

Nouvelles données sur *Phosphatherium escuilliei* (Mammalia, Proboscidea) de l'Éocène inférieur du Maroc, apports à la phylogénie des Proboscidea et des ongulés lophodontes

Emmanuel GHEERBRANT

UMR-CNRS 5143 « Paléobiodiversité », Département Histoire de la Terre,
Muséum national d'Histoire naturelle, case postale 38,
8 rue Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)
gheerbra@mnhn.fr

Jean SUDRE

Laboratoire de Paléontologie de l'École Pratique des Hautes Études
(ISEM, UMR 5554 du CNRS), Université de Montpellier II (cc 064),
place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier cedex 05 (France)

Pascal TASSY

UMR-CNRS 5143 « Paléobiodiversité », Département Histoire de la Terre,
Muséum national d'Histoire naturelle, case postale 38,
8 rue Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

Mbarek AMAGHZAZ

Baâdi BOUYA

Groupe Office Chérifien des Phosphates (OCP),
Centre minier de Khouribga, Service géologique et Direction du Développement,
Khouribga (Maroc)

Mohamed IAROCHÈNE

Direction de la Géologie, Ministère de l'Énergie et des Mines,
BP 6208 Rabat-Instituts (Maroc)

Gheerbrant E., Sudre J., Tassy P., Amaghazaz M., Bouya B. & Iarochène M. 2005. — Nouvelles données sur *Phosphatherium escuilliei* (Mammalia, Proboscidea) de l'Éocène inférieur du Maroc, apports à la phylogénie des Proboscidea et des ongulés lophodontes. *Geodiversitas* 27 (2) : 239-333.

RÉSUMÉ

Un nouveau matériel de *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996 de l'Éocène basal du Bassin des Ouled Abdoun (Maroc) permet une première reconstitution du crâne et de la denture du plus ancien proboscidiien connu. Le matériel montre une importante variabilité relevant probablement d'une variation individuelle et d'un dimorphisme sexuel. Le crâne de *P. escuilliei* présente des synapomorphies notables avec les proboscidiens et

les téthythères, mais il reste très primitif, proche du plan « condylarthre » généralisé. *P. escuilliei* est l'un des rares jalons fossiles (bien) connus de la naissance d'un ordre moderne de mammifère à ce stade. L'analyse cladistique de 129 caractères de *Phosphatherium escuilliei* permet un nouveau regard sur les relations des Proboscidea. Elle soutient l'appartenance de *Phosphatherium* aux Proboscidea et la monophylie de l'ordre. Les synapomorphies proboscidiennes majeures de *Phosphatherium* sont : le processus zygomatique développé du maxillaire, la *pars mastoidea* bien développée du périotique et l'hypoconulide labial. Les relations des proboscidiens lophodontes restent mal résolues. Deux hypothèses sont discutables : 1) un arrangement séquentiel de *Phosphatherium*, *Daouitherium* et *Numidotherium* à la base des proboscidiens avancés (pondération successive : PS) ; et 2) un clade (*Numidotherium* (*Barytherium*, *Daouitherium*)) (analyse non pondérée). La seconde hypothèse se heurte spécialement au fait que *Daouitherium* est plus primitif que *Numidotherium* (clade (*Numidotherium*, *Barytherium*) dans la PS). Plus haut dans l'arbre, l'analyse soutient un clade de proboscidiens avancés (*Moeritherium* (Deinotheriidae, Elephantiformes)). Dans tous les cas, *Phosphatherium* et *Daouitherium* représentent deux lignées bien distinctes et *Phosphatherium* est inclus dans sa famille Phosphatheriidae n. fam. Les caractères originaux de *Phosphatherium* restent discrets, ce qui en fait l'ancêtre structural de l'ordre des Proboscidea. Un seul arbre supra-ordinal presque entièrement résolu a été obtenu. Les siréniens sont le groupe frère des proboscidiens. L'analyse conforte la parenté avec ce clade de groupes nord-téthysiens tels que *Minchenella*, les anthracobunidés et les desmostyliens, mais comme des branches latérales primitives de téthythères. Les anthracobunidés sont ainsi écartés des proboscidiens, lesquels représentent un groupe d'origine endémique africaine. L'analyse phylogénétique des téthythères primitifs requière cependant une meilleure connaissance de leurs morphotypes ancestraux. Les embrithropodes (+*Phenacolophus*) sont le groupe frère de l'ensemble des téthythères et non des seuls Proboscidea. Le clade des Paenungulata est soutenu, mais par peu de traits, certains incertains chez *Phosphatherium*. Les comparaisons soulèvent la question d'une possible convergence de la lophodontie des Perissodactyla et des Paenungulata (Altungulata ?). L'anatomie crânienne remarquablement plésiomorphe de *Phosphatherium* contraste avec sa lophodontie vraie identique à celle de *Numidotherium* et *Barytherium*. Cela suggère une adaptation trophique spécialisée (régime folivore) précoce dans le paléoécosystème africain, témoin d'un possible signal paléoécologique et évolutif remarquable et ancien dans la province arabo-africaine.

MOTS CLÉS

Mammalia,
Ungulata,
Proboscidea,
Afrique,
Maroc,
Bassin Ouled Abdoun,
Éocène inférieur,
phylogénie.

EXTENDED ABSTRACT

New data on Phosphatherium escuilliei (Mammalia, Proboscidea) from the early Eocene of Morocco, and its impact on the phylogeny of Proboscidea and lophodont ungulates.

We report here significant new material belonging to the oldest and most primitive known Proboscidean, *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996, from the early Eocene of the Ouled Abdoun phosphatic basin, Morocco. This material permits the first reconstruction of the skull and most of upper and lower dentition of *Phosphatherium escuilliei*. The species, which is one of the oldest and most primitive known representatives of modern orders of ungulates, becomes one of the best known among them. Its dentition shows a noticeable dental variability, which is interpreted, at least

provisionally, to be intraspecific. In addition to the individual variation, some features of *Phosphatherium escuilliei* such as the maxillary (infraorbital area) show a noticeable variability which is related to sexual dimorphism, as was also reported in *Numidotherium*.

The skull of *Phosphatherium escuilliei* is very primitive in many respects. It is long with an elongated facial part and a narrow rostrum. The toothrow does not extend posteriorly beyond the middle of the skull. The nasals are long and located anteriorly (i.e. nasal fossa not retracted). There is no contact between the premaxilla and frontal. There is a strong postorbital constriction and a distinct postorbital process on the frontal. The zygomatic arches are noticeably expanded laterally. The sagittal and nuchal crests are strong. The alisphenoid canal is present. The external auditory meatus is open ventrally. The periotic has a primitive therian construction with the presence of a round window and a cochlear canaliculus. The hypoglossal foramen is present. The ethmoid foramen is in anterior position. The occipital is flat and lacks a median crest. The braincase is strongly compressed laterally. Some primitive features of the dentition are also noticeable: C1/c1 and P1 are retained, diastemata are small (upper) or absent (lower), lower central incisor is only moderately enlarged, lower premolars are simplified, and a dilambdodont ectoloph linked to the mesostyle is present. In the lower jaw, the symphysis is unfused, the horizontal ramus is narrow and the condyle is low. However, *Phosphatherium escuilliei* displays several strikingly advanced features, especially proboscidean and tethytherian features. *P. escuilliei* is actually one of those exceptionally known fossils that illustrates the initial radiation of modern placentals, at an early stage close to the generalized eutherian “condylarth” pattern that typifies the early Paleogene. *P. escuilliei* is one of the few (well) known fossil taxa that documents the emergence of a modern order of mammals at this stage.

A cladistic study of 129 features of *Phosphatherium escuilliei* within an extended systematic framework, including most lophodont ungulate lineages and their presumed “condylarth” relatives (e.g., Phenacodontidae, *Ocepeia*), provides new insight into the intra-ordinal and supra-ordinal phylogenetic relationships of the Proboscidea. It supports the monophyly of Proboscidea and the inclusion of *Phosphatherium* within the order. The most significant Proboscidean synapomorphies found in *Phosphatherium* are: 1) the well developed zygomatic process of the maxillary which contributes significantly to the ventral border of the orbit and to the zygomatic arch; 2) the relatively large size of the *pars mastoidea* of the periotic; and 3) the hypoconulid in a labial position (a state unique to Proboscidea). Loss of i3 and (d)p1 are also potentially important synapomorphies of Proboscidea, but they are uncertain in *Phosphatherium* (homology of teeth) and *Daouitherium* (anterior teeth not known). Other Proboscidean synapomorphies are notable, though homoplastic: 1) frontal in contact with the squamosal (parallelism with Perissodactyla); 2) optic foramen in posterior position (parallelism with Embrithopoda); 3) true lophodont molars (reversal or convergence within advanced Proboscideans); and 4) enlarged i1 (reversal in *Moeritherium*, Deinotheres and Elephantiformes). The hypothesis of a true lophodont ancestral morphotype of the Proboscidea is especially supported by *Phosphatherium* and *Daouitherium*. No autapomorphies of *Phosphatherium* are identified in the cladograms. However, some of its features are notable among Proboscidea, even if they are interpreted as homoplastic or as more inclusive basal features:

the cristid obliqua in labial position on the molars (convergence with *Moeritherium* and the Elephantiformes), and the p2 uniradicular (convergence with *Numidotherium savagei*).

Within the order Proboscidea, the relationships of lophodont taxa – i.e. the basal radiation of the order – are still poorly resolved. The cladogram resulting from successive weighting shows a sequential arrangement of the lophodont taxa in accordance with their geological age. This argues against the concept of a monophyletic lophodont group of Proboscideans such as Plesielephantiformes or extended Barytherioidea. However, this sequential arrangement of lophodont taxa is weakly supported, mostly by a few homoplasies, and the unweighted analysis gives an alternative clade (*Numidotherium* (*Barytherium*, *Daouitherium*)) in three of the six resulting trees. However, *Daouitherium* is clearly more primitive than *Numidotherium* and *Barytherium*, and *Numidotherium* and *Barytherium* are sister groups (= clade Barytherioidea) according to the successive weighting analysis. Higher in the Proboscidean tree, successive weighting supports a clade of advanced Proboscideans (*Moeritherium* (Deinotheriidae, Elephantiformes)), and a sister-group relationship between Deinotheriidae and Elephantiformes is well supported by both unweighted and successively weighted analyses.

Phosphatherium and *Daouitherium*, that are of the same earliest Eocene age, belong to two lineages which are distinct at the family level. Therefore, *Phosphatherium* is included here in its own family Phosphatheriidae n. fam. However, the original derived features of *Phosphatherium* are weak: in this regard it is the best known structural ancestor of the Proboscidean order. *Khamsaconus* might be related to the family Phosphatheriidae n. fam. according to our analysis, but the genus remains too poorly known for any definite statement. With respect to the supra-ordinal relationships of Proboscidea (i.e. relationships within Taxeopoda and Altungulata), our analysis results in a single tree that is nearly entirely resolved, except for the relative position of *Radinskya* and *Perissodactyla*. Sirenians are the sister group of Proboscideans, and they belong to a well supported node (e.g., molars with transverse lophs, occurrence of a submaxillary fossa). Our analysis supports the tethytherian relationships of north-Tethyan taxa such as Desmostylia, Anthracobunidae, and *Minchenella*. However, these taxa are more distant successive lateral-branches of stem tethytheres with respect to Proboscidea and Sirenia. As a result, the Anthracobunidae are removed from the order Proboscidea that appears to be an endemic strictly African clade. The mutual arrangement of these early tethytheres remains, however, weakly supported because they are poorly known (few features, mostly homoplastic). As a whole, tethytherian features are homoplastic and/or of ambiguous distribution (e.g., anterior orbits, robust zygomatic process of the squamosal, infraorbital foramen located close to the orbit, and presence of the postentoconule and the postentoconulid). Our analysis supports a relationship of *Phenacolophus* with the embrithopods. However it suggests, as an original and well supported node, that Embrithopoda (+*Phenacolophus*) is the sister-group of the whole Tethytheria (*Minchenella* (Anthracobunidae (Desmostylia (Sirenia, Proboscidea)))) and not of the Proboscidea.

The analysis also supports the controversial clade Paenungulata (i.e. Hyracoidea as sister-group to Tethytheria and Embrithopoda). However, this is still based on relatively few features, some of them needing to be checked in *Phosphatherium* (amastoidy, large upper incisors). The clades Altungulata

(= Pantomesaxonia) and Taxeopoda are accepted, but their monophyly is not really tested here because our analysis does not include key taxa included in the competing hypotheses of Afrotheria and Africana (e.g., Macroscelidea). Moreover, the comparison of the features of *Phosphatherium*, *Khamsaconus*, *Seggeurius*, and primitive embrithopods raises the question of a possible convergence of the lophodont pattern in Perissodactyla and Paenungulata, and indeed the question of the monophyly of Altungulata. Significant elements consistent with such a possible convergence are the bunodont, weakly lophodont (lopho-selenodont) molars of early hyraxes, the convergent lophodont-like (hyperdilambodont) pattern of embrithopod upper molars, the absence of conules and the simplified premolars of early hyraxes and proboscideans, and the questionable homology of some of the lophs of perissodactyls (see features 79 and 111). Finally, it should be noted that our analysis excludes *Ocepeia* from the Altungulata and Taxeopoda (hypolophid stated convergent).

Several of the ambiguities that remain about the intra- and supra-ordinal relationships of the Proboscidea result from gaps in our knowledge of fossil taxa. New data on *Daouitherium* would be especially helpful to clarify relationships of early lophodont proboscideans. A better knowledge of Anthracobunidae (e.g., skull anatomy) would also contribute to improving resolution of the relationships of primitive Tethytheres. The question of the origin of Paenungulata and their relationships (e.g., Altungulata?) needs further data on early Hyracoidea and Embrithopoda (Palaeoamasiidae). As for *Phosphatherium*, its postcranial skeleton remains unknown. It is especially important for the question of locomotion, which is presumed to be pivotal in Tethytheria which are hypothesized to have had a semi-aquatic ancestral morphotype.

Finally, it should be stressed that *Phosphatherium* is the most primitive known Proboscidean, especially in skull morphology. Such a plesiomorphic skull anatomy contrasts strongly with the advanced truly lophodont molars that are indistinguishable from those of Eocene and Oligocene taxa such as *Numidotherium* and *Barytherium*. This suggests a precocious trophic adaptation (follivorous diet) within a favorable African paleoecosystem at least as early as the Paleocene-Eocene transition. The ecological niche involved seems to have been stable and important (from an evolutionary perspective) for a long time in the endemic Arabo-African province.

KEY WORDS

Mammalia,
Ungulata,
Proboscidea,
Africa,
Morocco,
Ouled Abdoun Basin,
early Eocene,
phylogeny.

SOMMAIRE

Introduction	244
Systématique	244
Description du crâne	246
Description de la denture	262
Denture supérieure (nouveaux éléments)	262
Denture inférieure	266
Formule dentaire de <i>Phosphatherium escuilliei</i>	280
Description de la mandibule	280
Description du matériel postcrânien	282
Variabilité de <i>Phosphatherium escuilliei</i> et limites de variation de l'espèce	284

Comparaisons et analyses des principaux caractères de <i>Phosphatherium escuilliei</i> (voir Annexe 1)	286
Taxons comparés	286
Analyse cladistique des caractères de <i>Phosphatherium escuilliei</i> , relations phylogénétiques	286
Matrice des caractères et analyse de parcimonie	286
Résultats de l'analyse cladistique	289
Conclusions : apports de l'analyse cladistique de <i>Phosphatherium</i>	300
Conclusions	304
Références	307
Annexe 1 : Comparaisons et analyses des principaux caractères de <i>Phosphatherium escuilliei</i>	311
Annexe 2 : Matrice des caractères crâniens et dentaires de <i>Phosphatherium escuilliei</i>	333

INTRODUCTION

La découverte de mammifères dans les gisements paléogènes de phosphates des Ouled Abdoun au Maroc est récente, malgré l'ancienneté de leur étude paléontologique et de leur exploitation minière (Arambourg 1952). Elle a été signalée avec la description initiale de *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996 qui est le plus ancien représentant de l'ordre des proboscidiens et un des premiers ongulés modernes connus (Gheerbrant *et al.* 1996, 1998). La présence des mammifères dans les gisements de phosphates des Ouled Abdoun reste exceptionnelle (Gheerbrant *et al.* 2003). Toutefois, un nouveau matériel important appartenant à cette espèce a été récolté récemment et fait l'objet de cette étude systématique et phylogénétique. D'autres espèces (Gheerbrant *et al.* 2003) ont été mises au jour, mais celles-ci restent beaucoup plus rares et mal connues. Le nouveau matériel rapporté ici de *Phosphatherium escuilliei* étoffe considérablement la connaissance de ce taxon primitif. Il permet notamment une première reconstitution du crâne et de presque toute la denture. *Phosphatherium* devient ainsi l'un des plus anciens ongulés modernes les mieux connus. *Phosphatherium* constitue un taxon-cléf pour l'étude de l'origine et la phylogénie basale des Proboscidea et des ongulés lophodontes dont les relations sont actuellement controversées, notamment en ce qui concerne les

Taxeopoda, les Altungulata, et surtout les Paenungulata (voir Tableau 14, p. 304). Une analyse des caractères de *Phosphatherium* élargie à l'ensemble des ongulés lophodontes est développée en ce sens.

