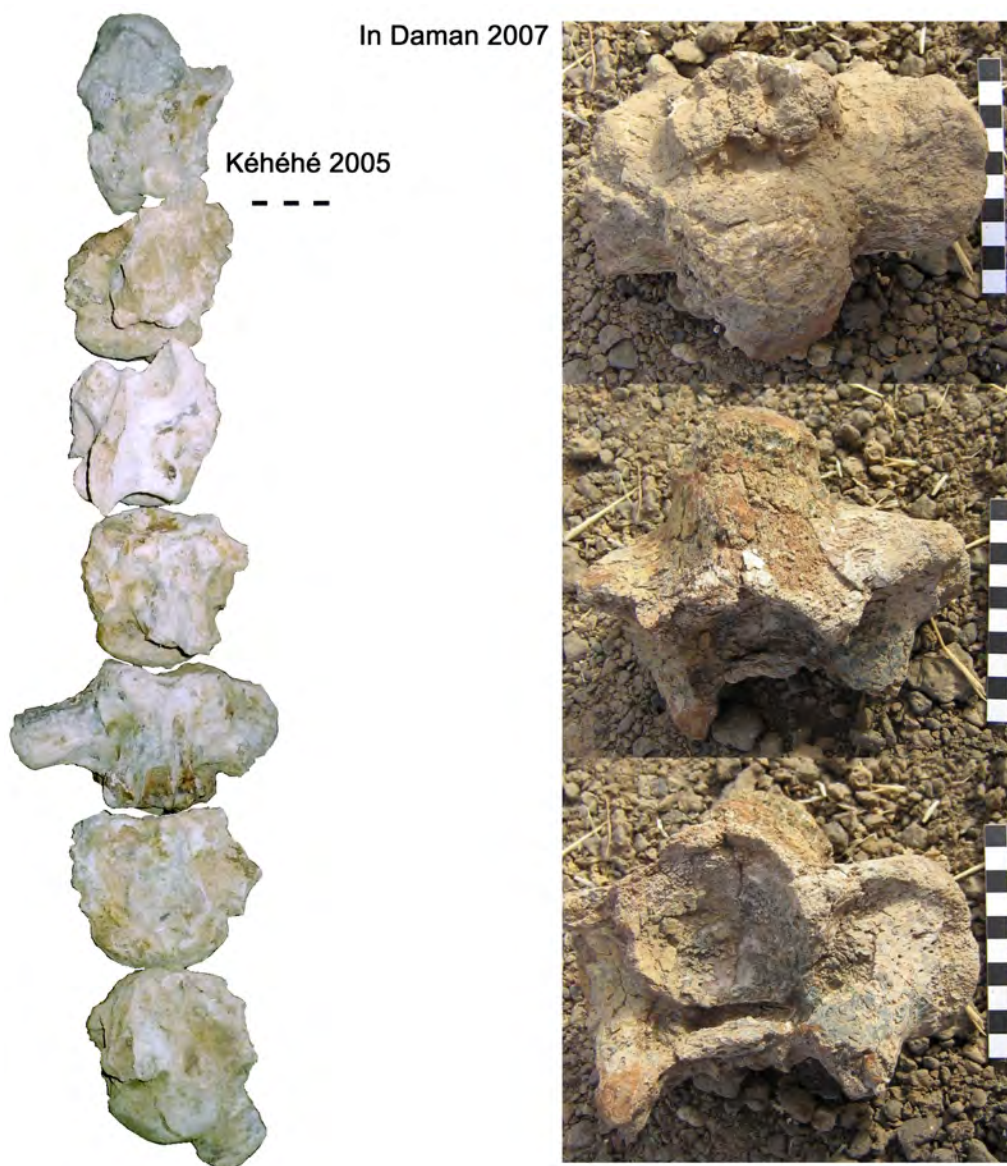


PL. 30: Mandibules, collection du CAS de Niamey. Vues linguales, mêmes pièces que sur la planche 29 : matricules *MM3* et *MM1*.

