



**HAL**  
open science

## Neoselachii du Maastrichtien au sud du Niger

Marc Michaut

► **To cite this version:**

| Marc Michaut. Neoselachii du Maastrichtien au sud du Niger. 2018. hal-01729203

**HAL Id: hal-01729203**

**<https://hal.science/hal-01729203>**

Submitted on 12 Mar 2018

**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.

# Neoselachii du Maastrichtien au sud du Niger

Marc MICHAUT

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

10 mars 2018

## **Abstract**

Numerous and various remains of the Neoselachii can be found in the Nigerian sites of the Maastrichtian period. Nevertheless the fossils are scattered, never being connected each other. Five species among the seven ones presented here were already known ; yet we provide new elements and precisions about them. The two new species belong to Rhombodontidae, one of them looking like a recently described Spanish species but without identity. We also try to match the fossil items to other ones for each species ; however, this is not always clearly feasible. Coprolites are studied in the end of this article ; they are abundant and generally in good condition but it is a challenge to specify their perpetrators. We make use of thanatometric and statistical analysis in order to solve some special problems. We also try to understand the eating patterns of the animals by means of dental wear observations. Concerning the ecological features, the small number of species points out very separate ecologic niches for them. At present, three Sclerorhynchidae, three Myliobatiformes and one Lamnidae are known. All are fairly tall : their lengths generally exceed one meter.

## Résumé

Les restes de Neoselachii sont nombreux et variés dans les sites nigériens du Maas-trichtien. Il s'agit cependant d'éléments épars, jamais associés en connexion. Cinq des sept espèces présentées ici étaient déjà connues; nous apportons cependant des éléments nouveaux et des précisions les concernant. Les espèces nouvelles sont des Rhombodontidae, dont l'un ressemble à une espèce espagnole. Nous nous attachons aussi à apparier dans la mesure du possible les éléments fossiles, ce qui n'est pas toujours faisable de façon univoque. La fin de l'étude concerne les coprolithes, abondants et bien conservés; il est difficile toutefois d'en déterminer les auteurs. Des analyses thanatométriques sont parfois utiles. Nous essayons aussi de retrouver les régimes alimentaires des animaux en étudiant l'érosion dentaire. Ecologiquement parlant, le petit nombre d'espèces signifie une niche écologique bien distincte pour chacune d'entre elles. Ont été identifiés trois Sclerorhynchidae, trois Myliobatiformes, un Lamnidae. Tous sont d'assez grande taille, dépassant généralement le mètre.

## Sommaire

<b>1 Paléontologie systématique</b>	<b>3</b>
1.1 Stratigraphie . . . . .	3
1.2 Systématique . . . . .	3
<b>2 Descriptions et études</b>	<b>5</b>
2.1 <i>Rhombodus</i> sp. . . . .	5
2.2 Ecussons dorsaux . . . . .	10
2.3 <i>Igdabatis sigmodon</i> . . . . .	10
2.4 Epines caudales de raies . . . . .	15
2.5 <i>Ischirhiza nigeriensis</i> . . . . .	16
2.6 <i>Dalpiazia stromeri</i> . . . . .	19
2.7 <i>Schizorhiza stromeri</i> . . . . .	20
2.8 Dents orales de sclérorhynques . . . . .	21
2.9 <i>Lamna biauriculata nigeriana</i> . . . . .	24
2.10 Dents <i>incertae sedis</i> . . . . .	26
2.11 Denticules dermiques . . . . .	27
2.12 Nageoires . . . . .	27
2.13 Vertèbres . . . . .	27
2.14 Coprolithes . . . . .	28
<b>3 Récapitulations d'espèces</b>	<b>33</b>
<b>4 Planches</b>	<b>36</b>

## Géologie, paléogéographie

Le contexte géologique a déjà été abondamment décrit : GREIGERT [1966] ; GREIGERT and POUGET [1967] ; ALZOUMA [1994] ; DIKOUMA [1994]. On en trouvera une synthèse dans MICHAUT [2012]. Nous ne reprendrons pas ici ces descriptions, accessibles dans les articles cités.

### 1 Paléontologie systématique : position stratigraphique, positions taxinomiques

#### 1.1 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, département de Tahoua, Niger.  
Autres localités citées : près du village de Kéhéhé, centre du site à 15° 2.0' Nord, 5° 38.1' Est, département de Tahoua, Niger ; lieu-dit Mentess, à la même latitude qu'Agadès, 5 km à l'est de la frontière avec le Mali, département d'Agadès, Niger.

#### 1.2 Systématique

Cet article traite des Chondrichthyens du Maastrichtien, à l'exception des Hybodontiformes qui sont l'objet d'une publication antérieure : MICHAUT [2017a].

La classification des néosélaciens est encore fluctuante, surtout pour les taxons éteints inaccessibles aux études moléculaires. Les difficultés proviennent d'une part de la mauvaise conservation des tissus cartilagineux non calcifiés ; d'autre part, des convergences vers des attracteurs phénotypiques : le schéma requin, le schéma « sclérorhynque » (poisson-scie), le schéma raie pour ne citer que les trois principaux. Des poissons-scies existent dans les taxons Batomorphii et Selachimorpha, dont les noms devraient d'ailleurs s'inspirer d'autre chose que de schémas corporels.

Figure 1 : un cladogramme récent, proposé par VÉLEZ-ZUAZO & AGNARSSON en 2011 ; seuls les taxons qui intéressent directement cet article ont été mentionnés dans ce schéma élagué.

Le classement qui suit s'inspire de ce cladogramme. La description sommaire du matériel examiné pour reconstruire, différencier et déterminer chaque espèce est précédée d'un indice de qualité inscrit entre crochets, soit un nombre compris entre 1 et 6, suivi d'une lettre allant de A à D. L'indice 1 signifie un matériel tout juste suffisant pour tenter une reconstitution grossière d'après d'autres exemples connus. Les indices 2 à 6 indiquent une reconstitution de plus en plus fiable, avec des possibilités de descriptions de plus en plus complètes, jusqu'à la totalité des détails de l'organisme pour l'indice 6.

- niveau 6 : organisme entièrement reconstitué dans tous ses détails.
- niveau 5 : organisme reconstitué pour l'essentiel mais certains détails manquent.
- niveau 4 : organisme approximativement reconstitué, des détails importants manquent.
- niveau 3 : le plan d'ensemble est connu mais avec très peu de détail.
- niveau 2 : plan d'ensemble mal connu, quelques détails plus ou moins reconstitués.
- niveau 1 : plan d'ensemble hypothétique et quelques détails plus ou moins reconstitués.
- niveau 0 : élément figuré inexploitable.

La lettre suivant éventuellement le chiffre indique si la reconstruction peut être faite d'après le site étudié, ou non :

- lettre *A* : le matériel trouvé sur place permet d'atteindre le niveau chiffré indiqué.
- lettre *B* : le niveau est atteint d'après le matériel du site et l'observation d'espèces apparentées vivant actuellement.
- lettre *C* : le matériel trouvé sur place ne permet pas d'atteindre le niveau, mais celui-ci est atteint d'après des fossiles provenant d'autres sites.
- lettre *D* : le niveau est atteint d'après du matériel provenant d'autres sites et l'observation d'espèces apparentées vivant actuellement.

Le matériel inscrit entre parenthèses est un matériel annexe, supposé appartenir ou appartenant probablement à l'espèce mais sans preuve définitive, non utilisable directement pour les déterminations, et ne pouvant en tout état de cause faire partie du type de l'espèce.

(Classe) Chondrichthyes  
Grade Euchondrocephali

Classe Elasmobranchii *sensu* CARROLL 1988 & SHIRAI 1996  
Sous-classe Euselachii HAY 1902 [paraphylétique]  
Grade Neoselachii COMPAGNO 1977  
(Superfamille) Batomorphii CAPPETTA 1980  
Ordre Myliobatiformes COMPAGNO 1973  
Sous-ordre Myliobatoidei COMPAGNO 1973

**Rhombodus** *sp.* DAMES 1881

[4C] Matériel examiné : une cinquantaine de dents ; (une vingtaine d'épines dorsales).

**Igdabatis sigmodon** CAPPETTA 1972 CAPPETTA 1972

[3A] Matériel examiné : plusieurs centaines de dents ; (14 aiguillons).

**Gen. sp.**

[1A] Matériel examiné : 15 couronnes dentaires.

Ordre Pristiformes [Pristoidei CAPPETTA 1980]  
Famille Sclerorhynchidae CAPPETTA 1974

**Ischirhiza nigeriensis** LEIDY 1856 (TABASTE) 1963

[4C] Matériel examiné : plusieurs centaines de dents.

**Dalpiazia stromeri** CHECCHIA-RISPOLI 1933 CHECCHIA-RISPOLI 1933

[3A] Matériel examiné : trois dents.

**Schizorhiza stromeri** WEILER 1930 WEILER 1930

[5C] Matériel examiné : trois dents.

(Superfamille) Selachimorpha MALLATT & *al.* 2007  
Grade Galeomorphii *s.n.* VÉLEZ-ZUAZO & AGNARSSON 2011  
Ordre Lamniformes BERG 1958

**Lamna biauriculata nigeriana** CUVIER 1816 ou 1817 (WANNER) 1902 CAPPETTA 1972

[5D] Matériel examiné : une dizaine de dents.



FIG. 1: Cladogramme élagué pour les taxons représentés à In Daman, adapté de VÉLEZ-ZUAZO & AGNARSSON 2011.

## 2 Descriptions et études

### 2.1 *Rhombodus sp.*

*Rhombodus andriesi* NOUBHANI & CAPPETTA 1994

*R. binkhorsti* DAMES 1881 Maastrichtien, Amérique du nord

*R. bondoni* ARAMBOURG 1952 Maastrichtien, Maroc

*R. carentonensis* VULLO 2005

*R. ibericus* KRIWET & al. 2007 Espagne

*R. laevis* CAPPETTA & CASE 1975 Campanien sup., USA

*R. meridionalis* AR. 1952 Maastrichtien, Maroc

*R. microdon* AR. 1952 Maastrichtien, Maroc

les planches 1, 2 et 3, pages 36 à 38, présentent sous plusieurs vues 12 dents de *Rhombodus sp.* choisies parmi les mieux conservées de la collection d'In Daman. La planche 6, page 41, montre quatre dents atypiques par rapport à l'ensemble de la collection : plus petites, et plus aplaties pour trois d'entre elles. Sur la planche 4, page 39, les 32 dents restantes de la collection, sous deux vues chacune. La planche 5, page 40 quant à elle, montre des vues agrandies de deux dents des planches 2 et 3. La collection complète récoltée pour l'essentiel en 2002 contient 48 dents, toutes présentées ici.

La planche 4 permet de se rendre compte de la diversité des dents de Rhombodontidae. Leurs tailles s'échelonnent de 1 à 3 mm et leurs formes paraissent très variées.

La surface des dents semble émoussée ; elle est toujours polie et luisante. Ceci pourrait s'expliquer par l'action du ressac avant l'enfouissement : en effet, la plupart des fragments osseux centimétriques trouvés dans les mêmes strates (*bone beds*) du site ont été ainsi érodés ; cependant, cette usure ne concerne pas les dentines des dents centimétriques d'autres espèces, ni celles de dents millimétriques, d'autres espèces encore. On constate par ailleurs la persistance de détails fins sur les zones convexes des dents de Rhombodontidae ; d'autre part l'aspect poli existe aussi dans les concavités étroites. Nous sommes ainsi amenés à conclure que l'érosion par frottement sur le substrat n'a exercé qu'une influence minimale sur l'aspect définitif des dents ; *a priori*, celles-ci possédaient déjà ces formes émoussées du vivant des animaux. Enfin,

l'usure constatée sur les os peut aussi être attribuée à l'action de divers charognards, sans que les parts précises de l'effet de ressac et de l'effet de charognage puissent être précisément déterminées. Le charognage n'aurait pu que faire disparaître les dents millimétriques, ce qui a probablement eu lieu pour nombre d'entre elles, et non les user.

La variété des formes et des tailles peut provenir des différences de positions : dents centrales, latérales ou marginales, dents antérieures ou postérieures, dents appartenant à la plaque inférieure ou à la plaque supérieure, mais encore d'âges distincts des animaux. Il se peut également qu'on ait affaire à plusieurs espèces. Pour examiner cette dernière hypothèse, nous avons recours à une ACP dont les résultats sont affichés sur la planche 7, page 42. Quatre mesures ont été effectuées :  $a$ , longueur de la couronne ;  $b$ , sa largeur ;  $c$ , hauteur de la couronne ;  $d$ , hauteur de la racine. Les couronnes étant en général peu érodées du fait de la mastication, la mesure de  $c$  semble pertinente. Ont été pris en compte pour l'analyse un paramètre extensif, l'aire  $ab$  ; trois paramètres intensifs (facteurs de forme) :  $a/b$ , l'allongement de la couronne,  $(a + b)/(c + d)$ , l'aplatissement de la dent,  $c/d$ , le rapport des hauteurs de la couronne et de la racine. Le choix de ces 4 coordonnées au lieu des 4 longueurs mesurées initialement permet une représentation plus lisible des résultats.

Les diagrammes dans les trois plans principaux 1 – 2, 1 – 3 et 1 – 4 sont tous performants (performances positives) et donnent ensemble une vue complète du nuage de points. Il n'apparaît aucune séparation en nuages de points distincts dans aucun des 3 plans, ce qui rend superflue toute tentative de distinguer plusieurs espèces. D'autre part, les 4 dents estimées *a priori* atypiques, celles de la planche 6, représentées par les points violets, sont simplement plus petites que les autres, quoique possédant des détails particuliers au niveau des racines ; nous les interprétons comme des dents marginales. Les dents choisies pour les vues de détails, en points rouges, sont dispersées dans tout le nuage de points ; ainsi le sous-ensemble qu'elles constituent peut-il être considéré comme bien représentatif. Le paramètre distinctif le plus important est la taille des dents ; le second est le rapport couronne / racine. Ces deux paramètres ne sont pas corrélés (projections des axes 1 et 4 presque orthogonales dans le premier plan principal, qui est par ailleurs presque confondu avec le plan déterminé par ces deux axes). Cette anticorrélation entre les deux premiers paramètres explique les aspects visuellement très divers de l'ensemble des dents.

La planche 7 comprend, pour confirmer les conclusions de l'ACP, un arbre de dissemblance. La distance ultramétrique entre deux dents quelconques est presque toujours assez grande, et comparable à la distance maximale entre deux dents : aucun regroupement ne saurait être pertinent. Cependant les branches sont de longueurs variées, ce qui traduit l'impression générale d'une grande diversité morphologique. La bonne représentativité des dents choisies pour les images détaillées (en rouge) est encore vérifiée par cette seconde analyse. On notera que l'arbre de dissemblance constitue, pour une espèce donnée, une signature utilisable à chaque fois qu'un échantillon de dents suffisamment nombreux est disponible. La visualisation du nuage de points de mesures par ACP ou par d'autres méthodes (matrice de graphes, graphe multidimensionnel) constitue également une signature.

Le genre *Rhombodus* appartient, d'après CAPPETTA *in* Ichthyologie, aux Myliobatiformes, avec pour caractère essentiel des dents monaulacorhizes très proches de celles des Dasyatidae. Cet auteur place les Rhombodontidae en quelque sorte comme sous-famille des Dasyatidae (*cf.* BERTIN & ARAMBOURG ; BLOT) de préférence, ou des Hypolophidae (*cf.* GLÜCKMAN ; PATTERSON) en seconde intention. Il leur dénie une origine chez les Myliobatidae. CAPPETTA distingue chez Rhombodontidae deux genres seulement, *Rhombodus* et *Pucabatis*. La famille apparaît au Campanien et s'éteint à la limite KT ; elle se retrouve dans le monde entier, sauf

au moyen-orient et en extrême-orient.

*Pucabatis* est caractérisé par cinq cannelures transversales à la surface orale ; les dents étudiées ici présentent, au contraire, des alvéoles irrégulièrement disposés (planche 5) ; une appartenance à *Pucabatis* est donc exclue.

Les caractères généraux du genre *Rhombodus*, répertoriés par CAPPETTA in Ichthyologie, sont pour certains assez vagues ; nous ne discuterons ici que les plus précis d'entre eux. Les formes de nos dents en vue occlusale sont variées, depuis l'hexagone, le plus fréquent, jusqu'au parallélogramme, avec souvent des angles arrondis ; cette forme devient ainsi, pour les petites dents surtout, quasi ovale. Les murailles des couronnes sont dépourvues de striation, sauf lorsqu'une dégradation chimique a eu lieu (dent *g*, planche 2), ce qui exhibe la structure de la dentine. En vue racinaire, la racine bilobée montre en général deux triangles ; toutefois des écarts importants existent : la dent *d*, planche 1 entre autres, possède des lobes semi-circulaires ; les dents atypiques *as*, *au*, *av* de la planche 6 montrent des sillons sinueux. Certains lobes racinaires sont larges, d'autres étroits, presque pointus (dent *at*). Il n'existe cependant aucune solution de continuité entre tous ces différents aspects : aucune nécessité, ni possibilité, de distinguer plusieurs espèces. En vues labiale ou linguale, le sillon racinaire présente une section en U, plus ou moins largement ouvert, parfois en V à fond arrondi, jamais une section en oméga. Les foramens racinaires sont à peu près inexistantes.

Les espèces *R. binkhorsti* et *R. microdon*, dont les dents possèdent des murailles cannelées, ne peuvent correspondre à notre collection. Chez *R. meridionalis* et *R. bondoni*, les faces orales des couronnes sont ridées ; absence de correspondance là aussi. L'espèce la plus ressemblante est *R. ibericus* du sud des Pyrénées (KRIWET et al. [2007]). Ressemblance aussi avec un *Rhombodus sp.* du nord castillan, décrit par CORRAL et al. [2015]. La planche 8 montre, à la même échelle, 4 dents de notre collection, ainsi que quelques dents de *R. ibericus*, du *Rhombodus sp.* précité, et de *R. binkhorsti*. Nous listons ci-dessous les caractères communs entre notre espèce, *R. ibericus* et le *Rhombodus sp.* castillan :

- aspect général arrondi, pas d'angles vifs ;
- la couronne possède des alvéoles irrégulièrement disposés ;
- formes occlusales variées : hexagones, parallélogrammes, à angles plus ou moins arrondis ;
- murailles non striées ;
- lobes racinaires essentiellement triangulaires mais parfois semi-circulaires ;
- le sillon racinaire a une section en U ;
- pas ou très peu de foramens racinaires.

Ces caractères sont pour certains plutôt flous ; ils ne sont pas forcément exclusifs du groupe des 3 espèces, et n'ont pas de polarité plésiomorphe ou apomorphe précise. Notre espèce se rapproche davantage du *Rhombodus sp.* castillan par la forte variation de forme des lobes racinaires, la présence d'un sillon sinueux sur certaines dents et plus généralement par une forte diversité de formes. Cependant les tailles (mesure *a*) des dents de cette espèce se situent entre 3 et 5 mm, alors que les nôtres s'échelonnent entre 1 et 3 mm.

Nous concluons finalement à une très forte parenté entre cette espèce et la nôtre, que seule distingue la taille des animaux, et à une parenté un peu plus éloignée avec *R. ibericus*, plus grande également que notre espèce ( $a = 1.5$  à 5 mm) et dont les dents sont d'aspect beaucoup plus homogène. Les trois espèces constituent un groupe bien distinct des autres membres du genre *Rhombodus*.

La grande diversité des dents peut laisser supposer aussi la coexistence de plusieurs espèces dont les caractéristiques se recouvriraient fortement, les rendant indistinctes les unes des autres quelle que soit la méthode d'analyse. Par sa faible profondeur, le biotope d'In Daman ressemble



Caractères:

- 1 : 5 fortes stries sur face occlusale
- 2 : murailles de la couronne striées
- 3 : formes occlusales variées : hexagones, parallélogrammes, etc.
- 4 : dents de formes globales hétérogènes
- 5 : longueur couronne = 1 à 3 mm
- 6 : dents mousses

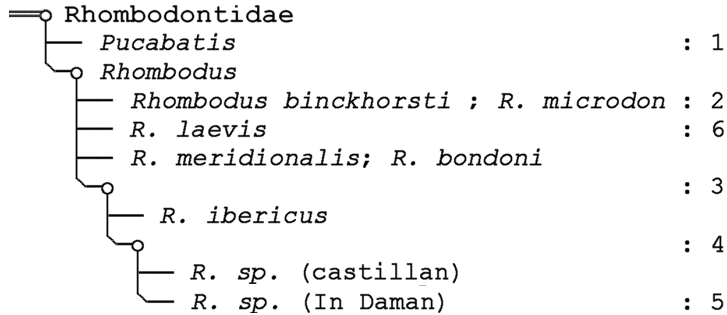


FIG. 2: Rhombodontidae : quelques caractères possiblement apomorphes et le cladogramme, incomplètement résolu, qui en résulte.

à un lagon. On observe dans les lagons actuels la coexistence d'espèces très proches, occupant des niches écologiques semblables. Par exemple chez les balistidés, les pomacanthidés, les acanthuridés, les chétodontidés, on trouve couramment cinq à dix espèces différentes mais très voisines sur un même territoire de quelques hectares ; si de telles espèces devaient être étudiées sous le seul aspect de leurs dents isolées, il est très probable que leur discrimination ne puisse alors être effectuée.

Inversement, on peut se demander si notre espèce et *R. ibericus* d'une part, notre espèce et le *Rhombodus sp. castillan* d'autre part, et enfin *R. ibericus* et le *R. sp. castillan*, sont réellement des espèces différentes. L'ACP et le diagramme de dissemblance de la figure 3, basés sur 4 mesures de longueurs, apportent les réponses : il s'agit effectivement de 3 espèces distinctes. Bien que les nuages représentatifs se recouvrent partiellement, leurs barycentres sont nettement séparés. Le nombre de dents de notre espèce a été réduit à 16 de façon à équilibrer l'échantillonnage entre les 4 espèces choisies. De nouveau, les 4 dents atypiques s'intègrent bien dans le nuage des 16 dents. L'espèce *R. binckhorsti* a été prise ici comme référence externe au groupe des 3 espèces à discriminer. On remarquera qu'au sein de *R. binckhorsti* et du *Rhombodus castillan*, les dents semblent différer entre elles davantage par la taille que par le facteur de forme couronne/racine, tandis que c'est l'inverse qui prévaudrait pour notre espèce et pour *R. ibericus* ; toutefois ces hypothèses resteraient largement à confirmer par l'analyse d'effectifs de dents plus importants.

Quant aux localisations des Rhombodontidae, l'espèce *R. binckhorsti*, trouvée en Europe, en Afrique du nord et en Amérique du sud, est assez ubiquitaire ; les autres rhombodontidae sont par contre, endémiques de territoires restreints : *Pucabatis* ne se trouve qu'en Bolivie ; *R. microdon*, *R. meridionalis*, *R. bondoni* proviennent uniquement du Maroc ; *R. laevis*, des USA ; *R. ibericus* et le *R. sp. castillan*, d'Espagne du nord ; notre *R. sp.*, du Niger central.

La moitié environ des dents de notre *Rhombodus sp.* possèdent encore leurs alvéoles adamantins ; les autres montrent une face occlusale érodée mais toujours polie et luisante, à l'exception de quelques dents qui furent affectées par des processus de dégradation chimique *post mortem*. On en déduit quelques notions sur l'alimentation de l'animal : les organismes ingérés n'étaient pas extraits du sol marin ; ils comportaient pour une part d'entre eux, de

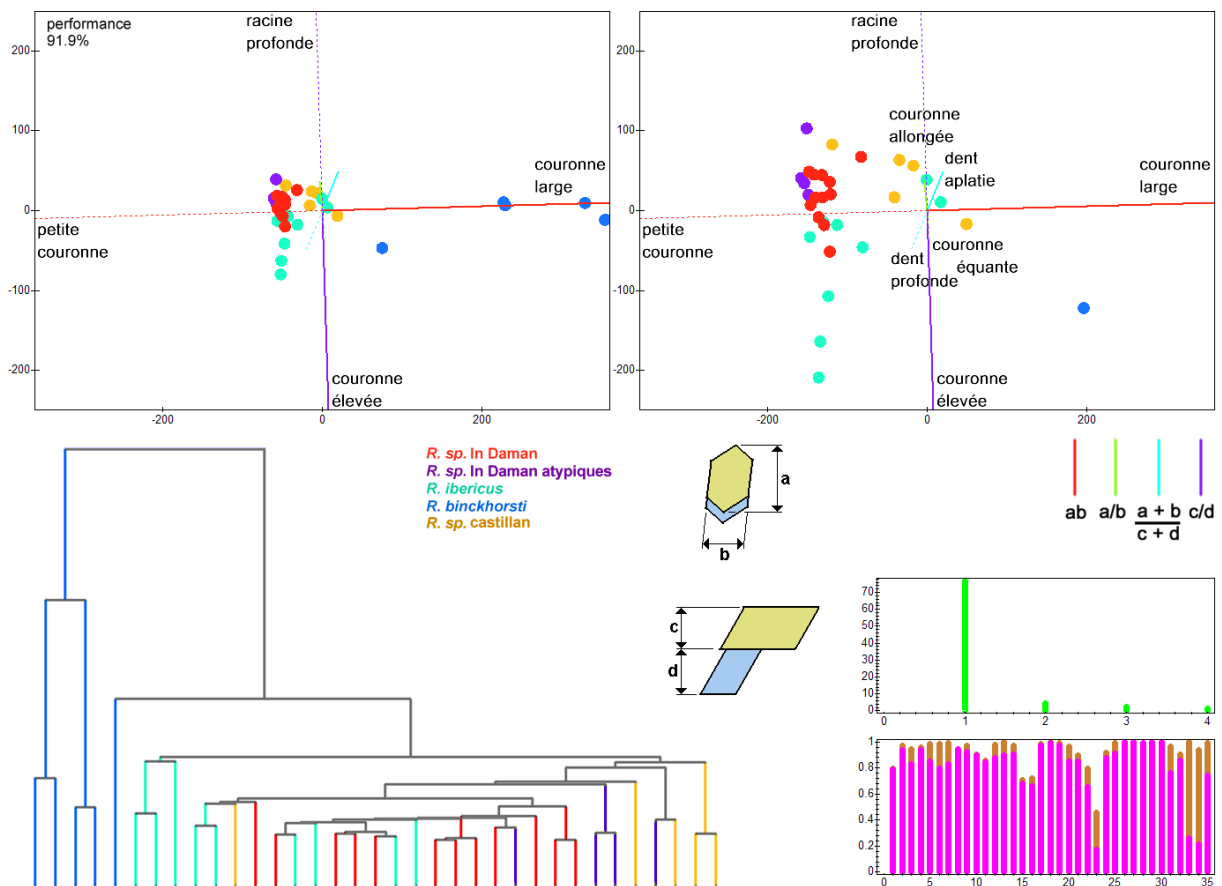


FIG. 3: Analyses ACP pour 4 espèces de *Rhombodus* : l'espèce d'In Daman, représentée par les 16 dents des planches 1 à 4 pour laquelle sont différenciées les 4 dents atypiques de la planche 4 ; l'espèce récemment décrite *R. ibericus* représentée par 9 dents ; le *R. sp. castillan*, également décrit récemment, représenté par 5 dents ; *R. binckhorsti* qui joue le rôle d'extra-groupe, représenté par 5 dents aussi. Mesures sur *R. ibericus* des pyrénées : d'après KRIWET et al. [2007], échantillons FONT6-P-027 (holotype), JUL-P-001, SUT-P-004, SUT-P-007, FONT6-P-029, FIG2-P-025, FIG2-P-023, FIG2-P-011, FIG2-P-004 ; mesures sur *R. binckhorsti* du nord castillan : d'après CORRAL et al. [2015], échantillons MCNA 14800, MCNA 14757, MCNA 14758, MCNA 14759, MCNA 14834 provenant d'une seule et même plaque dentaire ; mesures sur *R. sp.* du nord castillan : d'après CORRAL et al. [2015], échantillons MCNA 14777, MCNA 14771, MCNA 14767, MCNA 14781, MCNA 14801. Tous les matricules cités sont ceux des auteurs. En haut à gauche : vue générale des points représentatifs des 35 dents analysées ; en haut à droite : agrandissement de la partie centrale du graphe pour bien distinguer les 3 espèces principalement concernées. Les graphes en vert, et en violet/brun donnent les valeurs propres de l'ACP et les  $\cos^2 \theta$  : on remarquera l'aplatissement du nuage de points, rendant inutiles les affichages des autres plans principaux. Les deux paramètres discriminants essentiels sont la taille de la dent (axe rouge) et la hauteur relative de la couronne (axe violet). L'aplatissement de la dent et la forme, équante ou allongée, de la couronne, ne jouent pratiquement aucun rôle pour la distinction entre espèces ; ces deux paramètres, quoique là aussi secondaires, avaient un peu plus d'importance quant à la distinction intraspécifique des dents de notre *Rhombodus* (planche 7). En bas à gauche : le dendrogramme de dissemblance distingue très bien *R. binckhorsti* et assez bien entre elles les 3 autres espèces ; il existe, comme pour l'ACP, un certain recouvrement.

très fines particules abrasives. Nous pouvons penser à une alimentation mixte, avec de petits animaux benthiques au corps mou ou chitineux, de petits vertébrés, des plantes, et des algues comme les rhodobiontes, ces derniers, plantes et rhodobiontes étant attestés sur le site d'In Daman.

## 2.2 Écussons dorsaux

Sur la planche 9, page 44, 21 écussons dorsaux typiques de raies. Les 17 premiers (*aw* à *bm*) forment un ensemble très homogène avec arêtes vives, faces antérieures lisses, cannelures plus ou moins nombreuses et accentuées sur la face postérieure. Les 4 écussons restants (*bn* à *bq*) présentent des morphologies et des décorations différentes des 17 premiers, et différentes entre elles ; *bn*, *bo* et *bp* portent des nodules irréguliers. Ces écussons sont à rapprocher de deux pièces du Congo présentées par DARTEVELLE and CASIER [1943–1959], interprétées par ces auteurs comme appartenant toutes deux à *Rhombodus binckhorsti* DAMES 1881 malgré leurs différences : l'une ressemble beaucoup à notre première série de 17 écussons, l'autre se rapprochant davantage de nos échantillons *bo* et *bp*. L'ambiguïté à In Daman vient de ce qu'il existe une autre espèce susceptible de porter des écussons dorsaux : la raie *Igdabatis sigmodon*, dont les dents sont par ailleurs fortement représentées. Dans le doute, nous ne pouvons attribuer les écussons dorsaux ni à *Rhombodus*, ni à *Igdabatis*, ni distinguer parmi eux l'occurrence d'une seule espèce, ou de deux espèces ou davantage. La figure 4 montre encore trois écussons très différents de ceux de la planche 9 ; l'appartenance à un Rhombodontidae est possible.



FIG. 4: Trois écussons dorsaux atypiques, en provenance d'In Daman. Possible appartenance à un Rhombodontidae. Vues latérales et dorsales.

## 2.3 *Igdabatis sigmodon*

*Igdabatis sigmodon* CAPPETTA 1972 Maastrichtien, Niger

*I. indicus* PRASAD & CAPPETTA 1993 Maastrichtien, Inde

Cette espèce est définie par une dent médiane, holotype en provenance d'In Daman, par CAPPETTA [1972]. L'auteur Henri CAPPETTA distingue deux catégories : des dents médianes et des dents latérales, morphologiquement très distinctes. Les premières sont allongées et courbées dans le plan transversal, avec une concavité du côté racinaire, et pour certaines d'entre elles (environ 10 à 20%) relativement dissymétriques par rapport au plan sagittal. Ces dents



FIG. 5: Dent médiane d'*Igdbatis sigmodon*, vues stéréoscopiques linguales. L'importante usure de la couronne est localisée d'un seul côté, ce qui accentue beaucoup l'allure dissymétrique et tordue de la dent.



FIG. 6: Vues racinaires de 23 dents d'*Igdbatis sigmodon*. Au-dessus de la jauge : 9 dents latérales ; au-dessous de la jauge : 14 dents médianes. Toute la variété des motifs dessinés par les sillons est appréciable sur cet échantillon. Les dents sont disposées de façon que les sillons soient verticaux. Noter le parfait parallélisme des sillons sur chaque dent. L'irrégularité de l'ensemble des dents n'est qu'apparente, ainsi que le montrent les résultats de mesures (voir planche 12).

médianes présentent aussi, à des degrés divers, une courbure dans le plan frontal avec concavité du côté lingual. Leurs extrémités (ou une seule), en vues orales comme en vues labiales, sont souvent plus minces que leur portion centrale. Les dents latérales sont plus courtes, leur face racinaire est plane et leur couronne, convexe, peut être symétrique ou, au contraire, très





FIG. 7: Surfaces orales de dents d'*Igdabatis sigmodon*. A gauche : détail des alvéoles de la dent latérale *bw* présentée en bas de la planche 10 ; à droite : dent médiane fortement abrasée et rayée.

déportée quant à son point d'épaisseur maximale, par rapport au plan parasagittal médian. Leurs extrémités ne sont pas amincies par rapport au centre. Aucune confusion n'est possible entre une dent médiane et une dent latérale. Les dents sont polyaulacorhizes, avec des sillons soit régulièrement, soit irrégulièrement espacés, selon des rythmes variés. Ces sillons peuvent être tous de même profondeur, ou bien de profondeurs diverses (figure 6). L'adjectif spécifique vient d'une impression visuelle d'inflexion ou de torsion produite par certaines dents médianes ; de telles formes existent, mais sur une proportion assez faible (10 à 20% comme déjà signalé) des dents médianes, et sont subjectivement amplifiées par l'usure, souvent asymétrique, des couronnes (figure 5).

La figure 6 montre la variété des motifs racinaires des dents d'*Igdabatis sigmodon*. A première vue, l'ensemble des dents semble assez hétérogène. Il est intéressant de constater que la thanatométrie infirme cette impression. Les 4 mesures effectuées sur chacune des 142 dents entières dont nous disposons dans notre collection de 1998 sont indiquées graphiquement sur la planche 12 :  $L$ , longueur de la dent ;  $l$ , sa largeur,  $F$ , sa flèche et  $e$ , caractérisant l'écart moyen entre deux sillons racinaires. La valeur de  $e$  est calculée en divisant  $L$  par  $N$ , nombre de sillons. Chaque dent est représentée par un rectangle proportionnel à  $(L, l)$ , donc en pseudo-vue occlusale ; l'inclinaison du schéma et la couleur sont redondants et expriment tous deux la flèche ; l'abscisse  $X$  du schéma de la dent est proportionnelle à  $N$ , l'ordonnée  $Y$  est proportionnelle à  $e$ . Le choix de cette représentation dévoile la très bonne régularité de répartition des différents paramètres. Les rectangles verts horizontaux représentent les dents

latérales ; les autres rectangles pour les dents médianes. La planche 13 présente les mêmes données sous forme d'une matrice de graphes, avec courbes de tendances. Pour la quatrième série de diagrammes, l'allongement  $L/l$  a été introduit. Ces graphes montrent la présence, ou l'absence, de corrélations et, comme la représentation précédente, rendent quantitative la distinction entre dents médianes et dents latérales. Ils constituent aussi une signature pour l'espèce.