Gheerbrant *et al.* (2003) ont attribué un âge Éocène basal (Yprésien inférieur) à *Phosphatherium escuilliei* et ont fait une revue de ses localités et de leur contexte faunique, stratigraphique et taphonomique.

ABRÉVIATIONS

MNHN	Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; collections Domaine Sciences de la Terre ;
OCP	Office Chérifien des Phosphates ;
OCP DEK/GE	collections OCP, Khouribga, Maroc ;
OCP-CPSGM	collections OCP et collections paléontologiques du Service géologique du Maroc, Direction de la Géologie, Ministère de l'Énergie et des Mines, Rabat ;
PM	matériel des gisements de phosphates des Ouled Abdoun, Maroc.

SYSTÉMATIQUE

Ordre PROBOSCIDEA Illiger, 1811

Famille PHOSPHATHERIIDAE n. fam.

GENRE TYPE. — *Phosphatherium* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996.

TAXONS INCLUS. — *Phosphatherium*. L'attribution de *Khamsaconus* Sudre, Jaeger, Sigé & Vianey-Liaud, 1993 à cette famille, suggérée par l'analyse cladistique développée ici, est encore largement incertaine, fondée sur un matériel très fragmentaire.

DISTRIBUTION CONNUE. — Éocène inférieur du Maroc.

DIAGNOSE. — Proboscidiens primitifs lophodontes vrais de petite taille. Formule dentaire primitive conservant C1, (d)P1 et probablement c1, diastème supérieur court, diastème inférieur absent. Crâne primitif avec fortes arcades zygomatiques dilatées latéralement et fosses nasales non reculées, mais orbites antérieures et bordées ventralement par le maxillaire.

Genre *Phosphatherium*

Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996

Phosphatherium escuilliei

Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996

HOLOTYPE. — MNHN PM2, fragment de maxillaire gauche avec M2-1, P4-3. Localité TS ?, Sidi Daoui, Secteur Grand Daoui, Ouled Abdoun.

MATÉRIEL RAPPORTÉ. — MNHN PM1, fragment de maxillaire gauche avec dP4 et M1 (Gheerbrant *et al.* 1996, 1998) ; localité RIV-1 ? *in* Gheerbrant *et al.* (2003), Recette IV, Secteur Grand Daoui, Bassin Ouled Abdoun.

OCP-CPSGM MA8 (Figs 16A-C ; 21A), mandibule gauche préservant m3-1, p4-3 et au moins 4 alvéoles antérieurs, dont un pour l'incisive antérieure agrandie, symphyse et branche montante ; localité exacte inconnue, Recette IV (Trémie), Secteur Grand Daoui, Bassin Ouled Abdoun. Don F. Escuillie/Rhinopolis.

MNHN PM11 (Fig. 16D-G), incisive centrale i1 agrandie ; localité exacte inconnue, Secteur Grand Daoui. Don F. Escuillie.

OCP-CPSGM MA12 (Figs 5E ; 10C), avant-crâne préservant les deux maxillaires, mais seulement la rangée dentaire droite M3-1, P4-2 ; localité exacte inconnue, Sidi Daoui, Secteur Grand Daoui, Bassin Ouled Abdoun. Don F. Escuillie/Rhinopolis.

MNHN PM13 (Figs 18G-I ; 21F), fragment de dentaire droit avec m3-2 (m3 en cours d'éruption) ; localité RP13-3 ? (32°52,63'N, 6°38,30'W), Sidi Daoui, Secteur Grand Daoui, Bassin Ouled Abdoun.

MNHN PM14 (Figs 18D-F ; 21G), fragment de dentaire gauche avec m3 ; localité RP13-3 ? (32°52,63'N, 6°38,30'W) (idem MNHN PM13), Sidi Daoui, Secteur Grand Daoui, Bassin Ouled Abdoun.

MNHN PM17 (Figs 3 ; 4 ; 10F ; 11), crâne endommagé ; localité RP13-2 (« poste 4 », 32°52,40'N, 6°38,00'W), Sidi Daoui, Secteur Grand Daoui, Bassin Ouled Abdoun.

OCP DEK/GE 305 (Figs 1 ; 2 ; 10D), crâne subcomplet déformé ; localité TS5 (32°49,85'N, 6°40,34'W), Sidi Daoui, Secteur Grand Daoui, Bassin Ouled Abdoun.

OCP-CPSGM MA19 (Figs 19D-F ; 21E), mandibule droite avec fragment de m2 et m1 et alvéoles antérieurs de p4 et p3 ; localité exacte inconnue, Secteur Grand Daoui, Bassin Ouled Abdoun.

PM22 (Figs 9B ; 10E), fragment de maxillaire gauche avec M3-1 (M3 en cours d'éruption) ; localité exacte inconnue, Secteur Grand Daoui, Bassin Ouled Abdoun. Coll. privée, moulage MNHN.

PM23 (Figs 17 ; 21B), mandibule droite avec fragment m3, m2-1, p4-3, et alvéoles p2 et incisive antérieure (i1) ; localité exacte inconnue, Secteur Grand Daoui, Bassin Ouled Abdoun. Coll. privée, moulage MNHN.

PM24 (Figs 5A-D ; 9C ; 10B), avant-crâne préservant les deux maxillaires bien conservés (non déformés) mais dont les dents sont cassées ; seule m3 d. est préservée ; localité exacte inconnue, Secteur Grand Daoui, Ouled Abdoun. Collection du Muséum de Lyon, ML 20269963.

MNHN PM25 (Figs 15A-D ; 21C), mandibule droite avec m3-1, p4-3, i2 (m3 et i2) ; localité exacte inconnue, Secteur Grand Daoui, Bassin Ouled Abdoun.

OCP-CPSGM MA26 (Figs 19G-J ; 21H), fragment de mandibule droite avec p3 ; localité RP13-4 (32°50,65'N, 6°37,76'W), Sidi Daoui, Secteur Grand Daoui, Bassin Ouled Abdoun.

PM32 (Fig. 18A-C), fragment de mandibule droite roulée avec m2-1, p4-3 ; localité exacte inconnue, Secteur Grand Daoui, Bassin Ouled Abdoun. Coll. privée, moulage MNHN.

MNHN PM38 (Fig. 26), phalange médiane (pied ou main) ; localité inconnue, Secteur Grand Daoui ?, Ouled Abdoun. Don F. Escuillie/Rhinopolis.

OCP DEK/GE 337 (Fig. 9D), fragment de maxillaire droit avec M3-1 et alvéoles de P4-3 ; localité inconnue, Secteur Grand Daoui ?, Bassin Ouled Abdoun.

PM43, rostre (maxillaires d. et g.) préservant les rangées dentaires droites (M3-1, P4-2) et gauche (M3-1, P4-2) ; localité inconnue, Secteur Grand Daoui ?, Bassin Ouled Abdoun. Coll. privée, moulage MNHN.

PM46 (Figs 19A-C ; 21D), fragment de mandibule droite avec m2-1, P4-3 ; localité inconnue, Secteur Grand Daoui ?, Bassin Ouled Abdoun. Coll. privée, moulage MNHN.

LOCALITÉS ET ÂGE. — Bassin des Ouled Abdoun (Maroc), Carrières du Secteur Grand Daoui (voir Gheerbrant *et al.* 2003). Intercalaire couches II-I (et couche I ?), Yprésien basal. Quand elles sont connues, les localités exactes du matériel décrit ici sont situées par Gheerbrant *et al.* (2003 : fig. 3).

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Plus petit proboscidiien connu, avec peut-être *Khamsaconus* (? *Phosphatheriidae* n. fam.).

Caractères affines des proboscidiens : incisive centrale inférieure (i1) agrandie, procline ; molaires lophodontes vraies, de construction identique à *Daouitherium*, *Numidotherium* et *Barytherium* ; taille croissante distalement des molaires et de façon plus accusée entre M1 et M2 ; perte probable de i3 et (d)p1 ; diastème supérieur antérieur à P2 petit mais présent ; orbite ouverte principalement dans le maxillaire et processus zygomatique du maxillaire développé, robuste ; fosse glénoïde plane et étendue ; foramen post-glénoïdien en position sensiblement médiale ; *pars mastoïde* du périotique bien développée ; foramen optique en position distale proche de la fente sphéno-orbitaire, les deux alignés sous la crista orbito-temporalis. *Phosphatherium escuilliei* diffère de *Khamsaconus* par la taille près de deux fois plus grande, la morphologie moins bunodonte, le postentoconule moins fort et les lophes plus développés.

Phosphatherium escuilliei diffère de *Numidotherium*, *Barytherium*, *Moeritherium*, les deinotheres et les Elephantiformes (voir ci-dessous pour *Daouitherium* encore mal connu), par de nombreux caractères primitifs : 1) crâne et dentaire : crâne allongé avec une partie faciale deux fois plus allongée que la partie cérébrale ; rangée dentaire ne s'étendant pas au-delà du milieu de la longueur du crâne ; nasal allongé, élevé et antérieur ; fosses nasales en position antérieure ; constriction post-orbitaire très prononcée ; faible élévation de l'arrière-crâne et du pariétal ; faible pneumatisation des os de la cavité crânienne ; foramen hypoglosse présent ; condyle mandibulaire bas et corpus mandibulaire étroit ; symphyse mandibulaire courte et non soudée ; 2) denture : formule dentaire primitive conservant C1, (d)P1 et probablement c1 : I ? / 2 ? , C 1/1, P 4/3, M 3/3 ; C1 et (d)P1 bien développées ; i1 modérément agrandie et non hypsodonte ; diastème supérieur court en avant de P2 ; diastème inférieur absent ou très réduit ; prémolaires inférieures simples, non molarisées, spécialement p4 ; ectolophe bien développé, relié à un mésostyle plus (dP4) ou moins (molaires) différencié.

Phosphatherium escuilliei diffère de tous les proboscidiens sauf de *Numidotherium savagei* par la petite p2 munie d'une seule racine ; (d)P1 est en outre peu réduite, mais uniradiculée, antérieure et procline (caractère inconnu chez *Daouitherium*).

Phosphatherium escuilliei partage avec *Daouitherium rebouli* plusieurs traits primitifs remarquables : diastème inférieur absent ou très réduit ; formule dentaire primitive conservant c1.

Il diffère de *Daouitherium rebouli* par (voir Gheerbrant *et al.* 2002) : dimensions = 35-45 % de *D. rebouli* ; p2 uniradiculée ; prémolaires inférieures simples, notamment p4 ; p4 sans trace d'entolophide ; molaires inférieures pourvues d'une trace variable de postentoconulide (m1-2) et dont la crête oblique est peu

oblique et joint le trigonide plus labialement ; différence de taille des molaires (notamment entre m1 et m2) moins marquée ; condyle mandibulaire peu élevé ; branche horizontale étroite.

Phosphatherium escuilliei diffère en outre de *Numidotherium* (caractères inconnus chez *Daouitherium*) par : molaires supérieures avec une couronne plus basse et moins comprimée ; parastyle plus grand ; fort postentoconule de dP4 ; métacône plus développé sur les prémolaires ; fosse sous-maxillaire plus réduite (partie antérieure) ; frontal simple non renforcé ; fenêtre ovale (f. vestibuli) proportionnellement plus grande.

DESCRIPTION DU CRÂNE

Le nouveau matériel de *Phosphatherium escuilliei* comprend deux crânes (MNHN PM17, OCP DEK/GE 305) et deux avant-crânes avec les orbites (OCP-CPSGM MA12, PM24), comparés et figurés. Il permet une analyse détaillée de la morphologie crânienne et une toute première reconstitution du crâne de l'espèce.

Matériel crânien disponible

Crâne OCP DEK/GE 305 (Figs 1 ; 2). Ce spécimen est presque complet, il n'en manque essentiellement que les prémaxillaires. Il est cependant déformé, avec un important écrasement latéral. La partie supérieure (région fronto-pariéto-occipitale) et le maxillaire gauche sont toutefois bien conservés. La rangée dentaire gauche préserve la série P3-M3, les alvéoles de P2, un court diastème et deux alvéoles antérieurs. Seul est visible le départ de l'arcade zygomatique (processus zygomatique du maxillaire). Le maxillaire droit, qui porte la série identique, se trouve décalé ventralement à partir d'une fracture située au-dessus de l'orbite. Légèrement déformé, il montre la région sous-orbitaire et une partie de l'arcade déplacée vers la face ventrale. Le décalage de cette partie du crâne est prononcé et bien visible au niveau de la fracture située à la surface supérieure du frontal, ou au niveau de la suture entre le frontal et le maxillaire. Le squamosal gauche dissocié du crâne montre le processus post-glénoïde, l'encoche du méat auditif et l'apophyse post-tympanique. Malgré les fractures et les déformations, ce spécimen permet d'estimer les dimensions et les proportions générales du crâne de l'espèce.

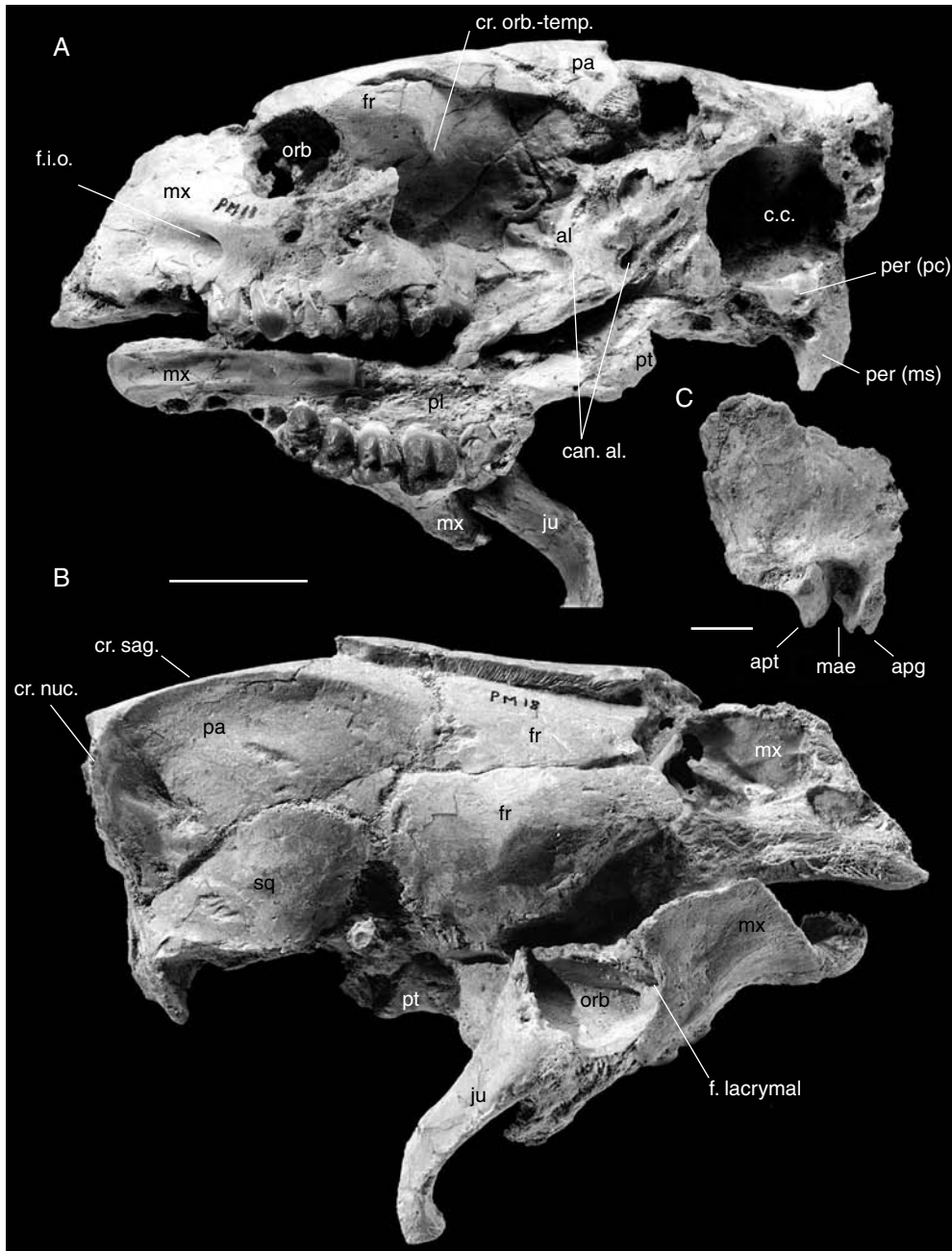


FIG. 1. — *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996, crâne et denture supérieure (OCP DEK/GE 305) ; **A, B**, crâne subcomplet (prémaxillaires et nasaux absents) et déformé en vues latérales ; **C**, squamosal droit isolé du même crâne en vue latérale. Abréviations : **al**, alisphénoïde ; **apg**, apophyse post-glénoïde ; **apt**, apophyse post-tympanique ; **can. al.**, canal de l'alisphénoïde ; **c.c.**, cavité cérébrale ; **cr. nuc.**, crêtes nucales ; **cr. orb.-temp.**, crista orbito-temporalis ; **cr. sag.**, crête sagittale ; **f.i.o.**, foramen infra-orbitaire ; **f. lacrymal**, foramen lacrymal ; **fr**, frontal ; **ju**, jugal ; **mae**, méat auditif externe ; **mx**, maxillaire ; **orb**, orbite ; **pa**, pariétal ; **per (ms)**, périotique (*pars mastoidea*) ; **per (pc)**, périotique (*pars cochlearis*) ; **pl**, palatin ; **pt**, ptérygoïde ; **sq**, squamosal. Échelles : A, B, 20 mm ; C, 10 mm.