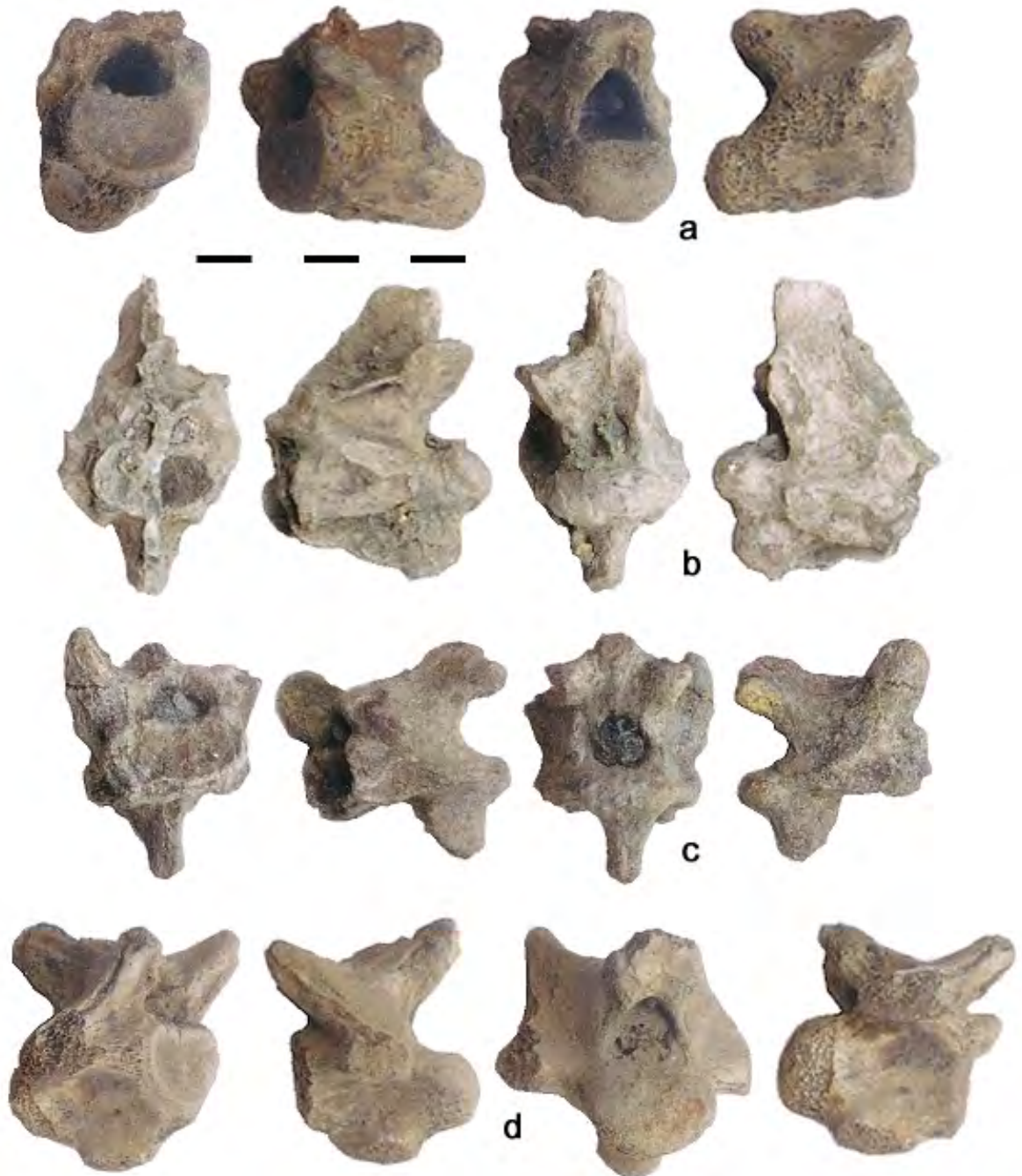


PL. 31: Mandibules, collection du CAS de Niamey. Vues labiales, mêmes pièces que sur les planches 29 et 30 : matricules *MM3* et *MM1*.