La planche 10 page 45 présente quelques dents typiques, ainsi que des agrandissements de surfaces orales permettant de distinguer des alvéoles sur les portions de couronnes peu usagées, ou bien des portions polies ou rayées du fait de la mastication de substances abrasives. D'autres détails plus agrandis sur la figure 7.

L'abrasion des dents est souvent localisée. Sur une même dent, une partie intacte de la surface orale jouxte une portion profondément érodée, avec parfois de profondes rayures : après l'abrasion lente du tissu adamantin alvéolé, la dentine sous-jacente moins minéralisée se creusait beaucoup plus vite que ce dernier. Ces faits semblent indiquer la consommation d'organismes fortement caparaçonnés, avec intercalation de grains abrasifs siliceux provenant du sol. Ainsi, d'après le contexte de la taphocénose où les restes de bivalves fouisseurs sont très abondants, et l'observation de sols riches en grains de quartz, on peut conclure que les mollusques enfouis constituaient une part importante du menu d'*Igdabatis sigmodon*.

La reconstruction d'une plaque dentaire doit satisfaire certains critères. Les sillons racinaires d'une plaque dentaire de raie sont toujours dans le prolongement les uns des autres lorsqu'on passe d'une dent à la suivante, aucun d'eux ne s'interrompt ailleurs qu'au bord de la plaque, et ils sont en général parallèles entre eux. Le parfait parallélisme des sillons d'une même dent chez *Igdabatis sigmodon* nous incite à imposer ce premier groupe de conditions. D'autre part, les biseaux des extrémités des dents, tant médianes que latérales, sont sensiblement inclinés à  $30^\circ$  et  $150^\circ$  par rapport aux sillons racinaires ; les sillons d'une dent latérale sont disposés perpendiculairement à l'axe de la dent ; ceci implique d'une façon cohérente une disposition des dents latérales orthogonalement à l'axe sagittal. Ainsi, une plaque dentaire devrait ressembler au schéma A (idéalisé quant à la régularité des formes des dents) de la planche 11. Comme il n'est pas possible de distinguer entre les dents d'une plaque inférieure ou d'une plaque supérieure, ce schéma reste générique de ce point de vue.

Les histogrammes de tailles des dents de la figure 8 montrent, en ce qui concerne leur largeur, deux distributions de modes différents. La largeur moyenne des dents médianes est de l'ordre de 4.6 mm, contre 3.5 mm pour les dents latérales. La différence est très significative étant donné les effectifs élevés des échantillons. Les largeurs mesurées sont, pour chaque dent, la valeur maximale, qui est dans la plupart des cas la largeur du milieu de la dent. On notera aussi que les largeurs maximales des dents latérales sont notablement inférieures à celles des dents médianes, ce qui conforte le caractère significatif des résultats susmentionnés : en effet, les grosses dents sont plus fidèlement conservées dans le registre fossile. Les dents de largeur inférieure à 2 mm n'ont pas été préservées ; le tamisage de 7.5 kg d'éluvions des *bone beds* n'a fourni en effet qu'une dizaine de fragments de ces très petites dents, la plupart étant des dents latérales en mauvais état.

Le schéma A de la planche 11 implique obligatoirement une égalité de largeurs pour les deux types de dents. Ce schéma ne saurait convenir étant donné la robustesse des statistiques. La seule façon de le sauver serait d'incliner les dents latérales par rapport à l'axe sagittal, d'un angle  $\alpha \approx \arccos(3.5/4.6) \approx 40^\circ$ . La continuité des sillons racinaires serait alors gravement altérée, ce qui est irrecevable. Les angles des biseaux ne s'accorderaient pas non plus avec un tel schéma modifié.

Nous sommes finalement amenés à la seule disposition qui reste possible : les dents « latérales » sont en fait les dents médianes de la plaque supérieure. Ceci s'accorde avec le fait que la plaque supérieure, plus arrondie, comporte moins de dents que la plaque inférieure chez de nombreux *Myliobatis sp.* et que le nombre de dents, que nous continuerons d'appeler latérales, qui ont été trouvées, est environ la moitié de celui des dents que nous continuerons d'appeler médianes. Le schéma *A* réclamerait quant à lui, que ce nombre soit le double de celui des dents médianes.

Les schémas *B* et *C* de la planche 11, ainsi que les figures déformées, peut-être plus réalistes, *B'* et *C'* représentent respectivement la plaque inférieure et la plaque supérieure, supposées développées sur un plan frontal. Ces schémas satisfont toutes les exigences requises précédemment ; les sillons racinaires ont été choisis d'égal espacement sur les deux plaques, ainsi que le suggèrent les deux premiers graphes de la planche 13. Des dents latérales ont été rajoutées sur les schémas ; elles ne pouvaient pas ne pas exister étant donné les biseaux des dents médianes. Il peut paraître gênant de n'avoir retrouvé aucune de ces petites dents latérales ; on peut suggérer que leur taille réduite, ainsi peut-être que leur moindre minéralisation, ont rendu leur fossilisation improbable ; que la recherche sur le terrain, faite uniquement à l'œil nu et dans des conditions difficiles, a pu les oublier. Quoi qu'il en soit, le schéma *A* impliquerait lui aussi l'existence de telles dents latérales. Les schémas *A*, *B*, *B'* et *C*, *C'* suggèrent l'existence d'autres rangées marginales, non figurées. Henri CAPPETTA, auteur de l'espèce, ne disposait probablement pas d'un échantillon statistiquement significatif et c'est donc en toute logique qu'il avait attribué les positions « médiane » et « latérale » aux dents qu'il étudiait ; ses spécimens de dents latérales étaient d'ailleurs fortement asymétriques par rapport au plan (para)sagittal, ce qui le confortait dans son interprétation. En fait, certaines de ces dents sont symétriques (15 dents, sur un échantillon de 58 dents latérales, le sont parfaitement) ; les dissymétries que présentent certaines n'excèdent pas les irrégularités observables chez les dents « médianes ».

les schémas *B*, *B'* et *C*, *C'* de la planche 11 suggèrent finalement une plaque supérieure moins large que la plaque inférieure, jouant en quelque sorte comme une molette ou un poinçon sur cette dernière. La plaque supérieure présente, en section transversale, un profil en « chapeau de gendarme », la plaque inférieure un profil convexe, en accent circonflexe. Il n'y a aucune notion d'emboîtement des plaques l'une par rapport à l'autre, bien au contraire. Les rayures visibles sur les dents les plus usées (dent *ca*, planche 10 ; figure 7 à droite) indiquent des mouvements en tous sens : la mastication se faisait aussi bien dans le sens antéropostérieur que latéralement, et de manière brutale. Le relief finalement assez pointu de la plaque supérieure, si l'on tient compte de son arrondissement probable en section sagittale, autorisait l'animal à exercer de fortes contraintes locales sur les coquilles des mollusques dont il se nourrissait. Des plaques dentaires plus aplaties eussent été moins efficaces. Le fonctionnement de ces plaques, en tout état de cause, était différent de ceux des dents de myliobatidés plus récents, comme le présentait déjà CAPPETTA [1972].

Ce dernier discute de l'aspect irrégulier, sigmoïde ou torve, des dents d'*Igdabatis sigmodon*, très atypiques par rapport à la grande régularité, pour ainsi dire mathématique, des dents d'autres myliobatidés plus récents. L'irrégularité et la variabilité des formes dentaires s'accompagne d'une variabilité aussi des sillons racinaires, que l'on peut rapprocher de celle des sillons du rhinoptéridé *Brachyrhizodus wichitaensis* du Campanien supérieur du New Jersey. Les formes dentaires chez *B. wichitaensis* restent cependant, hormis ce fait, très régulières. Les distorsions des dents d'*Igdabatis sigmodon*, très spécifiques, ne peuvent s'expliquer que comme une adaptation particulière. Pour prendre un autre exemple, il est bien connu que la

symétrie axiale d'ordre 5 des squelettes d'échinodermes rend ceux-ci plus robustes que si leur symétrie était d'ordre pair, par absence de plan de rupture. De même, les courbures inégales des surfaces de séparation potentielles à l'intérieur de la plaque dentaire de la raie, ainsi que l'irrégularité en largeur et en profondeur des sillons racinaires, accroissent la résilience de la plaque; ceci est en concordance avec notre conclusion précédente quant à la violence des efforts exercés lors du broyage de coquilles, de la part de dents plutôt graciles. L'absence de périodicité stricte interdit aussi l'amplification exagérée des modes vibratoires. *A contrario*, un myliobatidé du Thanétien de Côte d'Ivoire, que nous avons personnellement récolté, présente des dents d'une régularité parfaite à tout point de vue, conjointement à une surface émaillée inaltérée; cet animal devait se nourrir d'organismes mous et tendres. Du même Thanétien ivoirien proviennent aussi des raies à dents régulières, mais très épaisses et compactes, dont la couronne est rayée en tous sens : c'est ici la robustesse des dents qui leur permet de résister aux contraintes mécaniques. En définitive, c'est bien l'irrégularité de ses dents qui permet à *Igdabatis sigmodon* de broyer des coquilles de mollusques malgré un appareil masticatoire de taille réduite.

L'autre espèce du genre, *I. indicus*, possède des dents médianes plus petites, et moins allongées. Le nombre de sillons est moindre : 7 sillons sur la dent représentée planche 12. Les dents d'*I. indicus* sont dénuées de torsion, toutefois elles ne sont pas parfaitement symétriques par rapport au plan sagittal et la répartition des sillons est irrégulière, ces deux derniers caractères partagés avec *I. sigmodon*.

## 2.4 Epines caudales de raies

La planche 14 montre 14 fragments assez conséquents d'aiguillons de raie, tous en provenance d'In Daman, en vues dorsales (images de gauche) et ventrales (images de droite). Plusieurs dizaines de fragments beaucoup plus partiels ont été trouvés sur le site. La difficulté est de savoir s'ils appartiennent au *Rhombodus sp.* étudié ci-avant, ou à la raie *Igdabatis sigmodon*. Sur leur face ventrale, les aiguillons tant de Rhombodontidae que de Myliobatidae montrent une nervure longitudinale, aplatie à la base de l'aiguillon et dont la section transversale tend vers un demi-disque au voisinage de la pointe. Cette nervure, chez *Rhombodus meridionalis*, est plus large et plus aplatie que chez les myliobatidés, ne ménageant sur la plus grande partie de l'aiguillon qu'une étroite marge pour les barbelures. La face dorsale d'un aiguillon de Myliobatidae actuel comporte un sillon médian étroit, jusqu'aux trois quarts de la hauteur; ce sillon est remplacé par quelques sillons minces irréguliers et subparallèles dans un peu moins du quart de la partie inférieure de l'aiguillon. La face dorsale d'un aiguillon de *Rhombodus meridionalis* comporte une multitude de sillons subparallèles, de largeurs et de profondeurs diverses et se différencie donc fortement de celle d'un myliobatidé. Moyennant ces différences concernant les faces ventrales et les faces dorsales, nous sommes amenés à attribuer 8 des fragments d'aiguillons de la planche 14 à *Igdabatis sigmodon*, et 5 fragments à notre *Rhombodus sp.*, ceci

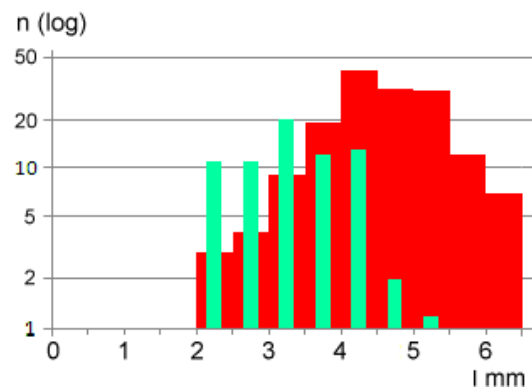


FIG. 8: Histogrammes de tailles des dents d'*Igdabatis sigmodon*. *l* est la largeur dentaire; en rouge : dents médianes; en vert : dents latérales.



avec une bonne confiance. Un fragment reste douteux. Le fragment *ci* attribué à *Rhombodus sp.*, avec 14 mm, est le plus large de la collection ; sa longueur peut être estimée à 30 cm étant donné qu'il s'agit d'une portion basale de l'aiguillon. Le fragment *ci* attribué à *I. sigmodon* est une portion distale ; l'aiguille pourrait mesurer 15 cm au total. Les longueurs des autres aiguillons de *Rhombodus sp.* peuvent être estimées entre 20 et 30 cm, tandis que ceux d'*I. sigmodon* sont plutôt de l'ordre de 15 cm. L'état du matériel ne permet pas de savoir si *I. sigmodon* possédait un ou deux aiguillons. Une reconstruction de *Rhombodus binckhorsti* lui donne un corps 4 fois plus long que son aiguillon dorsal ; ainsi notre *Rhombodus sp.* aurait-il pu mesurer hors-tout, et sous toutes réserves, environ 120 cm. Les gouttières latérales ventrales présentes sur les deux types d'aiguillons étaient susceptibles de contenir des venins visqueux.

## 2.5 *Ischirhiza nigeriensis*

*Marckgrafia nigeriensis* TABASTE 1963



FIG. 9: En haut, *in situ*, le rostre complet d'un sclérorhynque, index *dv* sur la planche 22, très probablement *Ischirhiza nigeriensis*, pendant son dégagement. Quelques éléments sans rapport avec le rostre ont été rassemblés à côté. Longueur du rostre : 105 cm. En bas : 8 fragments de rostres de sclérorhynques issus des *bone beds* de base du site d'In Daman, 3 vues chacun. Il s'agit probablement exclusivement de rostres d'*I. nigeriensis*. La structure du cartilage calcifié prismatiquement est bien discernable. Les deux exemplaires du haut, à droite, présentent des boursouflures.

La planche 15 montre 6 dents représentatives d'*Ischirhiza nigeriensis* (TABASTE) 1963. L'espèce n'est représentée qu'à In Daman, où ses dents rostrales sont très communes dans les *bone beds* de base du site. CAPPETTA en 1970 place l'espèce dans le genre *Ischirhiza* LEIDY 1856 sur la base de différences morphologiques entre les dents d'In Daman et celles des *Marckgrafia* WEILER 1935. Voir CAPPETTA [1972]. Les dents sont chirales, ce qui permet de distinguer les dents gauches des dents droites et de les placer selon une orientation univoque par rapport à leur rostre.

Les dents sont souvent assez élancées (dent *cp* de la pl. 15) mais certaines présentent une forme beaucoup plus trapue (*ct*). Toutes les formes intermédiaires existent (*cs*, *cu*). Elles sont arquées dans le plan transversal, concavité du côté ventral. La base du pédoncule, en vue dorsale, présente un angle aigu et un angle obtus (environ 75° et 105° respectivement). L'angle aigu est du côté antérieur de la dent. Les arêtes de la coiffe sont tranchantes sur toute leur longueur. En vue dorsale, la coiffe présente toujours un contour convexe du côté postérieur ; un contour convexe ou sigmoïde (avec point d'inflexion) du côté antérieur. Ce contour antérieur est toujours convexe à la base de la coiffe. Deux ébauches d'ergots ou barbelures marquent les bases des deux arêtes. Les faces de la coiffe présentent, à la base, des plissements irréguliers sur un à deux millimètres, qui se prolongent parfois sur le haut du pédoncule. La limite coiffe-pédoncule est parfois convexe vers la base, et assez parallèle au plan de base du pédoncule.

Le pédoncule de toutes les dents s'évase en vues antérieure et postérieure de façon régulière et, toujours selon ces vues, devient bifide à la base. Il est marqué par un sillon médian naissant à mi-hauteur et s'approfondissant vers la base ; contrairement à ce qu'affirme CAPPETTA [1972], ce sillon a sensiblement le même aspect sur les deux vues. En vues dorsale et ventrale, le pédoncule d'une dent élancée garde une largeur constante ; celui d'une dent trapue voit sa largeur croître vers la base de plus de 50%. Tous les intermédiaires existent. Le pédoncule, toujours selon les mêmes vues, est strié de trois à six cannelures sur le tiers inférieur. Contrairement à CAPPETTA, nous n'avons pas observé de dent à base tétralobée. CAPPETTA note une forte ressemblance avec les dents d'*Ischirhiza mira* et une nette dissemblance par rapport à *I. antiqua*, aux dents plus massives.

Les graphes de la figure 10 permettent de vérifier que les dents les plus trapues sont aussi les plus petites. Lorsque l'allongement  $H/L$  est porté en fonction de la hauteur  $H$ , on obtient une relation sensiblement affine quoique avec une forte dispersion. Les histogrammes montrent une répartition des largeurs plus regroupée que celle des hauteurs. Ces dernières fonctions sont le résultat de la convolution des fonctions de répartition sur un individu donné, de la distribution des tailles des individus constituant la population des cadavres, et de la fonction de préservation des dents selon leur taille. La dernière fonction peut être estimée, mais il est impossible d'accéder à l'avant-dernière ; ainsi la répartition des dents par taille chez un poisson donné n'est-elle pas accessible, ce qui est dommage pour la reconstruction.

Sur les planches 22 et 23, des rostres et fragments de rostres de sclérorhynques, presque tous en provenance des niveaux supérieurs du site d'In Daman, seul le fragment *dz* étant issu d'un *bone bed* de la base du site. Deux types de rostres se distinguent : un type large (largeur de la portion proximale : 18 cm), représenté par *dt*, planche 22 ; un type étroit, représenté par *dv*. Le rostre *du* semble lui aussi appartenir au type étroit. La largeur proximale du type étroit est de 10 à 13 cm, sa largeur distale de 3 à 4 cm environ, sa longueur 110 à 150 cm. La largeur distale du type large pourrait être, sous toutes réserves, comprise entre 6 et 8 cm, et sa longueur supérieure à 200 cm. Les sections des deux types sont différentes et le type étroit est plus densément calcifié que le type large.

Aucun fragment de rostre n'a été retrouvé en connexion avec des dents, ni accompagné de dents. Il existe *a priori*, d'après le matériel dentaire, trois espèces de sclérorhynques dans notre taphocénose : *Ischirhiza nigeriensis* ; *Dalpiazia stromeri* ; *Schizorhiza stromeri*. Les reconstructions disponibles de *Schizorhiza s.* lui donnent un rostre de 50 cm, de largeurs proximale et distale 12 et 7 cm. Les largeurs pourraient correspondre à notre type étroit, mais certainement pas la longueur. Il semble d'autre part logique d'attribuer le type étroit à l'animal dont les dents sont les moins longues : ainsi ces rostres étroits appartiendraient-ils à *Ischirhiza nigeriensis*, et les rostres larges à *Dalpiazia stromeri*.

Un remontage partiel est effectué sur la planche 24 à partir du fragment *dw* de la planche 23 et de quelques dents. Les paramètres incertains sont la distance entre la bordure préservée du rostre et la face basale des dents, que nous avons supposée nulle ; l'espacement interdentaire, que nous avons supposé régulier et un peu inférieur à la largeur d'un pédoncule ; la distribution en taille des dents, que nous avons supposée subrégulière. La même planche montre ensuite un dessin d'un rostre complet, inspiré de la pièce *du* de la planche 22, reprise sur la planche 24. Nous avons choisi de placer les dents selon un schéma assez serré, en vertu de la forte calcification des rostres : celle-ci devrait en toute logique aller de pair avec une masse dentaire importante, donc avec une densité notable de dents.

La figure 9 montre, en haut, le rostre *dv* (figuré aussi planche 22) sur le niveau *A6* du site d'In Daman, avant sa dépose ; en bas, quelques fragments de rostres originaires des *bone beds* inférieurs du même site. Deux de ces fragments montrent, ce qui n'est pas rare, des gonflements que l'on peut interpréter, soit comme des témoins d'infections ou de parasitoses, soit comme des séquelles traumatiques. La seconde hypothèse paraît très plausible étant donné les usages que l'animal pouvait faire de son rostre.

La plupart des dents d'*Ischirhiza nigeriensis* ne présentent aucune rayure, ou quelques rayures très discrètes. Certaines en possèdent de nombreuses, peu profondes, à peine discernables à la loupe ordinaire, longues de plusieurs millimètres, la plupart étant dirigées selon l'allongement de la coiffe. Un exemple est montré sur la planche 18. Ces rayures témoignent de mouvements latéraux essentiellement, longitudinaux parfois, effectués par le rostre dans le sol. La quasi-absence de rayures en général prouve que ces mouvements étaient exceptionnels ; ainsi le poisson consommait-il surtout des organismes néritiques, et très accessoirement des organismes benthiques. La présence de minéraux néoformés par-dessus les rayures exclut que celles-ci puissent provenir de frottements récents. Leur caractère directionnel exclut qu'elles fussent apparues *post mortem* par action du ressac.

Il ne faut pas oublier que le rostre des sclérorhynques n'était pas seulement un outil pour fouiller le sol et pour étourdir ou blesser les proies, mais aussi un organe multisensoriel, innervé tout au long de la face dorsale par les rameaux ophtalmiques superficiels et sur la face ventrale par les nerfs bucco-pharyngiens. L'organe percevait à des degrés divers les substances chimiques (olfaction), la température, la pression, le son, la vitesse de l'eau, le potentiel électrique ; il était ainsi capable de détecter et de localiser très finement les proies éventuelles.

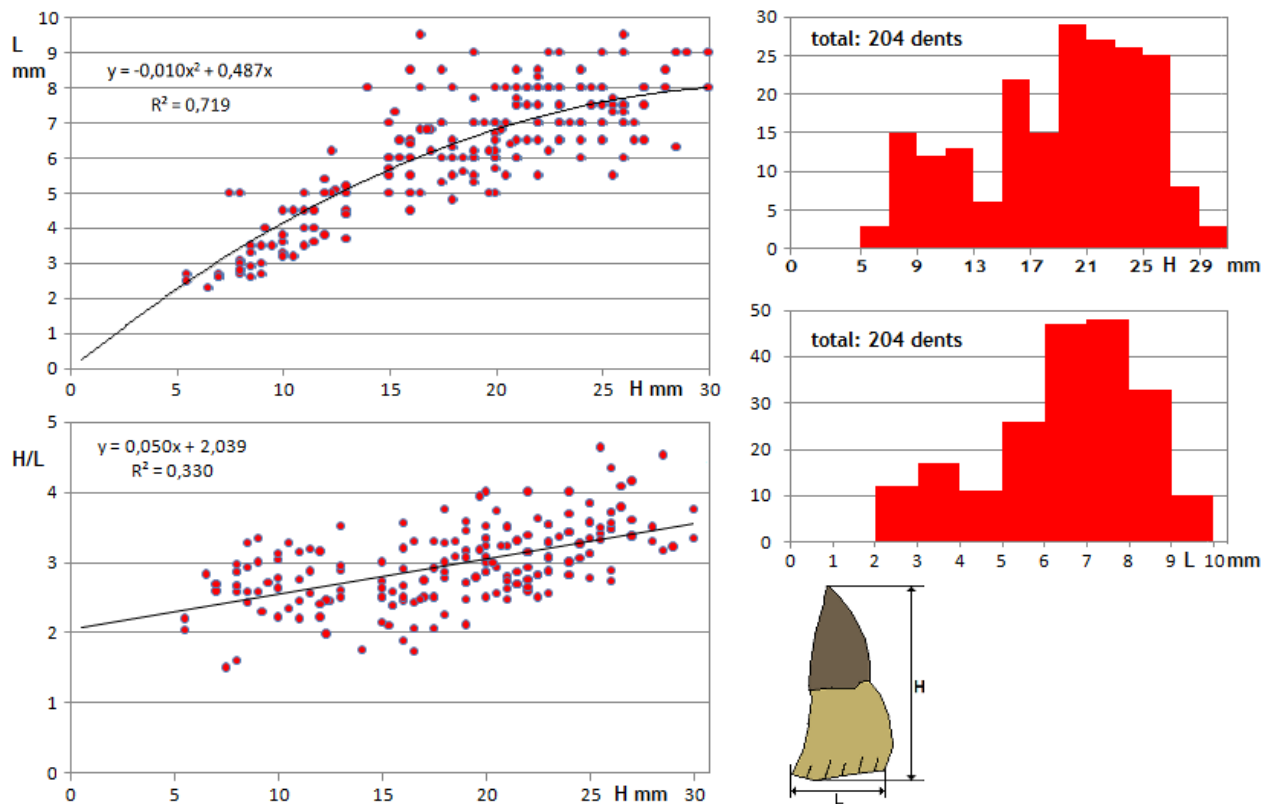


FIG. 10: Mesures sur les dents rostrales d'*Ischirhiza nigeriensis*. Graphes hauteur/largeur et hauteur/allongement; histogrammes des hauteurs et des largeurs.

## 2.6 *Dalpiazia stromeri*

*Onchosaurus manzadinensis* DARTEVELLE & CASIER

*O. maroccanus* ARAMBOURG 1935

*Dalpiazia* CHECCHIA-RISPOLI 1933

*D. stromeri* CHECCHIA-RISPOLI 1933

Sur la planche 16, dent rostrale assez complète *cv* provenant du niveau marneux *A7* d'In Daman; dents *cw* et *cx*, aux pédoncules tronqués, de Kéhéhé. L'éperon postérieure caractéristique est bien conservé sur les 3 dents. CAPPETTA [1972] décrit quelques dents rostrales aux pédoncules incomplets, trouvées à Mentess.

Planche 17 : 9 dents rostrales attribuées à *Dalpiazia stromeri* par DARTEVELLE and CASIER [1943–1959] et ARAMBOURG [1952], respectivement du bas-Congo et du Maroc; deux dents très partielles du Maroc d'après CAPPETTA *in* Ichthyologie. Toutes ces dents mesurent, comme les nôtres, entre 2.5 et 3.5 cm hors-tout (pédoncule compris). Il semble possible de conclure sur la base de cet échantillon de 14 dents au total, à une certaine constance de taille des dents (ou du moins, de la plupart d'entre elles) de *Dalpiazia stromeri*. En comparaison, les dents d'aspect analogue, d'*Onchopristis numidus* HAUG 1905, du Cénomaniens d'Egypte, sont de tailles très variées, de 2 à 8 cm pour les dents rostrales latérales, et 1 cm pour les dents terminales.

Le rostre *dt* de la planche 22 est plus large que les rostres, *du* et *dv* entre autres, attribuables à *Ischirhiza nigeriensis*. Ses canaux neuraxiaux sont plus marqués, plus larges; son canal axial

est également plus large. La minéralisation semble moins dense et occupe un volume relatif moins important : l'aspect du rostre est essentiellement creux, le fossile est fragile. Par défaut et sachant qu'il ne peut être attribué à *Schizorhiza stromeri*, nous devons le faire appartenir à *Dalpiazia stromeri*. Comme déjà signalé, il peut aussi sembler logique que le rostre le plus large corresponde aux dents les plus longues.

Reconstruction du rostre sur la planche 24. Il est très long : 180 cm. Sa structure allégée laisse supposer une densité dentaire modérée, comparable à celle d'un *Pristis* actuel, dessiné à côté, dont le rostre est très creux. Nous avons supposé que toutes les dents ont des tailles voisines, ce que suggère l'échantillon de 14 dents précité. Toutefois, il reste possible que des dents plus petites aient été systématiquement oubliées par la fossilisation et que le rostre de l'animal eût possédé des dents d'une plus grande variété en taille et en disposition ; les dents connues seraient alors les plus grosses.

Des rayures sont observées sur 3 faces des coiffes dentaires dont nous disposons ; les 3 autres faces ont été altérées, ce qui rend l'observation impossible. Voir la planche 18. Comme chez *Ischirhiza nigeriensis*, il s'agit de rayures nombreuses mais très fines et peu profondes (quelques dizaines de micromètres), photographiables seulement en contraste de réflexion. Elles sont longues d'une fraction de millimètre à plusieurs millimètres. Contrairement au cas d'*Ischirhiza nigeriensis*, ces rayures sont toujours présentes, et d'autre part elles sont dirigées dans toutes les directions, avec une légère préférence pour la direction axiale, direction selon laquelle elles semblent aussi un peu plus profondes.

Ainsi, *Dalpiazia stromeri* fouillait le substrat de façon assez systématique, avec des mouvements complexes, pas seulement latéraux. Consommation d'organismes benthiques, sans que soit exclue la nourriture d'origine néritique, qu'elle soit planctonique ou nectonique. L'éperon postérieur des dents ne pouvait remplir son office que si le pédoncule n'était pas entièrement recouvert par la gencive ; il servait probablement à retenir des organismes mous, qui se seraient échappés d'une dent simplement pointue. On peut penser à des vers, tels des bonellies, à des cnidaires, des cténares, des céphalopodes.

## 2.7 *Schizorhiza stromeri*

*Schizorhiza* WEILER 1930, Crétacé supérieur - Paléocène (?), Am. du nord, Afr. du nord

*Schizorhiza stromeri* WEILER 1930

*Schizorhiza weileri* SERRA 1933

La planche 16 montre (cy, cz) deux des trois dents de *Schizorhiza stromeri* trouvées dans les *bone beds* de base à In Daman. CAPPETTA [1972] pour sa part montre deux dents ramassées à Mentess dans le prolongement de la formation du Farin-Doutchi d'In Daman. Sur la planche 17, dessin de l'une de ces deux dents ainsi que de trois dents décrites par ARAMBOURG [1952], des phosphates maastrichtiens du Maroc.

A partir de ces mêmes phosphates ont été trouvés récemment des rostres avec dents en connexion, dévoilant la structure très particulière de la dentition de l'animal. La figure 11 résume la situation. On notera la mise en place des dents par rotation, non pas dans un plan parasagittal orthogonal au plan de la dent comme cela a lieu pour les dents antérieures des requins, mais dans un plan frontal, qui est le plan contenant la coiffe. Les auteurs SMITH et al. [2015] proposent un mécanisme pour la formation des dents de *S. stromeri*, leur suggérant une remise en question des idées courantes concernant l'origine des dents chez les vertébrés.

Le fragment de rostre dz, planche 23, ne peut appartenir qu'à *S. stromeri* étant donné



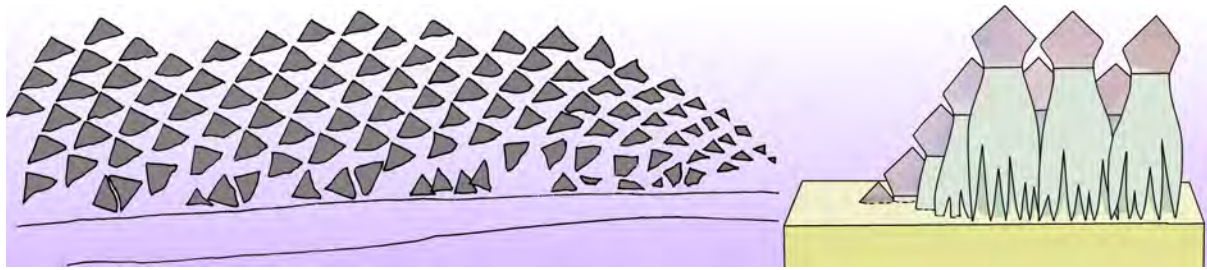


FIG. 11: Dentition rostrale de *Schizorhiza stromeri* : structure emboîtée. La figure de gauche est dessinée d'après une radiographie de SMITH et al. [2015] à partir d'un fossile marocain. Seules sont mises en évidence par les rayons X les coiffes triangulaires émaillées coplanaires, davantage minéralisées, sur 7 à 8 rangs successifs. Les dents sont en quelque sorte déshabillées de leurs pédoncules. L'extrémité distale à droite, où se forment les nouvelles coiffes. Ces dernières, visibles en bas, subissent d'après les auteurs une rotation de presque 180° dans un plan frontal avant leur mise en place en-dessous des dents préexistantes. La figure à droite schématise, en réduisant le nombre de rangs, l'emboîtement en quinconce des dents bifides.

ses caractéristiques particulières, principalement son angle d'ouverture important en projection frontale et ses sillons neuraux étroits. Contrairement au rostre d'*Ischirhiza nigeriensis* dont la surface est constituée de portions planes, le rostre de *S. stromeri* possédait une face dorsale incurvée. Bien que le fragment *dz* soit incomplet et de petite taille, il est suffisant pour une reconstruction, indiquée sur la planche 24. Notre reconstitution est comparée sur cette planche à un document proposé par CARRILLO-BRICEÑO, avec lequel elle s'accorde parfaitement. Le rostre de *S. stromeri* était relativement court, et beaucoup plus trapu en vue frontale que ceux des autres sclérorhynques. Sa minéralisation était importante en densité et en épaisseur, comparable à celle du rostre d'*Ischirhiza nigeriensis*.

L'examen microscopique des deux dents *cy* et *cz* montre l'absence de rayures sur les coiffes. Cependant les arêtes de celles-ci portent toutes des échancrures conchoïdales, larges typiquement de 100 µm ainsi que de petites éraflures orthogonales au contour de la dent, sur une longueur n'excédant pas 200 µm (planche 18).

Ainsi, *S. stromeri* ne fouillait probablement jamais le substrat avec son rostre, mais il l'utilisait pour frapper des organismes relativement durs. On peut penser que les chocs les plus violents éjectaient les dents de rang supérieur ; cette ablation dégageait peu à peu les rangs inférieurs qui avaient ainsi l'occasion de jouer successivement leur rôle. La structure en fines dents emboîtées était à la fois robuste et élastique, deux qualités importantes pour encaisser des chocs violents. Il aurait été probablement réaliste, sur la reconstruction de la planche 24, de diminuer l'épaisseur de la couche dentaire vers l'extrémité proximale du rostre.

Finalement, *S. stromeri* peut être imaginé comme un poisson rapide, chassant peut-être à l'affût, tuant ses proies par une projection brutale de son rostre ; celui-ci, avec sa structure adaptée, permettait à l'animal de frapper de toute sa force sans risquer de se blesser. On peut aussi penser qu'il se comportât comme les marlins actuels, auxquels il ressemblait par sa morphologie, en harcelant les bancs de petits poissons.

## 2.8 Dents orales de sclérorhynques

Les planches 19, 20, 21 présentent au total 19 dents orales de sclérorhynques, sur les 35 dents collectées par tamisage de 7.5 kg d'éluviens provenant des *bone beds* de base d'In Daman.