Crâne MNHN PM17 (Figs 3 ; 4). Il s'agit d'un crâne incomplet, écrasé et légèrement gauchi longitudinalement. Les maxillaires portent les séries dentaires P3-M3 droites et P4-M3 gauches. En vue ventrale la déformation est attestée par le décalage longitudinal des rangées dentaires, des arcades, des surfaces glénoïdes, de la région de l'oreille moyenne et des condyles occipitaux. La partie antérieure manque, la partie supérieure également, le frontal et le pariétal étant détériorés. Les arcades zygomatiques sont toutefois suffisamment conservées (surtout le processus zygomatique du maxillaire) pour en apprécier la puissance et l'orientation. À l'avant, le processus zygomatique du maxillaire est très puissant (au-dessus de P4-M2) et le début de l'arcade très divergent latéralement. Ce spécimen préserve bien la région de l'oreille moyenne (périotique).

Avant-crâne PM24 (Fig. 5A-D). La pièce se limite à un palais portant les séries dentaires détériorées (P3 droite endommagée, M3 droite, fragment de P3 gauche et M2 gauche). La situation des alvéoles antérieurs sur les deux côtés du palais est identique à celle observée sur le spécimen OCP DEK/GE 305. Le palatin montre des forams au niveau de la M2 qui correspondent aux forams palatins majeurs (*foramen palatinum majus*) généralement situés à la suture entre le palatin et le maxillaire.

Avant-crâne CPSGM MA12 (Fig. 5E, F). Maxillaires avec les rangées dentaires P2-M3 gauches conservées et P2-M3 droites dont les couronnes sont détériorées. Ce spécimen donne une idée de l'importance des fosses nasales.

Reconstitution du crâne de Phosphatherium escuilliei (Fig. 6)

Une première reconstitution du crâne de *Phosphatherium escuilliei* est proposée en Figure 6 à titre d'hypothèse de travail. Elle est fondée sur les dimensions relevées sur le matériel disponible et spécialement sur les spécimens les plus complets, OCP DEK/GE 305 et MNHN PM17, après correction des déformations.

D'après ses mensurations, *Phosphatherium* a un crâne deux fois plus court que celui de *Moeritherium*. De plus, il est moins élevé dans la région occipitale et il montre une importante crête sagittale et une forte constriction post-orbitaire. Les arcades, quoique robustes, sont moins massives que chez *Numidotherium* mais elles sont relativement plus écartées de l'axe parasagittal (Tassy 1981). L'une des plus importantes singularités de *Phosphatherium* est l'extension modérée vers l'arrière de la série dentaire, le bord distal de M3 se situant à peu près à mi-longueur du crâne. Chez *Moeritherium*, l'arrière de la M3 est située aux deux tiers de la longueur du crâne et chez *Numidotherium* elle est encore plus en retrait. Ceci témoigne de l'architecture plus généralisée (primitive) du crâne de *Phosphatherium*.

Paramètres crâniens de *Phosphatherium escuilliei*. La longueur du crâne de *Phosphatherium* peut être évaluée à partir du spécimen OCP DEK/GE 305. La déformation causée par l'écrasement ne permet qu'une estimation de certains paramètres, notamment de la largeur entre les arcades. Sur le spécimen MNHN PM17, la déformation par gauchissement longitudinal a rapproché les rangées dentaires. En introduisant la correction due à l'angle de gauchissement, la distance séparant le bord lingual des dernières molaires serait au minimum de 30 mm. Sur le spécimen OCP DEK/GE 305, la même mensuration calculée après correction du décalage causée par la fracturation donne une valeur à peine plus élevée de 33 mm. D'après MNHN PM17, on estime que la distance maximum entre les bords latéraux des arcades zygomatiques serait comprise entre 100 et 120 mm, ce qui dénoterait d'un écartement relativement plus prononcé que chez *Moeritherium* et *Numidotherium*.

Vues supérieure et antérieure du crâne de Phosphatherium escuilliei

Le crâne, étroit à l'avant (OCP DEK/GE 305), s'évase en avant des orbites, et surtout à partir du foramen infra-orbitaire. La région préorbitaire est

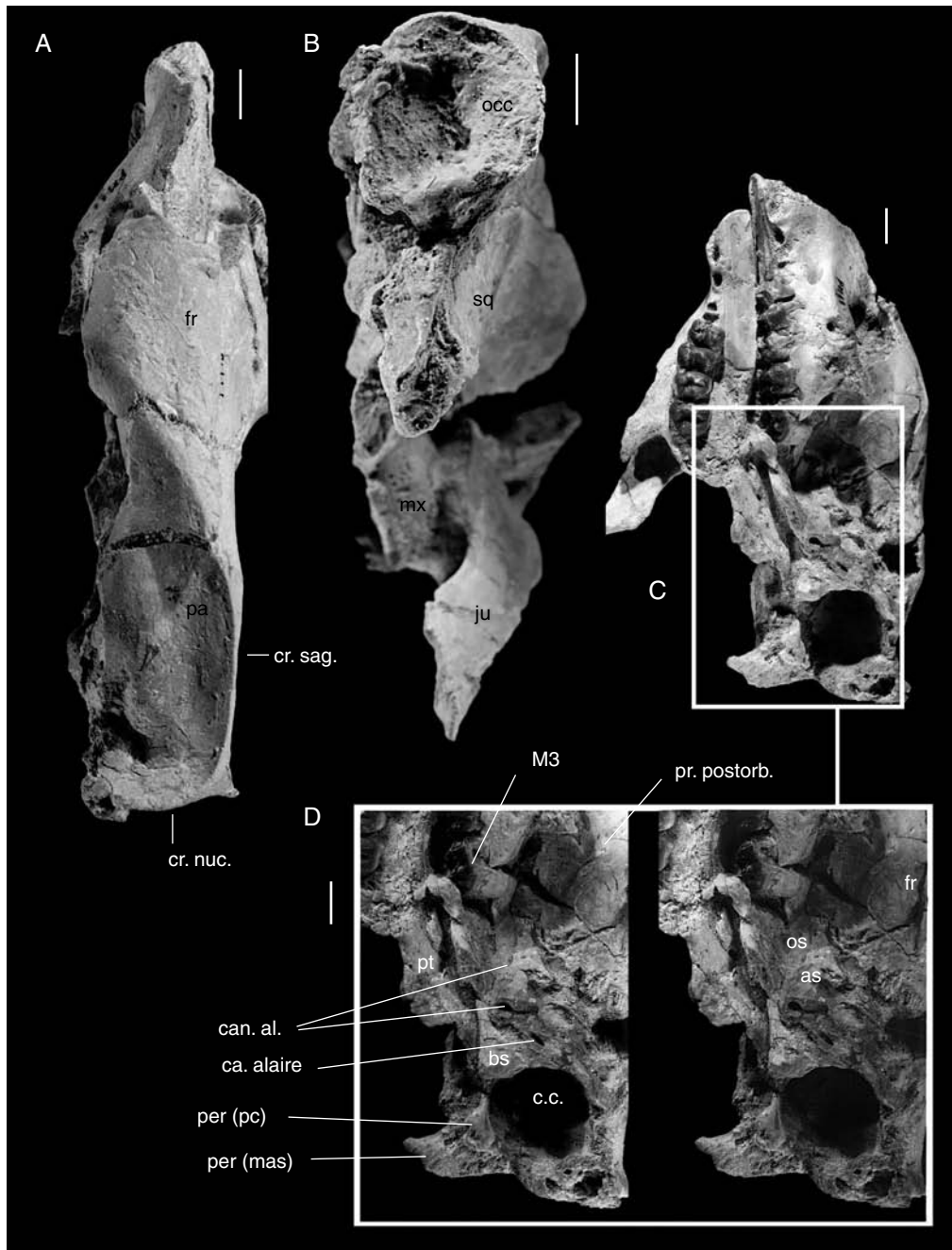


FIG. 2. — *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996, crâne et denture supérieure (OCP DEK/GE 305) ; **A-C**, crâne subcomplet déformé en vues supérieure, postérieure et ventro-latérale ; **D**, détail de la région basicranienne en vue stéréo. Abréviations : **as**, alisphénoïde ; **bs**, basisphénoïde ; **ca. alaire**, canal alaire pour l'artère maxillaire ; **can. al.**, canal de l'alisphénoïde ; **c.c.**, cavité cérébrale ; **cr. nuc.**, crêtes nucales ; **cr. sag.**, crête sagittale ; **fr**, frontal ; **ju**, jugal ; **mx**, maxillaire ; **occ**, occipital ; **os**, orbitosphénoïde ; **pa**, pariétal ; **per (mas)**, périotique (*pars mastoidea*) ; **per (pc)**, périotique (*pars cochlearis*) ; **pr. postorb.**, processus postorbitaire du frontal ; **pt**, ptérygoïde ; **sq**, squamosal. Échelles : 10 mm.

TABLEAU 1. — Principales dimensions du crâne de *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996 (en mm).

Longueur du crâne (OCP DEK/GE 305)	≈ 170
Distance depuis la partie avant conservée (maxillaire) du crâne jusqu'à l'arrière de la M3 (OCP DEK/GE 305)	80
Longueur série P3-M3	49-50
Largeur du palais entre le bord lingual des P4	21-25
Largeur du palais entre le bord lingual de M3	25-30
Largeur maximale estimée au niveau des arcades (MNHN PM17)	≈ 100-120
Largeur maximale au niveau des apophyses post-orbitaires (OCP DEK/GE 305)	60
Diamètre de la surface nucale (ou largeur nucale)	28
Hauteur de la face occipitale (distance entre le basioccipital et la protubérance occipitale externe d'après OCP DEK/GE 305)	≈ 49
Distance entre l'extrémité de l'apophyse post-tympanique et la crête supraoccipitale	63

pratiquement aussi allongée que la partie post-orbitaire et de même dimension que la partie cérébrale. Il en résulte une partie faciale pratiquement deux fois plus longue que la partie cérébrale proprement dite.

Région préorbitaire (nasale). La partie rostrale est la mieux documentée par le spécimen OCP DEK/GE 305. Les prémaxillaires et les nasaux sont encore inconnus (cassés sur OCP DEK/GE 305). La configuration des maxillaires sur OCP DEK/GE 305 permet néanmoins de situer le nasal en avant des orbites et très haut par rapport au plan dentaire comme chez *Moeritherium* et *Numidothierium*. Les maxillaires se développent en effet très haut (OCP DEK/GE 305, face gauche) en avant des orbites (*processus frontalis*), comme chez *Moeritherium* et *Numidothierium*, mais ils s'étendent sensiblement plus loin vers l'avant. Par suite du grand développement antérieur du maxillaire, il n'y avait pas de contact entre le frontal et le prémaxillaire. De plus, ce développement du maxillaire suggère que le processus dorsal du prémaxillaire n'est pas développé (Fig. 6C). Corrélativement, le nasal s'étendait probablement aussi nettement plus loin en avant que chez *Moeritherium*. On peut ainsi présumer un long contact entre le maxillaire et le nasal, par différence avec celui beaucoup plus court de *Moeritherium*. En outre, cela indique que les fosses nasales étaient en position avancée, et donc l'absence de trompe dont le développement est liée au recul des fosses nasales au-dessus des orbites, voire plus en arrière. Cette

région est ainsi primitive, à l'instar de ce que l'on observe chez *Moeritherium* et *Numidothierium* où la position des fosses nasales est connue. Le museau de *Phosphatherium* est toutefois plus primitif que celui de *Moeritherium* et de *Numidothierium* dans l'extension antéro-dorsale du maxillaire et l'absence de processus dorsal du prémaxillaire en direction frontale. Comme le crâne de *Moeritherium* est bas et long et celui de *Numidothierium* est haut et court, il est manifeste que le degré de transformation des fosses nasales (et l'état plésiomorphe de *Phosphatherium*) est indépendant des proportions du crâne.

Le museau était relativement étroit, mais n'était pas effilé d'après l'orientation des maxillaires et leur largeur (prise au niveau de l'alvéole de la canine de OCP DEK/GE 305). Les fosses nasales sont grandes (cavités nasales larges et assez hautes sur CPSGM MA12 : Fig. 5), mais sans élargissement comparable à celui connu chez *Moeritherium* et de *Numidothierium*. Il reste que le contour des fosses nasales nous est inconnu. On peut néanmoins reconstituer la région (Fig. 6A). MNHN PM17, dont le rostre est cassé, laisse voir le septum nasal (*septum nasi*) qui forme une lame verticale très mince. L'épaisseur de l'os dans la zone de suture maxillaire-prémaxillaire et la finesse de celle qui correspond au contact avec le nasal (région ethmoïdienne) permettent de penser que les fosses nasales montraient chez *Phosphatherium* la disposition euthérienne plésiomorphe, peut-être un peu plus élargies. C'est pourquoi on peut estimer que les prémaxillaires,

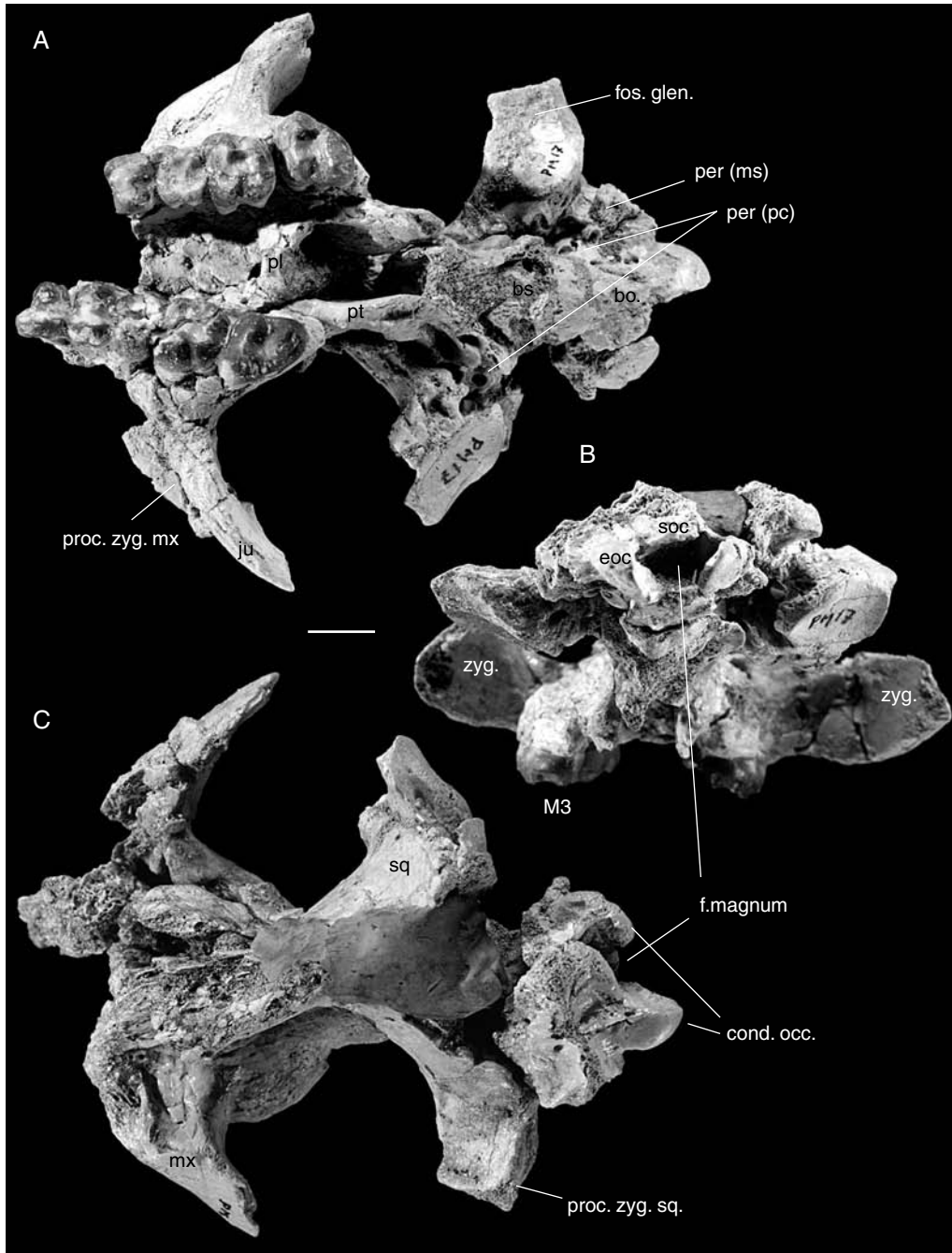


FIG. 3. — *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996, crâne et denture supérieure (MNHN PM17) ; **A-C**, crâne endommagé mais non déformé, en vues ventrale, postérieure et dorsale. Abréviations : **bo**, basioccipital ; **bs**, basisphénoïde ; **cond. occ.**, condyles occipitaux ; **eoc**, exo-occipital ; **f. magnum**, foramen magnum ; **fos. glen.**, fosse glénoïde ; **ju**, jugal ; **mx**, maxillaire ; **per (ms)**, périotique (*pars mastoïdea*) ; **per (pc)**, périotique (*pars cochlearis*) ; **pl**, palatin ; **proc. zyg. mx**, processus zygomatique du maxillaire ; **proc. zyg. sq.**, processus zygomatique du squamosal ; **pt**, ptérygoïde ; **soc**, supra-occipital ; **sq**, squamosal ; **zyg.**, arcades zygomatiques (processus zygomatique du maxillaire et jugal). Échelle : 10 mm.

puissants mais courts, étaient associés à des nasaux minces et allongés. La réduction latérale des nasaux qui ne bordent pas l'ouverture nasale, proposée ici de façon conjecturale dans la reconstitution (Fig. 6A), représente une première étape vers la disposition illustrée par *Moeritherium* et les autres proboscidiens.