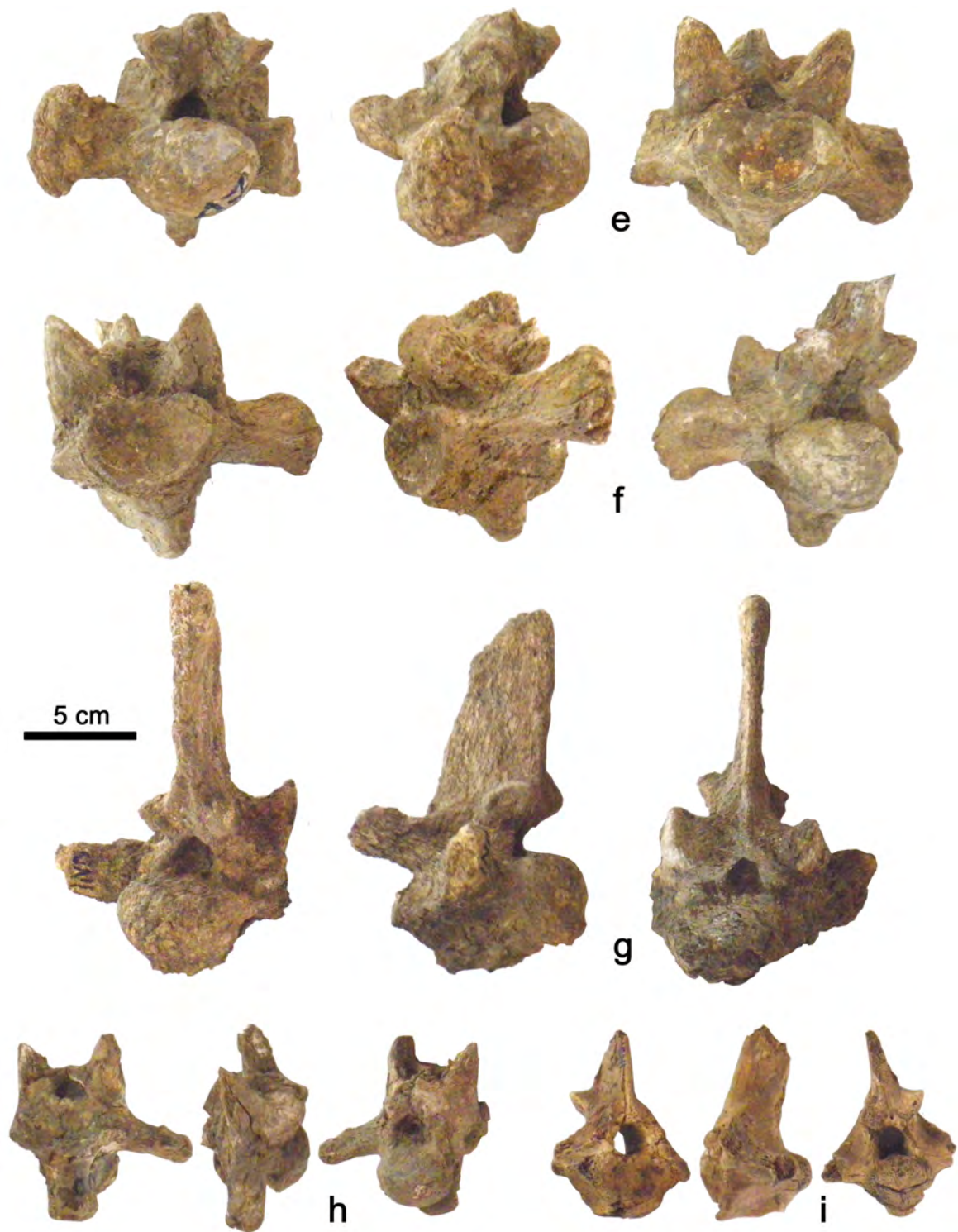
11 Planches : vertèbres



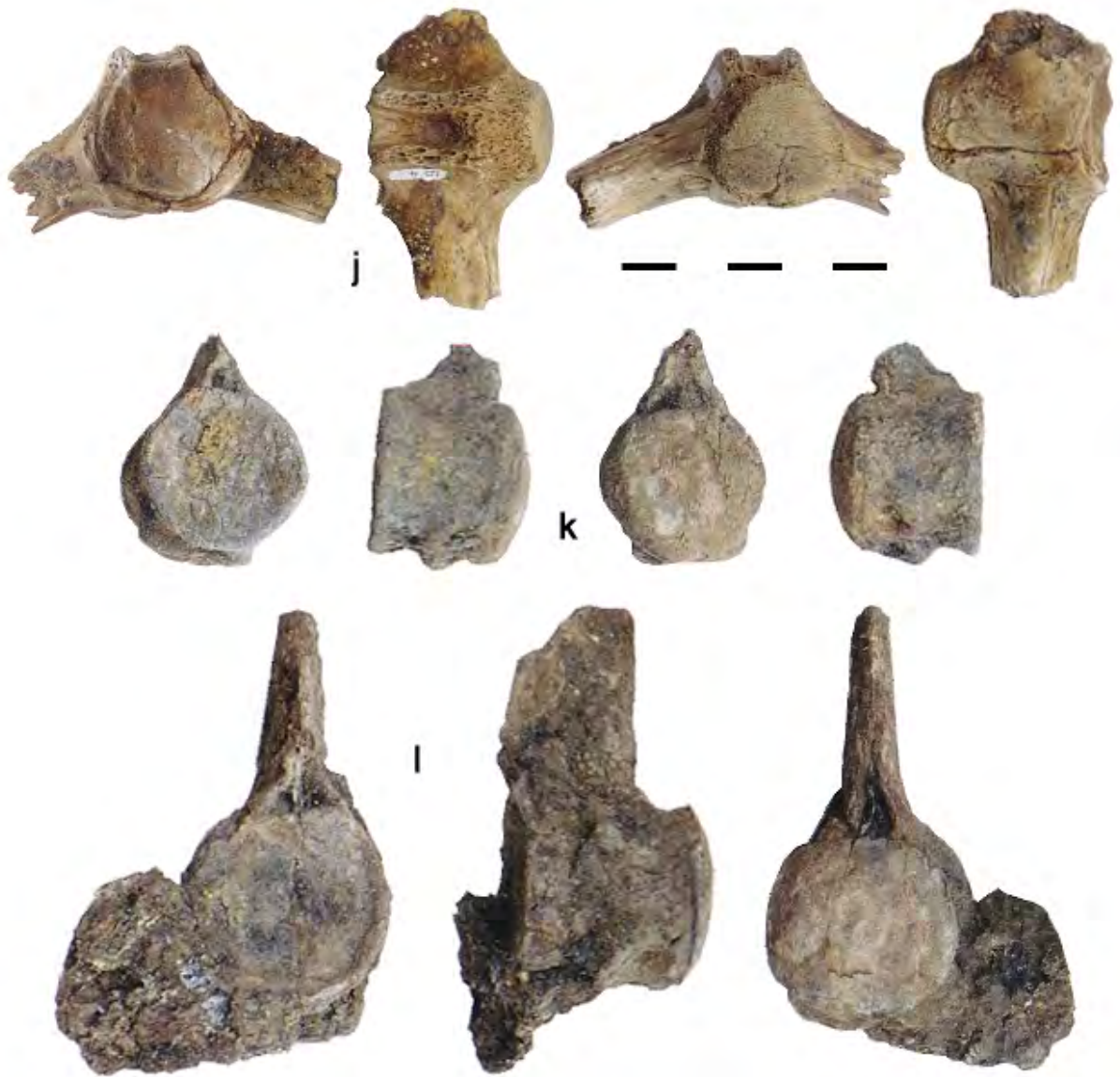
PL. 32: Vertèbres du matricule *MV1* relié au matricule dentaire *MT2* : *Goronyosaurus nigeriensis*. A gauche : 7 vertèbres thoraciques appartenant au même animal, très abîmées, non nécessairement successives, trouvées à Kéhéhé en 2005. Positions et arrangement quelconques. A droite : vertèbre médio-thoracique photographiée *in situ* à In Daman en 2007, vues neuro-caudale, hémale et crâniale, côté neural en bas pour cette dernière.