Trois types de dents se distinguent facilement : un ensemble de 24 dents pointues, de

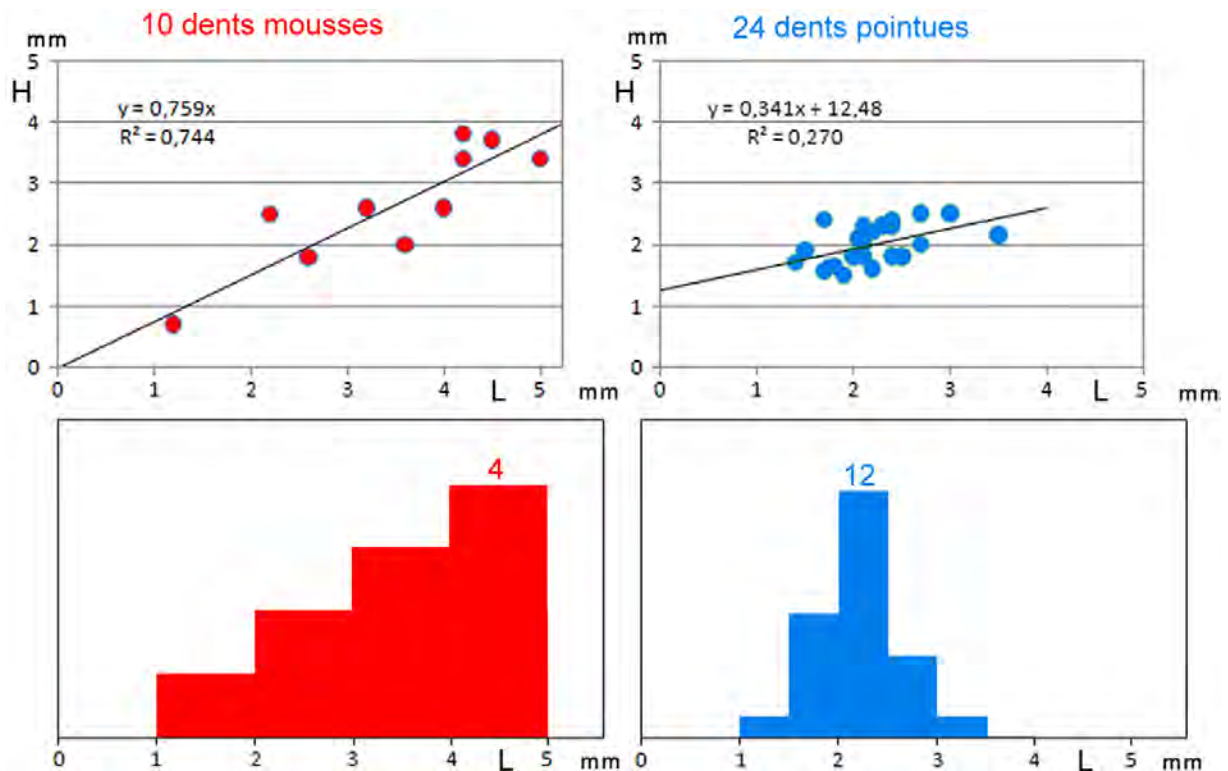


FIG. 12: Dents orales de sclérorhynques : statistiques. En haut : graphes largeur ( $L$ )  $\times$  hauteur ( $H$ ) pour les deux types de dents ; en bas : histogrammes des largeurs  $L$ .

largeurs comprises entre 1.5 et 3.5 mm ; un ensemble de 10 dents mousses, de tailles plus variées, entre 1 et 5 mm ; enfin, une dent unique, étroite et pointue quoique érodée, large de 1.6 mm, attribuable directement à *Schizorhiza stromeri*.

Les planches 19 et 20 montrent 6 dents mousses, repérées par des disques verts, ainsi que 4 dents pointues ; sur la planche 21, 8 dents pointues et la dent unique  $ds$  attribuée à *Schizorhiza stromeri*.

La figure 12 permet de distinguer quantitativement les deux types principaux de dents orales. Les dents mousses sont, en gros, homothétiques les unes des autres : hauteur proportionnelle à la largeur de la dent. Les dents les plus grosses sont aussi les plus représentées. En revanche, les dents pointues ont presque toutes la même hauteur, et une distribution centrée et étroite en largeur. Elles sont globalement beaucoup plus petites que les dents mousses. Les dents mousses les plus petites sont *a priori* les dents latérales ; les dents pointues les plus larges seraient les dents latérales, mais elles sont aussi un peu plus hautes que les dents étroites. Rien ne permet de distinguer entre dents inférieures et dents supérieures.

Concernant les dents mousses, une espèce ressemblante quant à ses dents orales est *Ischirhiza hartenbergeri*, avec comme points communs une pointe peu marquée, dirigée orthogonalement à la base, et un foramen racinaire bien net. Les dents pointues quant à elles sont assez proches de celles d'*Onchopristis dunklei* ; concernant la couronne, leurs cuspidés sont moins allongées, leurs processus labiaux sont moins longs, plus ronds que chez cette espèce, et les diverticules latéraux plus développés, plus arrondis aussi, ornés parfois de 3 nervures (dents  $de$ ,  $dn$  des planches 19 et 21). Les foramens de leurs racines sont larges, déportés du côté lingual alors qu'ils sont plus étroits chez *O. dunklei*. Ces comparaisons laissent sous-entendre que les dents mousses appartiendraient à *Ischirhiza nigeriensis* tandis que les dents pointues seraient

du ressort de *Dalpiazia stromeri* ; nous y revenons en détail ci-dessous.

Les dents rostrales appartiennent à trois espèces très clairement identifiées ; le cas de la dent orale *ds* étant réglé, il reste à distinguer les espèces des dents mousses et pointues respectivement, entre *Ischirhiza nigeriensis* et *Dalpiazia stromeri*. Les arguments concernant les nombres respectifs de dents rostrales et de dents orales retrouvées sont irrecevables, pour cause de fossilisation différentielle. Les arguments considérant les tailles relatives des dents ne sont pas utilisables non plus : les dimensions des dents rostrales ne sont pas corrélées à celles des dents orales, si l'on compare différentes espèces pour lesquelles les deux types de dents sont bien connus.

Nous utiliserons deux types d'analyses, d'abord en comparant les formes des dents rostrales et orales chez des espèces ou des genres documentés pour les deux types de dents, ensuite en raisonnant sur la dentition orale adaptée aux proies supposées typiques de l'alimentation d'*Ischirhiza nigeriensis* et de *Dalpiazia stromeri*.

Parmi les espèces aux dents rostrales phénotypiquement comparables à celles d'*Ischirhiza nigeriensis*, on peut citer, en prenant comme référence principale le *handbook* Ichthyologie : *Ganopristis leptodon*, aux dents orales peu acérées (pointe courte et émoussée) à mousses ; *Ischirhiza hartenbergeri*, dont les dents orales sont globuleuses, avec une courte pointe ; *Libanopristis hiram* dont les dents orales sont plates et mousses ; *Micropristis solomonis* et *Sclerorhynchus atavus* aux dents orales plates, à pointe courte et émoussée. Les espèces à dents rostrales longues et munies d'un éperon postérieur marqué sont moins nombreuses à être documentées quant à leurs dents orales. Chez *Onchopristis dunklei*, ces dernières sont effilées et pointues ; elles sont globuleuses avec une pointe robuste mais courte chez *Pucapristis branisi*. Une source internet non vérifiée mais plausible donne une image d'une dent orale de *Dalpiazia stromeri*, de largeur 1.5 mm, assez voisine des dents pointues de notre collection et en tout cas très différente des dents mousses. Finalement, cette première analyse plaide en faveur de l'attribution des dents mousses à *Ischirhiza nigeriensis* et des dents pointues à *Dalpiazia stromeri*. L'éperon de *Dalpiazia stromeri* étant *a priori* adapté pour retenir des proies glissantes, il doit en être de même de ses dents orales qui doivent guider la nourriture en sens unique. Ainsi, la présence de dents mousses, remplissant difficilement cette fonction, serait en contradiction avec celle des éperons. Chez *Ischirhiza nigeriensis* au contraire, les dents mousses peuvent servir à écraser de fines carapaces. Cette seconde analyse conforte les conclusions de la première. On remarque encore l'absence d'usure des dents pointues, contrastant avec une usure de type polissage des dents mousses, qui sont par ailleurs plus robustes : les premières ne servaient pas à mastiquer, contrairement à ces dernières.

La figure 13 reprend quelques vues à l'échelle de dents parmi les plus typiques de notre collection. Les différences de tailles et de formes tant des dents rostrales que des dents orales, suggèrent l'appartenance de chaque poisson à une niche écologique distincte pour ce qui est des proies capturées, étant supposé, ce qui semble très vraisemblable, qu'ils fussent essentiellement des prédateurs. Le tableau ci-dessous suggère les types de proies préférées des 3 espèces. Chacune occupe une niche écologique distincte : absence de concurrence directe dans ce cas. Le régime alimentaire de ces animaux pouvait également comprendre des plantes et des algues. Aucun des trois ne semble capable, étant donné la petitesse des dents orales, de consommer des organismes à coquille. A noter qu'aucune trace d'arthropode, ni de céphalopode, ni de « ver », ni de « corail mou » n'a été retrouvée dans les sites nigériens ; il semble toutefois improbable que ces animaux n'y eussent pas été présents. Il est certain en revanche qu'il existât des coraux à squelette calcaire, des plantes à rhizomes, ainsi que des rhodobiontes.



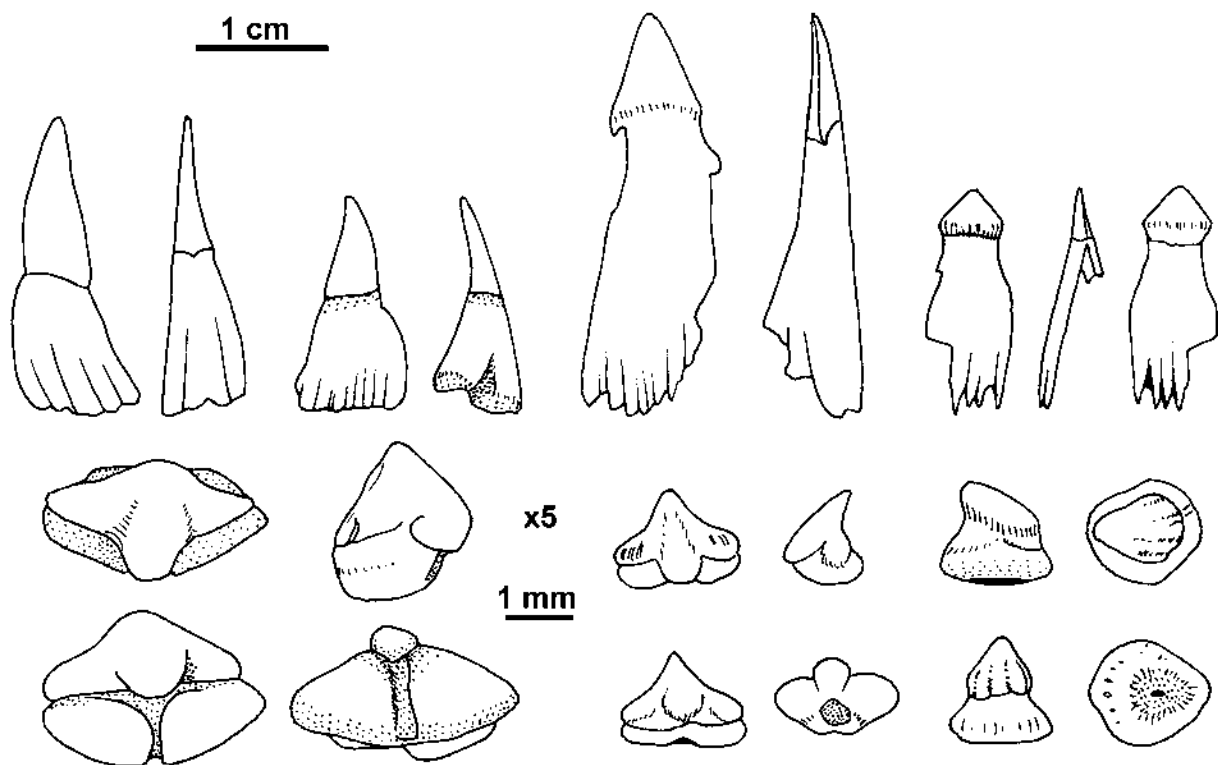


FIG. 13: Dents de sclérorhynques : récapitulation. En haut : dents rostrales de *Ischirhiza nigeriensis*, *Dalpiazia stromeri*, *Schizorhiza stromeri* à la même échelle ; en bas : dents orales typiques des 3 espèces dans le même ordre, échelle identique grossie 5 fois par rapport aux dents rostrales.

espèce	nourriture principale	nourriture accessoire
<i>Ischirhiza nigeriensis</i>	arthropodes	céphalopodes, petits poissons, vers
<i>Dalpiazia stromeri</i>	vers	cnidaires, cténaïres, céphalopodes
<i>Schizorhiza stromeri</i>	petits poissons	arthropodes, céphalopodes

TAB. 1: Nutritions possibles des sclérorhynques.

## 2.9 *Lamna biauriculata nigeriana*

*Lamna appendiculata* (ARAMBOURG) var. *biauriculata* (WANNER 1902) WHITE 1934

*L. biauriculata* GEMMELLARO 1919

*L. biauriculata* var. *maroccana* ARAMBOURG 1935

*L. biauriculata nigeriana* CAPPETTA 1972

CAPPETTA [1972] décrit, en provenance de Mentess, une vingtaine de dents qu'il attribue à *Lamna biauriculata nigeriana*, sous-espèce qu'il crée à cette occasion.

Des dents ressemblantes sont décrites par ARAMBOURG [1952], des phosphates maastrichtiens du Maroc. L'auteur note la distinction nette entre *Lamna appendiculata* et *L. biauriculata* précédemment décrit par WANNER à partir de matériel maastrichtien d'Egypte. Ce dernier se distingue par une racine dentaire peu bombée et moins échancrée. Par contre, ARAMBOURG signale une forte ressemblance entre certaines dents mandibulaires de *L. biauriculata* et celles de *L. serrata* ; toutefois, les denticules de *L. serrata* lui apparaissent plus grêles et subverticaux.

ARAMBOURG [1952] crée une variété, qu'il appelle *L. biauriculata* var. *maroccana* au sujet de dents atypiques, distinguées essentiellement par une plus grande taille, voire une

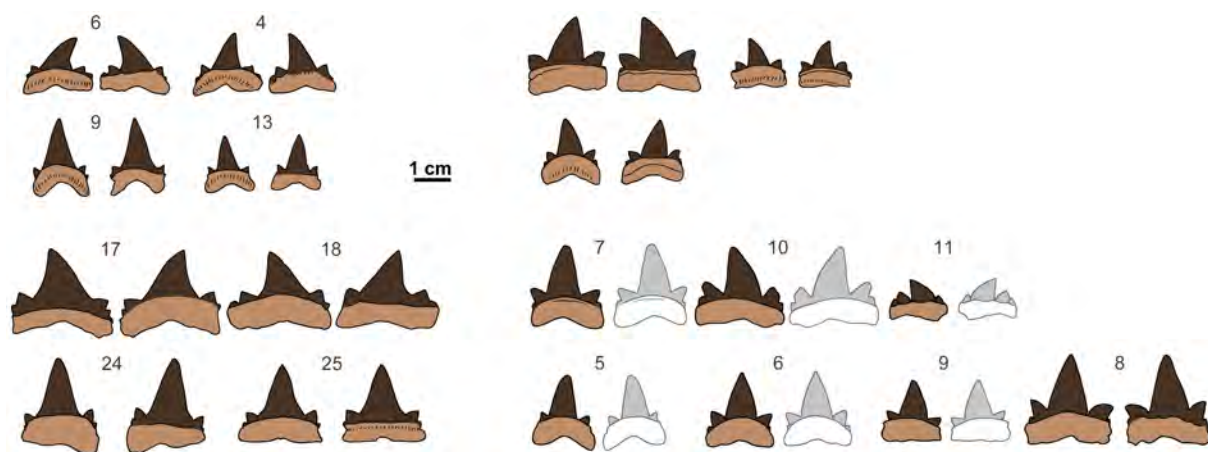


FIG. 14: Silhouettes de dents de *Lamna biauriculata*. En haut à gauche : *L. biauriculata* d'après ARAMBOURG [1952], planche XV ; 6 et 4 : dents supérieures en vues interne puis externe ; 9 et 13 : dents mandibulaires en vues interne puis externe. En bas à gauche : *L. biauriculata* var. *maroccana* d'après ARAMBOURG [1952], planche XV ; 17 et 18 : dents supérieures en vues interne puis externe ; 24 et 25 : dents mandibulaires en vues interne puis externe. En haut à droite : silhouettes des 3 dents de Kéhéhé de la figure 15, supérieures en haut, mandibulaire en bas ; vues interne puis externe. En bas à droite : *L. biauriculata nigeriana* d'après CAPPETTA [1972], planche 1 ; 7, 10 et 11 : dents supérieures en vues interne puis externe ; 5, 6, 9 et 8 : dents mandibulaires en vues interne puis externe. Tous les schémas à la même échelle. Les numéros sont ceux des planches originales des auteurs ; les 6 dessins « fantômes » obtenus par simple symétrisation représentent des figures inexistantes à l'origine.

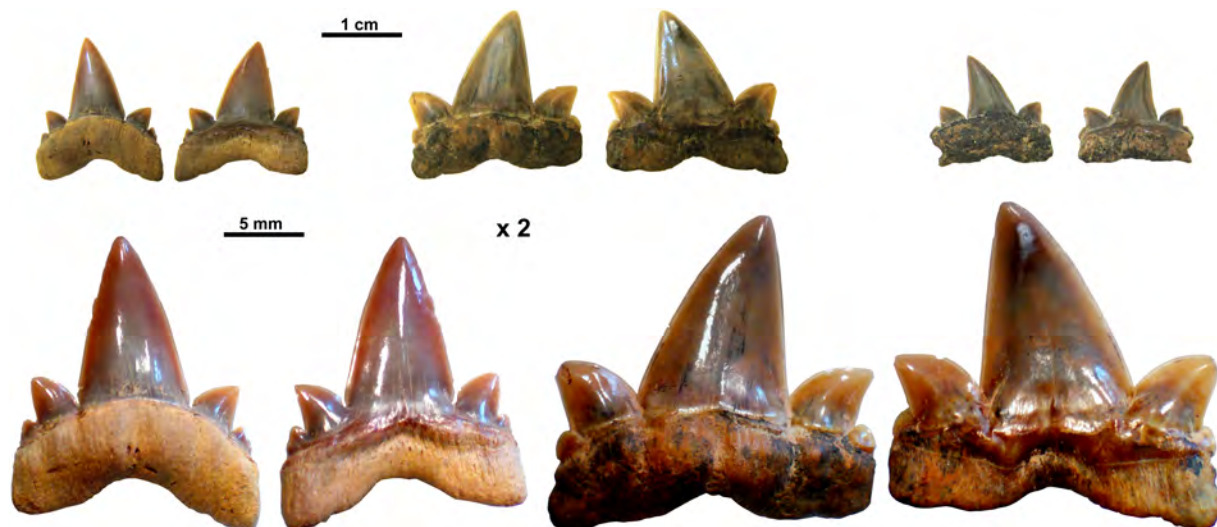


FIG. 15: Trois dents de *Lamna biauriculata nigeriana* trouvées à Kéhéhé : détails. Ces dents ne figurent pas sur les planches en fin d'article ; vues interne et externe. En haut : dent mandibulaire ; dent supérieure ; dent supérieure latérale. Les deux premières dents de la série du haut grossies deux fois en bas, ce qui permet d'apprécier les différents raccords entre les tranchants de la cuspidé et des denticules et entre les tranchants des denticules proximaux et distaux.

allure plus massive, ce dernier caractère restant éminemment subjectif. WHITE [1934] décrit l'espèce *L. biauriculata*, en provenance du maastrichtien de Sokoto (Nigeria) ; après réexamen, ARAMBOURG [1952] croit y voir sa variété *maroccana*.

Les deux variantes *L. biauriculata* et *L. biauriculata* var. *maroccana* sont observées simultanément par DARTEVELLE & CASIER dans un même niveau maastrichtien du Congo ; ainsi

que le fait remarquer CAPPETTA [1972], cette association fait douter de la pertinence de la variété *maroccana*, ce d'autant plus qu'il existe tous les intermédiaires possibles entre les deux extrêmes constitués par le type et par sa variante. Cette dernière doit finalement être considérée comme le fait d'individus particuliers, ou due à des modifications passagères de la longévité des animaux, ou du biotope (on pense à la température).

CAPPETTA fonde sa diagnose (que nous réinterprétons ici) de la sous-espèce *L. biauriculata nigeriana* sur les caractères suivants :

1. constriction basale de la cuspidé principale ;
2. présence de deux paires de denticules latéraux ;
3. plus grand développement des denticules proximaux et forme très divergente de ces denticules, avec une arête supérieure se terminant parfois horizontalement ;
4. en vue externe, tranchants des bases des denticules proximaux cachant ceux de la base de la cuspidé ainsi que ceux des bases des denticules distaux.

Le caractère n°1 n'est pas observable sur toutes les dents ; il ne l'est que sur celles qui ne présentent pas le caractère 4.

Le caractère n°2 existe chez toutes les variétés de *L. biauriculata*.

Le caractère composite n°3 distingue effectivement *L. biauriculata nigeriana* des autres variétés.

Le caractère n°4 n'est présent que sur une partie des dents ; chez les autres, la base de la cuspidé est effectivement comprimée (caractère 1) et le raccord entre les tranchants de la cuspidé et ceux des denticules proximaux prend la forme d'un  $\Omega$  renversé. Dans ce dernier cas, les tranchants des denticules proximaux peuvent encore, en vue externe, cacher ceux des denticules distaux. Les deux images grossies, en bas de la figure 15, permettent de bien distinguer les deux situations. Il semble que les dents présentant des recouvrements soient plutôt les dents supérieures, et que les dents montrant les  $\Omega$  renversés soient plutôt les dents mandibulaires. Mais ce n'est pas un caractère gnomonique et il existe des cas mixtes (dent et de la planche 27).

Finalement, mis à part le caractère n°2, trop vague, les 3 autres, moyennant les précisions apportées, définissent bien la sous-espèce ; celle-ci mériterait peut-être d'ailleurs d'être érigée au rang d'espèce. Les dents que nous avons recueillies à In Daman et à Kéhéhé correspondent bien à *Lamna biauriculata nigeriana*. Voir la figure 15 et les planches 25, 26 et 27 pages 60 à 62. La figure 14 reprend les silhouettes de 4 dents de *L. biauriculata*, 4 dents de *L. biauriculata* var. *maroccana* d'après ARAMBOURG [1952], des 3 dents de Kéhéhé de la figure 15 et de 7 dents de *L. biauriculata nigeriana* d'après CAPPETTA [1972]. Sur ces schémas simplifiés, *L. biauriculata* var. *maroccana* apparaît comme une variété plus grande de *L. biauriculata*, tandis que les dents de Kéhéhé et celles de *L. biauriculata nigeriana* se démarquent par leurs denticules plus développés, plus trapus et recourbés vers l'extérieur. Les dents de Kéhéhé ne se distinguent pas de celles de Mentess étudiées par CAPPETTA, ressortissant comme ces dernières de *L. biauriculata nigeriana*.

## 2.10 Dents *incertae sedis*

Les planches 28 et 29 présentent un ensemble de 15 couronnes dentaires plates, de taille comprises entre 2 et 8 mm, dépourvues de leurs racines. Vues orales sur la planche 28 ; détails de 4 dents non érodées, sous différentes vues, sur la planche 29. L'ensemble de ces dents semble suffisamment homogène pour appartenir à une espèce unique ; l'absence systématique

des racines est très gênante pour une détermination précise. Les contours en tétragones et hexagones à côtés opposés parallèles impliquent une disposition en pavage serré ; les 2 dents *ey* et *fd*, avec une portion de leur contour arrondie, devaient être des dents marginales. Ceci implique, statistiquement, un pavage large d'une quinzaine de dents, mais avec une très forte incertitude sur ce nombre. Les dents non érodées, telles *fc* et *fe*, montrent une surface orale finement réticulée, avec un réseau globalement dirigé selon l'allongement de la dent mais fortement anastomosé. Ce réseau superficiel ne comporte aucun rebroussement ni crête, ce qui tend à discréditer l'appartenance à un hybodontidé. Ces dents pourraient relever d'un Rhombodontidae, avec là encore beaucoup d'incertitude ; la création d'un nouveau genre et d'une nouvelle espèce nécessiteraient la découverte d'une dent entière au moins.

On remarquera sur les images de la planche 29 que lorsqu'une dent est érodée, elle l'est autant sur ses facettes latérales que sur sa face orale. L'usure des dents semble ainsi être due à des frottements ayant eu lieu *post mortem* (ressac) plutôt qu'à la mastication.

On peut supposer pour l'animal une nutrition à base d'organismes néritiques faiblement caparaçonnés ou minéralisés : rhodobiontes, ascidies, petits arthropodes par exemple.

## 2.11 Denticules dermiques

Sur la planche 30, un ensemble de 8 denticules dermiques millimétriques assez bien conservés, obtenus par tamisage des éluvions des *bone beds* de base du site d'In Daman. Tous ces denticules sont typiques de chondrichthyens et semblent pour ceux dont le contour est étoilé appartenir à des raies (*Igdabatis*, *Rhombodus*).

## 2.12 Nageoires

La planche 31 présente 4 échantillons, dont 3 nageoires et une portion de peau avec écailles. L'identification des espèces concernées n'est pas possible de façon certaine. Les nageoires, de petites tailles, pourraient être des nageoires dorsales (première ou seconde) de *Schizorhiza stromeri*. L'appartenance à des espèces de plus grandes tailles est exclue. La planche 32 reprend l'échantillon *fr* de la planche 31. Les écailles aux contours étoilés, formant par endroits des alignements ou un pavage réguliers, sont bien distinctes. La peau surmonte un cartilage calcifié en travées parallèles à la surface ; il pourrait s'agir d'un fragment de nageoire.

## 2.13 Vertèbres

Les disques vertébraux de chondrichthyens sont communs dans tous les niveaux sédimentaires d'In Daman. Les planches 33 et 34 présentent 14 petites vertèbres de formes et de proportions variées, non circulaires, avec leurs développements latéraux. Toutes les vertèbres d'In Daman non circulaires et / ou à insertions latérales sont figurées sur ces deux planches. Il peut s'agir, pour beaucoup d'entre elles, de vertèbres de raies, en particulier lorsque le disque vertébral est aplati en vue crâniale. La planche 35 expose des disques vertébraux aplatis, de grandes tailles, certains trouvés en connexion ou appartenant à un même animal. L'échantillon *go* est une extrémité crâniale. Tous ces disques plats appartiennent à des animaux de grandes tailles, probablement le sclérorhynque *Ischirhiza nigeriensis* et peut-être *Dalpiazia stromeri*. L'ensemble de 4 vertèbres en connexion *hf* est encore muni d'une partie de ses arcs neuraux et ventraux. Il existe aussi sur le site des vertèbres plates de plus petits diamètres (échantillon *hg* de la planche 35 : 7 vertèbres en connexion). En bas de la planche 34, une quinzaine de vertèbres et un aiguillon appartenant à un même animal ; la qualité de la fossilisation est

mauvaise (niveau supérieur très gypsifié du site d'In Daman), les disques sont circulaires, sans insertion discernable sur le pourtour. Il n'est pas possible de savoir s'il s'agit d'un *Igdabatis* ou d'un *Rhombodus*.

Sur la figure 16 : épaisseur  $e$  en fonction du diamètre  $D$ , pour 180 vertèbres de néosélaciens d'In Daman. Les 15 vertèbres de la raie susmentionnée représentées par les points verts. En gros, tous les disques vertébraux sont homothétiques, pour des diamètres allant de 5 à 60 mm. Aucune structuration ni regroupement particulier n'apparaissent dans le nuage de points. Ceci ne signifie pas que les disques vertébraux appartiennent au même taxon. Les petites vertèbres des planches 33 et 34 ne sont pas représentées sur ce graphe.

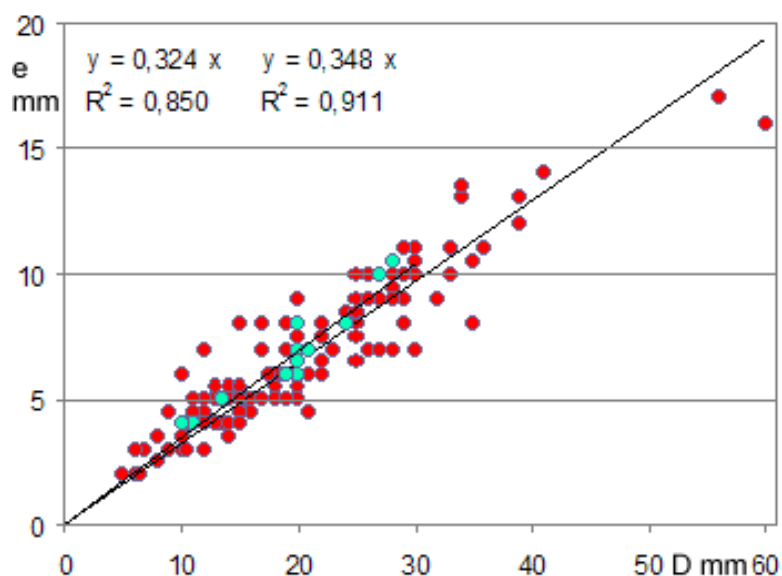


FIG. 16: 180 vertèbres de chondrichthyens : épaisseur  $e$  en fonction du diamètre  $D$ . Il s'agit uniquement des disques circulaires; les 14 petits disques non circulaires sont montrés sur les planches 33 et 34 . Il y a proportionnalité entre  $D$  et  $e$ ; droites de meilleur *fit* pour la totalité des vertèbres et pour les 14 vertèbres d'un même animal (une raie), représentées par les points verts. Ces graphiques ne permettent aucune conclusion quant aux espèces ou taxons représentés par les disques circulaires.

## 2.14 Coprolithes

La planche 36 montre un ensemble représentatif, quoique non exhaustif, de 55 coprolithes hélicoïdaux récoltés à In Daman dans les niveaux de base et dans les niveaux supérieurs. Les coprolithes cylindriques (*rod-like* de HUNT), n'étant pas *a priori* produits par des chondrichthyens, ne sont pas décrits ici. Notons cependant que les dipneustes possédant eux aussi un appareil intestinal hélicoïdal, pourraient être concernés par le matériel présenté; nous y reviendrons. Tous les coprolithes hélicoïdaux sont phosphatés, ils étaient à l'origine au moins très chargés en hydroxylapatite; ils ne contiennent pas d'ions carbonate. Ceux qui proviennent des niveaux supérieurs sont plus ou moins pseudomorphosés en gypse. Aucun élément figuré ne se distingue à leur surface ni sur les cassures. Toutes les couches qui constituent les 54 coprolithes *hu* à *ju* sont finement structurées en vermicules larges de 300 à 1000  $\mu\text{m}$ , exceptionnellement jusqu'à 2 mm. La figure 19, page 33 montre en agrandissement ces vermicules.

Si l'on reprend la terminologie de HUNT and LUCAS [2012], nos coprolithes devraient être qualifiés de spiraux, ce qui est incorrect mathématiquement parlant. Ils sont fortement



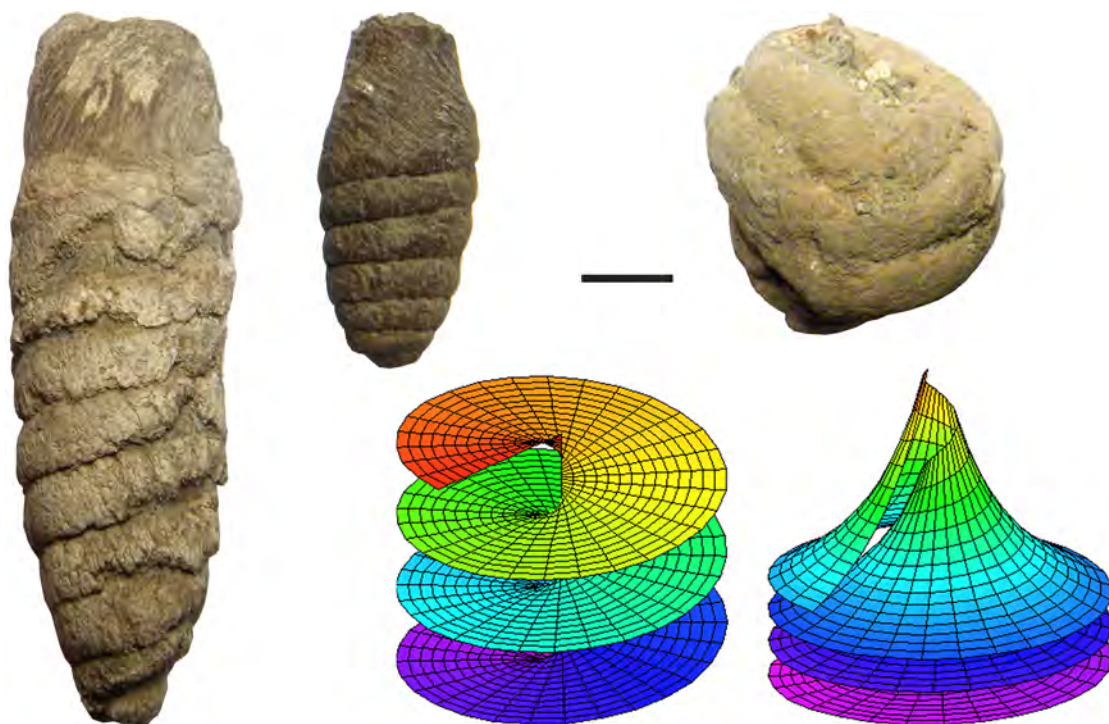


FIG. 17: A gauche : deux coprolithes de type *A* ; les vermiculations sont bien distinctes, sublongitudinales et de sens légèrement *dextrorsum* pour le premier, de sens nettement *senestrorsum* pour le second, ce qui est le cas général. A droite : coprolithe hélicoïdal globuleux de type *B*, dénué de vermiculations. En bas au milieu : modèle de valvule en hélicoïde de MEUSNIER ; en bas à droite : modèle en hélicoïde étiré axialement. Ces schémas correspondent à des types de valvules effectivement observées chez des chondrichthyens actuels. Les coprolithes, tant de type *A* que de type *B*, ne peuvent provenir que de valvules en hélicoïde étiré ; en aucun cas de valvules en hélicoïde de MEUSNIER.

hétéropolaires et appartiennent au type microspiral de HUNT pour le type *A* (objets *hu* à *ju*), au type macrospiral peut-être pour le type *B* (coprolithe unique *ju*).

Chaque coprolithe est constitué d'un unique ruban, d'épaisseur en général millimétrique, enroulé sur lui-même selon une hélice de sens *dextrorsum*. Ceci est à mettre en relation avec l'existence, chez la plupart des chondrichthyens, d'une involution hélicoïdale de l'intestin distal, servant à accroître la surface de contact avec le chyme et à diminuer l'épaisseur de ce dernier, de façon à réduire le temps de diffusion des nutriments. Lors du parcours de ce système, improprement appelé valvule spirale ou *valvula spiralis*, le chyme était comprimé, de sorte que le matériel fécal prenait finalement l'aspect d'une pâte très visqueuse et très minéralisée. Cette dernière caractéristique était une condition *sine qua non* de fossilisation. S'il est évident que la valvule devait aussi être de sens *dextrorsum*, il est intéressant d'expliquer en détail comment les fèces étaient mises en forme de la manière observée, selon des pseudo-cônes emboîtés, avec une excellente régularité.