Région post-orbitaire. En arrière de l'orbite le processus post-orbitaire du frontal, qui se traduit par un gonflement anguleux distalement et caréné vers le bas, est plus développé que chez *Moeritherium*. La constriction post-orbitaire très prononcée confère au crâne de *Phosphatherium* un aspect très différent de celui, tubulaire, de *Moeritherium* (Tassy 1981) ou de celui, plus massif, de *Numidotherium* (Mahboubi *et al.* 1986). Ces frontaux s'étendent jusqu'à environ 2 cm au-delà des orbites (OCP DEK/GE 305) et sont beaucoup plus courts et dilatés latéralement (non tubulaires) que chez *Moeritherium*. Le rétrécissement post-orbitaire est maximum au niveau de la suture avec le pariétal.

Les crêtes temporales (*linea temporalis*) se détachent des processus post-orbitaires et forment d'abord un demi-cercle régulier et sont faiblement marquées à ce niveau (Fig. 1B). Elles se rejoignent à environ 3 cm en arrière de la suture frontal-pariétal – beaucoup plus en arrière que chez *Moeritherium* (arrière des frontaux) – pour former une crête sagittale (*crista sagittalis externa*) prononcée et élevée (Figs 1B ; 2A). Malgré l'écrasement du spécimen OCP DEK/GE 305, surtout marqué du côté gauche, on constate que la cavité cérébrale proprement dite (capsule céphalique) était globuleuse, d'aspect sphéroïde, et de volume relativement réduit. À l'arrière, la crête sagittale relie de puissantes crêtes nucales (*crista nuchae*) très saillantes latéralement ; celles-ci limitent un occipital de forme circulaire, planéiforme, mais légèrement déprimé (Fig. 2B). Les parois latérales de la cavité cérébrale sont également très déprimées en avant des crêtes nucales, de part et d'autre de la crête sagittale.

Le départ du processus zygomatique du maxillaire, développé au-dessus de la série P3-M2, est très puissant et très divergent (MNHN PM17 et

OCP-CPSGM MA12) (Figs 3 ; 5D). Le processus zygomatique du squamosal, également très divergent latéralement, est épais, horizontal et pratiquement orthogonal à l'axe crânien (Fig. 3), une configuration de téthythère.

Vue latérale du crâne de Phosphatherium escuilliei

La reconstitution (Fig. 6) montre une face relativement haute : la hauteur du maxillaire devant le foramen infra-orbitaire est sans équivoque, même si l'avant manque. En l'absence des prémaxillaires, il n'est pas possible de vérifier s'il y avait des signes de spécialisation de la denture supérieure antérieure. Des indices d'un possible renforcement de l'une des incisives supérieures sont le léger élargissement du museau en avant du foramen infra-orbitaire et la présence d'une légère dépression du maxillaire au-dessus de P2 et (d)P1, également décrite par Matsumoto (1923) chez *Moeritherium* comme la fosse infra-orbitaire (= *fossa canina*). C'est aussi en accord avec la taille notable de (d)P1 et C1 d'après les alvéoles de OCP DEK/GE 305.

La vue latérale (Fig. 1A) met en évidence la position probablement très haute du nasal au-dessus du plan dentaire sur OCP DEK/GE 305. Le bord antérieur de l'orbite se situe au niveau de l'avant de P4. Globalement l'orbite s'étend mésialement à l'aplomb du couple P4-P3, son bord inférieur étant distant d'environ 18 mm du bord alvéolaire de cette dernière dent. Cela correspond à la disposition dérivée des Tethytheria. Chez *Moeritherium*, *Numidotherium* et *Deinotherium*, l'orbite est située un peu plus en avant, dans une morphologie plus avancée (Court 1995 : caractère 2). Chez *Moeritherium*, l'avancée de l'orbite est la plus poussée des proboscidiens primitifs. Le lacrymal est mal distinct sur le bord antérieur de l'orbite de *Phosphatherium escuilliei*, mais le foramen lacrymal bien visible (OCP DEK/GE 305, MNHN PM24) étaye sa présence. C'est un trait primitif notable comparativement à *Moeritherium* où son absence est autapomorphique (Tassy 1981). Le foramen infra-orbitaire (*foramen infra-orbitale*), de grande taille, est situé pratiquement au départ de l'arcade, c'est-à-dire à l'aplomb de la limite de P3-P2,

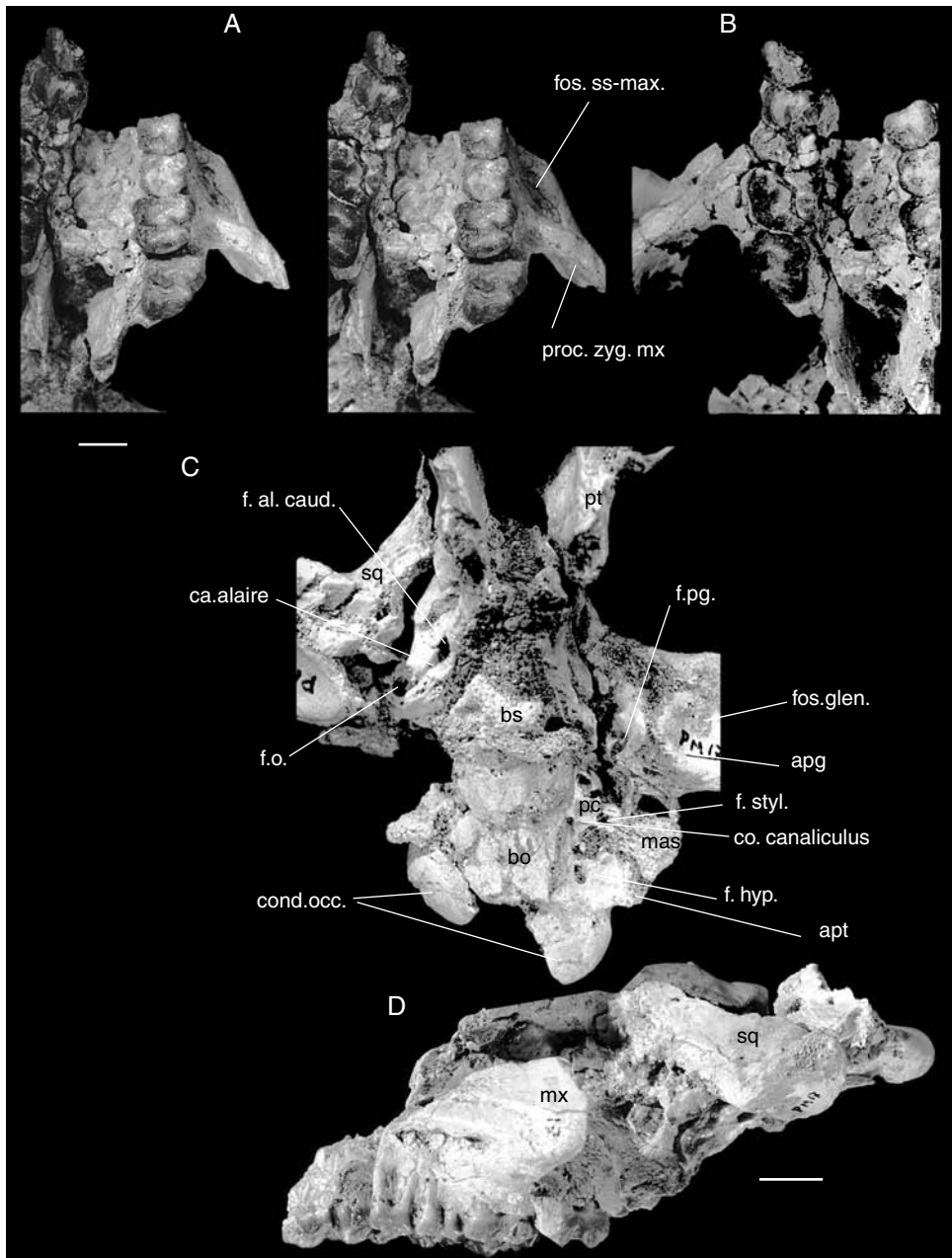


FIG. 4. — *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996, crâne et denture supérieure (MNHN PM17) ; **A**, région palatine et rangée dentaire supérieure gauche avec M3-1, P4 en vue ventrale stéréo ; **B**, région palatine et rangée dentaire supérieure droite avec M3-1, P4-3, en vue ventrale ; **C**, région basicranienne en vue ventrale ; **D**, vue latérale, face droite du crâne avec M3-1, P4-3. Abréviations : **apg**, apophyse post-glénoïde ; **apt**, apophyse post-tympanique ; **bo**, basioccipital ; **bs**, basisphénoïde ; **ca. alaire**, canal alaire pour l'artère maxillaire ; **co. canaliculus**, cochléale canaliculus ; **cond. occ.**, condyles occipitaux ; **f. al. caud.**, ouverture postérieure du canal de l'alisphénoïde ; **f. hyp.**, foramen hypoglosse ; **f.o.**, foramen ovale ; **fos. glen.**, fosse glénoïde ; **fos. ss-max.**, fosse sous-maxillaire ; **f. pg.**, foramen post-glénoïdien ; **f. styl.**, f. stylomastoidien ; **mas**, mastoïde ; **mx**, maxillaire ; **pc**, pars cochlearis du périotique ; **proc. zyg. mx**, processus zygomatique du maxillaire ; **pt**, ptérygoïde ; **sq**, squamosal. Échelles : 10 mm.

et à environ 7 mm du bord alvéolaire de cette dent (MNHN PM17, OCP DEK/GE 305, PM24). Il n'est pas exactement sous l'orbite, mais légèrement plus antérieur, à environ 5 mm de celle-ci sur OCP DEK/GE 305 (Fig. 1A). Le canal infra-orbitaire est toutefois court. Il débouche dans l'orbite sous le foramen lacrymal par une large ouverture. Le foramen infra-orbitaire est prolongé vers l'avant par une dépression subhorizontale qui correspond à la fosse infra-orbitaire de *Moeritherium*. Cette fosse est la zone d'insertion du muscle *levator alae nasi*. Avec le grand foramen infra-orbitaire et le maxillaire élevé, cela indique un museau et une lèvre supérieure bien développés et relativement mobiles (lèvre préhensile). C'est probablement une morphologie de téthythères.

Phosphatherium est moins dérivé que *Moeritherium* où le foramen infra-orbitaire est, comme l'orbite, très antérieur, au-dessus de P2. En raison de l'écrasement (OCP DEK/GE 305) ou du mauvais état des spécimens (PM24), il n'est pas possible de déterminer les proportions du maxillaire et du frontal participant à la fosse orbito-temporale. Le processus zygomatique du maxillaire, étiré longitudinalement et très étendu se détache au niveau de P2 et s'étend jusqu'à la limite M2-M3. Il est massif, épais, anguleux à l'avant et surplombe une fosse sous-maxillaire plus (MNHN PM17) ou moins (OCP-CPSGM MA12, PM24, Fig. 5C-E) marquée. Les différents spécimens montrent que cette région est sujette à d'importantes variations, l'importance de cette fosse étant apparemment liée à la robustesse du processus zygomatique (PM24). Ces différences traduisent un probable dimorphisme sexuel (Mahboubi *et al.* 1986). Le renforcement antérieur du processus zygomatique du maxillaire juste en arrière du foramen infra-orbitaire et sous le bord inférieur de l'orbite évoque plus la configuration connue chez *Moeritherium* que celle de *Numidotherium*. Chez celui-ci l'arcade est plus massive et la fosse sous-maxillaire importante et beaucoup plus profonde. Le foramen infra-orbitaire est relativement plus petit chez *Numidotherium* que chez *Moeritherium*. Sur MNHN PM17, le bord supérieur du processus

zygomatique du maxillaire forme une surface concave étendue transversalement et interrompue brutalement vers l'arrière à hauteur du bord distal de la M2 : il n'y a pas de tuber maxillae. Plus en arrière et plus bas, le maxillaire est toutefois un peu renflé postérieurement (convexe) au-dessus de M3.

Le bord inférieur de l'orbite est formé surtout par le maxillaire et une petite partie du jugal qui s'étend jusqu'au-dessus de M1 (MNHN PM17) ; cet os apparaît dans la partie distale de l'orbite sous forme d'une écaille verticale sur la partie supérieure du processus zygomatique du maxillaire (MNHN PM17, PM24). Ce retrait du jugal est une des synapomorphies majeures de Proboscidea de *Phosphatherium escuilliei*. Sur OCP DEK/GE 305 le jugal, conservé du côté droit, forme une lame très comprimée latéralement (Fig. 1B). Il n'y avait pas de processus post-orbitaire du jugal et probablement pas d'apophyse inférieure au départ du maxillaire comme chez *Numidotherium* au-dessus de M2. Chez les autres genres apparentés, le jugal ne présente pas de processus post-orbitaire. La reconstitution d'après OCP DEK/GE 305 illustrée Figure 6 montre que le jugal s'élève progressivement (environ 35-40° par rapport au plan occlusal) vers l'arrière sur sa plus grande longueur (les deux tiers antérieurs) et il s'infléchit brutalement vers le bas à la jonction avec le squamosal, dans une allure générale tout à fait similaire à *Numidotherium koholense* ; l'arcade s'élève cependant beaucoup moins haut que *Numidotherium koholense* chez lequel cela est lié à un arrière-crâne élevé. La suture jugal-squamosal n'est pas visible et l'extension distale du jugal ne peut pas être observée.

Le pariétal n'est pas en contact avec l'alisphénoïde. Le contact est en effet interrompu par une courte suture entre le frontal et le squamosal, selon une disposition dérivée connue chez les proboscidiens (Tassy 1981). Le processus post-orbitaire du frontal forme un petit bourrelet triangulaire prolongé par une petite crête d'orientation ventro-distale qui correspond à la *crista orbito-temporalis* observée chez *Moeritherium* (Tassy 1981). Le foramen ethmoïdien

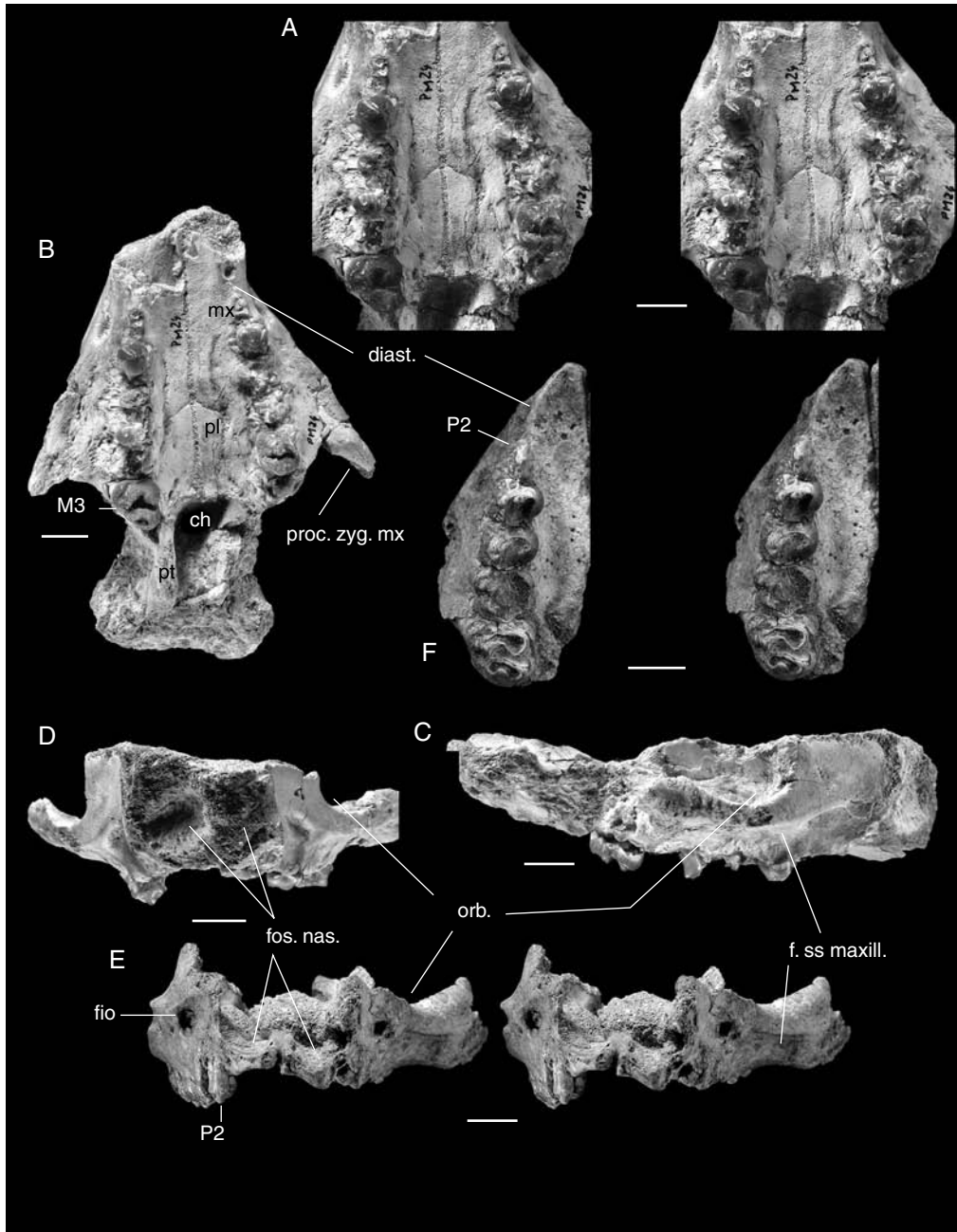


FIG. 5. — *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996, crâne et denture supérieure ; **A-D**, PM24, avant-crâne (rostre) non déformé, mais dont les rangées dentaires sont très endommagées ; seule M3 gauche est bien conservée ; **A, B**, face palatine montrant la M3 gauche, les maxillaires, les palatins, les ptérygoïdes et les choanes non déformés ; **C**, face latérale droite montrant l'orbite et la fosse sous-maxillaire ; **D**, face antérieure montrant la cavité nasale et le départ des arcades zygomatiques (processus zygomatique du maxillaire) ; **E, F**, OCP-CPSGM MA12, avant-crâne (rostre) ; **E**, vue antérieure stéréo montrant la large cavité nasale ; **F**, vue occlusale stéréo de la rangée dentaire droite M3-1, P4-2. Abréviations : **ch**, choanes ; **diast.**, diastème ; **fio**, foramen infra-orbitaire ; **fos. nas.**, fosses nasales ; **f. ss maxill.**, fosse sous-maxillaire ; **mx**, maxillaire ; **orb.**, orbite ; **pl**, palatin ; **proc. zyg. mx**, processus zygomatique du maxillaire ; **pt**, ptérygoïde. Échelles : 10 mm.