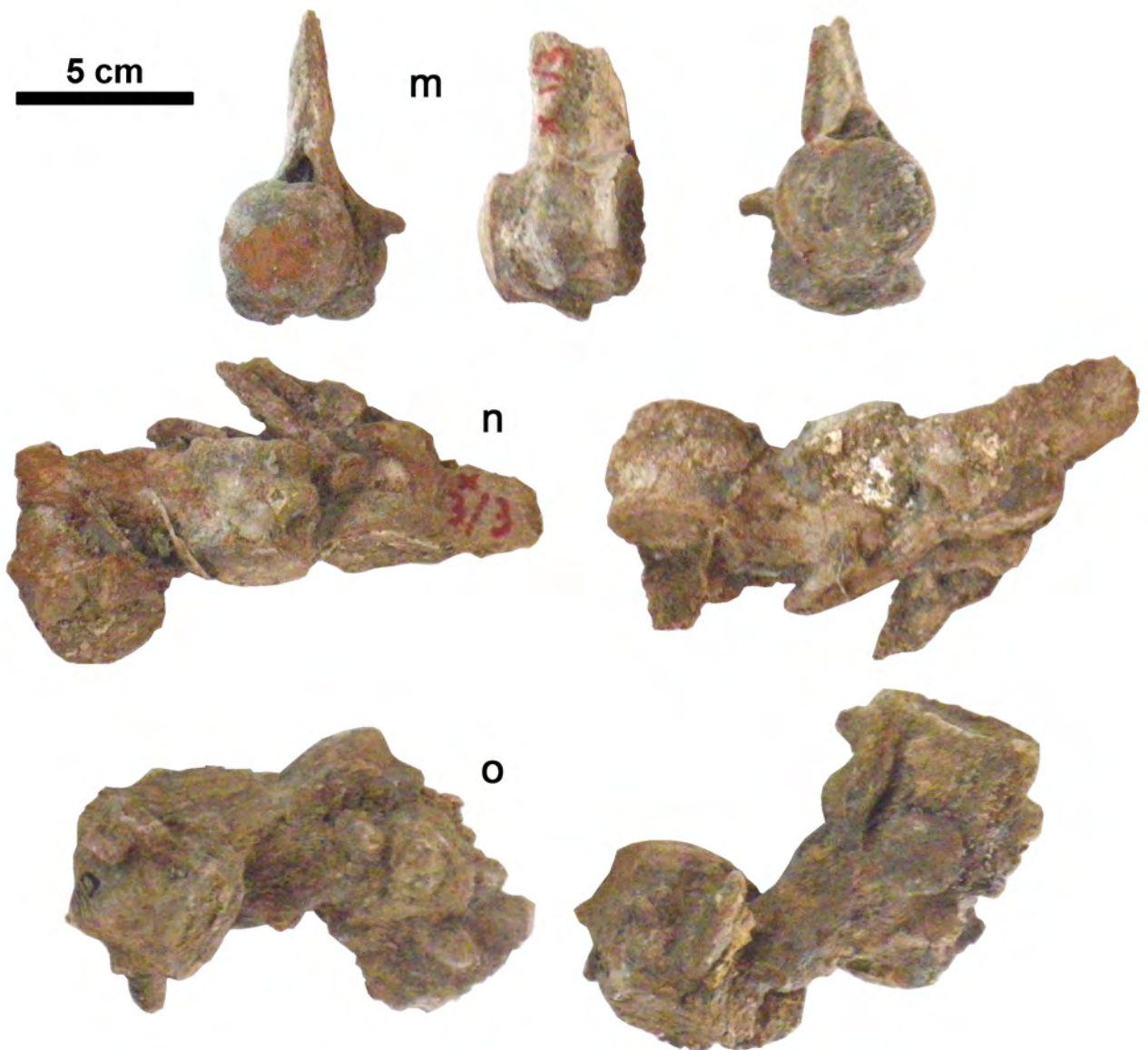
PL. 33: Vertèbres matricule *MV2*, reliées au matricule dentaire *MT5* : *Platecarpus indamanensis* *nov. sp.*
 Vertèbre *a* : dorso-cervicale, très érodée; *b* à *d* : vertèbres cervicales. 4 vues chacune. De gauche à droite : vues crâniale, latérale gauche, caudale et latérale droite.