On remarquera d'abord un coprolithe qui se différencie fortement de tous les autres (type *B*). Il est globulaire, de plus gros diamètre et formé d'un ruban beaucoup plus épais, plus de 3 mm au lieu de 0.5 à 1.5 mm chez les autres coprolithes (type *A*). Cet objet est aussi moins enroulé (2 ou 3 tours seulement, contre 5 à 10 pour le type *A*) et beaucoup moins régulier ; le ruban a certes pris une forme hélicoïdale, mais il s'est également avachi. Il figure sur la planche 36, en *ju*. Tous les autres objets de cette planche appartiennent au type *A*.

Sur tous les coprolithes de type *A*, les vermiculations déjà mentionnées orientent toute la

surface du ruban fécal ; elles sont tourbillonnaires sur le bord distal du ruban, mais orientées dans la partie proximale du ruban où elles forment un flux subparallèle hélicoïdal, de sens *senestrorsum*, recoupant donc le bord du ruban : voir de nombreux exemples sur la planche 36, particulièrement *jc*, repris en agrandissement sur la figure 17 (au centre). Exceptionnellement, l'orientation des vermiculations peut être longitudinale ou légèrement de sens *dextrorsum* (objet *jk*, planche 36, repris aussi à gauche de la figure 17).

Pour expliquer les faits constatés, il faut considérer l'anatomie de l'intestin postérieur d'un chondrichthyen. A la portion hélicoïdale, de gros diamètre, peut-être cinq à dix centimètres, succède une portion cylindrique plus étroite où se produit, par striction, la première mise en forme des fèces. Il arrive aussi que les derniers tours de la valvule soient déjà fortement rétrécis (roussette). La seconde étape de mise en forme est la défécation : extrusion à travers l'anus.

Cette seconde étape a pour résultat le glissement longitudinal des différentes couches les unes par rapport aux autres, puis la formation de la queue (portion proximale) du coprolithe. On peut donc admettre que la forme antérieure du ruban, lorsqu'il se trouve dans la portion terminale de l'intestin, était celle du futur coprolithe, en moins allongé.

La portion hélicoïdale de l'intestin d'un chondrichthyen actuel tel que *Ginglymostoma cirratum* se modélise par un hélicoïde de MEUSNIER (premier schéma, figure 17) ; elle produirait par extrusion un ruban ressemblant à une pile de disques. Le système valvulaire de l'animal qui a produit les coprolithes de type *A* devait plutôt ressembler à la seconde surface de la figure 17. Ce type de valvule s'observe actuellement chez *Squalus acanthias*, chez certaines raies et chez de très nombreuses autres espèces de chondrichthyens, avec un étirement axial parfois beaucoup plus important que celui suggéré par notre schéma.

Les considérations précédentes impliquent aussi que, lors de la première étape de sa mise en forme, le ruban fécal se trouvait d'autant plus étiré, donc aminci, que le rétrécissement intestinal était important. Ainsi les épaisseurs des rubans mesurées sur les coprolithes seraient-elles nettement inférieures à l'épaisseur de la lame de chyme à l'intérieur de la valvule. Cette dernière grandeur serait à chiffrer en termes plurimillimétriques. Le coprolithe de type *B* est produit par un intestin moins rétréci dans sa portion terminale : Les types *A* et *B* ont été fabriqués par des espèces bien distinctes.

Il reste à expliquer les striations de sens *senestrorsum*. Elles semblent *a priori* en contradiction avec une progression laminaire du chyme à l'intérieur du processus hélicoïdal qui devrait, intuitivement parlant, produire des stries parallèles au bord du ruban ; la progression en question ne peut avoir lieu en fait que par propagation d'ondes péristaltiques rétrécissant l'intervalle entre deux lamelles successives de l'hélice intestinale. Les stries peuvent se comprendre si ces ondes sont pourvues de crêtes linéaires transversales : deux crêtes successives délimitent dans le chyme un boudin qui avance plus ou moins en phase avec l'onde.

Enfin, les portions tourbillonnaires des vermiculations du chyme peuvent s'expliquer, soit par des irrégularités dans la forme des ondes péristaltiques ou dans le mouvement du chyme qui en résulte, soit plus précocement, par l'agrégation par compression et déshydratation de petits éléments présents dès l'entrée dans l'appareil valvulaire. On peut encore invoquer des rides ou des plis, observés à l'intérieur des valvules de certains chondrichthyens (roussette) ; mais chez d'autres, les parois de la valvule sont lisses.

La distinction étant claire entre les coprolithes de type *A*, très majoritaires, et l'élément unique du type *B*, il reste à savoir si le type *A* peut être lui-même décomposé en plusieurs sous-types. L'examen visuel montre des aspects variés, sans délimitations nettes entre différents sous-groupes toutefois. Les différences d'aspects entre les coprolithes ont été modifiées par les processus d'altération, ce qui ne facilite pas l'étude qualitative. Il est dès lors intéressant de

procéder de façon quantitative.

Seuls trois paramètres s'avèrent pertinents pour les coprolithes hélicoïdaux. Détails de leurs mesures ci-dessous.

- Le diamètre maximal  $D$  renseigne directement sur la taille de l'animal concerné ; la mesure de  $D$  a toujours été corrigée en cas d'aplatissement ou d'érosion de l'objet.
- Le pas  $p$  de l'hélice est mesuré sur la portion centrale de diamètre maximal seulement, car il diminue vers l'extrémité distale.
- L'épaisseur  $E$  du ruban est calculée à partir de la forme de la portion centrale conique du coprolithe, en comptant le nombre de tours.

Les valeurs de ces paramètres sont entachées d'une assez forte incertitude étant donné l'état de conservation médiocre en général. Seuls les objets les mieux préservés ont fait l'objet de mesures : 29 coprolithes (28 de type  $A$ , un seul de type  $B$ ) pour l'ensemble des 3 mesures ; 51 coprolithes au total (comprenant les 29 précités) pour la mesure de  $D$ .

Résultats sur la planche 37, page 72. Les projections ACP sont peu intéressantes et ne sont pas présentées ici. Nous avons choisi un arbre de dissemblance, qui distingue 3 éléments parmi les 29. Le coprolithe  $ju$  de type  $B$  est le plus éloigné de tous les autres ; deux autres objets  $ja$  et  $jk$  se distinguent aussi. Le retour à la comparaison visuelle ne permet pas cependant, de séparer ces deux derniers éléments du reste du type  $A$ , ceci d'autant plus qu'ils sont très érodés et que leurs paramètres sont, de ce fait, entachés d'erreurs importantes et non chiffrables. La planche présente encore la matrice des 3 graphes binaires possibles, et les 3 histogrammes, en distinguant les 3 coprolithes particuliers susmentionnés. Les régressions linéaires effectuées uniquement sur les 28 coprolithes de type  $A$  donnent les résultats suivants :

- graphe  $D \times p$  :  $R^2 = 0.11$  ;
- graphe  $D \times E$  :  $R^2 = 0.19$  ;
- graphe  $p \times E$  :  $R^2 = 0.42$ .

Seules les grandeurs  $p$  et  $E$  semblent correctement corrélées, et de façon sensiblement proportionnelle. Aucun des 3 graphes ne permet de distinguer de regroupement particulier des points de type  $A$ . Étant donné les effectifs, les histogrammes concernant ce type (couleurs rouge, orangé et jaune) doivent être considérés comme unimodaux : là encore, pas de discrimination possible. L'histogramme des  $D$  est manifestement tronqué du côté des petits diamètres, c'est-à-dire que les petits coprolithes n'ont pas résisté à cause de leur petite taille et / ou à cause d'une minéralisation initiale moindre.

La dernière étape de l'analyse des coprolithes consiste à tenter de retrouver les espèces qui les ont produits. On rappelle d'abord les caractéristiques physico-chimiques : aucun élément figuré n'est discernable ; les fèces étaient très minéralisées, très compactées, formées uniquement de phosphates (de calcium).

Nous avons trouvé en tout, 9 espèces de chondrichthyens dans le Maastrichtien du Niger : 2 hybodontes, 3 sclérorhynques, 3 rajiformes, un lamniforme. La composition chimique des coprolithes implique la digestion d'ostéichthyens, seule nourriture susceptible de contenir d'importantes quantités d'ions phosphate et d'ion calcium. D'autre part, l'absence d'élément figuré permet de conclure, soit à une mastication poussée des proies, soit à un processus de digestion acide qui désolidarise les cristaux d'apatite des os de poissons, sans toutefois les dissoudre totalement. Une réprécipitation ultérieure dans un segment plus basique de l'intestin, produisant une pâte particulièrement fine, n'est pas à exclure.

Les hybodontes seraient éliminés étant donné leur régime alimentaire supposé, à base de mollusques et d'arthropodes (MICHAUT [2017a]). Parmi les sclérorhynques, *Schizorhiza stromeri* tirait l'essentiel de ses ressources des petits ostéichthyens ; *Ischirhiza nigeriensis* consom-



mais probablement aussi des ostéichthyens. Le régime alimentaire des raies ne semble pas, quant à lui, convenir. Enfin, le requin *Lamna* se nourrissait de grosses proies, sans mastication ; des éléments figurés devraient se trouver dans ses fèces mais il faut garder à l'esprit la possibilité d'une attaque digestive acide. On pourrait penser rajouter certaines des 4 espèces de dipneustes découvertes à In Daman ; cependant les coprolithes de ces animaux sont en général amphipolaires, et chargés de fragments grossiers de coquilles ou d'écailles. L'absence totale de carbonate dans les coprolithes plaide en tout cas très fortement en défaveur des dipneustes.

Il doit exister deux espèces distinctes étant donné les deux types *A* et *B* de coprolithes, l'animal ayant produit le type *B* étant au moins deux fois plus grand que le responsable du type *A* si l'on admet une proportionnalité entre la taille d'un animal et le diamètre du coprolithe retrouvé. DIEDRICH and FELKER [2012] décrivent un ensemble de coprolithes de l'Eocène, manifestement produits par des requins dans le cas de leur étude ; ces objets ressemblent, par leur aspect irrégulier et souvent globulaire, à notre type *B*. Leurs diamètres s'échelonnent entre 8 et 55 mm, ce qui est comparable au diamètre de *jk*, du type *B* : 33 mm. Les requins de Cajus DIEDRICH étant de tailles comparables à *Lamna bauriculata*, il est très tentant d'attribuer le coprolithe de type *B* à ce dernier. Il est même possible de tenter de quantifier les choses. Sur la figure 18, graphe donnant les diamètres des coprolithes en fonction de la largeur des dents, pour les 10 associations proposées par DIEDRICH et pour l'association que nous supposons, entre le type *B* et *Lamna bauriculata nigeriana*. Ce graphe semble très démonstratif, cependant aucune des 11 associations n'est prouvée : il montre seulement que ces hypothèses ne sont pas absurdes. Attribuer une taille moyenne à *Schizorhiza stromeri* moitié de celle de *L. bauriculata* est plausible ; ainsi, le type *A* pourrait être le fait de *S. stromeri*. Les attributions des deux types de coprolithes restent cependant avant tout spéculatives. On peut revenir encore sur le cas de l'objet *jk*, très atypique par sa taille et aussi sa forme parmi le type *A* ; l'attribuer à un plus grand sclérorhynque tel qu'*Ischirhiza nigeriensis* est envisageable.

On remarque pour terminer que ni *Lamna bauriculata nigeriana*, ni *Schizorhiza stromeri* ne se trouvent parmi les animaux dont les dents sont fortement représentées dans le registre fossile ; au contraire, leurs dents sont parmi les plus rares, surtout pour *S. stromeri*. Si nos attributions sont exactes, la fréquence des coprolithes d'un animal serait indépendante de celle de ses dents ou de ses os. Ceci se conçoit bien étant donné que la probabilité de survie d'un objet sous forme de fossile dépend très fortement de sa minéralisation, à la fois en proportion de minéral et en termes de composition chimique et de microstructure cristalline, et que la minéralisation d'un excrément n'a aucune raison d'être corrélée à celle du squelette de l'individu qui l'a créé. Dans l'étude générale de l'écosystème, MICHAUT [2013a] estime la fréquence de *L. bauriculata* dix fois plus élevée que celle de *S. stromeri*, alors que les coprolithes du premier sont à peu près 50 fois plus rares que ceux du second ; là encore, le défaut de corrélation n'a pas lieu d'être surprenant. Il y aurait au contraire une meilleure corrélation si la totalité du type *A* était attribué à *Ischirhiza nigeriensis*, estimé par le même auteur dix fois plus fréquent que *L. bauriculata* ; ceci ne constitue cependant qu'un argument de second ordre pour une telle attribution.

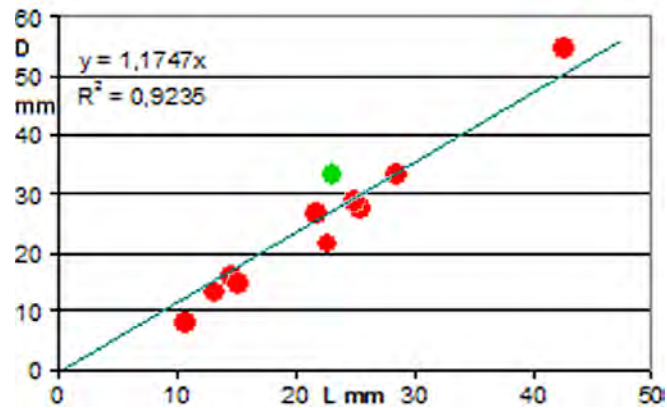


FIG. 18: En abscisses, largeurs des dents; en ordonnées : diamètres des coprolithes; en rouge : 10 genres considérés par DIEDRICH and FELKER [2012] (*Carcharodon*, *Procarcharodon*, *Otodus*, *Striatolamia*, *Isurus*, *Hypotodus*, *Jaekelotodus*, *Sylverstrilamia*, *Anomotodon*, *Brachycarcharias*); en vert : *Lamna biauriculata nigeriana*. Les coprolithes attribués aux différentes espèces sans preuve directe.



FIG. 19: Agrandissement du coprolithe *jc* de type *A*; vermiculations parallèles sur la queue, en tourbillons sur le bord du ruban.

### 3 Récapitulations d'espèces

Dans ce paragraphe, tableaux récapitulatifs et décomptes, compilés d'après ARAMBOURG [1952], DARTEVELLE and CASIER [1943–1959], CAPPETTA [1972], pour les USA le site internet [oceansofkansas.com/contents](http://oceansofkansas.com/contents) et enfin le présent article, des espèces de chondrichthyens du Maastrichtien, pour l'Afrique du nord, l'ensemble bas-Congo, Cabinda, Angola, le Niger et, concernant les USA, des espèces sénoniennes, allant du Coniacien tardif au Maastrichtien.

ordre ou famille	Genre	espèce	Afr. nord	Congo - A.	USA	Niger
Hybodontiformes	<i>Asteracanthus</i>	<i>aegyptiacus</i>				x
	<i>Acrodus</i>	<i>sp.</i>				x
	<i>Lissodus</i>	<i>selachos</i>			x	
Ptychodontidae	<i>Ptychodus</i>	<i>mortoni</i>			x	
		<i>martini</i>			x	
		<i>anonymus</i>			x	
		<i>polygyrus</i>			x	
		<i>latissimus</i>			x	
Hexanchidae	<i>Notidanus</i>	<i>microdon</i>	x			
Orectolobiformes	<i>Ginglymostoma</i>	<i>rugosum</i>	x	x		
		<i>lehneri</i>	x			
		<i>subafricanum</i>	x			
	<i>Brachaelurus</i>	<i>estesi</i>			x	
	<i>Squatirhina</i>	<i>americana</i>			x	
Pristiformes	<i>Rhynchobatus</i>	<i>arganiae</i>	x			
	<i>Sclerorhynchus</i>	<i>leptodon</i>	x			
	<i>Ischirhiza</i>	<i>nigeriensis</i>				x
	<i>Ischirhiza</i>	<i>avonicola</i>			x	
	<i>Dalpiazia</i>	<i>stromeri</i>	x	x		x
	<i>Schizorhiza</i>	<i>stromeri</i>	x	x		x
	<i>Ctenopristis</i>	<i>nougareti</i>	x	x		
Rhinopristiformes	<i>Rhinobatus</i>	aff. <i>berytensis</i>	x			
		<i>sp.</i>	x			
	<i>Myledaphus</i>	<i>bipartitus</i>			x	
Rajiformes	<i>Raja</i>	<i>fallax</i>	x			
	<i>Gen.</i>	<i>sp.</i>		x		

TAB. 2: Récapitulation des Chondrichthyes du Maastrichtien pour 4 provinces fossiles.

Ensuite, décomptes des taxons supragénériques, des genres et des espèces. Les dents des chondrichthyens étant bien conservées dans le registre fossile, on peut considérer que ces animaux fussent davantage diversifiés dans l'écosystème maastrichtien d'Afrique du nord que dans les trois autres. Plus précisément, des espèces voisines (les différents *Rhombodus*, les différents *Lamna* et *Corax*) pouvaient, en Afrique du nord, partager une même niche écologique, ce qui ne semble pas avoir été souvent le cas au Congo ni aux USA, et jamais au Niger.

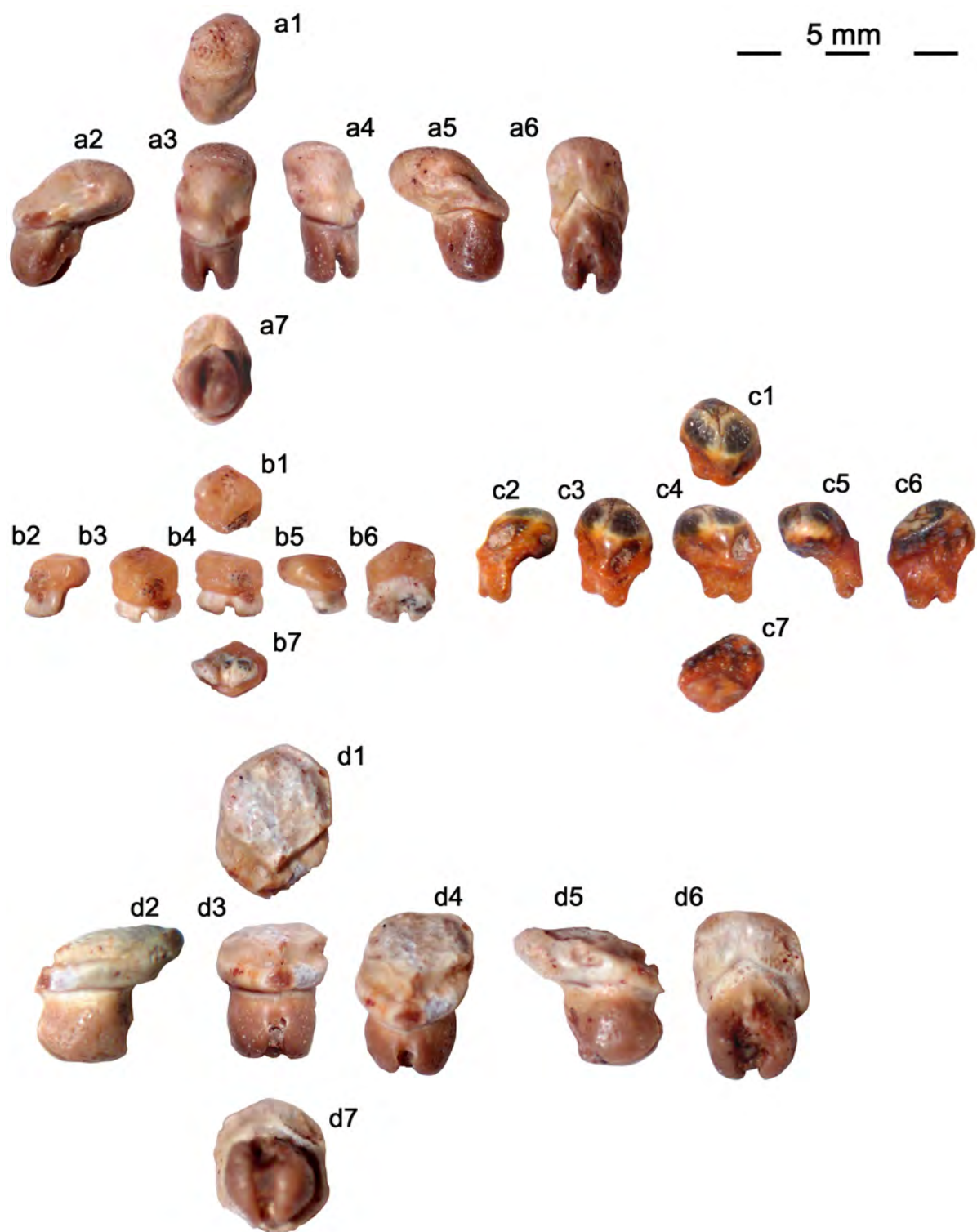
ordre ou famille	Genre	espèce	Afr. nord	Congo - A.	USA	Niger	
Myliobatiformes	<i>Parapalaeobates</i>	<i>atlanticus</i>	x	x			
	<i>Igdabatis</i>	<i>sigmodon</i>				x	
	<i>Rhombodus</i>	<i>binckhorsti</i>	x	x			
		<i>bondoni</i>	x				
		<i>meridionalis</i>	x				
		<i>microdon</i>	x				
		<i>sp.</i>				x	
		<i>Gen.</i>	<i>sp.</i>				x
		<i>Hypolophites</i>	<i>sp.</i>	x	x		
	Carchariniformes	<i>Galeorhinus</i>	<i>gomphoriza</i>	x			
Lamniformes	<i>Lamna</i>	<i>appendiculata</i>	x	x			
		<i>biauriculata</i>	x	x	x	x	
		<i>serrata</i>	x	x			
		<i>caraibaea</i>	x	x			
		<i>c. africana</i>	x	x			
		<i>Cretoxyrhina</i>	<i>mantelli</i>			x	
		<i>Johnlongia</i>	<i>sp.</i>			x	
	Odontaspidae	<i>Odontaspis</i>	<i>tingitana</i>	x			
	Odontaspidae et Lamnidae	<i>Gen.</i>	<i>spp.</i>		x		
	Anacoracidae	<i>Corax</i>	<i>pristodontus</i>	x			
<i>kaupi</i>			x				
<i>yangaensis</i>			x	x			
		<i>Pseudocorax</i>	<i>affinis</i>	x			
<i>Anacorax</i>		<i>falcatus</i>			x	x	
		<i>pristodontus</i>	x	x	x		
		<i>kaupi</i>	x	x	x		
		<i>yangaensis</i>	x	x			
		<i>sp.</i>		x			
Mitsukurinidae		<i>Anomotodon</i>	<i>plicatus</i>	x			
	<i>Scapanorhynchus</i>	<i>raphiodon</i>	x	x	x		
		<i>subulatus</i>		x			
		<i>tenuis</i>	x				
		<i>rapax</i>	x				

TAB. 3: Récapitulation des Chondrichthyes du Maastrichtien pour 4 provinces fossiles, suite et fin.

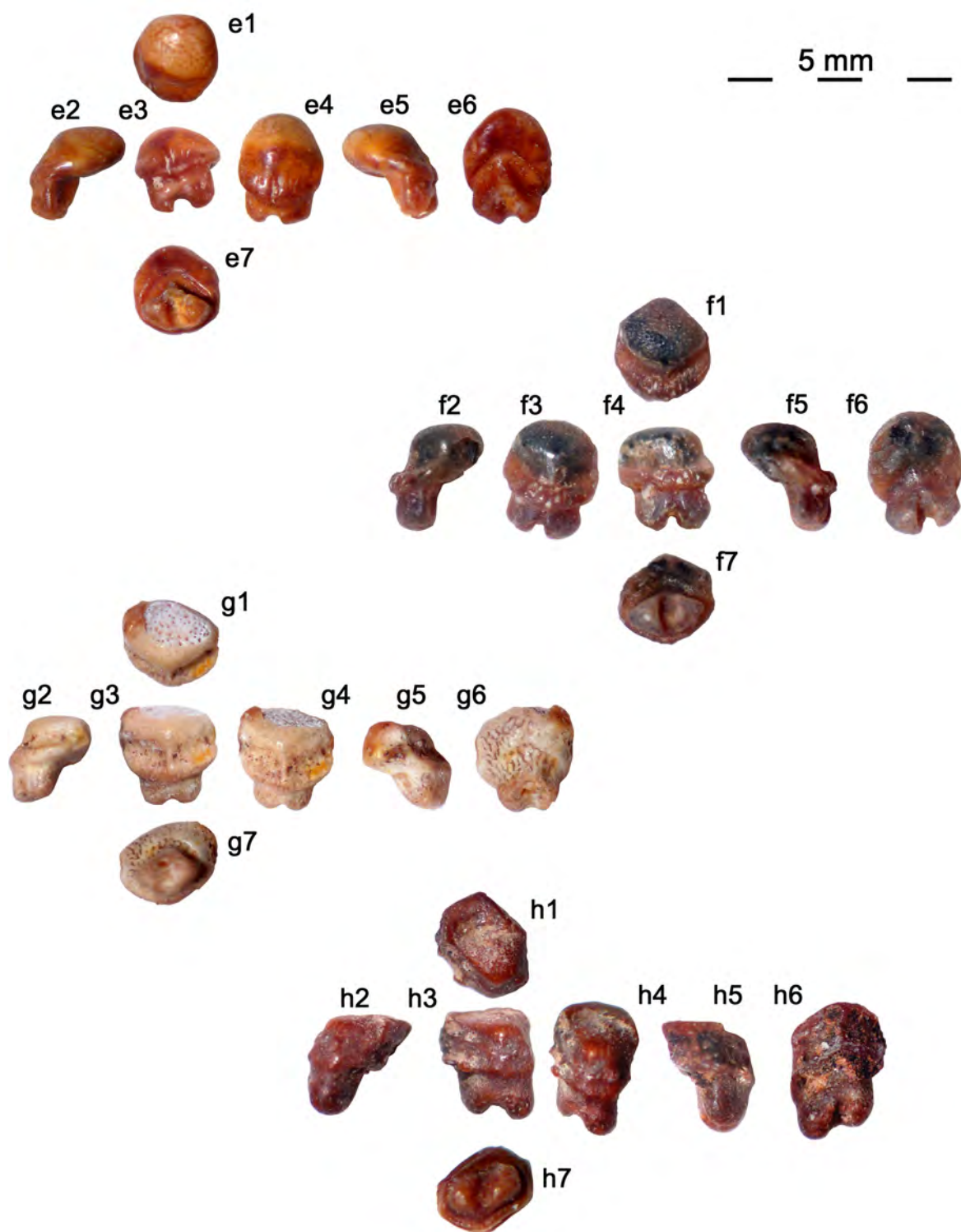
taxons	Afr. nord	Congo - A.	USA	Niger
supragénériques	11	8	8	4
genres	19	13	11	9
espèces	36	22	17	9

TAB. 4: Taxons de Chondrichthyes : nombres de taxons supragénériques, de genres et d'espèces du Maastrichtien par provinces.

## 4 Planches

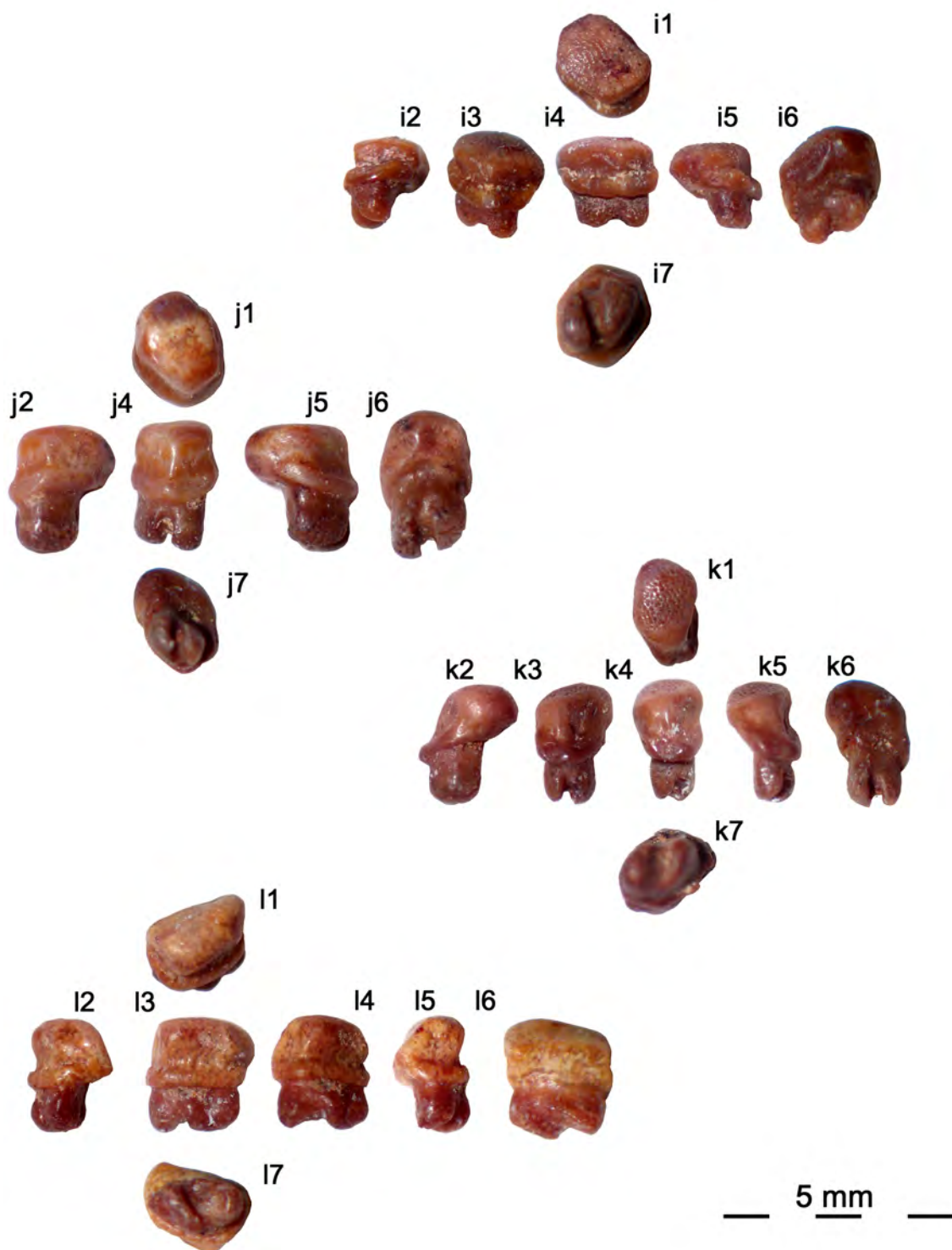


PL. 1: Quatre dents de *Rhombodus*, 7 vues chacune. *a* : dent latérale; *b* : dent antérolatérale; *c*, *d* : dents latérales. *a1* à *d1* : vues occlusales; *a2* à *d2* et *a5* à *d5* : vues latérales; *a3* à *d3* et *a4* à *d4* : vues linguales; *a6* à *d6* : vues labiales; *a7* à *d7* : vues basales.

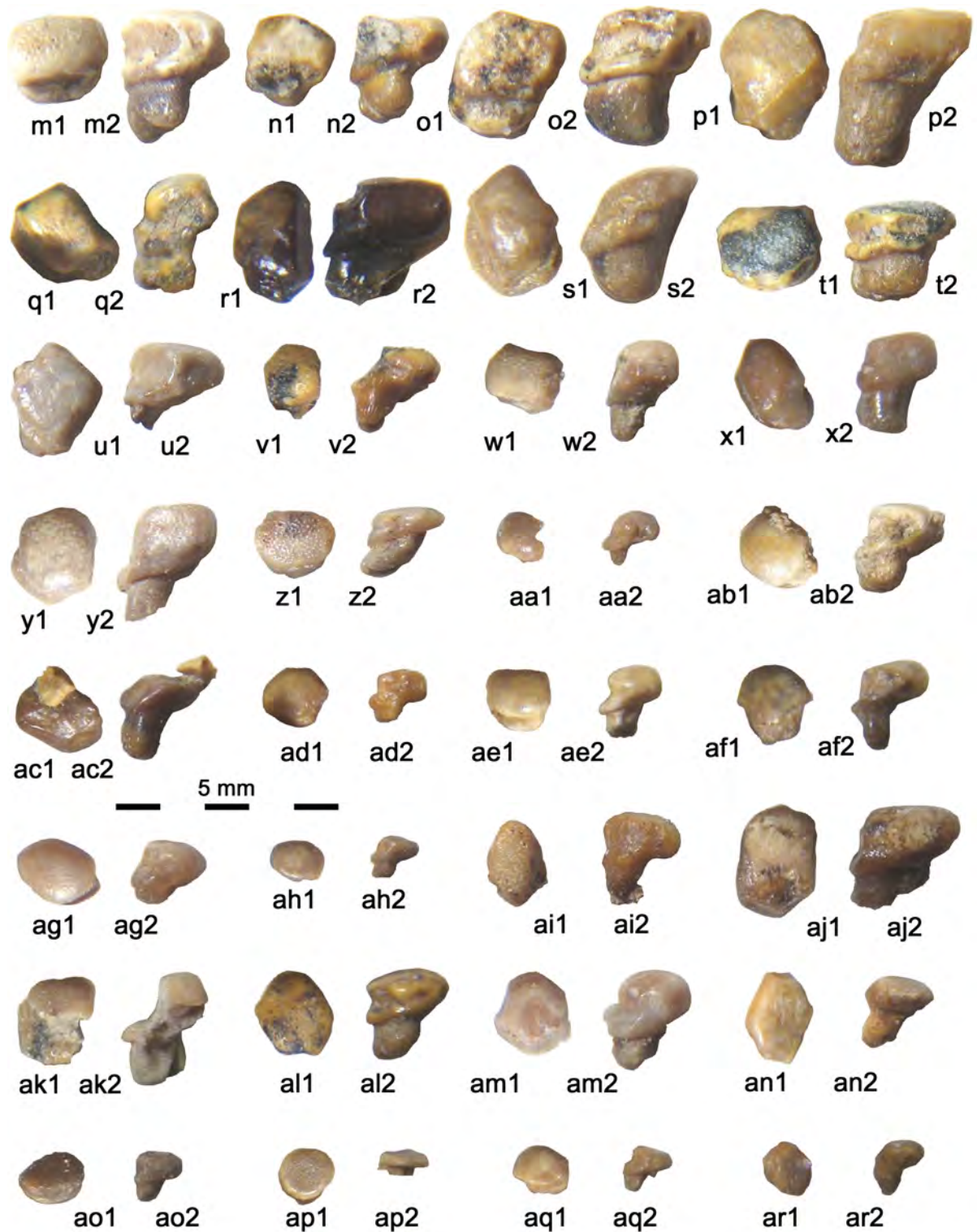


PL. 2: Quatre dents latérales de *Rhombodus*, 7 vues chacune. e1 à h1 : vues occlusales ; e2 à h2 et e5 à h5 : vues latérales ; e3 à h3 et e4 à h4 : vues linguales ; e6 à h6 : vues labiales ; e7 à h7 : vues basales.