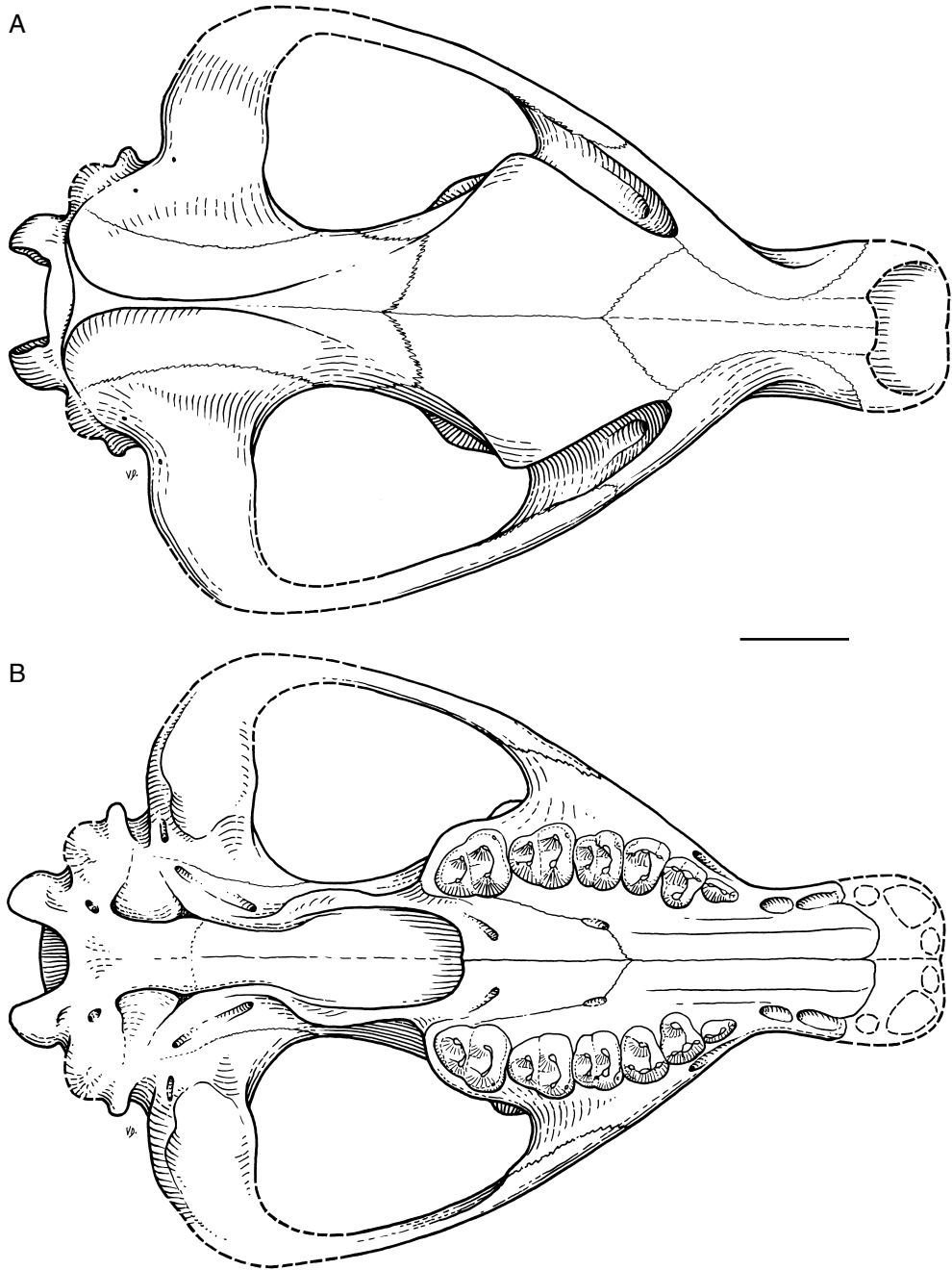
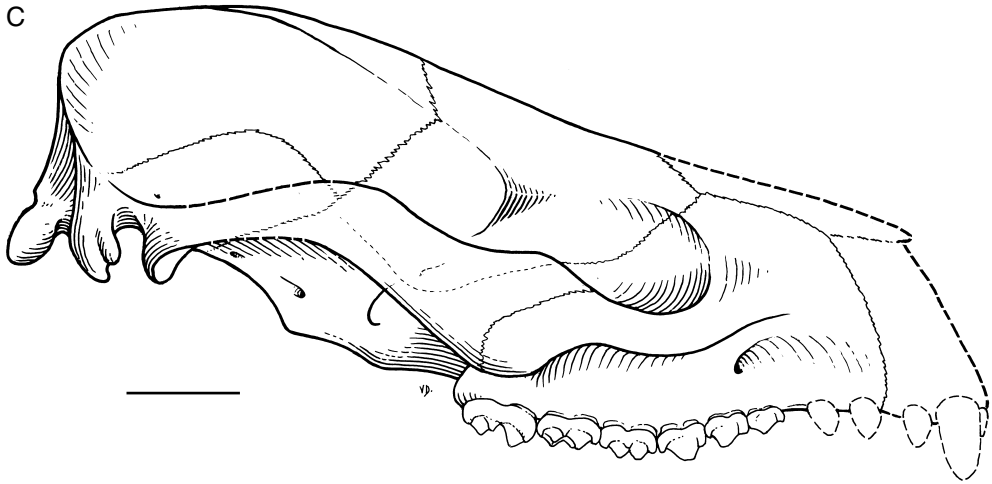


FIG. 6. — *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996, reconstitution du crâne et de la denture supérieure ; **A**, vue dorsale. D'après MNHN PM17, OCP DEK/GE 305, OCP-CPSGM MA12 et PM24. Noter l'allure très dilatée des arcades zygomatiques et la robustesse des squamosaux ; **B**, vue ventrale. D'après MNHN PM17, OCP DEK/GE 305, OCP-CPSGM MA12 et PM24. Noter l'extension antéro-postérieure modeste de la rangée dentaire qui ne dépasse pas la moitié antérieure du crâne ; **C**, vue latérale droite. D'après MNHN PM17, OCP DEK/GE 305, OCP-CPSGM MA12 et PM24. Noter la position antérieure de l'orbite. Échelles : 2 cm.



s'ouvre dans l'axe de cette crête dans la fosse orbitotemporale à environ 1 cm de l'ouverture antérieure du canal de l'alisphénoïde. Il apparaît même surmonté par un pli osseux dans le prolongement de cette crête. Comparativement à la rangée dentaire, la suture fronto-pariétale est beaucoup plus reculée que chez *Moeritherium* où elle est située au-dessus de M2. La base du crâne est nettement moins redressée que chez *Numidotherium* et même que chez *Moeritherium* qui a pourtant un crâne bas comme celui de *Phosphatherium*. Le trou auditif externe n'est pas fermé ventralement (Fig. 1C) et est bordé mésialement par une apophyse post-glénoïde mousse et distalement par l'apophyse post-tympanique étroitement accolée à l'apophyse paroccipitale. Le trou optique est situé à proximité (à sa marge antéro-supérieure) de la grande fente en demilune pour l'ouverture antérieure du canal de l'alisphénoïde, et probablement pour la fente sphénoorbitaire (et le trou rond ? ; celui-ci et le foramen sphénoorbitaire restent toutefois invisibles). Il est impossible de voir les sutures entre palatin et alisphénoïde mais l'étendue antéro-postérieure de la région située entre la M3 et l'ouverture antérieure du canal de l'alisphénoïde pourrait indiquer que la branche ascendante du palatin est développée, selon une morphologie plésiomorphe.

Le toit crânien (pariétal) au-dessus de la cavité cérébrale a un profil supérieur légèrement convexe vers l'arrière et ne montre pas une légère élévation progressive comme chez *Moeritherium*. Sur OCP DEK/GE 305, la boîte crânienne (pariétal) détériorée à l'arrière montre des os légèrement pneumatisés (Figs 1A ; 2D). Des sinus sont également visibles sur le squamosal droit de MNHN PM17, au départ du processus zygomatique cassé. Le squamosal est en outre percé à l'arrière de trous vasculaires (Figs 3C ; 4D), décrits comme les foramens accessoires du système du canal temporal chez *Moeritherium* (Tassy 1981).

Face postérieure (ou face nucale) du crâne de Phosphatherium escuilliei

Sur le crâne MNHN PM17, écrasé et incomplet dans sa partie supérieure, le pariétal est absent. Sont toutefois conservés, le basioccipital et les condyles de part et d'autre du foramen magnum.

D'après OCP DEKGE 305, l'occipital se présente sous la forme d'une surface pratiquement circulaire, planéiforme, mais légèrement déprimée (Fig. 2B). Il n'y a pas de crête médiane destinée à l'insertion du tendon nuchal. Les crêtes nuchales étant très saillantes, les bords latéraux de l'occipital sont fortement carénés. La partie basilaire de l'occipital est cassée et il n'est pas possible

de déterminer la distance séparant le foramen magnum de la protubérance occipitale ; une estimation est cependant proposée (voir Tableau 1). Les condyles occipitaux, conservés sur MNHN PM17, mais en mauvais état, délimitent un foramen magnum ovoïde et transverse. Sur OCP DEK/GE 305 l'apophyse post-tympanique droite, qui subsiste, est saillante latéralement comme c'est le cas chez *Moeritherium* et *Numidotherium* alors qu'elle est réduite chez *Phiomia* et *Palaeomastodon*. On retiendra également que l'élévation du crâne est moins importante que chez *Moeritherium* et *a fortiori* que chez *Numidotherium*. Le processus zygomatique du squamosal, qui est très distal et orthogonal à l'axe crânien suivant la disposition téthythère, est remarquablement robuste.

L'apophyse mastoïde du pétreux semble absente à l'angle postéro-externe entre le squamosal et l'exoccipital, mais cette région est indistincte sur le matériel disponible. L'absence d'apophyse mastoïde postéro-latérale ou « amastoïdie » est une disposition classique de paenongulé (i.e. Hyracoidea + Tethytheria ; voir Gheerbrant *et al.* 2005).

Face palatine ou ventrale du crâne de Phosphatherium escuilliei (Figs 1A ; 3A ; 5B)

Les séries dentaires sont légèrement divergentes latéralement et courbées. On note un très léger évasement du museau au niveau de l'alvéole de la (d)P1, mais la denture antérieure (incisives) reste inconnue. La partie antérieure du palais montre un large sillon longitudinal étendu le long de P3 et C1 et délimité lingualement par une crête bien marquée sur OCP DEK/GE 305 (Figs 1A ; 9A). Ce sillon est également présent chez *Moeritherium* et *Prorastomus* (Savage *et al.* 1994 : 434). Sur l'avant-crâne PM24, le palatin montre au niveau de la M2 les deux forams palatins majeurs (*foramen palatinus majus*), situés à la suture palatin-maxillaire (Fig. 5A, B). La limite du palatin est située au niveau de celle de M2 et M3. Plus en retrait, les processus ptérygoïdes (*processus pterygoideus*), bien développés, allongés, et peu divergents, limitent une fosse ptérygoïdienne (*fossa pterygoidea*) profonde mais

étroite (Figs 3A ; 4A ; 5A, B). Chez *Moeritherium*, ces apophyses sont plus courtes et nettement plus divergentes vers l'arrière. Latéralement et juste en arrière de ces apophyses ptérygoïdes se trouve le foramen alaire caudal (*foramen alare posterius*). Le canal de l'alisphénoïde est bien visible sur la face gauche OCP DEK/GE 305 ; l'ouverture antérieure pour le canal alisphénoïde et la fente sphénoorbitaire est grande, en forme de demi-lune, et l'ouverture postérieure du canal est petite et arrondie. Celle-ci est à l'origine d'un sillon distal ou canal alaire (*canalis alaris*), long de 2 cm, et destiné au passage de l'artère maxillaire. Il joint distalement le foramen ovale, à proximité du foramen post-glénoïdien (MNHN PM17). D'après le spécimen OCP DEK/GE 305, le basisphénoïde s'étend sur 1 cm au-delà des processus ptérygoïdes. La boîte crânienne, ouverte sur cet échantillon, ne permet pas d'observation particulière.

Latéralement les arcades zygomatiques se détachent au niveau de la M2 alors que la fosse sous-maxillaire est présente, mais modeste. Le spécimen MNHN PM17 montre de nombreux détails sur la forme des arcades. Celles-ci, extrêmement robustes, sont très divergentes latéralement et, à l'arrière, implantées très en retrait. La cavité glénoïde, bien conservée (e.g., squamosal gauche isolé de OCP DEK/GE 305, Fig. 1C), repose sur un pilier très robuste formé par le squamosal (trait de proboscidién). Elle forme une vaste surface planéiforme, à peine concave, et oblique médio-ventralement. Son grand développement rappelle la disposition proboscidiénne (comparativement à celle réduite des siréniens). L'apophyse post-glénoïde est petite mais robuste. Elle est matérialisée médio-distalement par le soulèvement en lèvre du bord de la surface articulaire. Un important foramen post-glénoïdien (f. rétroarticulaire) est présent sur le flanc médio-distal de la cavité glénoïde, à sa mi-hauteur. La position médiale de ce foramen peut être interprétée comme un état intermédiaire en direction de l'orifice appelé orifice ventral du canal temporal connu chez *Moeritherium* et les éléphantiformes (le f. post-glénoïdien appartient au système vasculaire du canal temporal). Cela sug-

gère que le foramen post-glénoïdien médial de *Phosphatherium* est une synapomorphie de proboscidiens. Ce foramen ventral du canal temporal est absent chez les siréniens (incl. *Prorastomus*) et présent chez les desmostyliens, mais son homologie incertaine chez ces derniers.

Entre les apophyses post-glénoïde et post-tympanique du squamosal, se creuse la profonde encoche du méat auditif qui reste ouverte ventralement, une disposition plésiomorphe. Les apophyses post-tympaniques sont massives et saillantes comme chez *Moeritherium*, alors qu'elles sont relativement plus réduites chez *Phiomia* et *Palaeomastodon*. Elles jouxtent l'apophyse paroccipitale.

Le tympanique – déduit de la taille et de la forme du périotique de PM17 – est relativement réduit, comme chez *Moeritherium*, avec peut-être une extension latérale bordée par le petit ressaut du squamosal (PM17) qui rappelle les téthythères (*Prorastomus*). Sa reconstitution est donnée dans la Figure 6B à titre hypothétique.