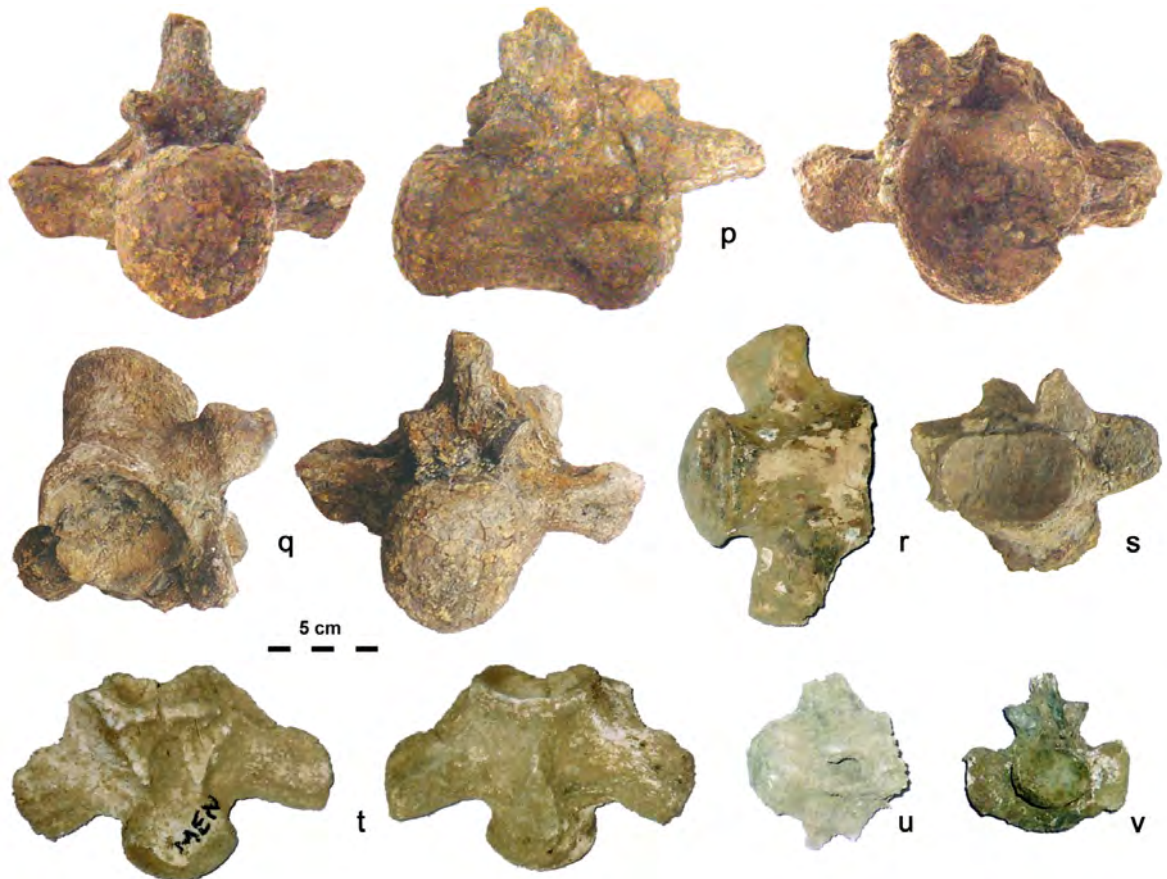
PL. 34: Vertèbres *e*, *f*, *g* : thoraciques, matricule *MV1*. Vertèbres *h* et *i* : thoraciques, matricule *MV2*. Les matricules vertébraux sont reliés respectivement aux matricules dentaires *MT2* : *Goronyosaurus nigeriensis*, et *MT5* : *Platecarpus indamanensis nov. sp.* Vues diverses : caudales (cotylaires), crâiales (coeliales), latérales et de trois-quarts.