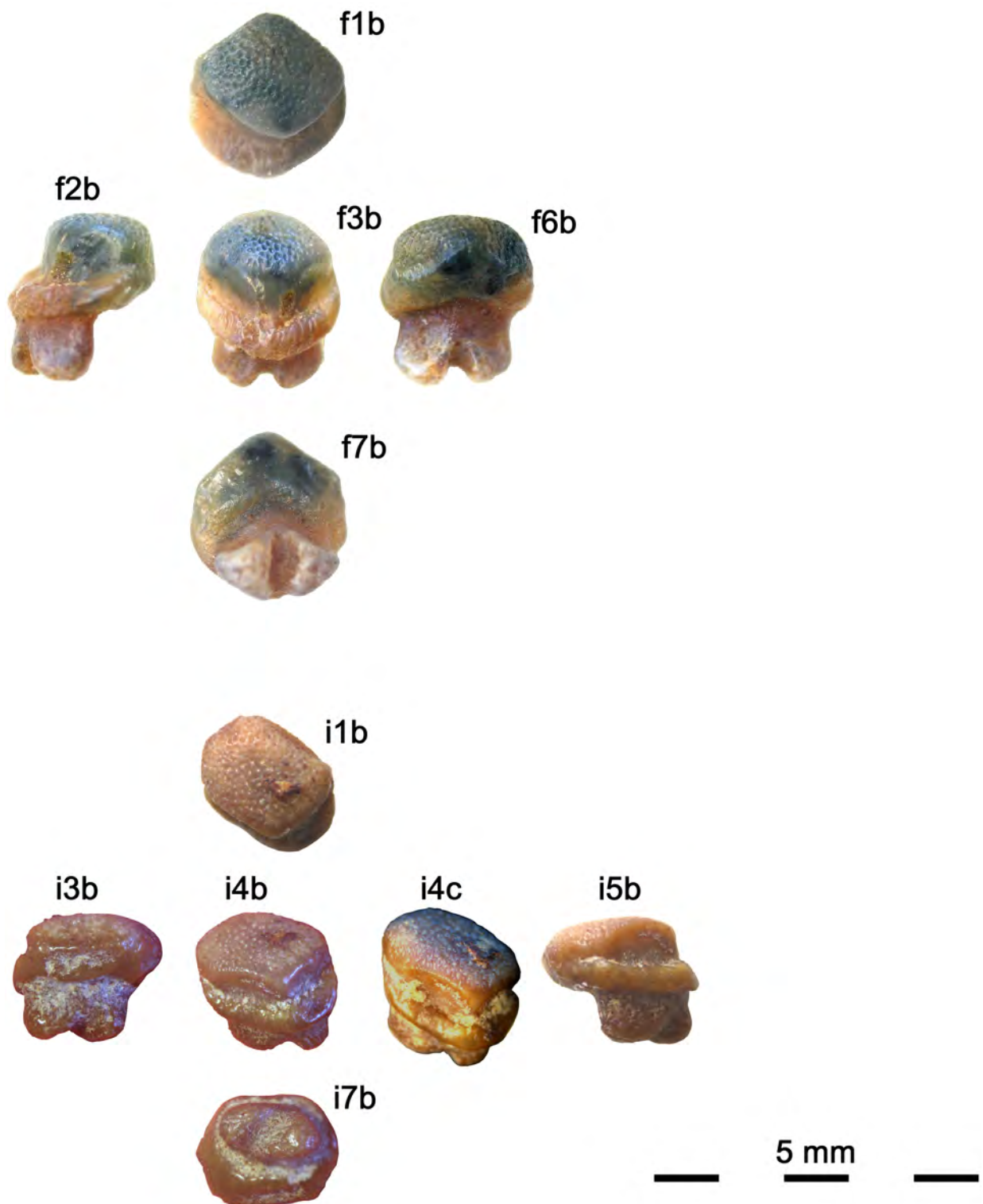


PL. 3: Quatre dents latérales de *Rhombodus*, 6 ou 7 vues chacune. *i1* à *l1* : vues occlusales ; *i2* à *l2* et *i5* à *l5* : vues latérales ; *i3*, *k3*, *l3* et *i4* à *l4* : vues linguales ; *i6* à *l6* : vues labiales ; *i7* à *l7* : vues basales.

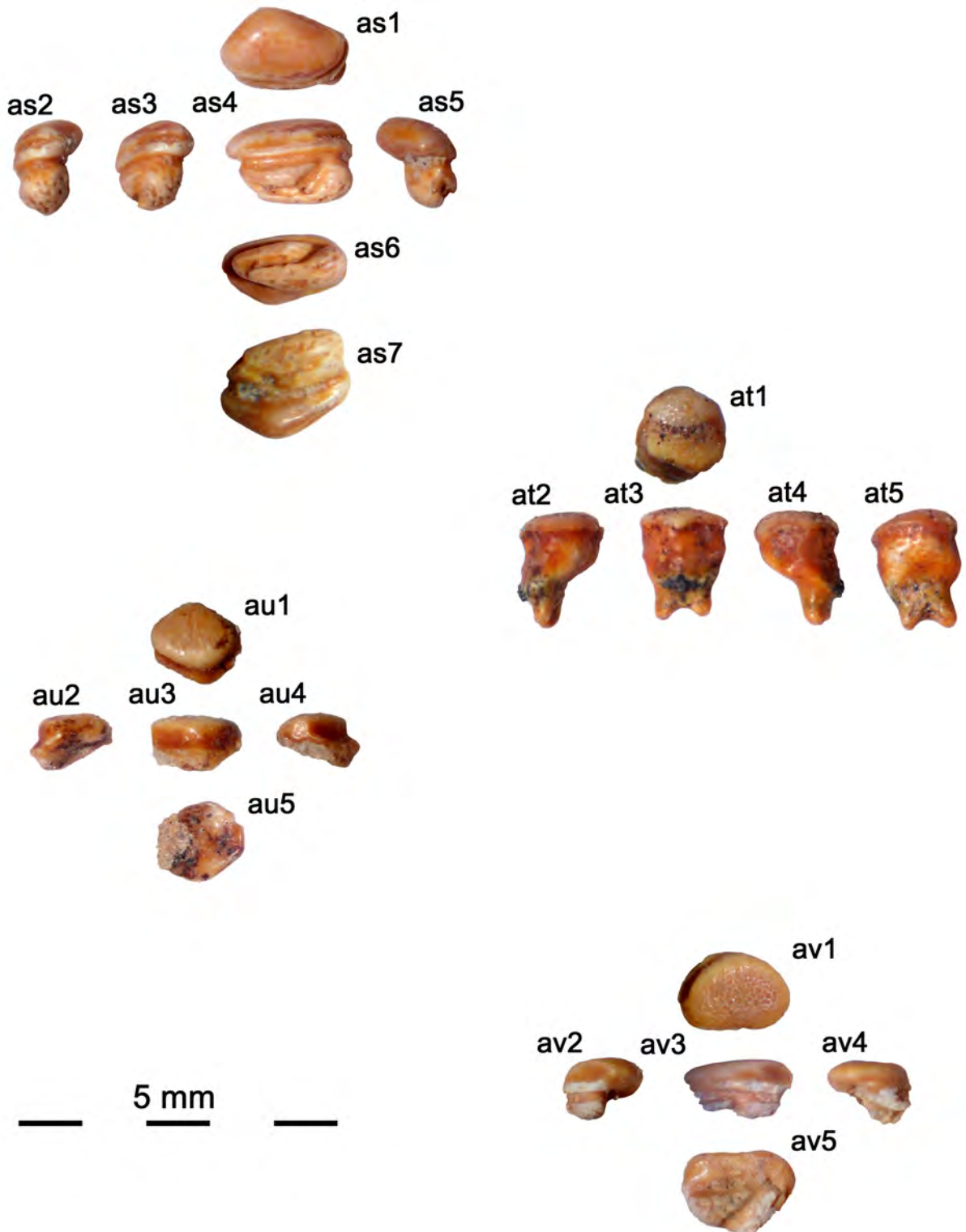


PL. 4: 32 dents, latérales et marginales, de *Rhombodus*, 2 vues chacune. *m1* à *ar1* : vues occlusales ; *m2* à *ar2* : vues latérales.

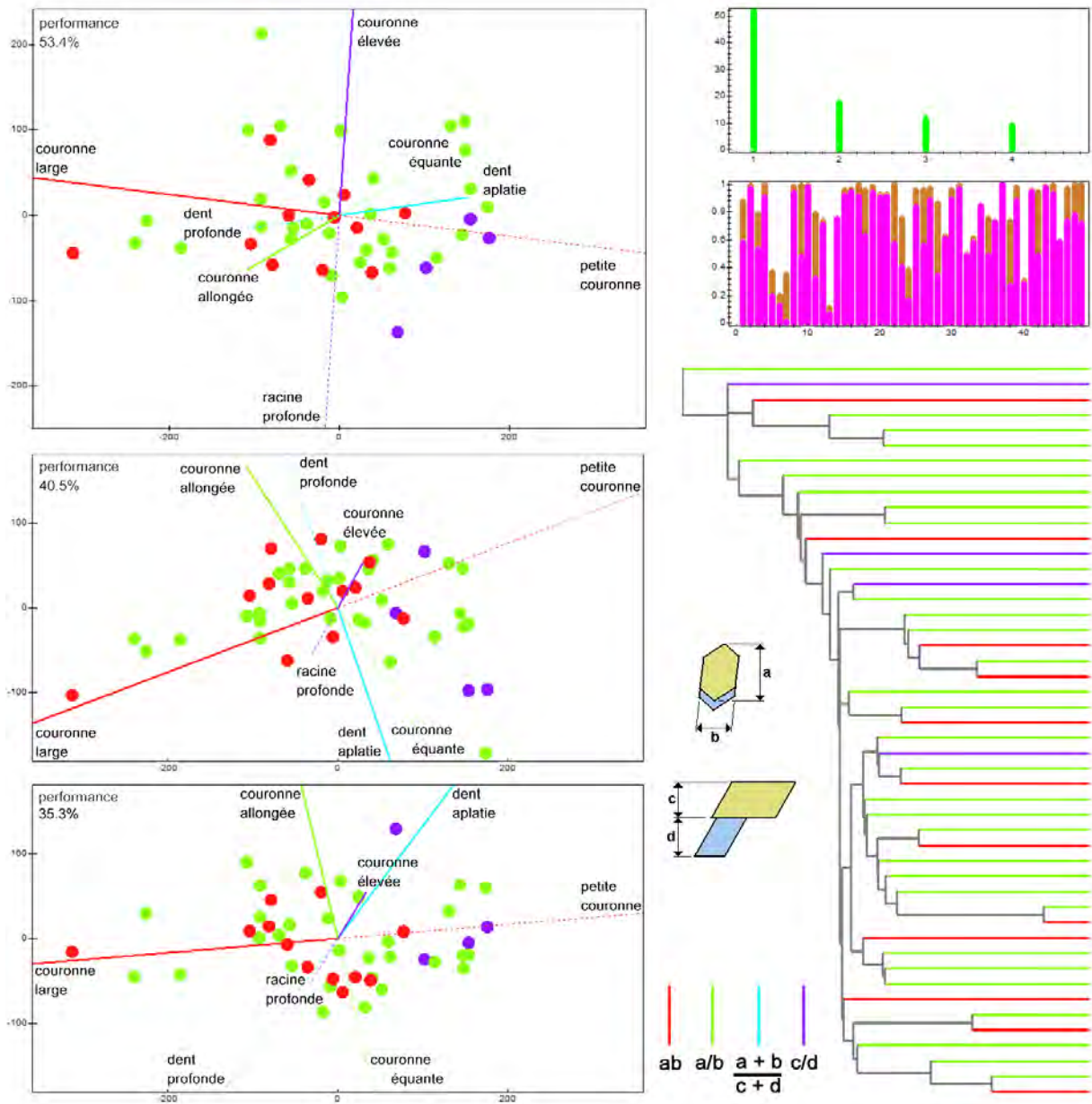




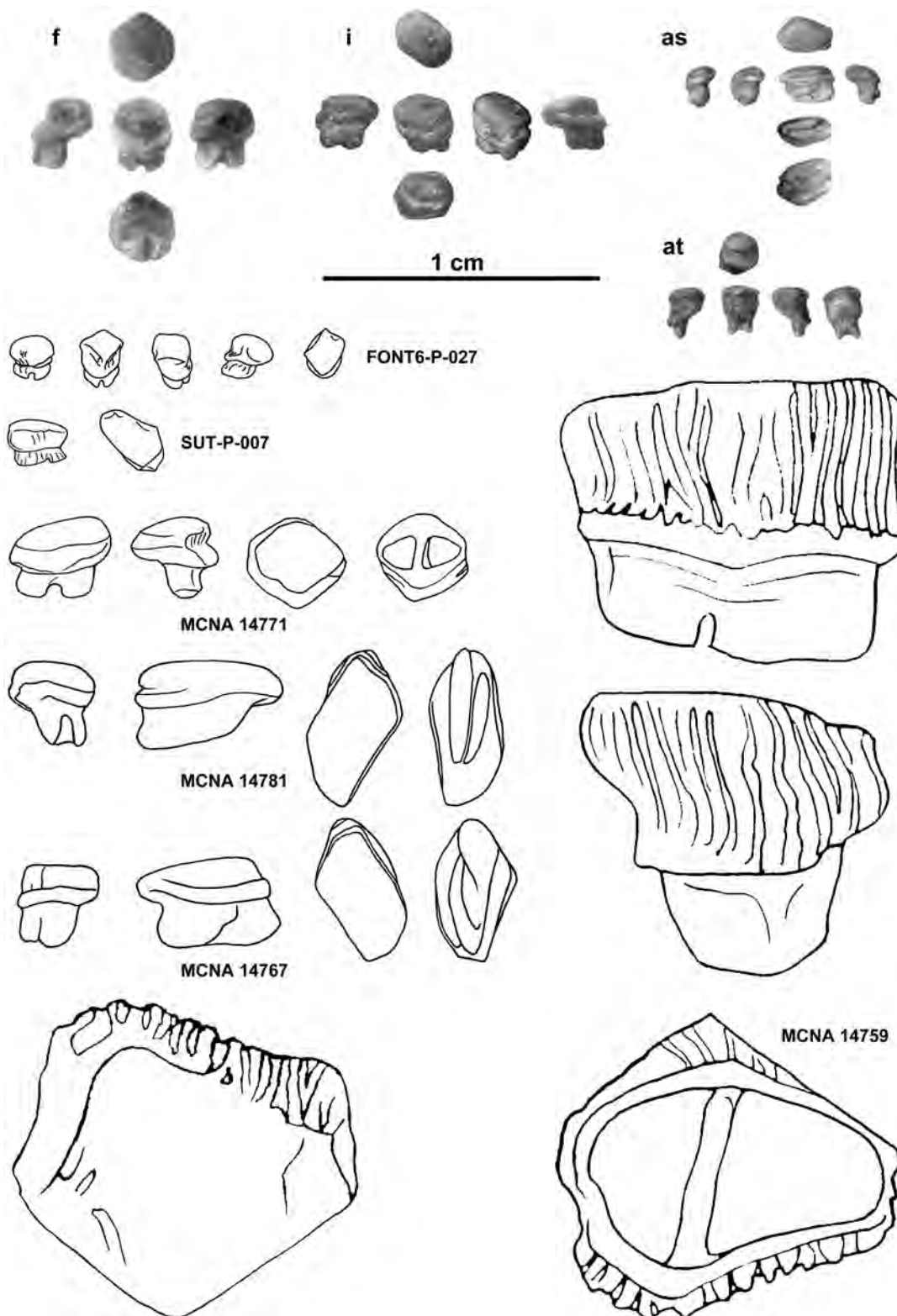
PL. 5: Vues agrandies de deux dents latérales de *Rhombodus*, dent *f* de la planche 2, et dent *i* de la planche 3. *f1b*, *i1b* : vues occlusales; *f2b*, *i3b*, *i5b* : vues latérales; *f3b*, *i4b*, *i4c* : vues linguales; *f6b* : vue labiale; *f7b*, *i7b* : vues basales.



PL. 6: Quatre dents atypiques de *Rhombodus*, probablement des dents marginales, 5 ou 7 vues chacune. *as1* à *av1* : vues occlusales; *as2* à *av2* et *as5*, *at4*, *au4*, *av4* : vues latérales; *as4*, *at3*, *au3*, *av3* : vues linguales; *as7*, *at5* : vues labiales; *as6*, *au5*, *av5* : vues basales.

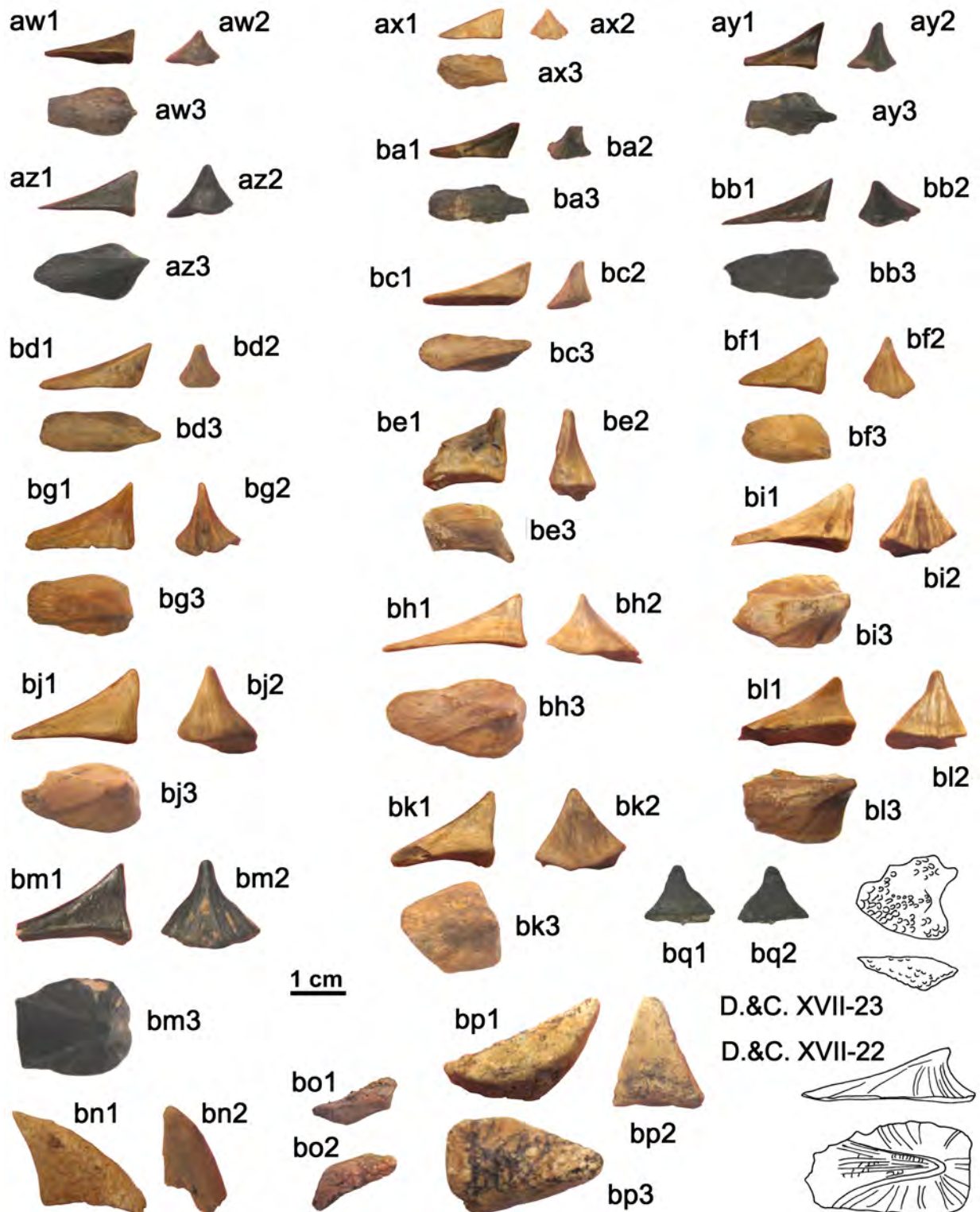


PL. 7: Mesures sur les 48 dents de la collection *Rhombodus* d'In Daman. Analyse en composantes principales (ACP) dans un espace à 4 dimensions, plans 1 – 2, 1 – 3, 1 – 4; dendrogramme des dissemblances obtenu par la méthode ultramétrique du minimum. En vert : les 32 dents de la planche 4; en rouge : les 12 dents des planches 1, 2, 3; en violet, les 4 dents de la planche 6. Diagramme bâtons en vert : valeurs propres de la matrice; en magenta et brun : les valeurs des 48 coefficients de restitution ( $\cos \theta$ , où  $\theta$  est l'angle de projection), pour les deux premiers et les trois premiers axes principaux.

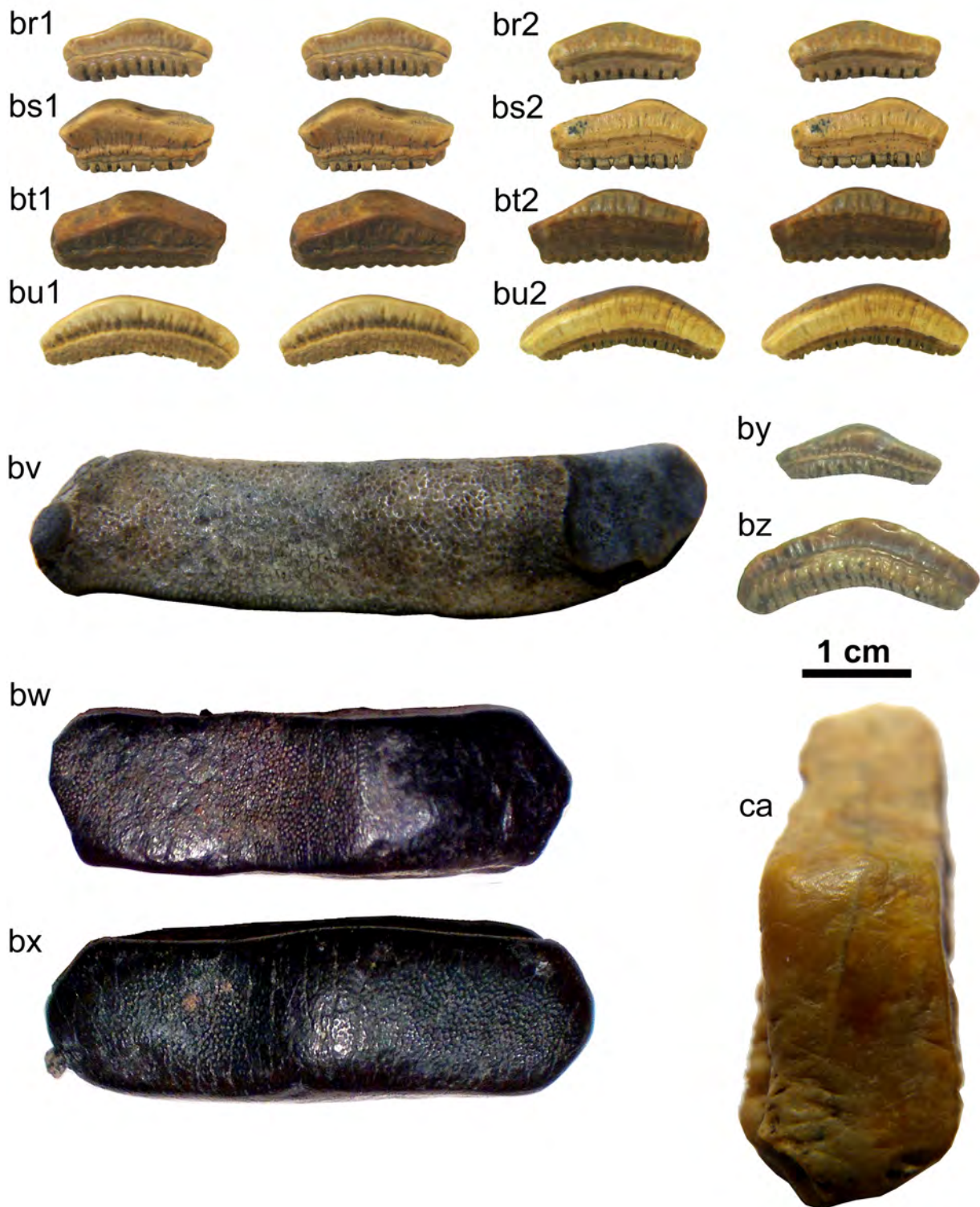


Pl. 8: Dents à la même échelle de 4 espèces de *Rhombodus*. *f*, *i*, *as*, *at* : reprise d'images des planches précédentes, 2 dents typiques et 2 dents atypiques; *FONT6-P-027*, *SUT-P-007* : *Rhombodus ibericus*, d'après KRIWET et al. [2007]; *MCNA 14771*, *MCNA 14781*, *MCNA 14767* : *Rhombodus* sp. du nord castillan, d'après CORRAL et al. [2015]; *MCNA 14759* : *Rhombodus binckhorsti* du nord castillan, d'après CORRAL et al. [2015]. Matricules des auteurs, différentes vues.



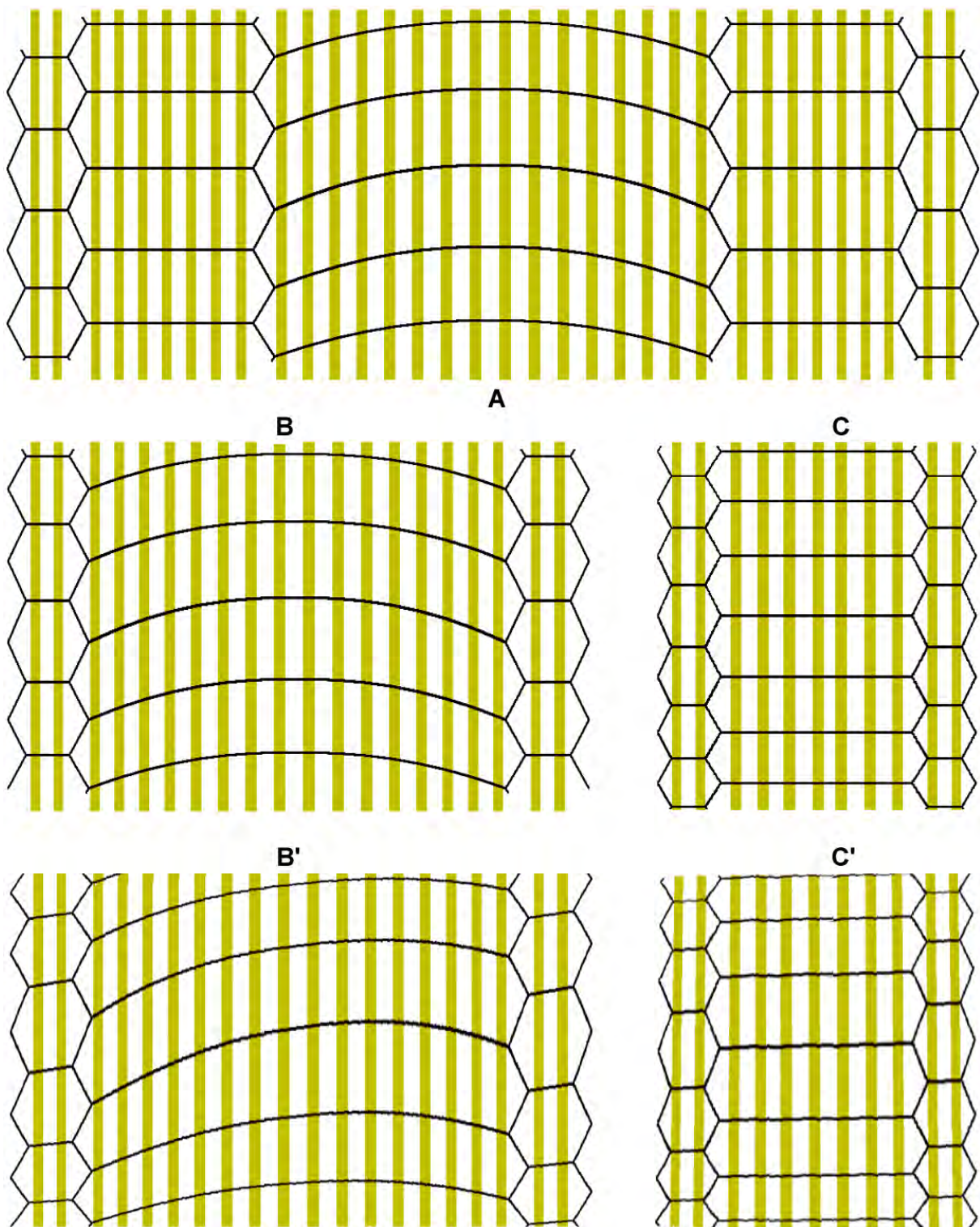


PL. 9: 21 écussons dorsaux attribuables à *Rhombodus*. aw1 à bq1 ainsi que bq2 : vues latérales ; aw2 à bn2 ainsi que bp2 : vues postérieures ; aw3 à bm3, ainsi que bo2 et bp3 : vues dorsales. Les dessins D.&C. d'après DARTEVELLE and CASIER [1943–1959], deux écussons attribués « probablement » à *Rhombodus binckhorsti* par les auteurs ; numéro de planche (en chiffres romains) et de figures des auteurs ; de haut en bas les 4 dessins : vues dorsale, latérale droite, latérale gauche, dorsale.

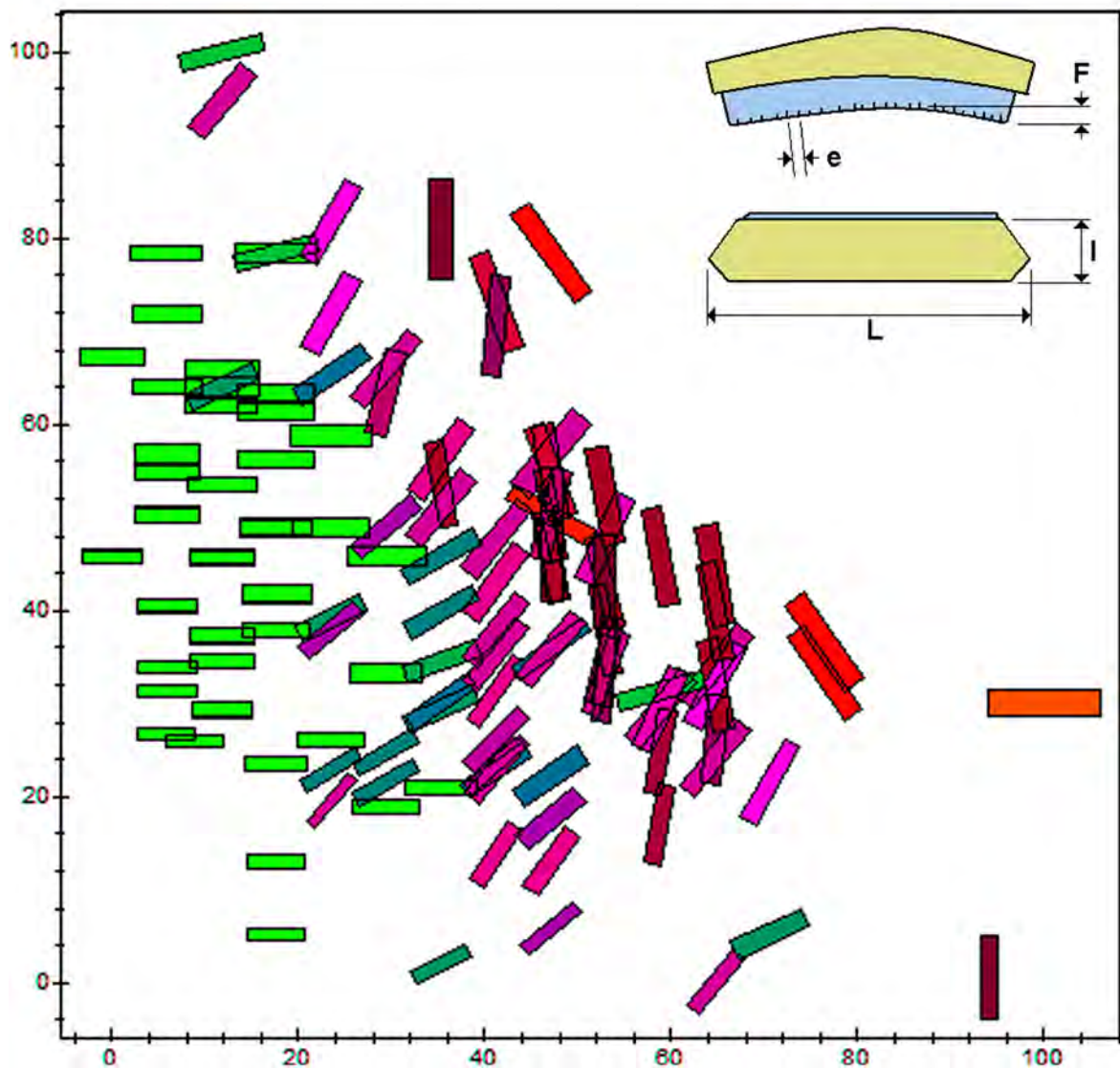
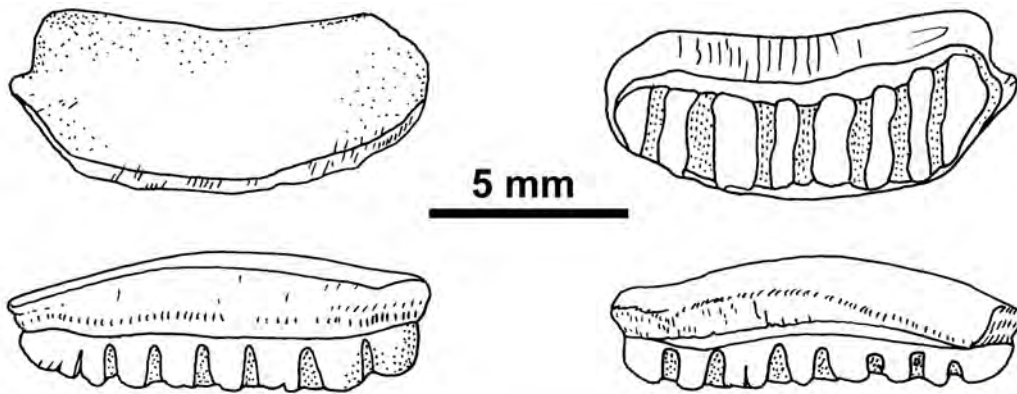


PL. 10: 8 dents d'*Igdabatis sigmodon*. *br*, *bs*, *bt* : dents latérales, en vues stéréoscopiques labiales à gauche (*br1* à *bt1*), linguales à droite (*br2* à *bt2*). *bu* : dent médiane, mêmes vues. *bv* : dent médiane peu usée, vue occlusale; *bw*, *bx* : dents latérales peu usées, vues occlusales; *by*, *bz* : deux dents médianes, vues labiales; *ca* : dent médiane fortement usée, vue occlusale latérale. *bv*, *bw*, *bx*, *ca* grossies environ 3 fois par rapport aux autres images.