Région de l'oreille moyenne du crâne de Phosphatherium escuilliei (Figs 7 ; 8)

Les pétreux (os périotique) droit et gauche sont bien conservés sur MNHN PM17, seule la paroi latéro-ventrale est brisée de telle sorte qu'une partie du labyrinthe (limaçon) est visible. Sur le crâne OCP DEK/GE 305, le périotique droit est conservé. L'os, très fragile, est endommagé dans sa partie postérieure et a été dégagé autant que possible. La face droite enchâssée entre alisphénoïde, squamosal et exoccipital contient un peu de gangue masquant en partie le foramen ovale. Le périotique a une allure générale ovoïde, légèrement plus longue que haute. Son orientation est longitudinale comme chez *Numidotherium* et à la différence de *Moeritherium* où il est dorso-ventral. Le périotique droit est visible sur la face dorsale (cérébrale) sur MNHN PM17 (Fig. 7A). La fosse floculaire (*fossa subarcuata*) n'est pas visible, probablement encore encroûtée dans le sédiment. Celle-ci est en revanche distincte sur OCP DEK/GE 305 (périotique droit) (Fig. 8B), où elle est grande et profonde. Le trou auditif interne est grand (3 mm), elliptique, étiré antéro-

postérieurement. Les orifices respectifs des nerfs VII et VIII (facial et acoustique) sont visibles sur MNHN PM17, mais encroûtés de sédiment sur OCP DEK/GE 305. Sur MNHN PM17, le foramen endolymphatique, dorsal a la forme d'une fente. Sur le crâne OCP DEK/GE 305, la partie postérieure du périotique est brisée juste au niveau du foramen endolymphatique qui n'est pas visible. Le canal cochléaire (*cochleae canaliculus*) ou aqueduc du limaçon (*aquaeductus cochleae*) est visible, en vue dorsale sur MNHN PM17, en position basse, sur le bord postérieur du périotique.

En vue ventrale, sur MNHN PM17 le périotique droit apparaît séparé du basioccipital et montre le flanc médial (Fig. 7B). On y distingue, médialement, le sillon pour la veine jugulaire, outre le canal cochléaire. Sur MNHN PM17, la description détaillée concerne toutefois principalement le pétreux gauche, mieux visible et illustré dans la Figure 8C, D. Le pétreux gauche est légèrement détérioré dans sa partie mésiale. Le trou déchiré moyen, en principe médial, n'est pas visible. Latéralement à la cassure qui laisse apparaître la lame spiralée osseuse de la cochlée (limaçon), se situe la fenêtre ovale (*fenestra vestibuli*) qui servait d'appui au stapes. Elle a une forme arrondie et une taille relativement grande. D'après Court & Jaeger (1991), *Numidotherium* avait une fenêtre ovale de très petite taille. Plus latéralement encore se distingue un sillon bien marqué, légèrement courbe, long de 9 mm : il s'agit du canal de Fallope qui s'étend vers l'avant jusqu'à un pont osseux (aqueduc de Fallope) surplombant mésialement le foramen ovale. La ride en relief du promontoire bordant distalement la surface cassée de la cochlée est suivie d'une légère dépression transverse un peu oblique vers l'avant. Celle-ci s'étend latéralement jusqu'à un petit foramen qui est la fenêtre ronde (*fenestra cochleae*) et sur laquelle s'appuyait la membrane tympanique secondaire. Cette fenêtre a une orientation verticale et distale. Latéralement à cette dépression, et plus distalement, dans le prolongement du canal de Fallope, se trouve un orifice beaucoup plus grand que les précédents en forme de cône inversé : le foramen stylomastoïdien (nerf VII). Cette ouverture est

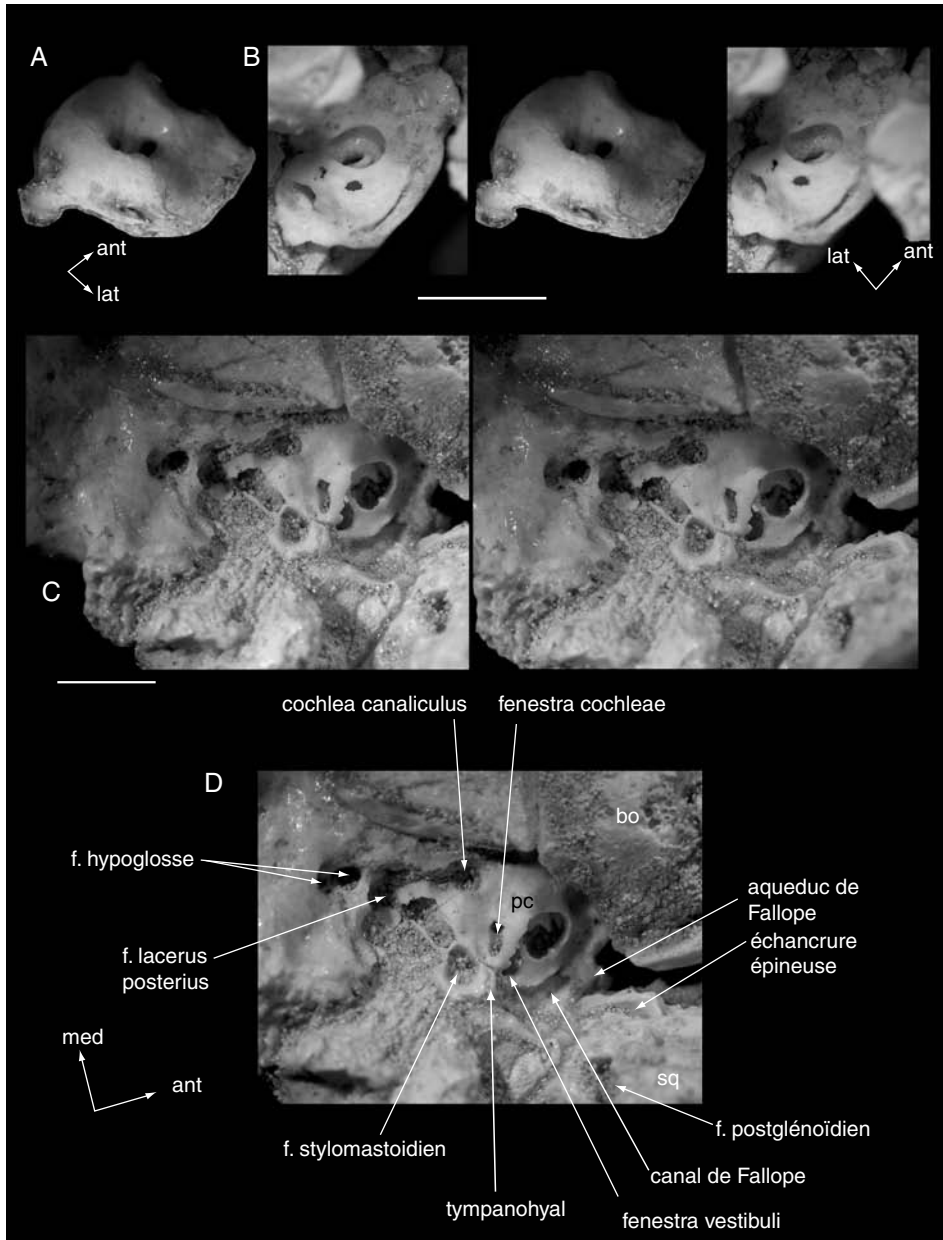


FIG. 7. — *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996, région de l'oreille moyenne (périotique) (MNHN PM17) ; **A**, périotique droit en face cérébrale, vue oblique stéréo. Le trou auditif interne et l'ouverture des forams pour les nerfs VII et VIII sont bien distincts. On distingue également au premier plan l'ouverture en fente du foramen endolymphatique ; **B**, périotique droit en face ventrale, vue stéréo. On distingue le sillon pour la veine jugulaire bien marqué, et plus latéralement la fenêtrée ronde (f. cochleae) d'allure allongée ; **C**, **D**, périotique gauche en vue ventrale. Abréviations : **ant**, côté antérieur ; **bo**, basioccipital ; **lat**, côté latéral ; **med**, côté médial ; **pc**, pars cochlearis ; **sq**, squamosal. Échelles : 5 mm.

située au niveau de l'apophyse post-tympanique. À l'arrière, la surface de la cochlée montre près du basioccipital un orifice, au moins de la taille de la fenêtre ovale, qui correspond au passage du canal cochléaire (*aquaeductus cochleae*) destiné à faire communiquer le liquide périlymphatique de la cochlée avec le domaine sous arachnoïdien. Il s'agit là d'un caractère primitif important, présent aussi d'après Court & Jaeger (1991) chez *Numidotherium*, mais absent et perdu indépendamment chez les proboscidiens et les siréniens. Le trou déchiré postérieur destiné au nerf glosso-pharyngien (IX) est situé juste en arrière du pétreux. À ce niveau, tout près de la partie basilaire de l'occipital mais plus distal et à environ 8 mm du canal cochléaire, se trouve l'ouverture du foramen hypoglosse (f. condylien). Ce foramen est double, comme par exemple chez les phénacodontes (Thewissen 1990 : fig. 53 b) : il comprend deux orifices dont l'un correspond au passage du nerf XII et l'autre probablement à des vaisseaux sanguins. Sur OCP DEK/GE 305, grâce à la cassure du squamosal, la partie postérieure du périotique, correspondant à la *pars mastoïdea*, est visible mais partiellement détruite (Fig. 8). Néanmoins, on peut conclure que celle-ci était largement développée (d'environ un tiers plus grande que la *pars cochlearis*), un trait qui rappelle les proboscidiens plus avancés. Le bombement central correspond à la partie cochléaire (*pars cochlearis*) de la capsule auditive (Fig. 8A). En contrebas le promontoire (*promontorium*) sépare deux foramens qui s'ouvrent ventralement : la fenêtre ronde (*fenestra cochleae*), étirée et ouverte vers l'arrière, et le canal cochléaire (*aquaeductus cochleae*) plus médial et plus en arrière, légèrement plus petit (et dont le contour exact est difficile à préciser en raison de la médiocre préservation de l'os). Sur la face latérale, on devine l'emplacement de la fenêtre ovale (*fenestra vestibuli*) sur OCP DEK/GE 305. La vue dorsale du périotique droit de OCP DEK/GE 305 (Fig. 8B) suggère aussi que la *pars mastoïdea* est agrandie selon une disposition vraisemblablement proboscidiennne, mais sans exposition postéro-latérale (amastoïdie). De fait, le périotique de *Phosphatherium* évoque nettement

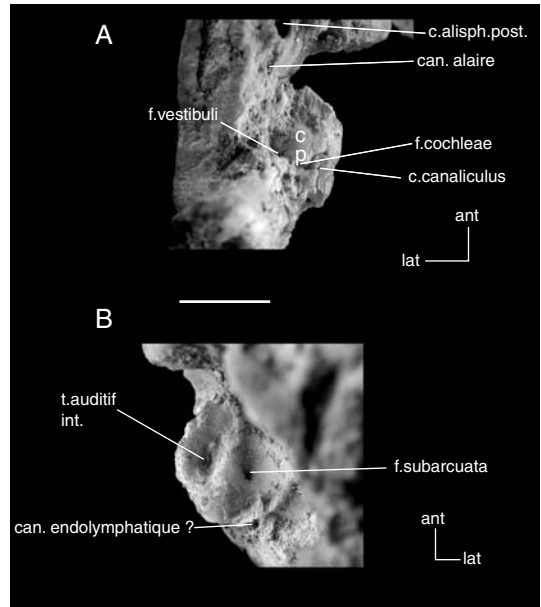


FIG. 8. — *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996, région de l'oreille moyenne (OCP DEK/GE 305), périotique droit ; A, vue ventrale ; B, vue dorsale (cérébrale). Abréviations : c, pars cochlearis ; p, promontorium. Échelle : 10 mm.

celui de *Numidotherium* décrit par Court & Jaeger (1991), en dehors de la taille absolue puisque ce dernier est beaucoup plus grand. En effet, dans les deux cas, le périotique est muni d'une *pars mastoïdea* développée, associée à la morphologie généralisée du périotique avec trois foramens : fenêtre ovale pour le stapes, fenêtre ronde et canal cochléaire. Ce dernier point est le caractère le plus remarquable puisqu'il s'agit de la persistance de la disposition thérienne chez un téthythère. Chez les autres proboscidiens connus, y compris *Moeritherium*, le périotique est éléphantin avec la présence d'un seul foramen ventral, le foramen périlymphatique (*ductus perilymphaticus*) qui persiste au cours de son développement et ne se subdivise pas en fenêtre ronde et canal cochléaire (Fischer 1990). Ce trait dérivé, qui correspond à une paedomorphose, n'existe parmi les Theria, que chez les siréniens autres que *Prorastomus* ainsi que chez *Arsinoitherium* (Court 1990) : sa distribution prouve sa nature homoplastique chez les Tethytheria.

DESCRIPTION DE LA DENTURE

Denture supérieure (nouveaux éléments)

Nous donnons ici de nouveaux éléments sur la denture supérieure de *P. escuilliei*, en complément de la description initiale présentée par Gheerbrant *et al.* (1996, 1998).

Molaires supérieures (Figs 9-11).

M1 et M2 : ces dents sont décrites par Gheerbrant *et al.* (1996, 1998).

M3 : la dernière molaire supérieure est illustrée par quatre spécimens (MNHN PM17, OCP DEK/GE 305, PM24 et le moulage PM22) (Figs 9-11). Elle se caractérise par sa grande taille (1,4-1,5 fois les dimensions de M2) et son allure asymétrique. Les cuspides distales et le métalophe sont plus réduits que les cuspides mésiales et le protolophe et l'ensemble forme un lobe distal plus étroit que lobe antérieur. Le flanc labial de la dent est sensiblement oblique par rapport à l'axe mésio-distal et pratiquement en continuité avec le flanc distal. Ils épousent étroitement la courbure du maxillaire en arrière du processus de l'arcade zygomatique. Il existe un petit cingulum labial plus (PM24, MNHN PM17) ou moins (OCP DEK/GE 305, PM22) bien développé. Il se poursuit distalement par un cingulum postérieur jusqu'à l'arrière de la dent où il se renfle légèrement et joint la distocrista.

Le protolophe est fortement courbé, d'allure convexe vers l'avant en vue occlusale. Le métalophe est plus oblique distalement. Sur OCP DEK/GE 305, la partie labiale des lophes (flanc lingual des paracône et métacône) est singulièrement peu différenciée (Figs 9A ; 10D). Le cingulum mésial est particulièrement bien développé, étendu depuis le parastyle jusqu'à l'avant de l'apex du protocône. Le protocône est la cuspide la plus volumineuse et il est sensiblement plus gros que l'hypocône. Postparacrista et postmétacrista sont encore bien développées. Par contre la postprotocrista est absente. La prémétacrista est faible. Le mésostyle est absent sur la plupart des M3, sauf sur MNHN PM17, alors qu'il est généralement renflé sur M1 et M2. Les conules sont absents, comme sur les autres molaires. L'entoflexus est plus ou moins creusé. MNHN PM17 se singularise éga-

lement par la présence d'un cingulum lingual (légères traces également sur PM24).

Il y a trois ou quatre racines : deux racines mésiales sous le protocône et sous le paracône, une racine distale sous le métacône dilatée distolingualement. La racine du protocône semble en cours de subdivision sur M3 (cf. MNHN PM17, OCP DEK/GE 337 ; Fig. 9D), plus encore que sur M1 et M2 (Gheerbrant *et al.* 1998 : 256). Plusieurs spécimens, dont MNHN PM17 et PM24, montrent sur M3 une racine sous l'hypocône en plus de celle du protocône (Fig. 10D).

Variabilité morphologique des molaires supérieures (M1-3) : le nouveau matériel permet d'identifier quelques traits morphologiques des molaires faisant l'objet d'une variation. Ce sont essentiellement :

- le développement des lophes : OCP DEK/GE 305 montre des lophes peu développés et notamment un métalophe incomplet ne s'étendant pas sur le flanc lingual du métacône jusqu'à son apex (Figs 9A ; 10D) ; il en résulte une allure générale bunodonte plus marquée des molaires ;
- le flanc lingual des protocône et hypocône est plus ou moins incliné ; sur OCP DEK/GE 305, il est sensiblement moins redressé et plus allongé, et donne l'impression d'une légère hypsodontie unilatérale linguale ;
- la présence d'un cingulum lingual sur MNHN PM17 (surtout sur M3), absent sur les autres spécimens ; celui-ci se renfle en une légère cuspule au niveau de l'entoflexus ;
- le développement du mésostyle qui peut être réduit (MNHN PM2, OCP-CPSGM MA12, PM22, PM24) ou présent (MNHN PM1, OCP DEK/GE 305), voire important (MNHN PM17) ;
- le développement du cingulum labial, notamment sous le paracône, plus sensible sur MNHN PM17, OCP DEK/GE 305, PM24 ;
- la présence d'une racine sous l'hypocône de M3.

Prémolaires supérieures.