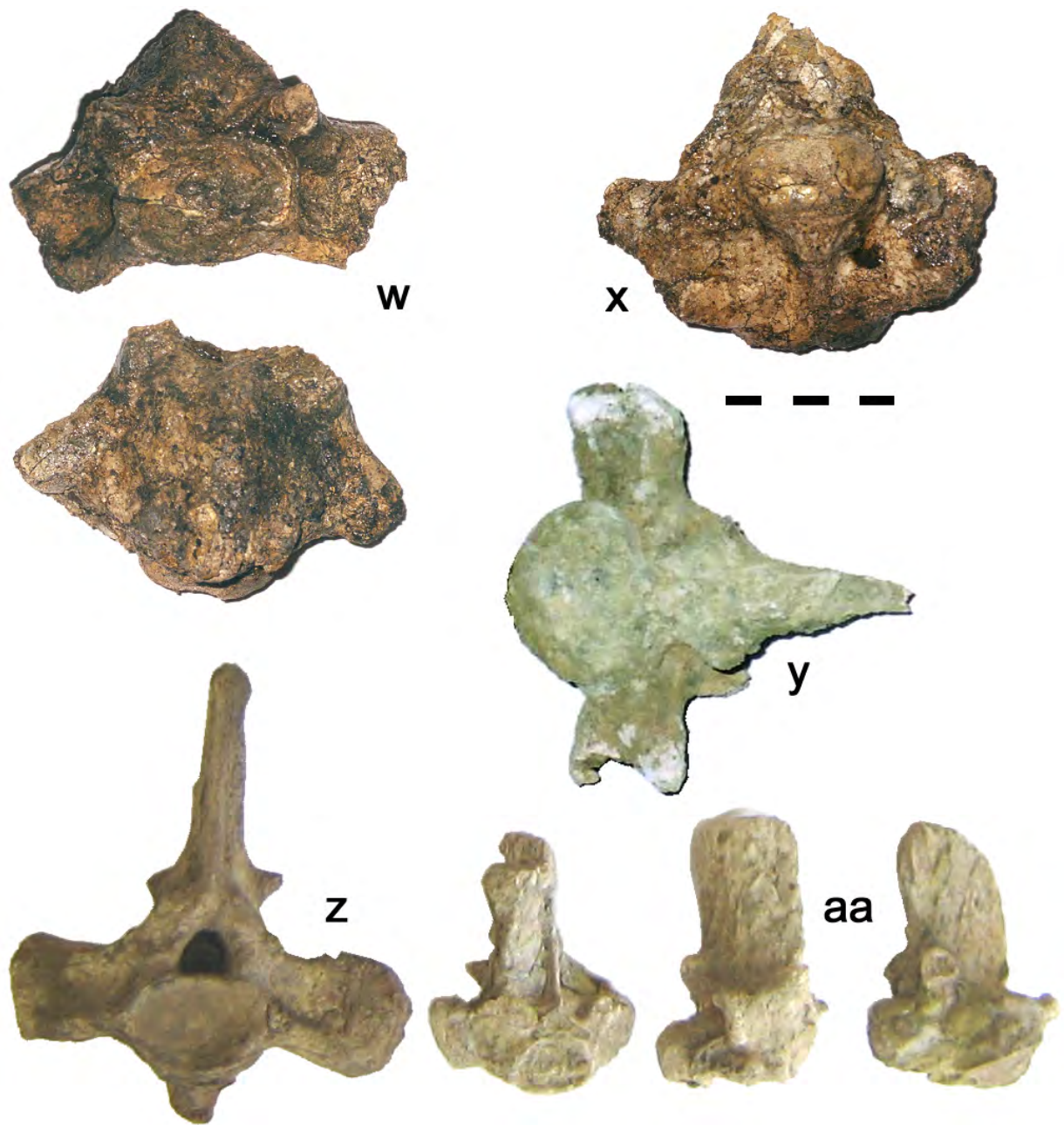
PL. 35: 3 vertèbres caudales, matricule MV3, correspondant au matricule dentaire MT5 : *Platecarpus indamanensis* nov. sp. *i* : vertèbre de la région sacrée, vues crâniale, latérale gauche, caudale, hémale. *k* et *l* : vertèbres caudales. *k* en vues crâniale, latérale gauche, caudale, latérale droite; *l* en vues crâniale, latérale gauche et caudale. Seule la troisième vertèbre conserve encore une partie importante de son apophyse neurale; un fragment de roche encaissante a été volontairement conservé.