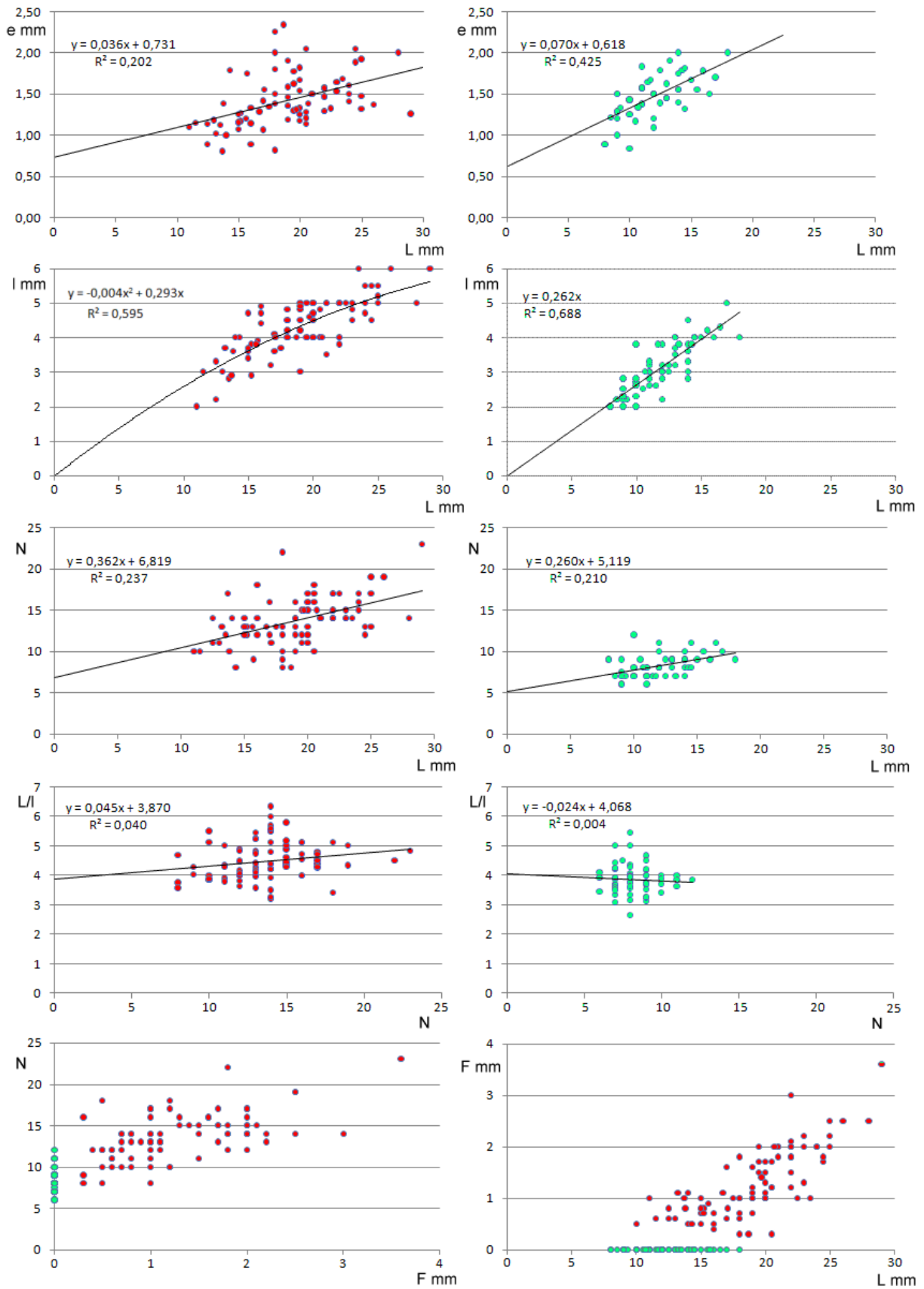




PL. 11: Centres des plaques dentaires d'*Igdabatis sigmodon* : reconstructions idéalisées. A : première interprétation, en contradiction avec les tailles relatives et les effectifs relatifs des dents; B et C : plaques inférieure et supérieure (déroulée) respectivement, à la même échelle toutes deux, selon notre interprétation cohérente avec les observations. B' et C' : représentations améliorées en tenant compte des irrégularités dentaires (les irrégularités des sillons n'ont pas été prises en compte, et ceux-ci ont été représentés moins serrés qu'en réalité). Il semble que les plaques dentaires eussent présenté un défaut de symétrie par rapport au plan sagittal. Les dents marginales sont hypothétiques.



PL. 12: En haut, dent médiane d'*Igabatis indicus* du Campanien supérieur de Figuerola (Espagne) dessinée d'après KRIWET et al. [2007], vues orale, racinaire, linguale, labiale de haut en bas et de gauche à droite ; en bas, graphe multidimensionnel pour les dents d'*I. sigmodon*. Selon  $X$  : nombre  $N$  de sillons ; selon  $Y$  : écart  $e$  entre sillons ; couleur et angle : flèche  $F$ . Rectangles proportionnels à  $L$  et  $l$ .

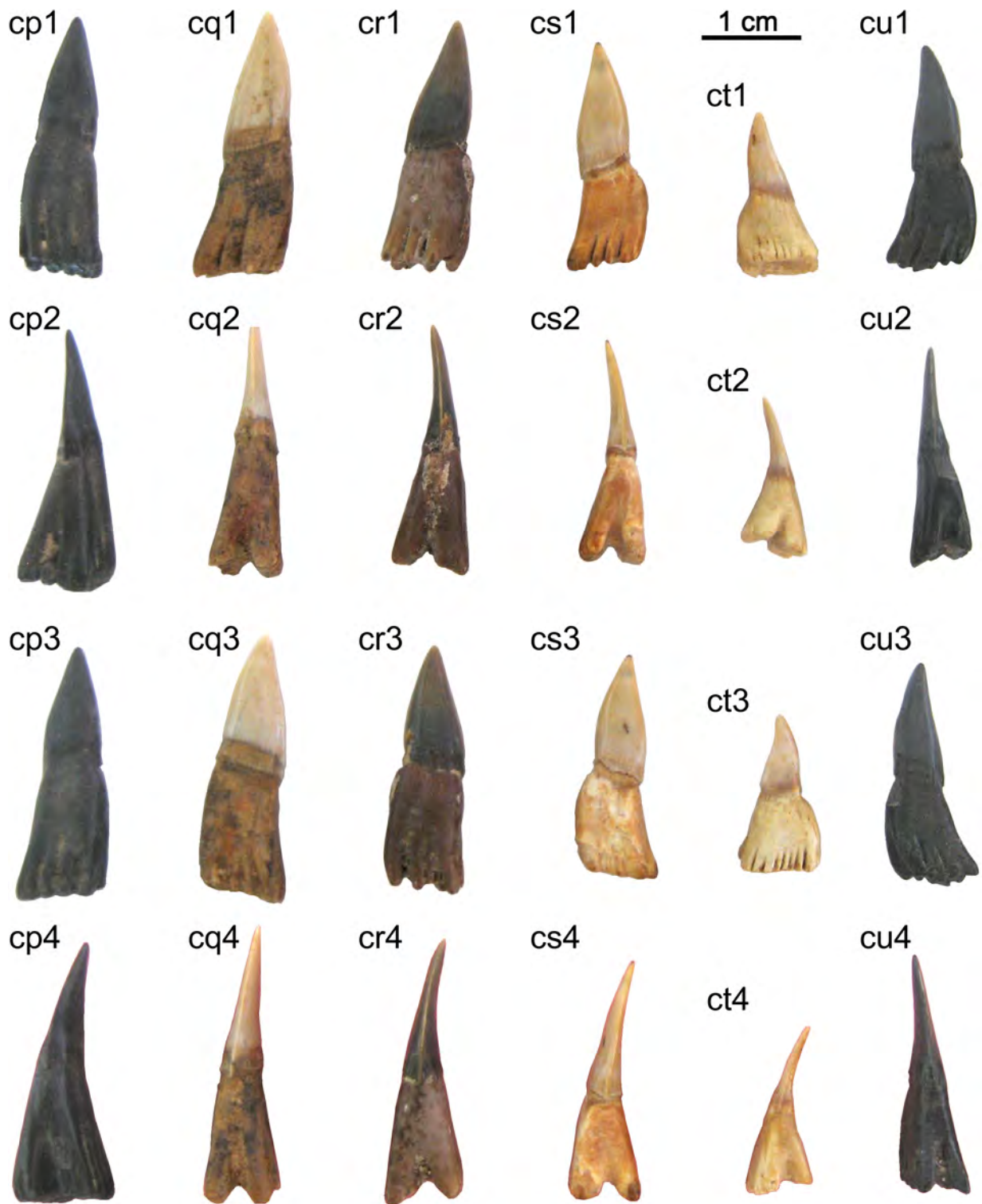


PL. 13: Dents d'*Igdabatis sigmodon* : matrice de graphes, pour les dents médianes, en rouge, et les dents latérales, en vert.

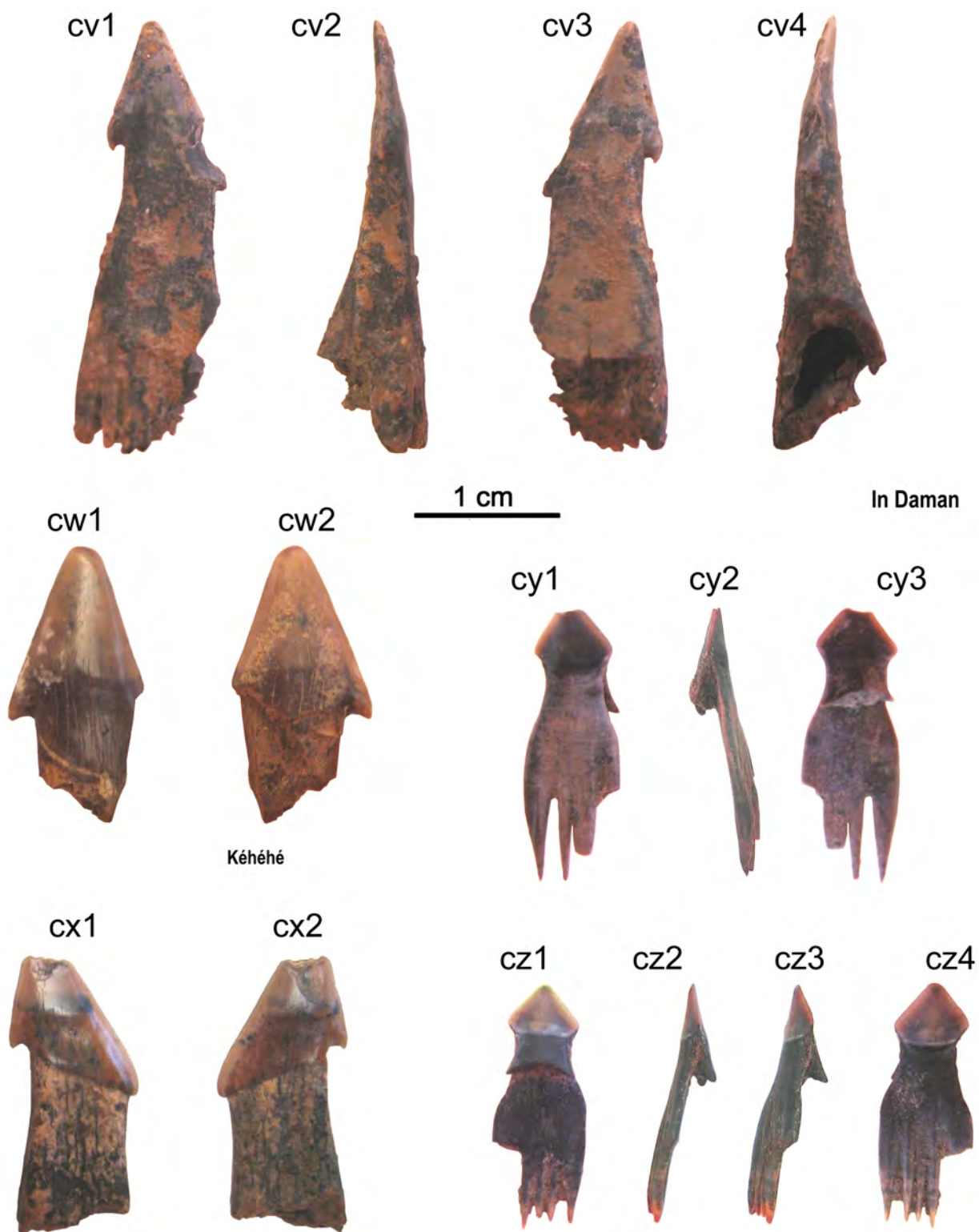




PL. 14: 14 aiguillons caudaux de raies. Images de gauche : vues dorsales (numérotées 1) ; images de droite : vues ventrales (numérotées 2). Les 8 aiguillons *cb*, *cc*, *cj*, *ck*, *cl*, *cm*, *cn*, *co* attribuables à *Igdabatis sigmodon* ; les 5 aiguillons *ce*, *cf*, *cg*, *ch*, *ci* attribuables à *Rhombodus sp.* ; aiguillon *cd* douteux.

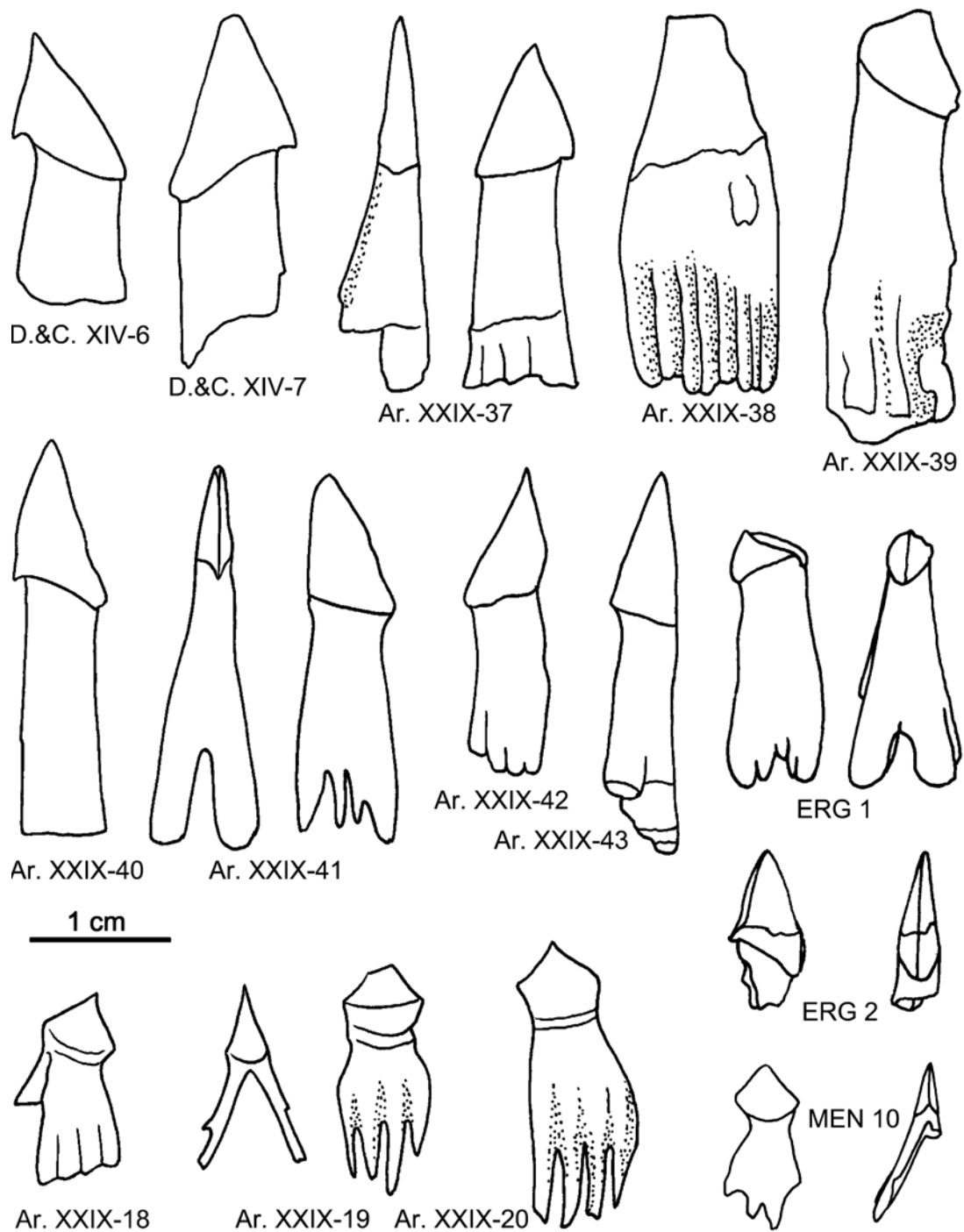


PL. 15: Six dents rostrales d'*Ischirhiza nigeriensis*, toutes en provenance des *bone beds* de base du site d'In Daman. La planche montre toute la variété des formes de ces dents. Quatre vues pour chacune. Série (1) : vues ventrales ; Série (2) : vues postérieures ; Série (3) : vues dorsales ; Série (4) : vues antérieures. *cq*, *cr*, *cs*, *cu* : dents gauches ; *cp*, *ct* : dents droites.

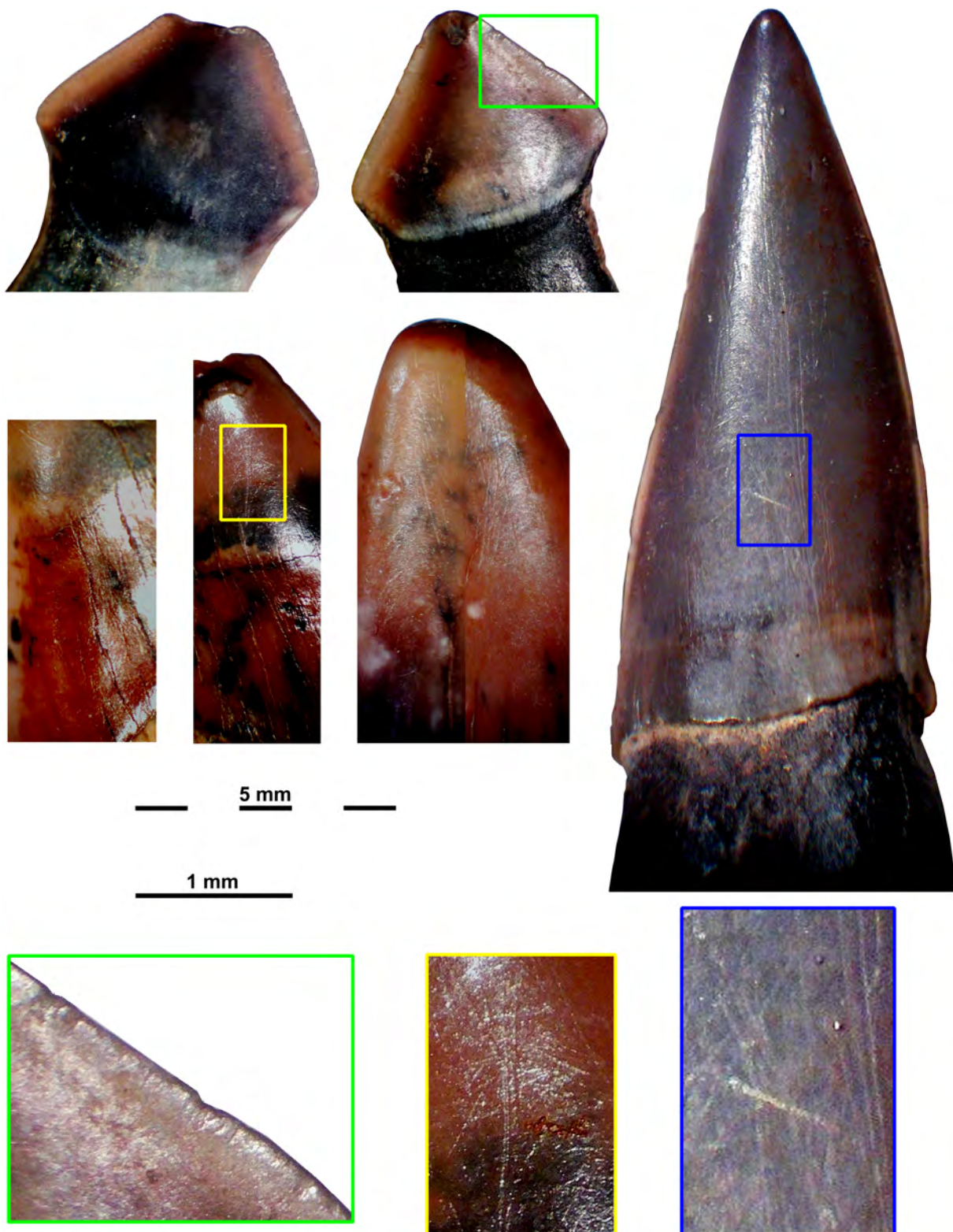


PL. 16: Trois dents rostrales de *Dalpiazia stromeri* et deux dents rostrales de *Schizorhiza stromeri*.

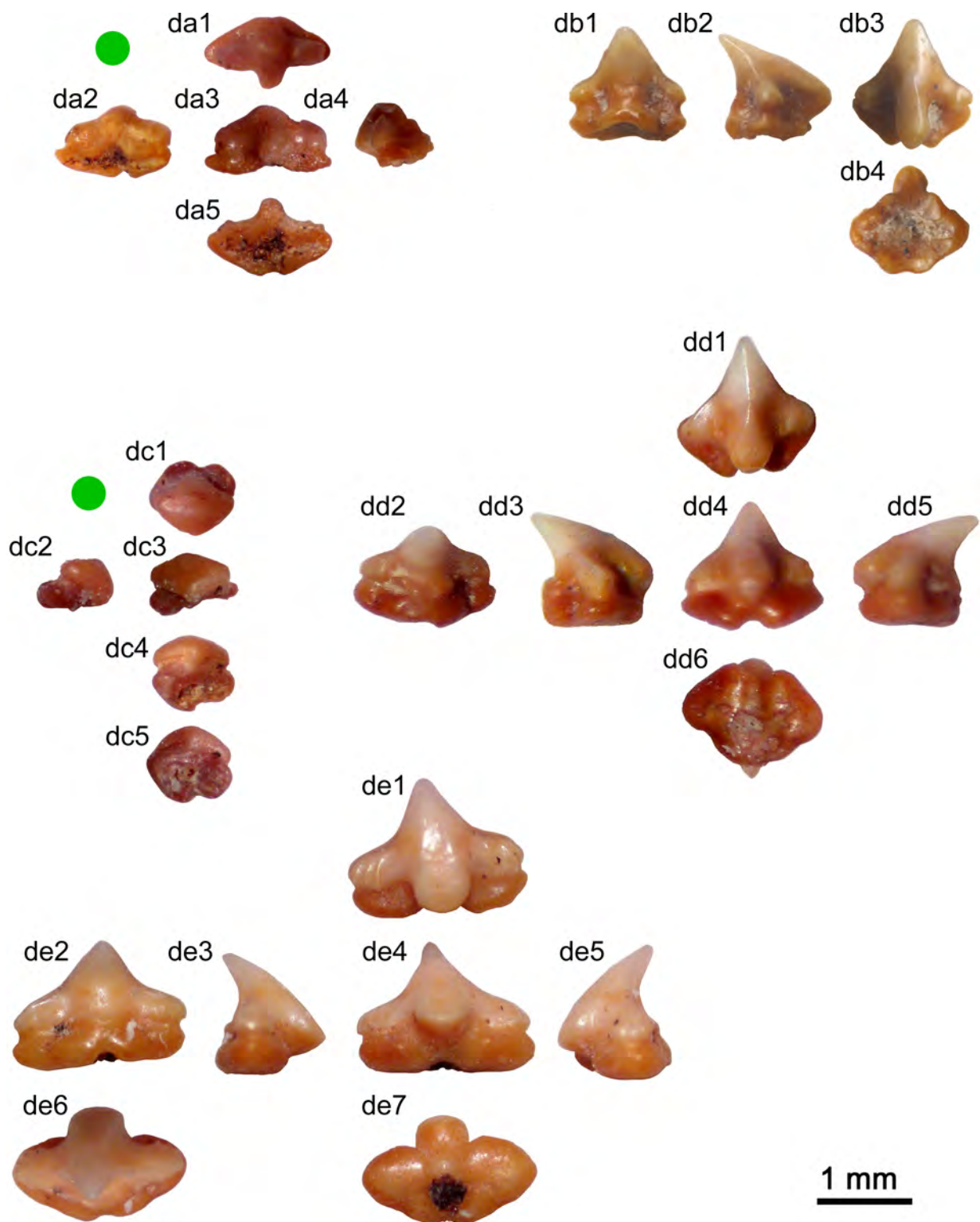




PL. 17: Dents rostrales de *Dalpiazia stromeri* et *Schizorhiza stromeri* d'après DARTEVELLE and CASIER [1943–1959] et ARAMBOURG [1952], même échelle que la planche 16. Numéros de planches (en chiffres romains) et de figures des auteurs. *ERG1*, *ERG2* : dents de *D. stromeri* de Taroudant, Maroc ; *MEN10* : dent de *S. stromeri* de Mentess, Niger ; ces 3 dents d'après CAPPETTA in Ichthyologie.

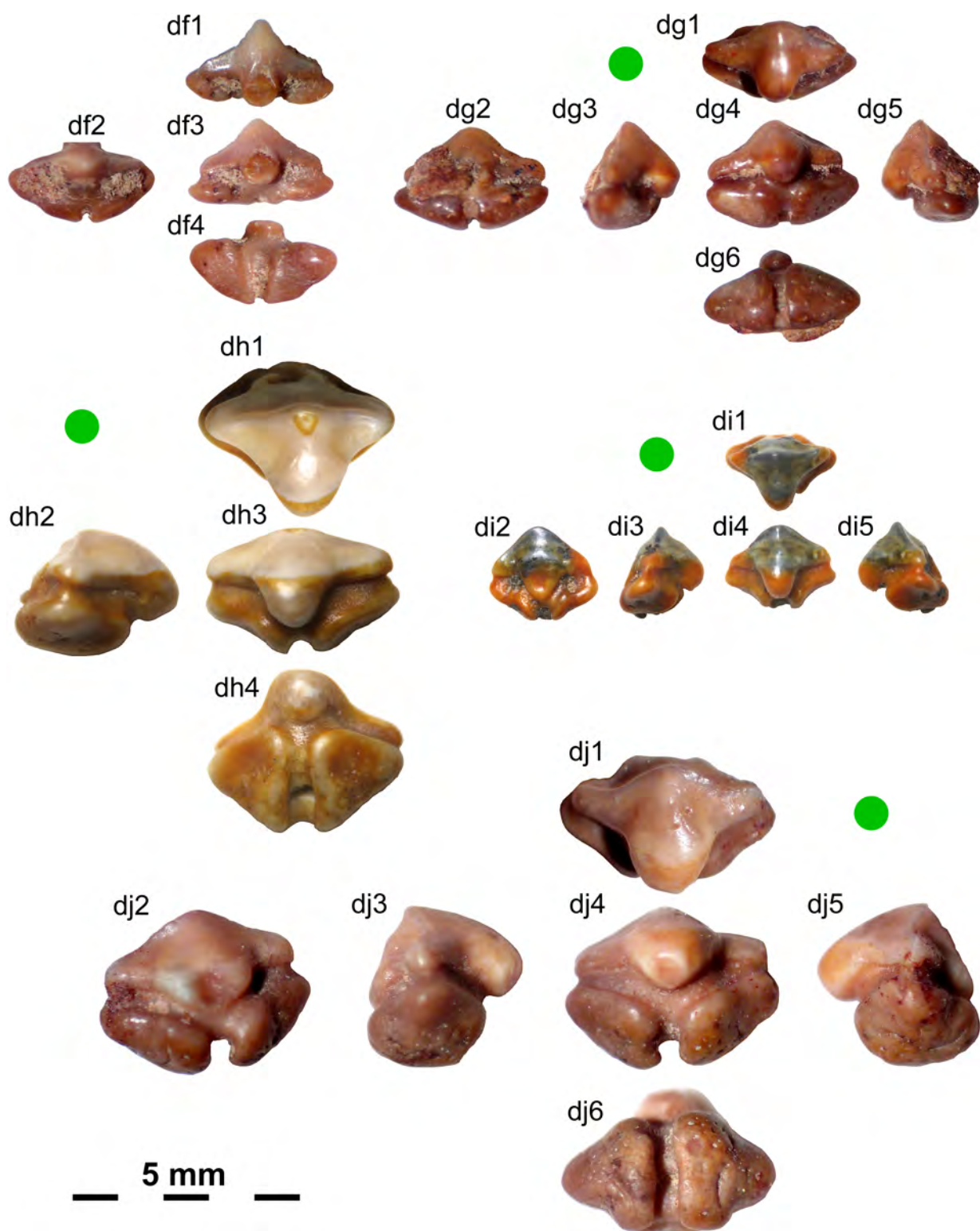


PL. 18: Rayures et cassures des dents de sclérorhynques. En haut : *Schizorhiza stromeri*, de gauche à droite dents cy et cz ; au milieu : *Dalpiazia stromeri*, de gauche à droite images de cx, cx et cw ; à droite : *Ischirhiza nigeriensis*. En bas : agrandissements  $\times 3$ .

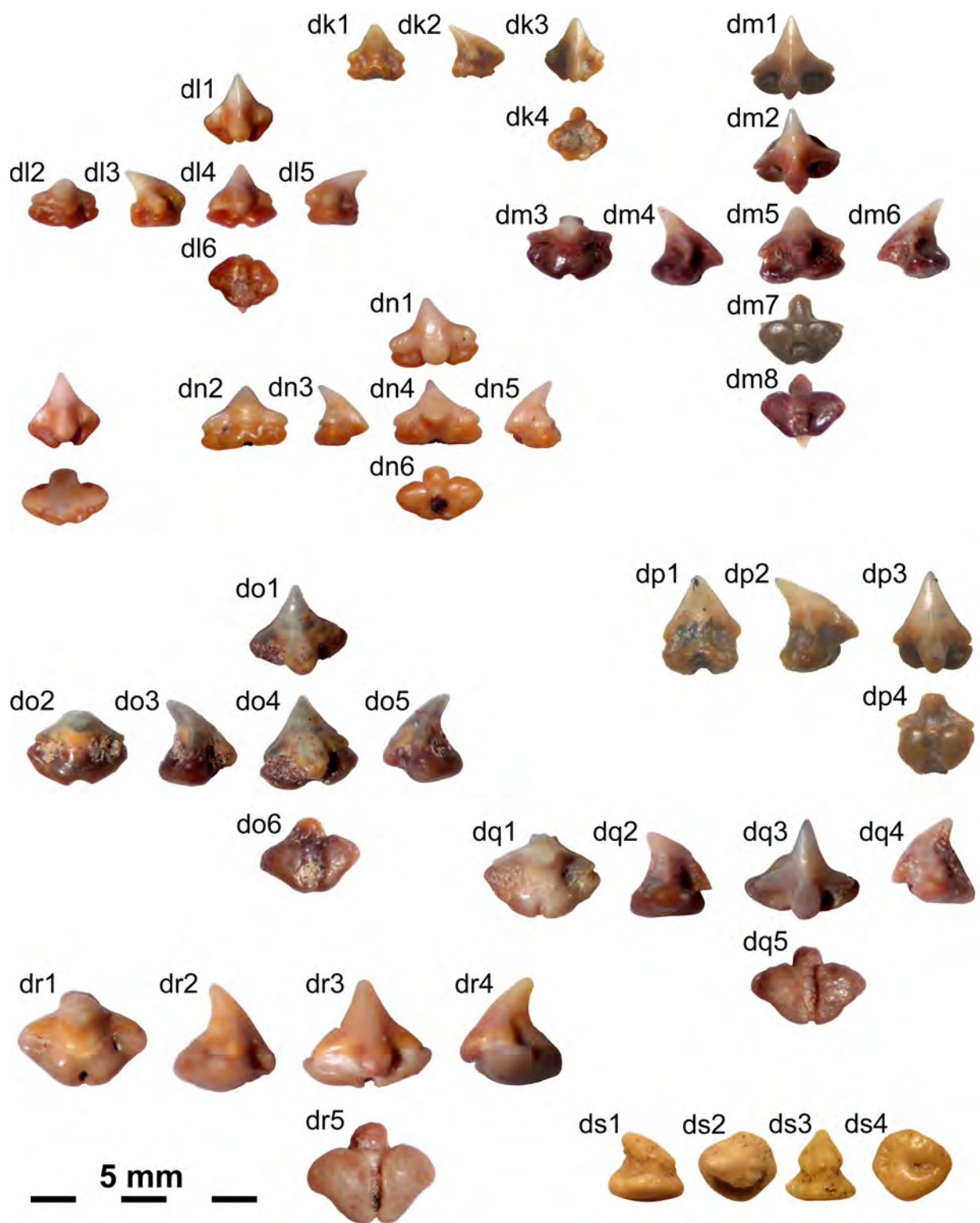


PL. 19: Dents orales de sclérorhynques de petites tailles. *da* et *dc* (disques verts) : dents mousses d'*Ischirhiza nigeriensis*. *db*, *dd*, *de* : dents pointues de *Dalpiazia stromeri*. Images en développements standard ; disposées verticalement : vues orale, labiale, basale ; dans le sens horizontal : vues linguale, latérale, labiale, latérale. Certaines vues manquantes ou redoublées.