P2 : cette dent n'est documentée que par les spécimens OCP-CPSGM MA12 et PM43 (moulage) (Fig. 10C). Elle n'a pas de protocône, ni de

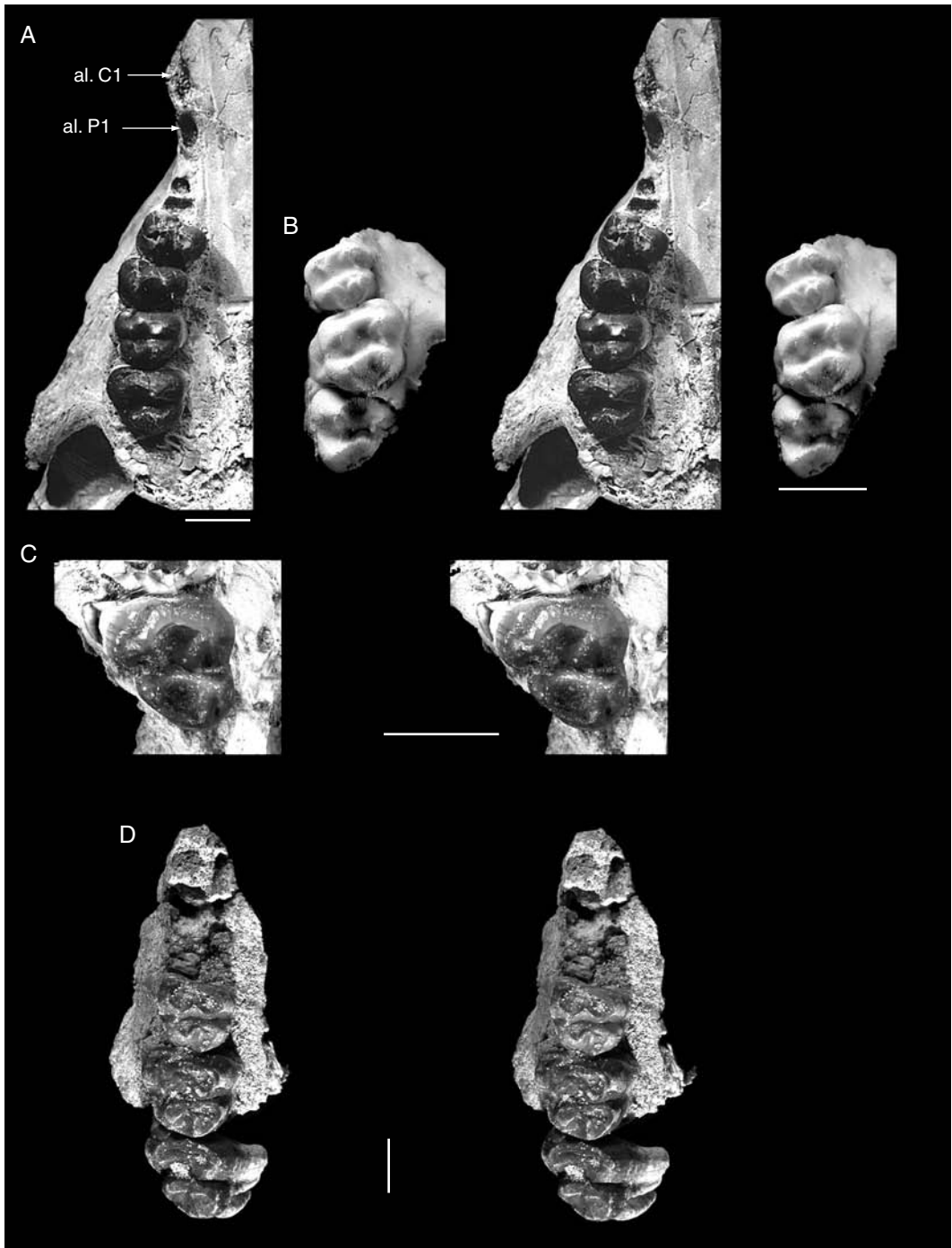


FIG. 9. — *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996, denture supérieure ; **A**, OCP DEK/GE 305, M2-1, P4-3 droites, alvéoles M3, P2, (d)P1, C1 en vue occlusale stéréo ; **B**, PM22, M3-1 gauches en vue occlusale stéréo ; **C**, MNHN PM17, M3 droite en vue occlusale stéréo ; **D**, OCP DEK/GE 337, M3-1 droites en vue occlusale. Échelles : A-C, 10 mm ; D, 5 mm.

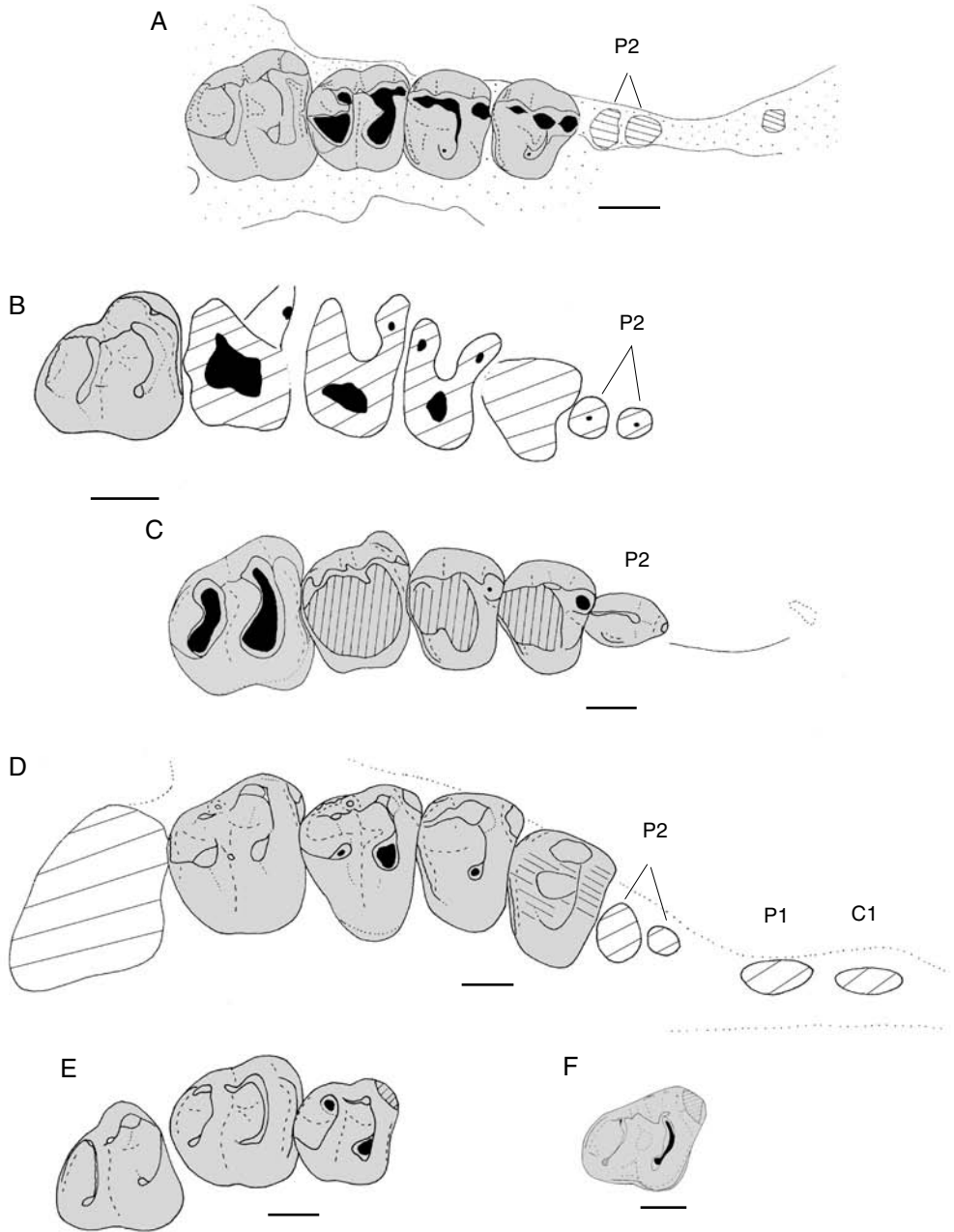


FIG. 10. — *Phosphatherium esculliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996, denture supérieure, schémas occlusaux ; **A**, MNHN PM2, holotype, M2-1, P4-3 gauches en vue renversée, alvéoles de P2 et (d)P1 ; **B**, MNHN PM24, M3 droite et alvéoles de M2-1, P4-2 ; **C**, OCP-CPSGM MA12, M2-1, P4-2 droites ; **D**, OCP DEK/GE 305, M2-1, P4-3 droites, alvéoles M3, P3, P2, C1. Noter l'allure exceptionnellement bunodonte de ce spécimen avec des lophes moins développés (surtout le métalophe) et un flanc lingual plus renflé ; **E**, PM22, M3-1 gauches en vue renversée (M3 en cours d'éruption) ; **F**, MNHN PM17, M3 droite. Échelles : 5 mm.

racine linguale. La couronne est allongée mésio-distalement et comprimée labio-lingualement. En vue occlusale le contour est étroit à l'avant et plus large à l'arrière. L'allure générale est relativement acérée avec une cuspidé principale haute flanquée de deux crêtes mésio-distales. La crête distale est la plus longue et la mieux différenciée. Une petite cusculpe est renflée à l'avant de la couronne, au-dessus de la racine antérieure. Une petite cusculpe crestiforme se renfle également à l'arrière de la cuspidé principale sur la crête distale (à sa mi-longueur). Le flanc disto-lingual est légèrement déprimé. Il existe un petit cingulum à l'arrière de la dent, du côté lingual. La dent est étroitement imbriquée dans la p3, contre son flanc antérieur.

Variabilité des prémolaires supérieures : elle porte principalement sur le développement transversal plus (OCP DEK/GE 305) ou moins (OCP-CPSGM MA12) grand, et sur le métacône plus (MNHN PM2) ou moins différencié.

Denture antérieure. Les dents antérieures à P2 sont inconnues. Elles ne sont représentées dans le matériel disponible que par deux alvéoles préservés sur OCP DEK/GE 305 et séparées de P2 par un petit diastème comme sur l'holotype (dimensions ci-dessous) : Figs 5B ; 9A ; 10A, C, D. L'extension de ce diastème est un peu moins grande que chez *Moeritherium*. D'après les alvéoles, ces deux dents étaient de taille moyenne, non réduite, la plus antérieure étant la plus grande. Elles étaient nettement proclives et légèrement comprimées labio-lingualement. Elles sont séparées l'une de l'autre par un petit diastème, bien plus court (2,8 mm) que celui situé immédiatement en avant de P2. L'interprétation du rang dentaire de ces dents antérieures nécessite discussion.

Une première hypothèse, la plus simple et économique, est de les considérer homologues de la C1 et la I3 de *Numidotherium koholense* et *Moeritherium*, comme le suggèrent leur taille et leur position relative identiques, notamment par rapport au diastème antérieur à P2. Leur allure procline évoque aussi des dents antérieures. Cela est en accord avec l'absence de P1 chez les proboscidiens connus jusqu'ici. Gheerbrant *et al.* (1998)

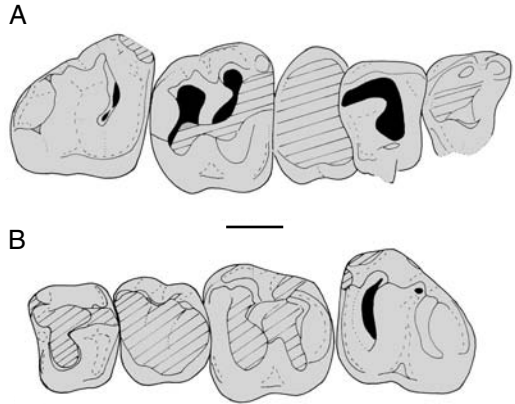


FIG. 11. — *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996, denture supérieure (MNHN PM17), schémas occlusaux ; A, M3-1, P4-3 droites ; B, MNHN PM17, M3-1, P4 gauches. Échelle : 5 mm.

ont ainsi interprété le premier alvéole conservé en avant de p2 sur l'holotype de *Phosphatherium escuilliei* comme celui de la canine supérieure. Cette hypothèse suppose qu'une partie du prémaxillaire est conservée sur OCP DEK/GE 305, alors qu'aucune suture osseuse n'est distincte. Ces sutures sont toutefois mal visibles de façon générale sur le matériel de *Phosphatherium*, et spécialement sur le spécimen OCP DEK/GE 305. Dans cette hypothèse la formule dentaire supérieure connue de *Phosphatherium* est I ?, C1, P2-4, M1-3. La seconde hypothèse suppose l'absence effective de prémaxillaire et d'incisives sur OCP DEK/GE 305, comme dans l'ensemble du matériel connu. Le spécimen OCP DEK/GE 305 montre une allure remarquablement symétrique des os droit et gauche à l'extrémité antérieure brisée du rostre. Cela suggère que le rostre a été cassé au niveau précis de la suture prémaxillaire-maxillaire. La suture osseuse représente en effet un point de fragilité particulier et les principales cassures observées chez OCP DEK/GE 305 se font de fait à l'emplacement de sutures, entre le squamosal et le pariétal, entre les deux frontaux et les deux maxillaires, etc. L'allure très similaire des bords antérieurs droit et gauche cassés du rostre, qui recoupent notamment de façon singulière le bord antérieur de l'alvéole antérieur des deux côtés, suggère ainsi que le prémaxillaire est manquant et

TABLEAU 2. — Dimensions des dents supérieures de *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996 (en mm). *, estimations ; **, mesures Gheerbrant *et al.* (1998).

Locus	Spécimen	Longueur	Largeur
M3 (g)	MNHN PM17	14,0	12,0
M3 (g)	OCP DEK/GE 305	12,5*	13,5*
M3 (g)	PM22	10,0	10,0*
M3 (g)	PM24	12,5	10,5
M2	MNHN PM2	11,15	11,7
M2	OCP-CPSGM MA 12	12,0	12,0
M2 (g)	MNHN PM17	11,7	12,0
M2 (d)	OCP DEK/GE 305	11,0	10,0
M2 (d)	PM22	10,0	10,0
M1**	MNHN PM1	9,65	8,75
M1**	MNHN PM2	8,65	8,8
M1	OCP-CPSGM MA 12	9,0	10,0
M1 (g)	MNHN PM17	8,6	9,3
M1 (d)	OCP DEK/GE 305	9,5	10,0
M1 (d)	PM22	7,5	8,0
P4**	MNHN PM2	6,85	8,85
P4	OCP-CPSGM MA 12	7,5	9,5
P4 (g)	MNHN PM17	8,1	9,9
P4 (d)	OCP DEK/GE 305	8,5	10,5
P3**	MNHN PM2	7,15	7,95
P3	OCP-CPSGM MA 12	7,5	8,5
P3 (d)	OCP DEK/GE 305	9,0	10,0
P2	OCP-CPSGM MA 12	6,5	4,0
P2 (alvéoles)	OCP DEK/GE 305	7,5*	5,0
P1 (alvéole)	OCP DEK/GE 305	4,5*	2,5*
C1 (alvéole)	OCP DEK/GE 305	6,0*	3,0*

que l'on a affaire au seul maxillaire. Jaeger (*in* Mahboubi *et al.* 1986 : 27) signale que chez *Numidotherium koholense* la canine est située « immédiatement derrière la suture prémaxillaire-maxillaire », ce qui correspond à la position du plan de cassure observé sur OCP DEK/GE 305. La même situation est observée chez les siréniens d'après Andrews (1906). La sculpture striée de l'os à la surface du plan de cassure en avant de l'alvéole antérieur accreditte aussi qu'il s'agit de la suture prémaxillaire-maxillaire. Cela exclut la présence d'incisives sur le spécimen et les deux alvéoles antérieurs observés ne peuvent ainsi correspondre qu'à une canine et une (d)P1. La formule dentaire supérieure impliquée par cette hypothèse est ainsi I3, C1, P1-4, M1-3, en admettant que le nombre d'incisives n'est pas réduit comme chez *Numidotherium koholense* et *Moeritherium*. Dans cette hypothèse, la présence de la (d)P1 et sa taille notable sont remarquables.

On doit noter que la (d)P1 ainsi identifiée – par sa position antérieure (notamment par rapport au diastème), sa taille relativement importante et son allure procline – s'associe fonctionnellement plus à la denture antérieure, canines et incisives, qu'à la denture jugale. Il semble exister là une spécialisation particulière de la denture antérieure de *Phosphatherium*.

En définitive nous favorisons au moins provisoirement la rétention d'une P1 chez *Phosphatherium* (*contra* Gheerbrant *et al.* 1998). Cela en fait le seul proboscidiien connu ayant conservé la formule dentaire supérieure primitive des euthériens (en admettant la présence de trois incisives supérieures comme chez *Numidotherium koholense* et *Moeritherium*).

Le diastème qui sépare les dents antérieures fait l'objet d'une nette variabilité dans son développement. Il est notablement long sur OCP-CPSGM MA 12 et très court sur OCP DEK/GE 305 et PM24 (voir dimensions).

Dimensions (mm). Voir Tableau 2.

Les Figures 12 et 13 illustrent la dispersion et l'étendue de variation des dimensions des dents jugales supérieures de *Phosphatherium escuilliei*.

Denture inférieure

Une reconstitution de la denture inférieure de *P. escuilliei* est proposé dans la Figure 14. L'essentiel de cette denture est connu, à l'exception de la p2 et d'une dent antérieure interprétée comme la canine. Au total, la denture définitive comprend neuf dents sur chaque dentaire.