PL. 36: Vertèbre caudale isolée, et deux groupes de vertèbres caudales, le tout appartenant au matricule MV3, correspondant au matricule dentaire MT5 : *Platecarpus indamanensis* nov. sp. Vertèbre m : vues caudale, latérale droite, crâniale. n et o sont des groupes disloqués de 3 vertèbres successives chacun.



PL. 37: *p* à *u* : vertèbres du matricule *MV1* relié au matricule dentaire *MT2* : *Goronyosaurus nigeriensis*; *v* : vertèbre non immatriculée, pouvant correspondre au matricule dentaire *MT5*, ou au matricule *MT3*. *p* est une vertèbre thoracique, vues caudale, latérale droite et crâniale. *q* : autre vertèbre thoracique, vues hémo-crâniale et neuro-caudale. *r* et *s* : deux vertèbres thoraciques, vues hémale et crâniale respectivement. *t* : vertèbre thoracique antérieure, vues neurale et hémale. *u* : vertèbre de la région sacrée, vue neurale. *v* : vertèbre dorsale, milieu du thorax, vue caudale.



PL. 38: Vertèbres *y* : matricule *MV1*; *w*, *x*, *z* : matricule *MV2*; *aa* : matricule *MV4*, ce dernier relié au matricule dentaire *MT4-MT6*. Vertèbres *w* et *x* : thoraciques, *w* en vues crâniale et neurale, *x* en vue caudale. Aspect boursoufflé dû à la bassanitisation. *y* : vertèbre de la région sacrée, vue hémale. *z* : vertèbre thoracique, vue crâniale. *aa* : vertèbre thoracique antérieure, vues crâniale, latérale gauche et latérale droite.

Références

- MDI. *Atlas de l'Afrique*. MDI, 1977.
- K. ALZOUMA. Fluctuations du niveau marin au cours du Mésozoïque et du Cénozoïque dans le bassin intracratonique des lullemeden (Niger, Afrique occidentale). *Africa Geosciences Review*, 1 :131–281, 1994.
- C. ARAMBOURG. Les vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc - Algérie - Tunisie). *Protectorat de la Rép. française au Maroc, Service géologique, Notes et mémoires*, 92 (1, 2), 1952.
- N. BARDET and X. PEREDA SUBERBIOLA. Marine reptiles from the late Cretaceous phosphates of Jordan : palaeobiogeographical implications. *Publications Scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle*, 24 (4), 2002.
- N. BARDET, X. PEREDA SUBERBIOLA, M. IAROCHÈNE, M. AMALIK, and B. BOUYA. Durophagous Mosasauridae (Squamata) from Cretaceous phosphates of Morocco, with description of a new species of *Globidens*. *Netherlands Journal of Geosciences - Geologie en Mijnbouw*, 84, 3 :167–175, 2005.
- S. BIRON. Carte géologique de l'Ader Doutchi nord, feuille Tchén Tabaraden ND-31-XXIV. *Ministère des Mines et de l'Energie*, 1987.
- J. M. CALLAWAY and E. L. NICHOLLS. *Ancient Marine Reptiles*. Academic Press, 1997.
- M. S. DIKOUMA. Fluctuations du niveau marin au Maastrichtien et au Paléocène dans le bassin intracratonique des lullemeden (Niger occidental); biochronologie et dynamique des corps sédimentaires. *Africa Geosciences Review*, 1, 3 :283–417, 1994.
- M. HANON. Cartes géologiques au 1/100000ème de l'Ader Doutchi. *BRGM Niger – AGCD Belgique*, page 16 feuilles, 1984.
- A. KANÉ and M. MICHAUT. *Kaosaurus* : un nouveau taxon de sauropsida provenant du Maastrichtien marin épicontinental du bassin des lullemeden, Niger. *hal*, 00177285 :1–26, 2007. URL <http://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00177285>.
- T. LINGHAM-SOLIAR. The mosasaur *Goronyosaurus* from the upper cretaceous of Sokoto state, Nigeria. *Palaeontology*, 31, 3 :747–762, 1988.
- M. MICHAUT. Ecosystème marin du Maastrichtien du bassin des lullemeden, Niger. *Edition libre sur CD*, 2002.
- M. MICHAUT. Stratodontidae, Maastrichtien du Niger. *hal*, 00734124 ; 00734137 :1–97, 2012. URL <http://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00734124>--<http://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00734137>.
- E. W. A. MULDER. On the alleged presence of *Halisaurus* (Squamata, Mosasauridae), in the latest Cretaceous of the Maastrichtian type area. *Netherlands Journal of Geosciences - Geologie en Mijnbouw*, 82, 3 :269–273, 2003.
- J. PIVETEAU. *Traité de paléontologie*. Editions Masson, 1952.