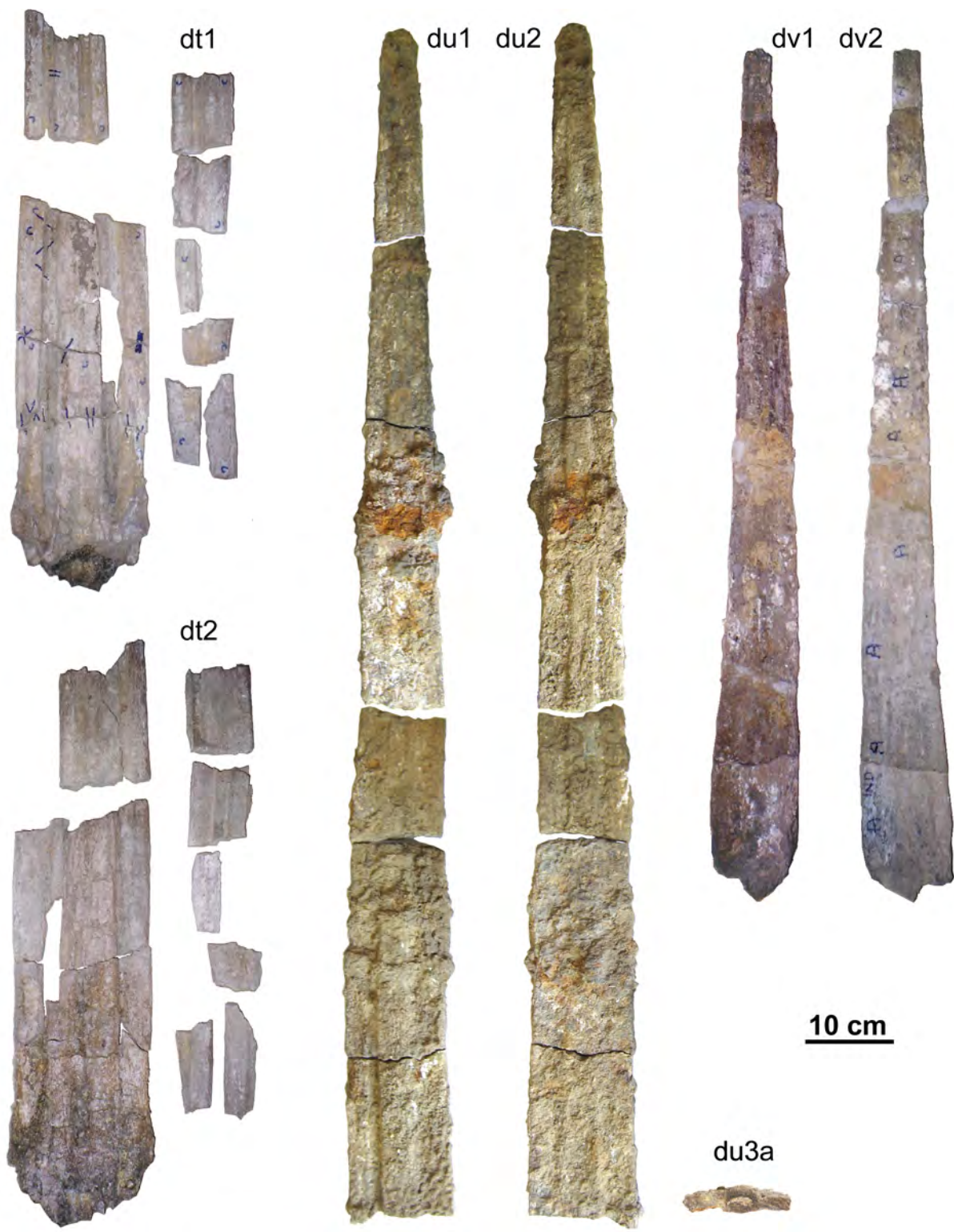




PL. 20: Dents orales de sclérorhynques. *dg*, *dh*, *di*, *dj* (disques verts) : dents mousses d'*Ischirhiza nigeriensis* ; on remarquera le polissage sommital de la dent *dh*, qui dévoile la dentine. *df* : dent pointue de *Dalpiazia stromeri*. Images en développements standard ; disposées verticalement : vues orale, labiale, basale ; dans le sens horizontal : vues linguale, latérale, labiale, latérale. Certaines vues manquantes.



PL. 21: Dents orales de sclérorhynques. *dk*, *dl*, *dm*, *dn*, *do*, *dp*, *dq*, *dr* : dents pointues de *Dalpiazia stromeri*. *ds* : unique dent attribuable à *Schizorhiza stromeri*. De *dk* à *dr* : images en développements standard ; disposées verticalement : vues orale, labiale, basale ; dans le sens horizontal : vues linguale, latérale, labiale, latérale. Certaines vues manquantes ou redoublées. Dent *ds* : vues latérale, orale, labiale, basale de gauche à droite.

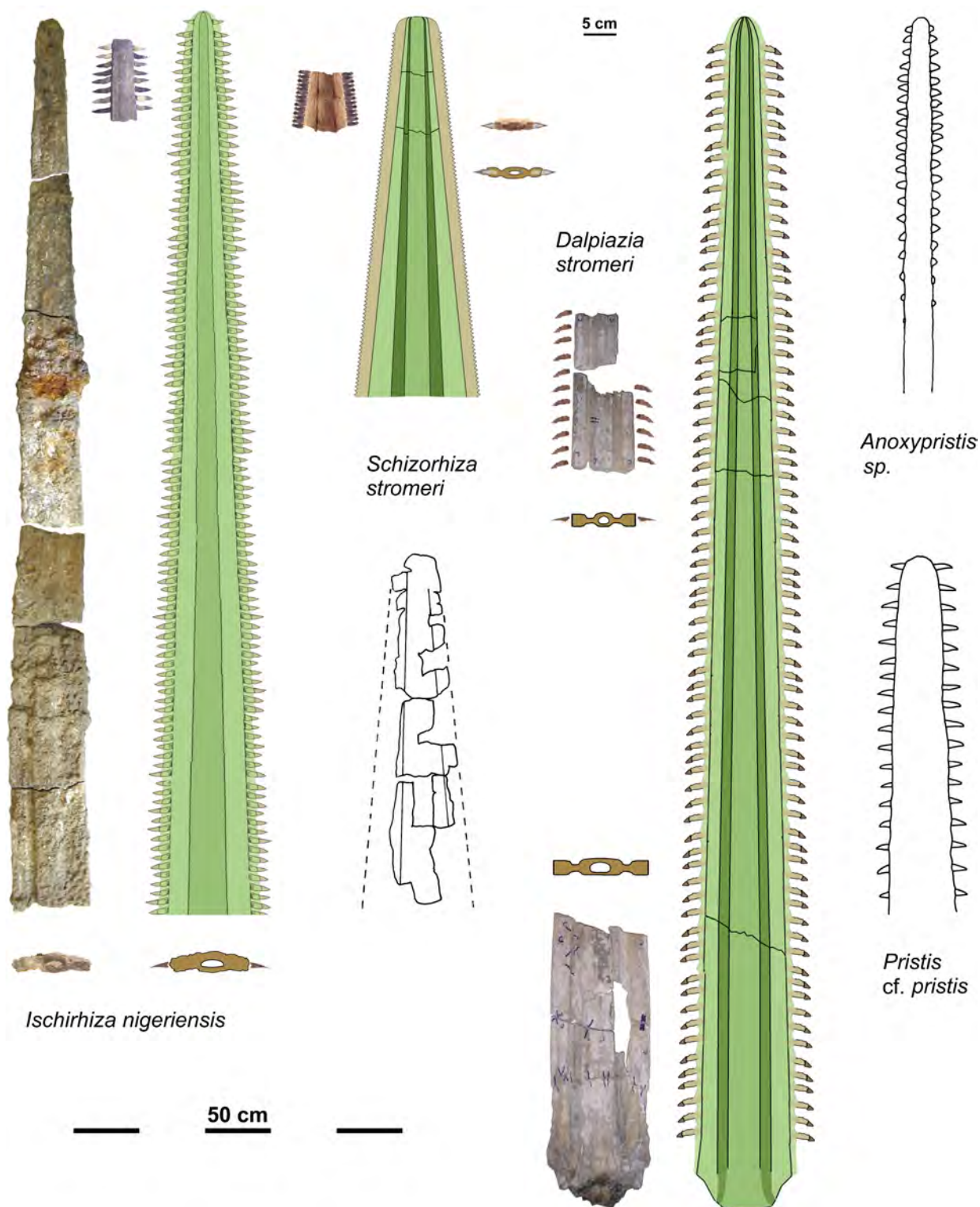


PL. 22: rostrs de sclérorhynques. *dt* : rostre de type large, appartenant probablement à *Dalpiazia stromeri* ; *dt1* en vue dorsale, *dt2* en vue ventrale. *du* et *dv* : rostrs de type étroit, appartenant probablement à *Ischirhiza nigeriensis* ; *du1* et *dv1* en vues dorsales, *du2* et *dv2* en vues ventrales, *du3a* en vue caudale. Rostre *dv* en cours de dégagement : figure 9.



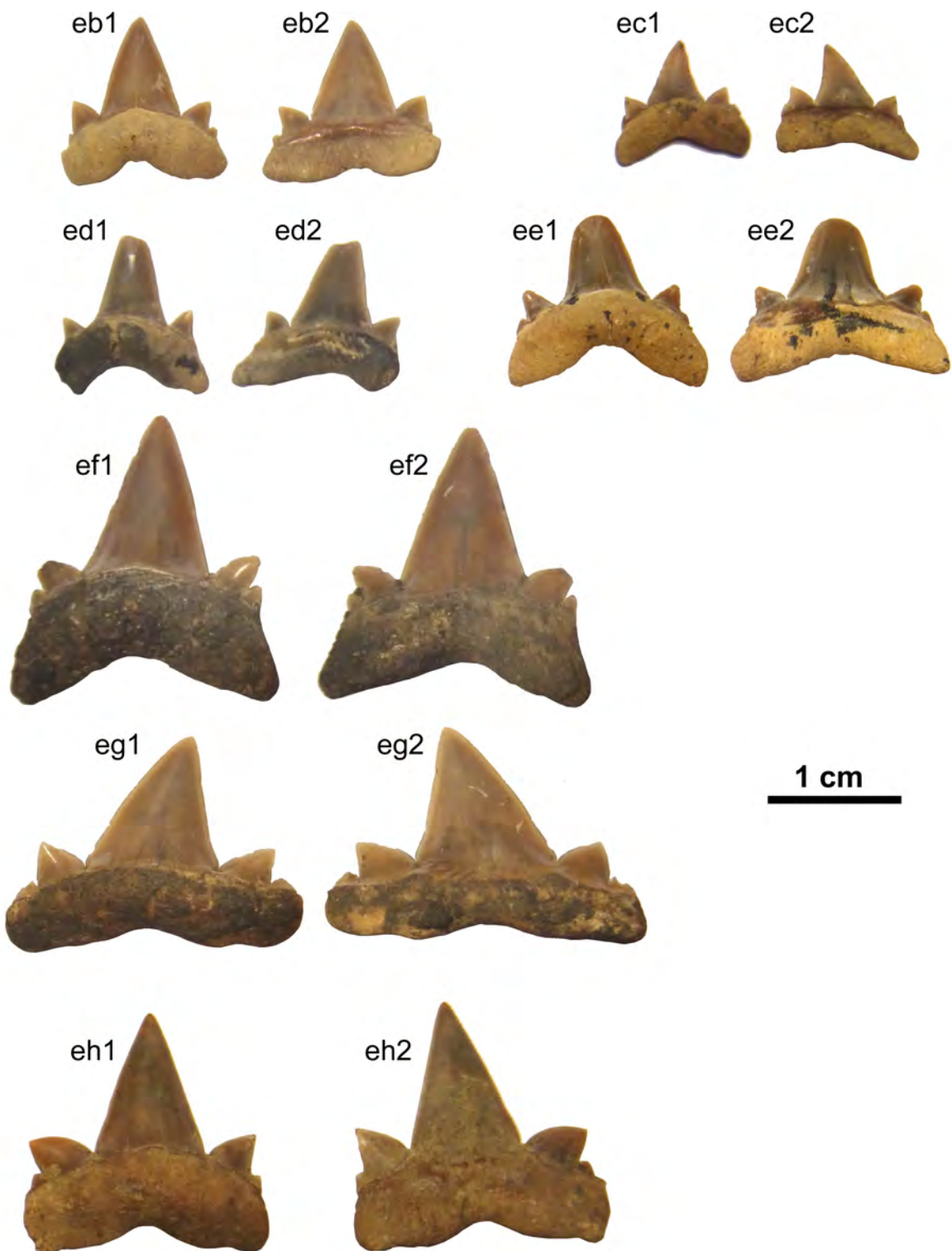


PL. 23: rostres de sclérorhynques. *dw* : portion distale d'un rostre étroit, *dw1* vue ventrale, *dw2* vue dorsale ; *dx* : portion distale d'un rostre étroit, vue dorsale ; *dy* : portion très proximale d'un rostre de type large. *dz* : fragment d'un rostre particulier, *dz1a* vue dorsale, *dz2a* vue postérieure présentant le canal central ; la travée droite du fragment *dz* est absente, la travée gauche étant quant à elle complète ; *dz1a'* et *dz2a'* montrent une reconstitution du fragment dans toute sa largeur ; appartenance probable à *Schizorhiza stromeri*. Les 4 figures du bas agrandies deux fois ; *ea* : portion distale d'un rostre large ; *ea1* vue ventrale, *ea2* vue dorsale ; *du3* légendé à la planche précédente.

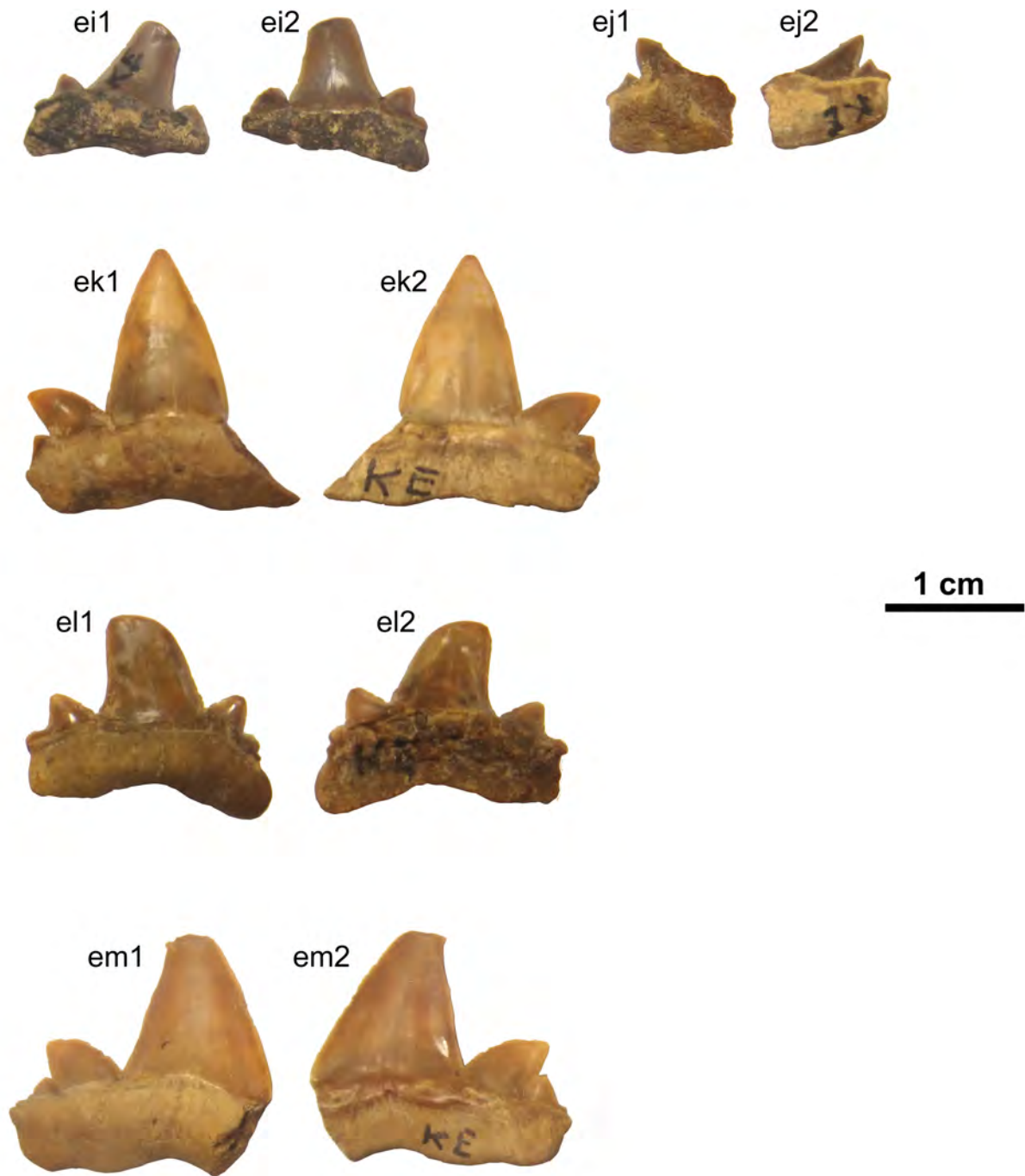


Pl. 24: Rostres de sclérorhynques : reconstitutions. Même échelle partout. En couleurs : reconstitutions hypothétiques d'après le matériel nigérien; dessin médian : *Schizorhiza stromeri* d'après Jorge CARRILLO-BRICEÑO; dessins à droite : rostrales de Pristidae actuels.

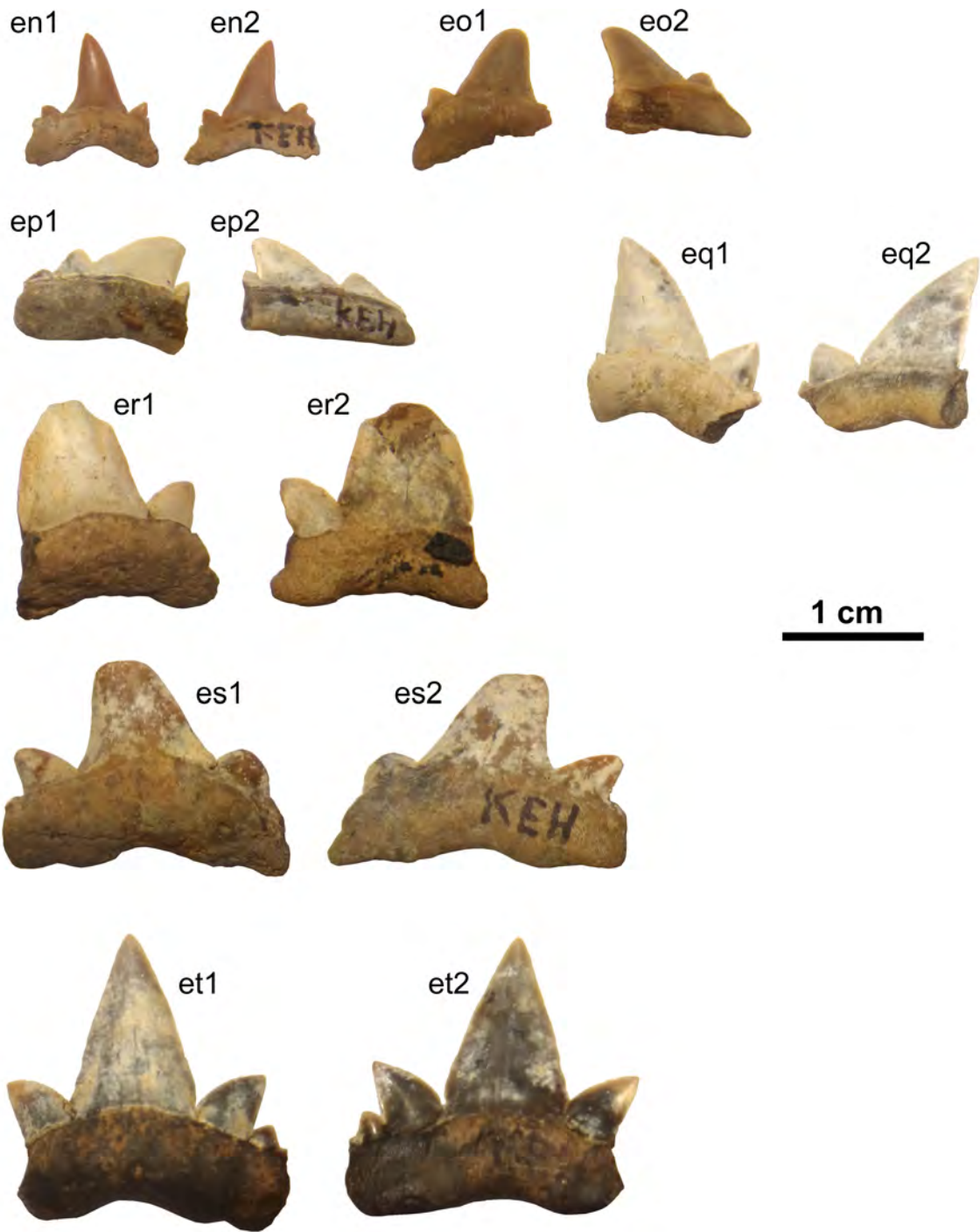




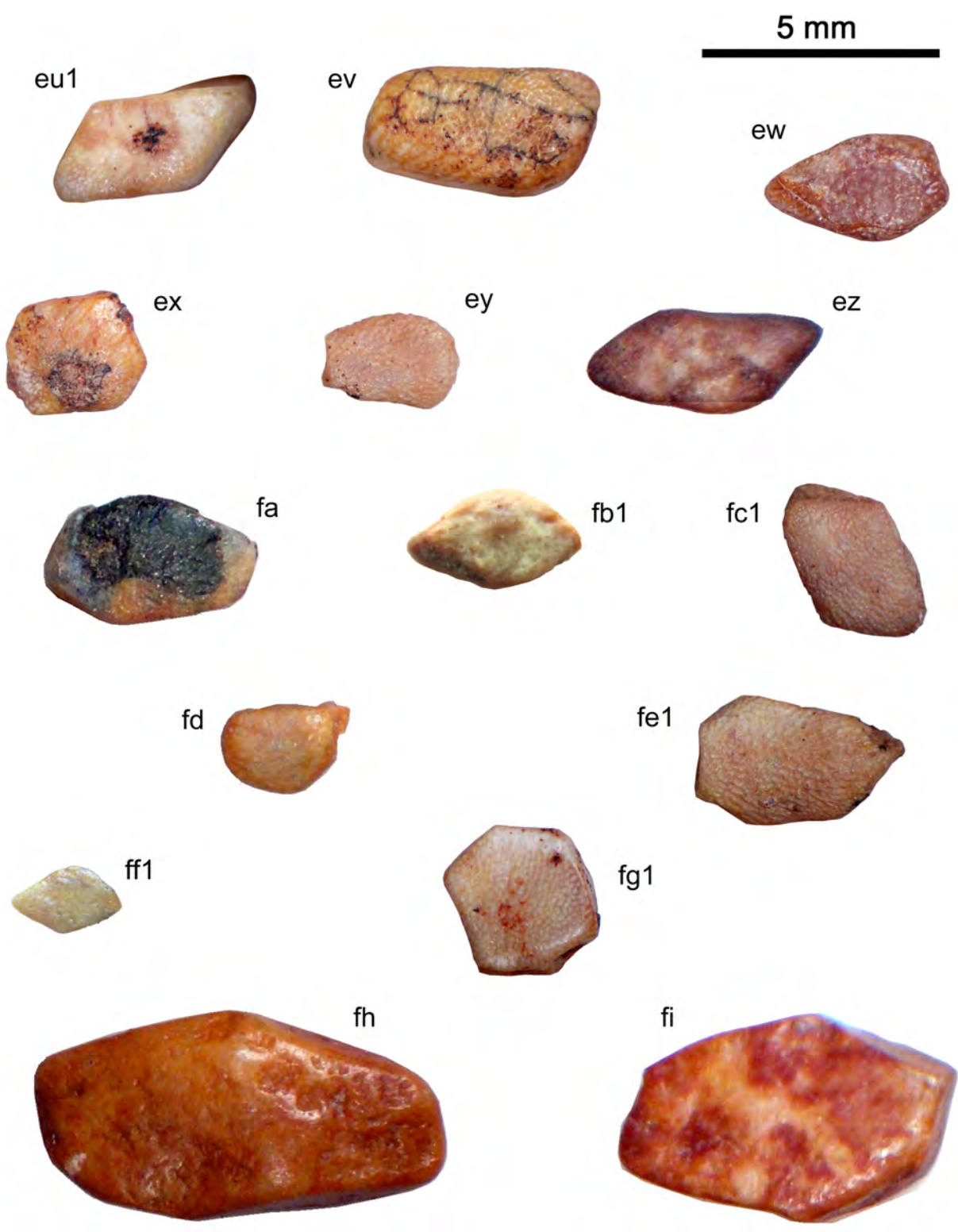
PL. 25: 7 dents de *Lamna biauriculata nigeriana* trouvées à Kéhéhé, chacune en vue interne puis externe. *eb*, *ec*, *ed*, *ee* : dents mandibulaires ; *ef*, *eg*, *eh* : dents supérieures.



PL. 26: 5 dents de *Lamna biauriculata nigeriana* trouvées à Kéhéhé, chacune en vue interne puis externe. *ei* : dent mandibulaire ; *ej*, *ek*, *el*, *em* : dents supérieures. *ej* dent supérieure droite en position très latérale.

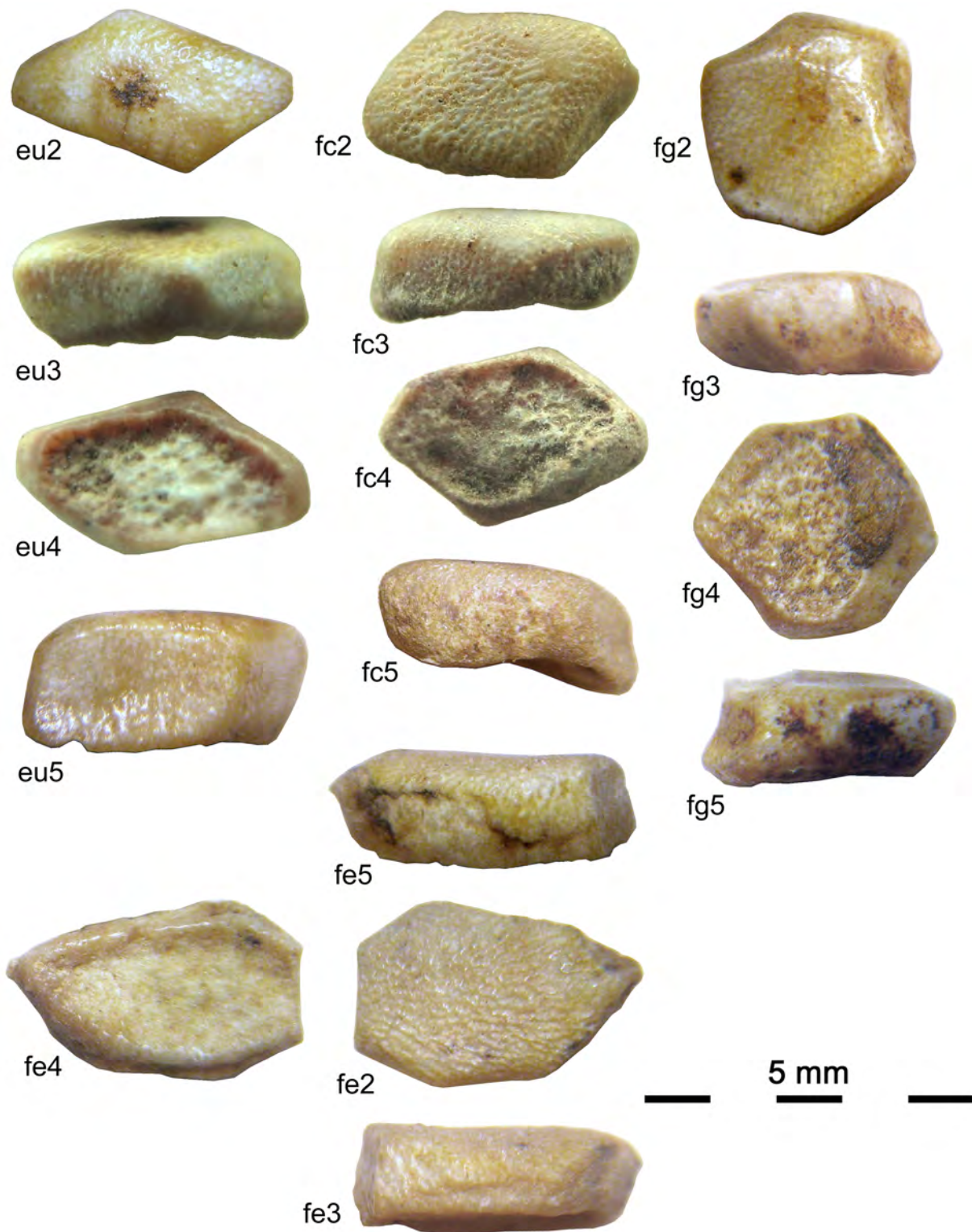


PL. 27: 7 dents de *Lamna bauriculata nigeriana* trouvées à Kéhéhé, chacune en vue interne puis externe. *en*, *eq* : dents mandibulaires ; *eo*, *ep*, *er*, *es*, *et* : dents supérieures.

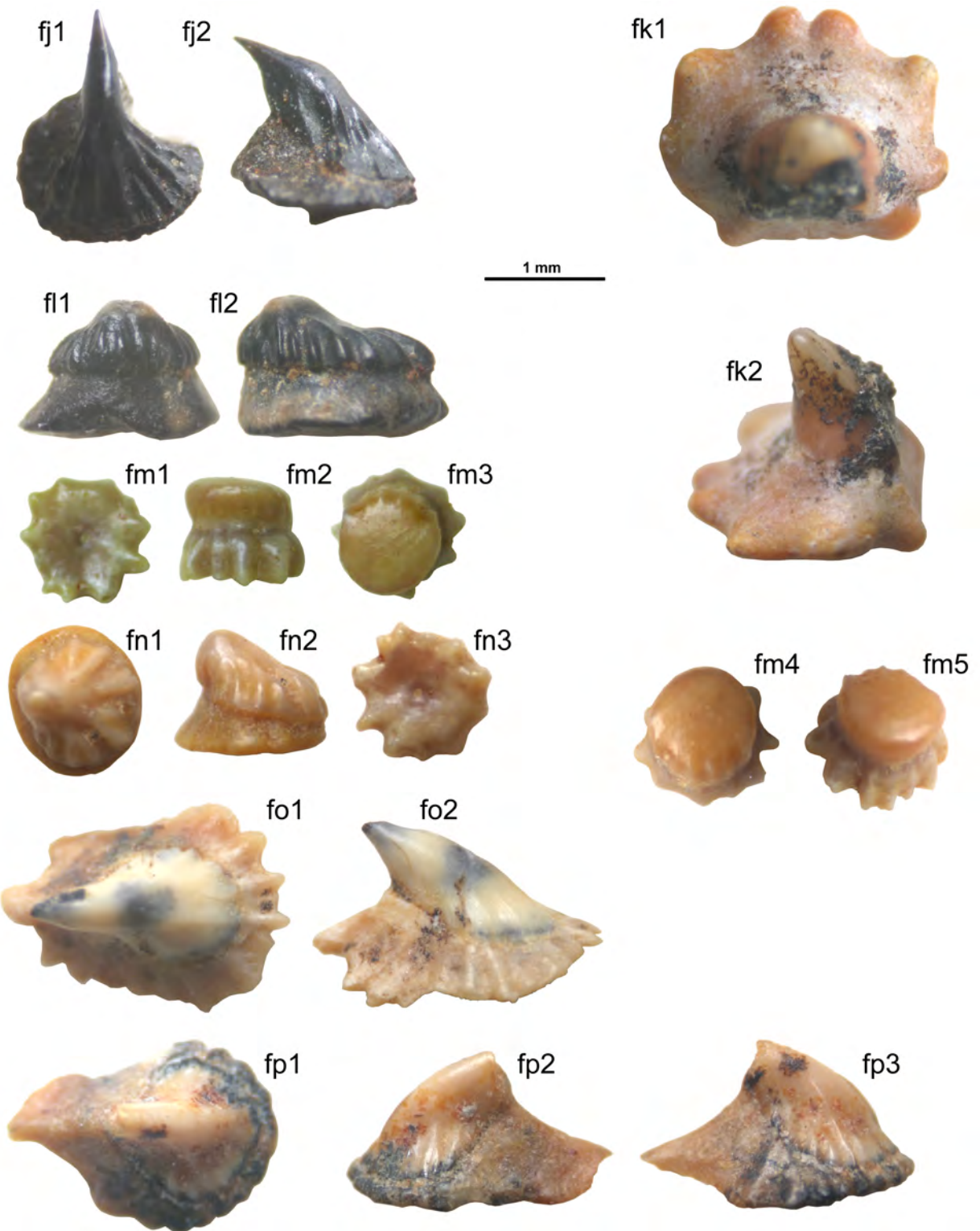


PL. 28: 15 Dents rhombiques *incertae sedis*. Toutes en vue orale, à la même échelle.



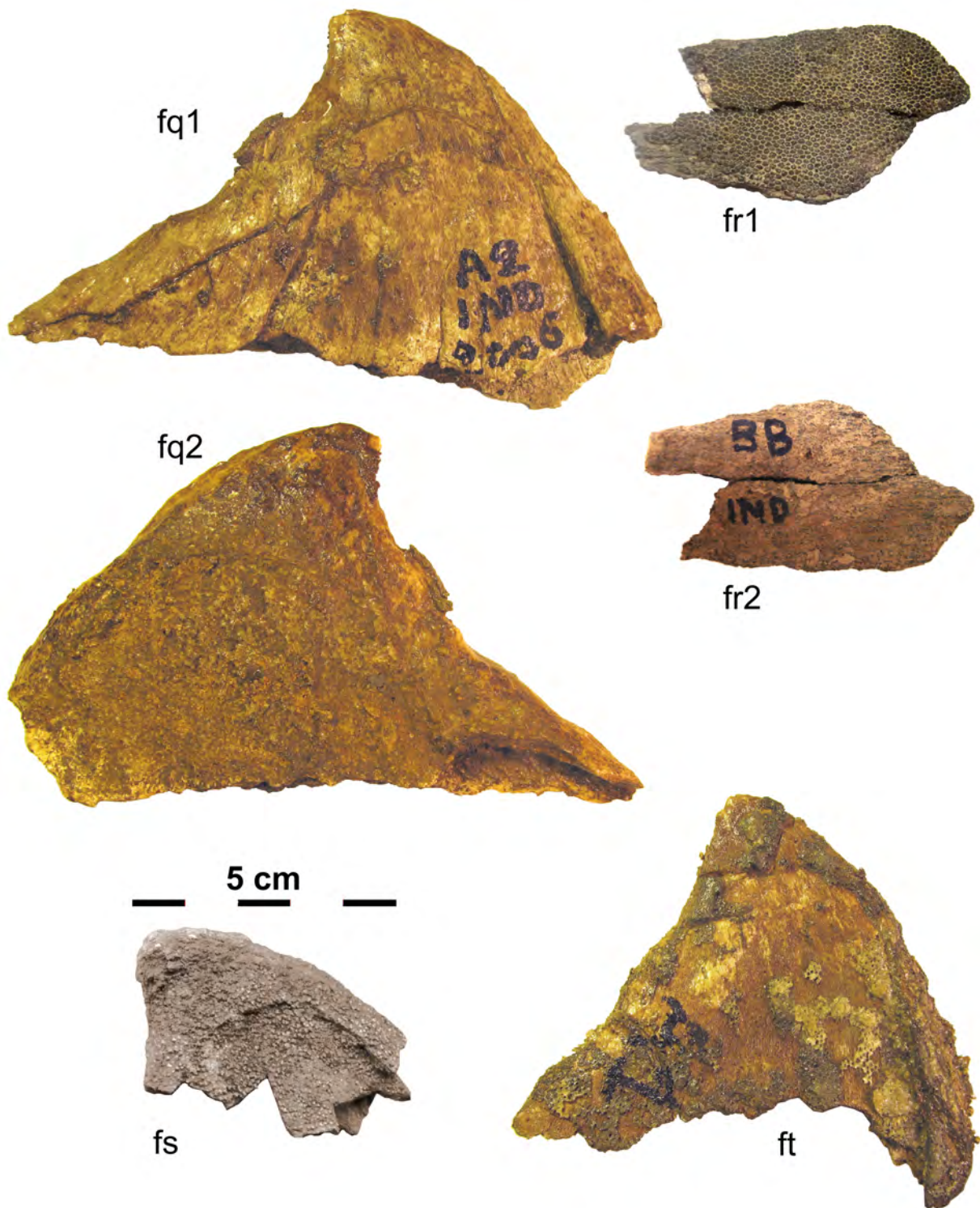


PL. 29: Détails de 4 dents de la planche 28, 4 vues chacune : vue orale, vue racinaire, deux vues latérales. *fc* et *fe* non érodées; *eu* moyennement érodée; *fg* plus fortement érodée.



PL. 30: Denticules dermiques *incertae sedis*, appartenant probablement à des raies.





PL. 31: Objets *fq*, *fs*, *ft* : fragments de nageoires de chondrichthyens. les écailles sont encore visibles sur *fs*. *fr* : fragment calcifié portant sur une face des écailles étoilées bien distinctes. Tous échantillons provenant des niveaux de base du site d'In Daman.

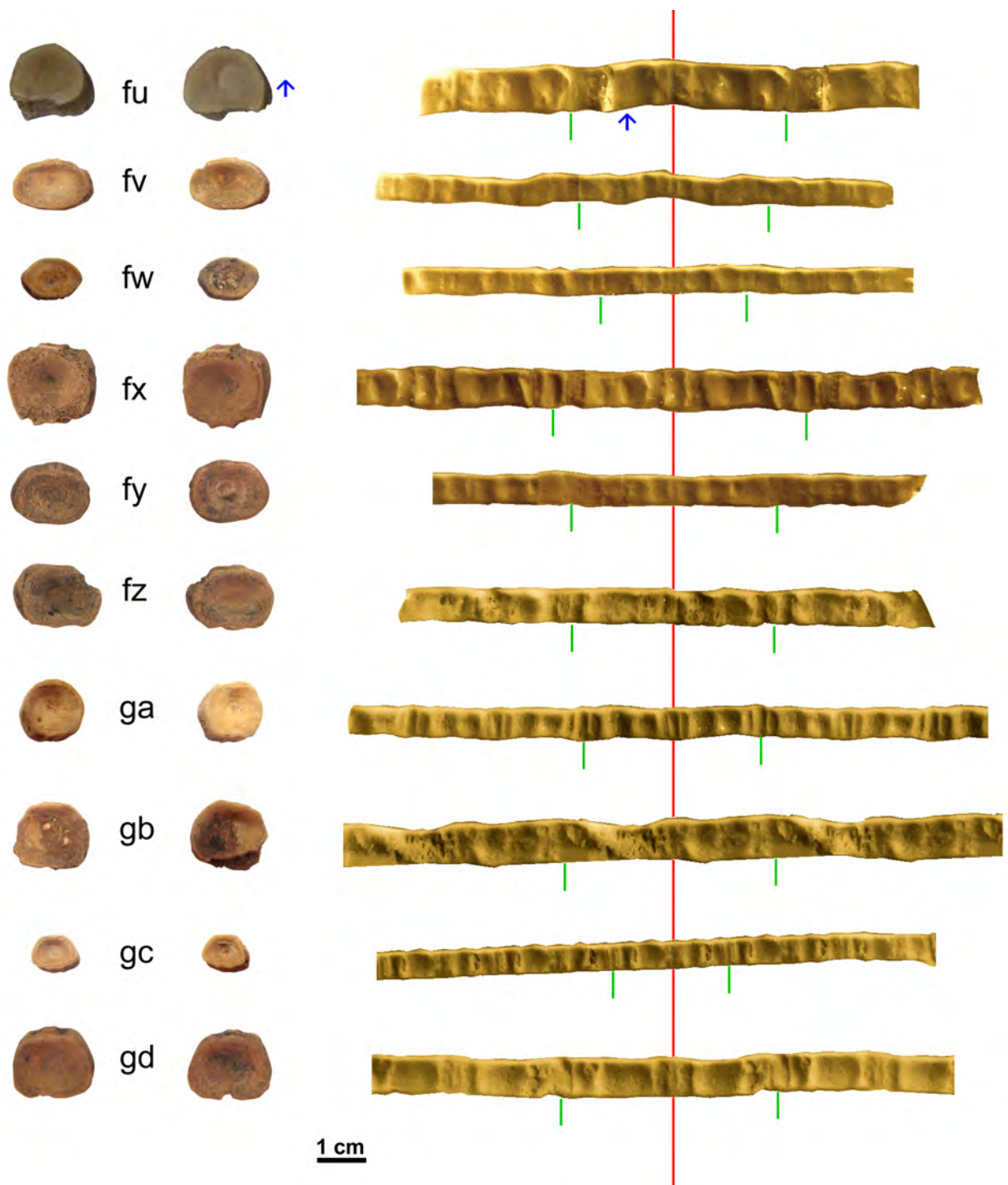


1 cm



PL. 32: Fragment de peau d'un chondrichthyen doublée intérieurement de cartilage calcifié : agrandissement de l'échantillon *fr* de la planche 31. Vues externe et interne.





PL. 33: 10 petites vertèbres de chondrichthyens : vues crâniales et caudales; développements latéraux sur deux tours. En rouge : position du sillon neural; en vert : sillon ventral.



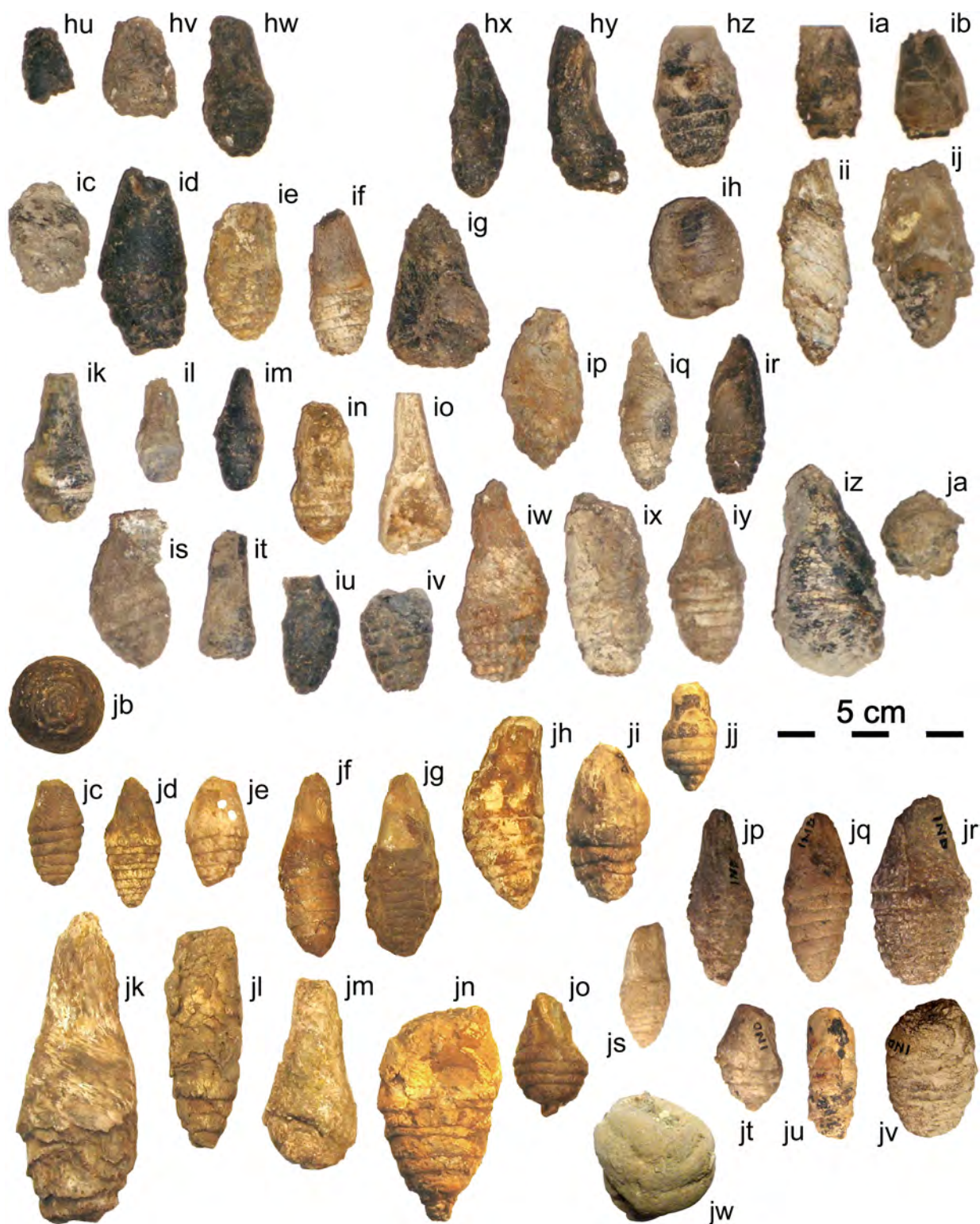


PL. 34: En haut : 4 petites vertèbres de chondrichthyens : vues crâniales et caudales ; développements latéraux sur deux tours. En rouge : position du sillon neural ; en vert : sillon ventral. En bas : ensemble appartenant à une même raie : 15 disques vertébraux et un fragment d'épine caudale.

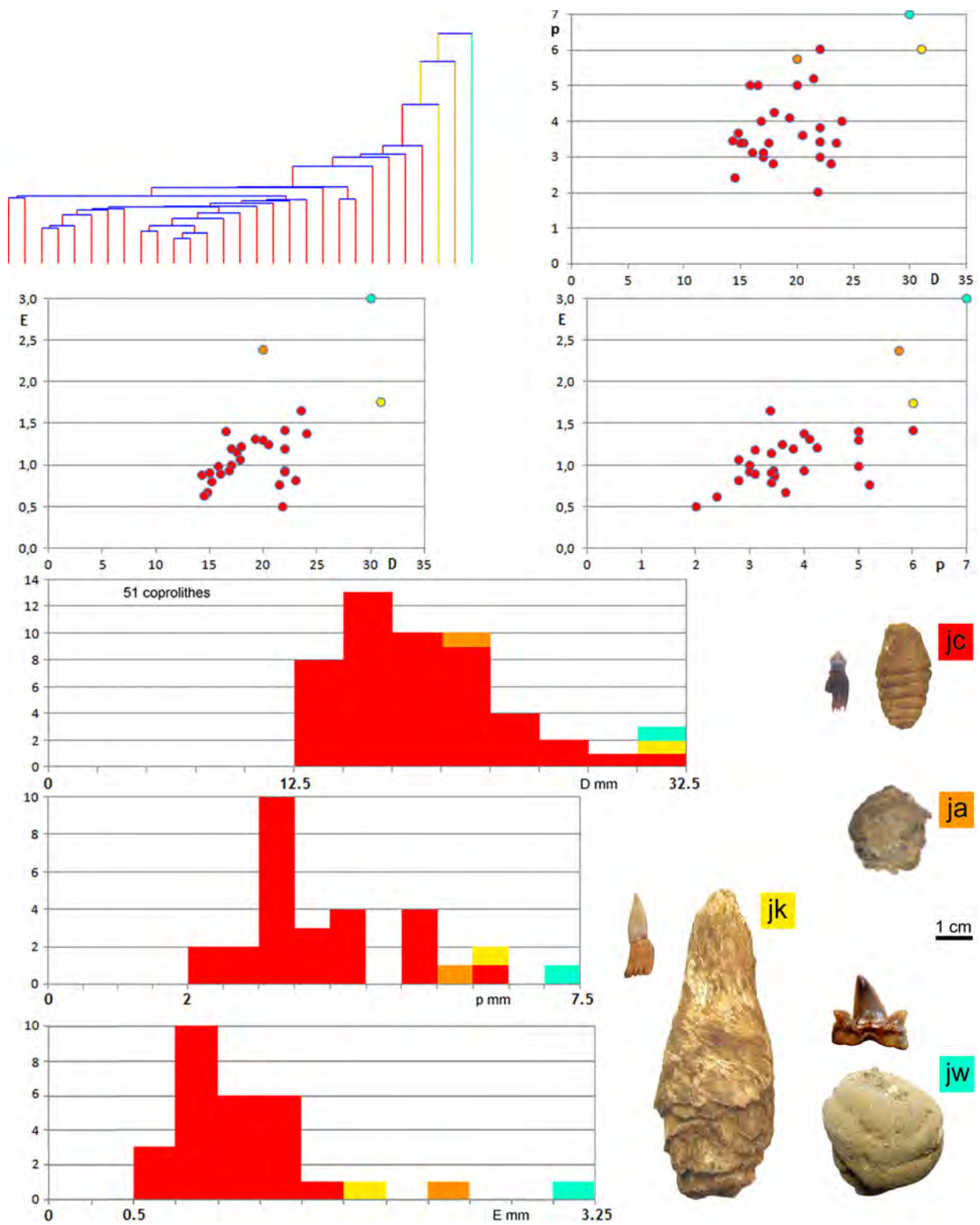


PL. 35: Vertèbres de chondrichthyens : éléments isolés et en connexion. *gi* à *hb* : éléments d'un même animal ; *gn* est une portion de peau, les autres sont les vertèbres, *go* comprend les 4 premières vertèbres. *hc* à *hg* : divers éléments vertébraux d'animaux différents. *hf1* : ensemble de 4 vertèbres en connexion, avec départs des arcs neurax et ventraux, vue caudale ou crâniale ; *hf2* : le même ensemble en vue neurale. *hh* à *ht* : éléments d'une même colonne vertébrale, dans un ordre probablement distal → proximal. Echelle commune à tous les échantillons.





PL. 36: Images de 55 coprolithes hélicoïdaux de chondrichthyens. Tous en vue latérale, queue proximale en haut, sauf *jb*, de forme globulaire, en vue distale. *jw* est le seul coprolithe de type *B*, tous les autres, de *hu* à *ju*, sont regroupés dans le type *A*.



PL. 37: Coprolithes de chondrichthyens : graphes. Depuis le haut à gauche : dendrogramme de dissemblance basé sur les mesures de  $D$ , diamètre,  $p$ , pas de l'hélice,  $E$ , épaisseur du ruban d'un échantillon  $\mathcal{E}$  de 29 coprolithes ; graphes  $D \times p$ ,  $D \times E$ ,  $p \times E$  d'après l'échantillon  $\mathcal{E}$  ; histogramme des  $D$  pour un échantillon plus large de 51 coprolithes ; histogrammes des  $p$  et des  $E$  pour l'échantillon  $\mathcal{E}$ . Toutes les mesures en mm. En bas à droite : coprolithe  $jc$  typique de la classe  $A$  ; objets  $ja$  et  $jk$  de classe  $A$  mais atypiques ; coprolithe  $jw$  de classe  $B$ . Les couleurs de leurs index correspondent à celles des graphes et diagrammes. A la même échelle : dents des responsables présumés.

## Références

- Ichthyologie. *Handbook of paleoichthyology*, 1987. Gustav Fischer Verlag.
- L. AGASSIZ. *Recherches sur les poissons fossiles, Atlas*, volume III. Neuchâtel, 1833.
- 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.
- C. ARAMBOURG. Les poissons crétacés du Jebel Tselfat (Maroc). *Ed. du Service géologique du Maroc, Notes et mémoires*, 118, 1954.
- C. ARAMBOURG and L. JOLEAUD. Vertébrés fossiles du bassin du Niger. *Bull. Dir. Mines AOF*, 7 :31–84, 1943.
- C. ARAMBOURG and J. SIGNEUX. Vertébrés fossiles du Maroc. *Service des Mines et de la carte géologique du Maroc, Notes et mémoires*, 92, 1952.
- M. J. BENTON. *The fossil record*. Chapman et Hall, 1993a.
- M. J. BENTON. *Vertebrate paleontology*. Unwin Hyman, 1993b.
- P. BIGELOW. Cretaceous Hell Creek faunal facies, 2004. URL <http://www.dinosauria.com/jdp/misc/hellcreek.html>.
- P. BIGELOW. Cretaceous Hell Creek faunal facies :late Maastrichtian, 2009. URL <http://www.scn.org/~bh162/hellcreek2.html>.
- C. BILLY. *Glossaire de zoologie*. Doin, 1985.
- S. BIRON. Carte géologique de l'Ader Doutchi nord, feuille Tchén Tabaraden ND-31-XXIV. *Ministère des Mines et de l'Énergie*, 1987.
- D. BITOUZÉ and J.-C. CHARPENTIER. *ATÉX*. Pearson Education France, 2006.
- H. BOUÉ and R. CHANTON. *Zoologie 2. Protocordés et vertébrés*. Doin - Deren et Cie, troisième édition, 1974.
- L. BOUDOURESQUE. Contribution de la paléopalynologie à la reconstitution floristique, stratigraphique et paléogéographique de la bordure occidentale du bassin des lullemeden au Crétacé supérieur et au Paléogène (Niger et Mali, Afrique de l'ouest). Thèse spécialité, Univ. Orléans et Niamey, 1980.
- C. BRETT and S. WALKER. Predators and predation in Paleozoic marine environments, 2002. URL <https://www.researchgate.net/publication/266267446>.
- BRIGGS and CROWTHER. *Palaeobiology : a synthesis*. Blackwell sc. publications, 1990.
- H. CAPPETTA. Poissons du Niger. *Palaeovertebrata*, 5 :182–243, 1972.



- J. D. CARRILLO-BRICEÑO and al. First record of a hybodont shark, Cretaceous of Colombia, 2016. URL [First.record.of.a.hybodont.shark.Cretaceous.of.Colombia.pdf](#).
- J. D. CARRILLO-BRICEÑO, E. MAXWELL, O. A. AGUILERA, R. SÁNCHEZ, and M. R. SÁNCHEZ-VILLAGRA. Sawfishes and Other Elasmobranch Assemblages from the Mio-Pliocene of the South Caribbean (Urumaco Sequence, Northwestern Venezuela). *journal.pone.0139230*, pages 1–30, 2015. URL [journal.pone.0139230.PDF](#).
- R. L. CARROLL. *Vertebrate paleontology and evolution*. W.H. Freeman and C°, 1988.
- L. CAVIN, H. TONG, L. BOUDAD, C. MEISTER, A. PIUZ, J. TABOUELLE, M. AARAB, R. AMIOT, E. BUFFETAUT, G. DYKE, S. HUA, and J. LE LOEUFF. Vertebrate assemblages from the early Late Cretaceous of southeastern Morocco : An overview. *Journal of African Earth Sciences*, 57 (5) :391–412, 2010.
- E. D. COPE. On the families of fishes of the cretaceous formation of Kansas. *Proc. Amer. Philos. Soc.*, 1872.
- J.-C. CORRAL, A. BERRETEAGA, and H. CAPPETTA. Upper Maastrichtian shallow marine environments and neoselachian assemblages in North Iberian palaeomargin (Castilian Ramp, Spain). *Cretaceous Research*, pages 1–23, 2015. URL <https://www.researchgate.net/publication/281785931>.
- V. COURTILOT. Une éruption volcanique ? *Dossiers Pour la Science*, Les dinosaures, 1993.
- R. DAJOZ. *Précis d'écologie*. Dunod, 2006.
- E. DARTEVELLE and E. CASIER. Poissons fossiles du bas-Congo. *Annales du Musée du Congo belge*, A, III, 2 :1–568, 1943–1959.
- C. DEVILLERS and P. CLAIRAMBAULT. *Précis de zoologie : vertébrés 1. Anatomie comparée*. Masson, deuxième édition, 1976.
- C. DIEDRICH and H. FELKER. Middle Eocene shark coprolites from shallow marine and deltaic coasts of the pre North sea basin in central Europe. *PaleoLogic, Private Research Institute*, 57 :1–9, 2012. URL [Middle.Eocene.shark.coprolites.from.shallow.marine.and.deltaic.coasts.of.the.pre.North.sea.basin.in.central.Europe.htm](#).
- 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.
- D. B. DUTHEIL. An overview of the freshwater fish fauna from the Kem Kem beds (Late Cretaceous : Cenomanian) of southeastern Morocco. *Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record*, pages 553–563, 1999. 8 fig ., 2 tab.
- R. ESTES. Fossil vertebrates from the Lance formation. *University of California publications, Geol. sciences*, 49 :1–180, 1964.
- M. EVERHART. Cretaceous Fish References, 2001–2017. URL [Cretaceous.Fish.References.html](#).

- J.-C. FISCHER. *Fossiles de France et des régions limitrophes*. Masson, deuxième édition, 1989.
- S. FRONTIER, D. PICHOD-VIALE, A. LEPRÊTRE, D. DAVOULT, and C. LUCZAK. *Ecosystèmes*. Dunod, 2004.
- P.-P. GRASSÉ. *Précis de zoologie : vertébrés 2. Reproduction, biologie, évolution et systématique Agnathes, poissons, amphibiens et reptiles*. Masson, deuxième édition, 1976.
- J. GREIGERT. Description des formations crétacées et tertiaires du bassin des lullemeden. *Direction des Mines et de la Géologie de la République du Niger*, 2, 1966.
- J. GREIGERT and R. POUUNET. *Carte géologique de la République du Niger, Ministère des T. P., des Transports, des Mines et de l'Urbanisme, Niamey*. Editions du B.R.G.M., 1967.
- M. HAARAMO. Compilations phylogénétiques, ca. 2000. URL <http://www.fmnh.helsinki.fi/users/haaramo/Metazoa/Deuterostoma/Chordata/Chordata.htm>.
- M. HANON. Cartes géologiques au 1/100000ème de l'Ader Douthi. *BRGM Niger – AGCD Belgique*, page 16 feuilles, 1984.
- B. U. HAQ, J. HARDENBOL, and P. R. VAIL. Chronology of fluctuation sea levels since the Triassic. *Science*, 235 :1156–1167, 1987.
- A. P. HUNT and S. G. LUCAS. Descriptive terminology of coprolites and recent feces. *Vertebrate Coprolites*, 57 :1–9, 2012. URL [ReviewofFossilRecord-Fossilsawfish.com.html](http://ReviewofFossilRecord-Fossilsawfish.com.html).
- J. JOO' and A. FRANCONI. Plan minéral de la république du Niger, 2ème partie : état actuel des connaissances sur la géologie du Niger. *Ministère des Mines et Industries*, 1983.
- 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>.
- W. KIESSLING and J. ALROY. Inversand Pit, MFL, New Jersey : late / upper Maastrichtian, taxonomic list. *The Paleobiology Database*, PBDB coll. n°26819, 2005.
- J. I. KIRKLAND and M. C. AGUILLON-MARTINEZ. Schizorhiza : a unique sawfish paradigm from the Difunta group. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 19, 1 :16–24, 2002.
- C. A. KOGBE. Petrographic study of maastrichtian and post-paleocene formation of North-western Nigeria (lullemeden basin). *Sonderdruck Geol. Rundschau*, Band 64 :216–229, 1975.
- J. KRIWET, R. SOLER-GIJON, and N. LOPEZ-MARTINEZ. Neoselachians from the Upper Campanian and Lower Maastrichtian (Upper Cretaceous) of the Southern Pyrenees, northern Spain. *Palaeontology*, pages 1–22, 2007. URL <https://www.researchgate.net/publication/43292450>.
- J. LANG and C. A. KOGBE. Upper cretaceous and paleogene marine fluctuations in the sub-Saharan intracratonic lullemeden basin. *Africa Geosciences Review*, 1, 2/3 :iii – vi, 1994.

- G. LECOINTRE and al. *Guide critique de l'évolution*. Belin, 2009.
- L. LI and G. KELLER. Abrupt deep-sea warming at the end of the cretaceous. *Geology*, 26 (11) :995–998, 2008.
- 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>.
- M. MICHAUT. Aperçus d'un écosystème marin et de ses abords au Maastrichtien supérieur : le site nigérien d'In Daman et la mer épicontinentale du bassin des lullemeden. *hal*, 00797424 : 1–88, 2013a. URL <http://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00797424>.
- M. MICHAUT. Mosasaures du Maastrichtien au sud du Niger. *hal*, 01063581 :1–75, 2013b. URL <http://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01063581>.
- M. MICHAUT. Hybodontoides du Maastrichtien au sud du Niger. *hal*, 01667933 :1–43, 2017a. URL <http://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01667933>.
- M. MICHAUT. Poissons ostéichthyens du Maastrichtien au sud du Niger. *hal*, 01468213 : 1–109, 2017b. URL <http://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01468213>.
- M. MICHAUT. Etude de *Kaosaurspiniferus*, un Sauropsida du Maastrichtien d'Afrique de l'ouest, découvert dans le bassin des lullemeden, Niger. *hal*, 00177285 :1–26, 2007. URL <http://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00177285>.
- R. T. J. MOODY and P. J. C. SUTCLIFFE. The Cretaceous deposits of the lullemeden Basin of Niger, central West Africa Cretaceous. *Research*, 12 (2) :137–157, 1991.
- A. M. MURRAY. The Palaeozoic, Mesozoic and Early Cenozoic fishes of Africa. *Fish and Fisheries*, 1 (2) :111–145, 2000.
- S. W. PETERS. Ancient seaway across the Sahara. *Nigerian Field*, 42 :22–30, 1977.
- J. PIVETEAU. *Traité de paléontologie*. Editions Masson, 1952.
- J. POLLERSPÖCK and N. STRAUBE. Shark References, 2009. URL [Shark-References.html](http://Shark-References.html).
- M. RAAB. Fossil fishes and reptiles from late Campanian phosphatic deposits of the Negev region of Israel. *Israel Journal of earth sciences*, 12, 1 :26–40, 1963.
- R. A. REYMENT and R. V. DINGLE. Paleogeography of Africa during the Cretaceous period. *Pal. Pal. Pal.*, 59, 2-2 :93–116, 1987.
- J. C. SEITZ. An inordinate fondness for long-snouted fishes : nature's obsession with sawfishes and other long-nosed wonders. *FossilSawfish.com*, pages 1–7, 2015. URL [Long-snouted{Fishes}-{FossilSawfish}.com.html](http://Long-snouted{Fishes}-{FossilSawfish}.com.html).
- J. C. SEITZ. A brief review of the fossil record of the pristids and sclerorhynchids. *FossilSawfish.com*, pages 1–4, 2014. URL [Reviewof{Fossil}{Record}-{FossilSawfish}.com.html](http://Reviewof{Fossil}{Record}-{FossilSawfish}.com.html).

- B. W. SELLWOOD and P. J. VALDES. Mesozoic climates : General circulation models and the rock record. *Sedimentary Geology*, 190 (1-4) :269–287, 2006.
- M. M. SMITH, A. RILEY, G. J. FRASER, C. UNDERWOOD, M. WELTEN, J. KRIWET, C. PFAFF, and Z. JOHANSON. Early development of rostrum saw-teeth in a fossil ray tests classical theories of the evolution of vertebrate dentitions. *The royal society publishing*, pages 1–8, 2015. URL <http://rspb.royalsocietypublishing.org>.
- N. TABASTE. Etude de restes de poissons du Crétacé saharien. Mélanges ichthyologiques. *Mém. IFAN, Dakar*, 68 :436–499, 1963.
- 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.
- N. THÉOBALD and A. GAMA. *Paléontologie*. Doin - Deren et Cie, deuxième édition, 1969a.
- N. THÉOBALD and A. GAMA. *Stratigraphie*. Doin - Deren et Cie, deuxième édition, 1969b.
- F. THOMAS, T. LEFÈVRE, M. RAYMOND, and al. *Biologie évolutive*. De Boeck, 2010.
- C. J. UNDERWOOD, Z. JOHANSON, M. WELTEN, B. METSCHER, L. J. RASCH, G. J. FRASER, and al. Development and Evolution of Dentition Pattern and Tooth Order in the Skates and Rays (Batoidea ; Chondrichthyes). *journal.pone.0122553*, pages 1–19, 2015. URL [journal.pone.0122553.PDF](http://journal.pone.0122553.PDF).
- C. WERNER. Die Elasmobranchier-Fauna des Gebel Dist Member der Bahariya Formation (Obercenoman) der Oase Bahariya, Ägypten. *Palaeo Ichthyologica*, 5 :1–112, 1989. 34 fig., 53 pl., 2 tabl.
- C. WERNER. Biostratigraphical Results of Investigations on the Cenomanian. Elasmobranchian Fauna of Bahariya Oasis, Egypt. *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, A, 120 (2) :943–956, 1990. 3 fig., 2 pl.
- C. WERNER. Die kontinentale Wirbeltierfauna aus der unteren Oberkreide des Sudans (Wadi Milk Formation). *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, E, 13 :221–249, 1994. 8 fig.
- E. I. WHITE. Fossil fishes of Sokoto province. *Bull. Geol. Surv. Nigeria, Lagos*, 14 :1–78, 1934.
- B. WUERINGER and S. P. COLLIN. The biology of extinct and extant sawfish (Batoidea : Sclerorhynchidae and Pristidae). *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, pages 1–21, 2009. URL <https://www.researchgate.net/publication/43514645>.
- [oceansofkansas.com/contents](http://oceansofkansas.com/contents). Paléontologie des mers épicontinentales du Kansas, ca. 2000. URL <http://www.oceansofkansas.com/contents.html>.
- Paléoclimatologie. Paléoclimatologie du Crétacé, 2007. URL <http://www.aapg.org/exp1.rev/2006/07jul/paleoclimate>.
- Paléohistologie. Chondrichthyan tooth enameloid, 2015. URL [Chondrichthyan.tooth.enameloid\\_past,present,and.future\\_Zoological.Journal.of.the.Linnean.Society\\_Oxford.Academic.html](http://Chondrichthyan.tooth.enameloid_past,present,and.future_Zoological.Journal.of.the.Linnean.Society_Oxford.Academic.html).

Paléontologie. Collection specimens, 2017a. URL [Collection.specimens.Specimens.DataPortal.html](http://Collection.specimens.Specimens.DataPortal.html).

Paléontologie. Hunterian Museum Geology Collections, 2017b. URL [Hunterian.Museum.Geology.Collections\\_xxx.html](http://Hunterian.Museum.Geology.Collections_xxx.html).

The Paleobiology Database. The paleobiology database, ca. 2011. URL <http://paleodb.org/cgi-bin/bridge.pl>.

Vertébrés. Notes sur les Vertébrés, ca. 2000. URL <http://home.houston.rr.com/vnotes/index.htm>.

wmnh.com (Kansas). Poissons fossiles du créacé du Kansas, ca. 2000. URL <http://www.wmnh.com/wmvf0002.htm>.

## Table des figures

1	Cladogramme selon VÉLEZ-ZUAZO & AGNARSSON . . . . .	5
2	Cladogramme de Rhombodontidae . . . . .	8
3	Analyses ACP pour 4 espèces de <i>Rhombodus</i> . . . . .	9
4	Trois écussons dorsaux atypiques . . . . .	10
5	Dent médiane d' <i>Igdabatis sigmodon</i> . . . . .	11
6	Vues racinaires de 23 dents d' <i>Igdabatis sigmodon</i> . . . . .	11
7	Surfaces orales de dents d' <i>Igdabatis sigmodon</i> . . . . .	12
8	Histogrammes de tailles des dents d' <i>Igdabatis sigmodon</i> . . . . .	15
9	rostre et fragments de rostres de sclérorhynques . . . . .	16
10	Mesures sur les dents rostrales d' <i>Ischirhiza nigeriensis</i> . . . . .	19
11	Dentition rostrale de <i>Schizorhiza stromeri</i> . . . . .	21
12	Dents orales de sclérorhynques : statistiques . . . . .	22
13	Dents de sclérorhynques : récapitulation . . . . .	24
14	Silhouettes de dents de <i>Lamna biauriculata</i> . . . . .	25
15	Dents de <i>Lamna biauriculata nigeriana</i> : détails . . . . .	25
16	Vertèbres de chondrichthyens : épaisseur en fonction du diamètre . . . . .	28
17	Coprolithes et modèles de valvules . . . . .	29
18	Tailles des dents et des coprolithes de requins . . . . .	33
19	Vermiculations d'un coprolithe . . . . .	33

## Table des planches

1	Dents de <i>Rhombodus</i> . . . . .	36
2	Dents de <i>Rhombodus</i> . . . . .	37
3	Dents de <i>Rhombodus</i> . . . . .	38
4	Dents de <i>Rhombodus</i> . . . . .	39
5	Dents de <i>Rhombodus</i> : détails . . . . .	40
6	Dents atypiques de <i>Rhombodus</i> . . . . .	41
7	Dents de <i>Rhombodus</i> : analyse des mesures . . . . .	42
8	4 espèces de <i>Rhombodus</i> : dents à la même échelle . . . . .	43
9	Écussons dorsaux attribuables à <i>Rhombodus</i> . . . . .	44



10	Dents d' <i>Igdabatis sigmodon</i> . . . . .	45
11	Plaques dentaires d' <i>Igdabatis sigmodon</i> : reconstructions . . . . .	46
12	Dent d' <i>Igdabatis indicus</i> ; dents d' <i>I. sigmodon</i> : graphe multidimensionnel . . . . .	47
13	Dents d' <i>Igdabatis sigmodon</i> : matrice de graphes . . . . .	48
14	Aiguillons de raies . . . . .	49
15	Dents rostrales d' <i>Ischirhiza nigeriensis</i> . . . . .	50
16	Dents rostrales de <i>Dalpiazia stromeri</i> et <i>Schizorhiza stromeri</i> . . . . .	51
17	Dents rostrales de <i>D. stromeri</i> et <i>S. stromeri</i> d'après DARTEVELLE & CASIER et ARAMBOURG . . . . .	52
18	Rayures et cassures des dents de sclérorhynques . . . . .	53
19	Dents orales de sclérorhynques . . . . .	54
20	Dents orales de sclérorhynques . . . . .	55
21	Dents orales de sclérorhynques . . . . .	56
22	Rostres de sclérorhynques . . . . .	57
23	Rostres de sclérorhynques . . . . .	58
24	Rostres de sclérorhynques : reconstitutions . . . . .	59
25	Dents de <i>Lamna biauriculata nigeriana</i> . . . . .	60
26	Dents de <i>Lamna biauriculata nigeriana</i> . . . . .	61
27	Dents de <i>Lamna biauriculata nigeriana</i> . . . . .	62
28	Dents rhombiques <i>incertae sedis</i> . . . . .	63
29	Dents rhombiques <i>incertae sedis</i> . . . . .	64
30	Denticules dermiques <i>incertae sedis</i> . . . . .	65
31	Fragments de nageoires de chondrichthyens . . . . .	66
32	Fragment de peau d'un chondrichthyen . . . . .	67
33	Vertèbres de chondrichthyens . . . . .	68
34	Vertèbres de chondrichthyens . . . . .	69
35	Vertèbres de chondrichthyens . . . . .	70
36	Coprolithes de chondrichthyens . . . . .	71
37	Coprolithes de chondrichthyens : graphes . . . . .	72