- M. J. POLCYN, J. LINDGREN, N. BARDET, D. CORNELISSEN, L. VERDING, and A. S. SCHULP. Description of new specimens of *Halisaurus arambourgi* BARDET & PEREDA SUBERBIOLA, 2005 and the relationships of Halisaurinae. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 183, 2 :123–136, 2012.
- M. R. ROSS. Charting the late cretaceous seas : mosasaur richness and morphological diversification. *Journal of vertebrate paleontology*, 29, 2 :409–416, 2009.
- L. TAVERNE. Les poissons fossiles et quelques dents de reptiles récoltés par C. R. Hoffmann dans le Crétacé supérieur de Vonso (bas- Congo). *Musée royal de l’Afrique centrale, Annales série in-8°, Sciences géologiques*, 70, 1970.
- oceansofkansas.com/contents. Paléontologie des mers épicontinentales du Kansas, ca. 2000. URL <http://www.oceansofkansas.com/contents.html>.
- Paleofile.com. Tétrapodes repérés au Niger, ca. 2010. URL <http://www.paleofile.com/LocalitionAfrica/Niger/Ingeneral.asp>.

Table des figures

1	Carte géologique de l’Afrique de l’ouest	3
2	Géologie de la région de Kao	4
3	La transgression maastrichtienne	5
4	Région de Kao : paléogéographie et géologie	6
5	Crânes de mosasaures du Kansas	8
6	Crâne de varan	9
7	Crâne d’iguane	10
8	Crânes de mosasaures du Crétacé	11
9	Phylogénie simplifiée des mosasaures : Halisaurinae, Russellosaurinae	12
10	Phylogénie simplifiée des mosasaures : Russellosaurinae, Mosasaurinae	13
11	Types de dents : analyse en composantes principales	16
12	6 matricules : analyses en composantes principales	17
13	Dents d’In Daman et espèces de référence : analyse en composantes principales	19
14	Dents d’In Daman et genres de référence : analyses en composantes principales	21
15	Carré de l’holotype de <i>Platecarpus indamanensis</i>	25
16	ACP : carrés et prémaxillaires	32
17	Discrimination <i>MT2</i> , <i>MT3</i> , <i>MT4</i>	33
18	Discrimination entre types <i>III</i> , <i>IV</i> et <i>VII</i>	33
19	Dents <i>MT5</i>	34
20	Dents <i>MT5</i>	34
21	Dents <i>MT5</i>	35
22	Espace écologique dentaire	35
23	Mandibules : analyse en composantes principales	36
24	Dimensions des mandibules de mosasaures	37
25	Discrimination des dentaires : distances interdentaires	38
26	ACP : vertèbres de mosasaures	39
27	Graphe discriminant pour vertèbres de mosasaures	40

Table des planches

1	Biométrie des dents	30
2	Schémas de dents <i>MT5</i>	31
3	Vertèbres de mosasaures : graphes de formes	41
4	Squelette <i>Platecarpus indamanensis nov. sp.</i> , holotype	42
5	Dent matricule <i>MT1</i>	43
6	Dents matricule <i>MT2</i>	44
7	Dents matricule <i>MT2</i>	45
8	Dents matricule <i>MT2</i>	45
9	Dents matricule <i>MT2</i>	46
10	Dents matricule <i>MT2</i>	46
11	Dents matricule <i>MT2</i>	47
12	Dents matricule <i>MT2</i>	48
13	Dents matricule <i>MT2</i> , détails internes	49
14	Dents matricule <i>MT3</i>	50
15	Dents matricules <i>MT4</i> et <i>MT6</i>	50
16	Dents matricule <i>MT4</i>	51
17	Dents matricule <i>MT5</i>	52
18	Dents matricule <i>MT5</i>	53
19	Dents matricule <i>MT5</i>	54
20	Dents matricule <i>MT5</i>	55
21	Dents matricule <i>MT5</i>	55
22	Dents matricule <i>MT5</i>	56
23	Dents matricule <i>MT5</i>	57
24	Dents matricule <i>MT5</i>	58
25	Mâchoire matricule <i>MM1</i> : dentaire gauche	59
26	Mâchoire matricule <i>MM3</i> : dentaire gauche	60
27	Mâchoire matricule <i>MM2</i> : dentaire droit	61
28	Mâchoires matricule <i>MM4</i> : dentaires	62
29	Mandibules, collection du CAS de Niamey	63
30	Mandibules, collection du CAS de Niamey	64
31	Mandibules, collection du CAS de Niamey	65
32	Vertèbres <i>MV1</i>	66
33	Vertèbres cervicales matricule <i>MV2</i>	67
34	Vertèbres thoraciques matricules <i>MV1</i> et <i>MV2</i>	68
35	3 vertèbres caudales, matricule <i>MV3</i>	69
36	Groupes de vertèbres caudales, matricule <i>MV3</i>	70
37	Vertèbres <i>MV1</i> ; vertèbre non immatriculée	71
38	vertèbres <i>MV1</i> , <i>MV2</i> , <i>MV4</i>	72