Molaires inférieures. Caractères généraux des molaires inférieures : comme les molaires supérieures, les molaires inférieures se caractérisent par une taille sensiblement croissante de m1 à m3 et une morphologie lophodonte vraie. Deux lophes continus et relativement acérés sont développés entre d'une part le protoconide et le métaconide (protolophide) et d'autre part l'entoconide et l'hypoconide (entolophide = hypolophide). Ces lophes sont parallèles et bien transversaux. Ils sont très légèrement convexes distalement en vue occlusale. Le protolophide est

TABLEAU 3. — Statistiques longueur et largeur des molaires et prémolaires supérieures de *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996 (en mm). Abréviations : **C.V.**, coefficient de variation ; **L**, longueur ; **I**, largeur.

	M3		M2		M1		P4		P3	
	L	I	L	I	L	I	L	I	L	I
N	3	2	4	5	6	6	4	4	3	3
Limites de variation	10-14	10,5-12,0	10-12	10-12	7,50-9,65	8-10	6,85-8,50	8,85-10,50	7,15-9,00	7,9-10,0
Moyenne	12,17	-	11,17	11,14	8,81	9,14	7,74	9,69	7,88	8,82
Écart-type	2,02	-	0,88	1,05	0,77	0,78	0,72	0,69	0,98	1,06
Erreur standard moyenne (Sm)	1,16	-	0,44	0,47	0,31	0,32	0,36	0,34	0,56	0,61
Intervalle de confiance à 95 %	7,14-17,18	-	9,76-12,58	9,83-12,44	8,00-9,63	8,31-9,96	6,59-8,88	8,58-10,79	5,44-10,32	6,18-11,45
C.V. (%)	16,60	-	7,95	9,40	8,79	8,57	9,31	7,16	12,47	12,03

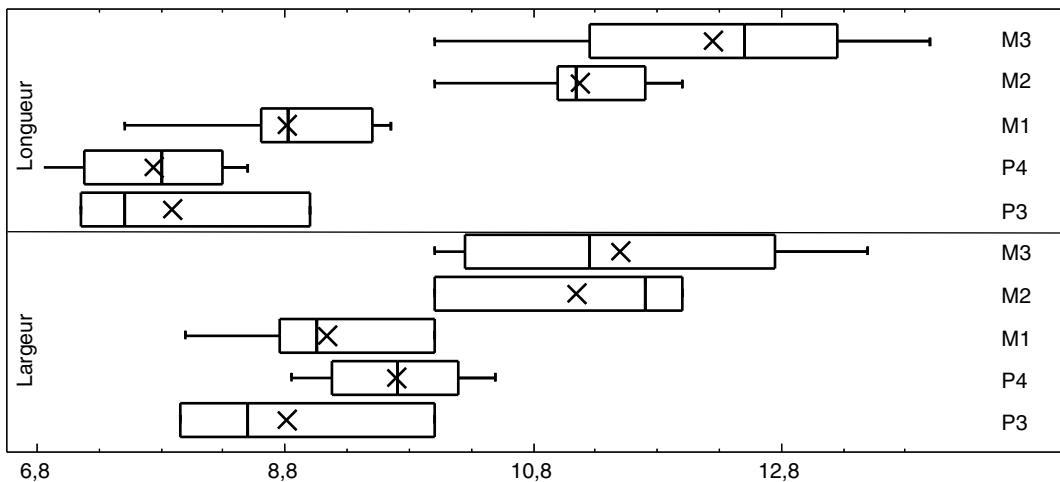


FIG. 12. — *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996, dimensions de la denture supérieure (largeur et longueur en mm). Diagramme « boîte à moustache » illustrant la variation des dimensions : 50 % des valeurs médianes (rectangle), quartiles inférieur et supérieur, moyenne (X) et médiane (barre verticale) pour chacun des locus des dents jugales. Noter l'écart de taille plus accusé entre M1 et M2.

un peu moins long que l'entolophide. La couronne apparaît haute en vue latérale, probablement en rapport avec la spécialisation lophodonte. Cela concerne particulièrement le talonide, qui reste cependant un peu plus bas que le trigonide.

Quatre cuspidés principales sont présentes, protoconide, métaconide, hypoconide et entoconide. Elles sont crestiformes, mais leur flanc interne est convexe et forme à l'apex une légère carène verticale. Dans l'ensemble les cuspidés linguales appa-

raissent légèrement plus élevées que les cuspidés labiales. Le contour occlusal est allongé et étroit transversalement. Il est notablement échancré labialement au niveau de l'hypoflexide, et plus légèrement linguement face à l'hypoflexide.

Le trigonide est sensiblement pincé mésio-distalement et la préfosside est très réduite et déversée mésialement. Par contraste, le talonide apparaît sensiblement allongé. Il est plus large que le trigonide sur m1 et m2 et légèrement moins large que celui-ci sur m3. Le flanc labial du trigonide est

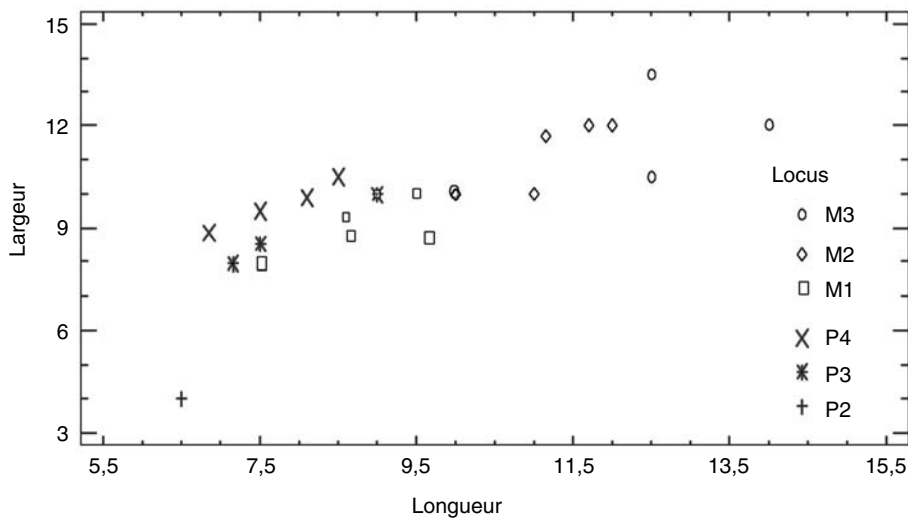


FIG. 13. — *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996, dimensions de la denture supérieure. Nuage de dispersion longueur $\times$ largeur (en mm).

particulièrement renflé. Le précingulide est généralement absent ou très réduit. Quand il est visible (OCP-CPSGM MA19), il apparaît subhorizontal et courbe. Le paraconide est absent. Deux rides mésiales, paracristide et prémétacristide, descendent de l'apex des protoconide et métaconide et convergent à mi-largeur à l'avant du trigonide. La prémétacristide, plus renflée, fait une saillie bien marquée sur le flanc mésial du protoconide. La postmétacristide est réduite à absente. Le métaconide paraît plus volumineux que le protoconide.

Le talonide présente un long bassin déversé mésialement. Celui-ci est délimité distalement par l'entolophide et latéralement par l'entocristide et la crête oblique. Ces deux dernières crêtes, discrètes et douces, sont sub-longitudinales. Elles s'incurvent parfois légèrement vers la postfosside, surtout dans le cas de l'entocristide. Quelques spécimens montrent le renflement généralement très faible sur ces crêtes d'un mésoconide, voire d'un entoconulide. La crête oblique joint le trigonide dans sa moitié labiale, sans y grimper. L'hypoconide est volumineux. L'entocristide s'affaiblit rapidement vers l'avant où l'encoche du talonide est large et bien creusée.

Sur m1 et m2 l'entolophide est bordé distalement d'un court cingulum. Celui-ci est isolé (sans liaison) des cuspidés et crêtes du talonide. Deux cuspidés sont plus ou moins bien renflées sur ce cingulum distal. La plus nette est l'hypoconulide, qui est renflé à l'extrémité labiale du cingulide, en arrière de l'hypoconide et légèrement en retrait lingualement. Un faible postentoconulide se renfle parfois à la terminaison linguale du cingulide, mais il est le plus souvent indistinct. Sur PM32 le postentoconulide est dédoublé. Sur m3 l'hypoconulide est volumineux et médian. Il forme un lobe distal plus ou moins important, mais qui reste nettement moins grand que le talonide et le trigonide. Le postentoconulide est absent sur les m3 du matériel disponible.

Les dents sont soutenues par deux racines élargies transversalement. L'usure des lophes forme à leur face postérieure des facettes en croissant. L'émail est légèrement plissé (voire pustuleux : MNHN PM13) à l'apex des crêtes sur les spécimens non usés, surtout chez les individus les plus grands.

m1 diffère de m2 d'abord par sa taille plus petite. Le rapport de surface (longueur $\times$ largeur) de ces dents varie de 53 % (PM46) à 81 % (PM32) ; il semble croissant avec la taille des spécimens. Le

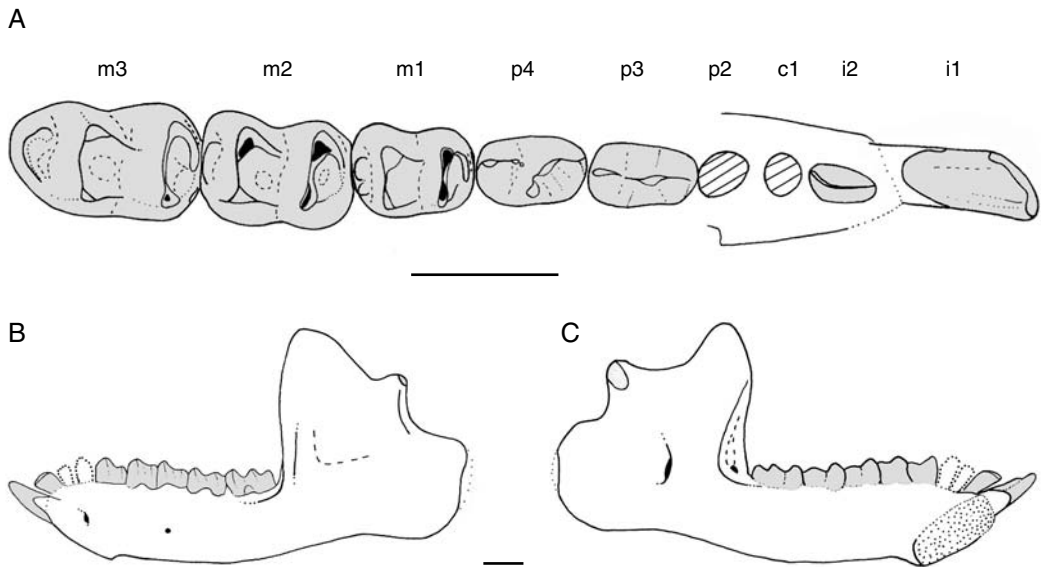


FIG. 14. — *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996, reconstitution de la mandibule et de la denture inférieure. D'après OCP-CPSGM MA8 (m3-1, p4-3, branches montante et horizontale du dentaire), MNHN PM25 (denture antérieure p2-i1 et région symphysaire du dentaire) et MNHN PM11 (incisive centrale inférieure) ; **A**, vue occlusale ; **B**, vue labiale ; **C**, vue linguale. Abréviation : i1, incisive centrale. Échelles : 10 mm

TABLEAU 4. — Proportion (rapport) de la surface (longueur × largeur) des molaires supérieures de *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996.

	Spécimen	Rapport surface
M1/M2	PM22	0,60
	OCP DEK/GE 305	0,86
	OCP-CPSGM MA 12	0,63
	MNHN PM2	0,58
M2/M3	PM22	1,00
	OCP DEK/GE 305	0,65

TABLEAU 5. — Longueur du diastème antérieur à P2 de *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996 (en mm).

Spécimen	Longueur diastème P1-P2
MNHN PM2	9,0
OCP-CPSGM MA 12	12,3
OCP DEK/GE 305	4,4
PM24	4,3

talonide de m1 est globalement plus large comparativement au trigonide mais ce dernier caractère apparaît variable. Les racines semblent plus divergentes sur m1 que sur m2 avec une racine antérieure d'allure oblique vers l'avant comparativement à la racine postérieure. L'allure saillante du flanc mésio-labial qui caractérise également m1 pourrait être lié à ce caractère.

m3 diffère de m2 par sa taille plus grande (rapport de surface entre M2 et M3 = 75 % [OCP-CPSGM MA8] à 94 % [PM13]), mais la

différence est moins accusée qu'entre m1 et m2 (Figs 23-25). La différence de taille entre m3 et m2 est nettement plus sensible pour la longueur que pour la largeur, en corrélation avec l'importance de l'hypoconulide qui forme un lobe distal sur cette dent (Fig. 23).

Variabilité morphologique des molaires inférieures : à côté d'une importante variabilité des dimensions, plusieurs caractères morphologiques des molaires inférieures font également l'objet d'une variation :

TABLEAU 6. — Longueur de la rangée dentaire supérieure de *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996 (en mm). *, estimations ; **, mesures Gheerbrant *et al.* (1998).

	Spécimen	Longueur
C1 ?-M3 (d)	OCP DEK/GE 305	70,0*
P1 ?-M3	OCP DEK/GE 305	62,0
P1 ?-M3	PM24	58,5
P2-P4	OCP-CPSGM MA 12	20,5
P2-M2**	MNHN PM2	42,0
P2-M2	OCP-CPSGM MA 12	39,0
P2-M3 (d)	OCP DEK/GE 305	50,5
P2-M3 (d)	PM24	49,5
P3-4	MNHN PM2	14,5
P3-4	OCP-CPSGM MA 12	15,0
P3-4 (g)	MNHN PM17	16,0
P3-4 (d)	OCP DEK/GE 305	16,0
P3-M3 (g)	OCP DEK/GE 305	49,0*
P3-M3 (d)	MNHN PM17	45,0*
P4-M2	MNHN PM2	25,0
P4-M2	OCP-CPSGM MA 12	26,5
P4-M2 (g)	MNHN PM17	26,0
P4-M2 (d)	MNHN PM17	24,0*
P4-M2 (d)	OCP DEK/GE 305	27,0
M1-M2	MNHN PM2	18,0
M1-M2	OCP-CPSGM MA 12	19,5
M1-M2 (g)	MNHN PM17	19,0
M1-M2 (d)	OCP DEK/GE 305	20,0
M1-M3 (g)	MNHN PM17	30,0
M1-M3 (d)	MNHN PM17	30,0
M1-M3 (g)	OCP DEK/GE 305	34,0*
M1-M3	PM22	27,0
M2-M3 (g)	OCP DEK/GE 305	33,0

– le mésoconide est discret ou indistinct, mais parfois nettement renflé (MNHN PM13, PM23, PM32, PM46) ;

– l'entoconulide, généralement absent, est parfois distinct à l'état de trace (OCP-CPSGM MA8, PM13, PM32) ;

– l'extension du cingulide distal (= postcristide vestigiale) est plus (PM23) ou moins (PM32) importante labialement ;

– l'ornementation ridulée de l'émail est plus marquée sur les spécimens de plus grande taille ;

– le développement du précingulide ;

– l'importance du lobe distal et de l'hypoconulide sur m3, plus (MNHN PM25, MNHN PM14, MNHN PM13) ou moins (OCP-CPSGM MA8) grand ;

– le postentoconulide est généralement réduit, mais distinct à l'état de trace chez quelques spécimens (PM46, OCP-CPSGM MA19, MNHN PM25, PM32) ;

– le spécimen MNHN PM14 (m3) montre la trace d'un possible paraconide à mi-largeur du trigonide ;

– la présence d'une fovea distale sur le lobe de l'hypoconulide de m3 (PM13-14).

Prémolaires et denture antérieure inférieures.

Caractères généraux : p4 et p3 sont les seules prémolaires connues. La couronne est relativement robuste comme pour les molaires. Elle se caractérise par une morphologie prémolariforme, simplifiée et dominée par le protoconide et une crête mésio-distale. Le contour occlusal est allongé. Deux incisives antérieures sont illustrées. L'incisive centrale (i1) est connue à l'état isolé (MNHN PM11) et l'incisive latérale (i2) est en place (en éruption) sur MNHN PM25. La canine est inconnue. Les alvéoles de l'ensemble de la denture antérieure sont préservés dans le matériel décrit, notamment chez le spécimen MNHN PM25 illustré dans les Figures 15 et 22. Les dents antérieures sont alignées longitudinalement, suivant la disposition primitive.

p4 : p4 est documentée par cinq spécimens (OCP-CPSGM MA8, PM23, MNHN PM25, PM32, moulage PM46). Elle est de longueur comparable à m1, mais plus étroite. Le contour occlusal est relativement allongé. Le trigonide est bien développé et le talonide est plus court. Leur largeur est comparable. Les trois cuspidés principales sont par ordre d'importance, le protoconide, la cuspide du talonide (hypoconide) et le métaconide. Le paraconide est réduit, en position mésiale et haute (surplombe le talonide de la p3). Le protoconide est élevé et massif. La paracristide est haute, acérée et longitudinale. Le métaconide, bien renflé, est situé plus haut sur la couronne que le paraconide et en position plus ou moins distale comparativement au protoconide. La protocristide est en conséquence oblique et l'angle des paracristide et protocristide excède 90°. Le talonide porte une crête longitudinale médiane bien développée (crête oblique), située dans l'alignement de la protocristide. Sa terminaison distale correspond à une cuspide crestiforme et haute (hypoconide). Le talonide est généralement simplifié. Certains spécimens (PM23, PM46)

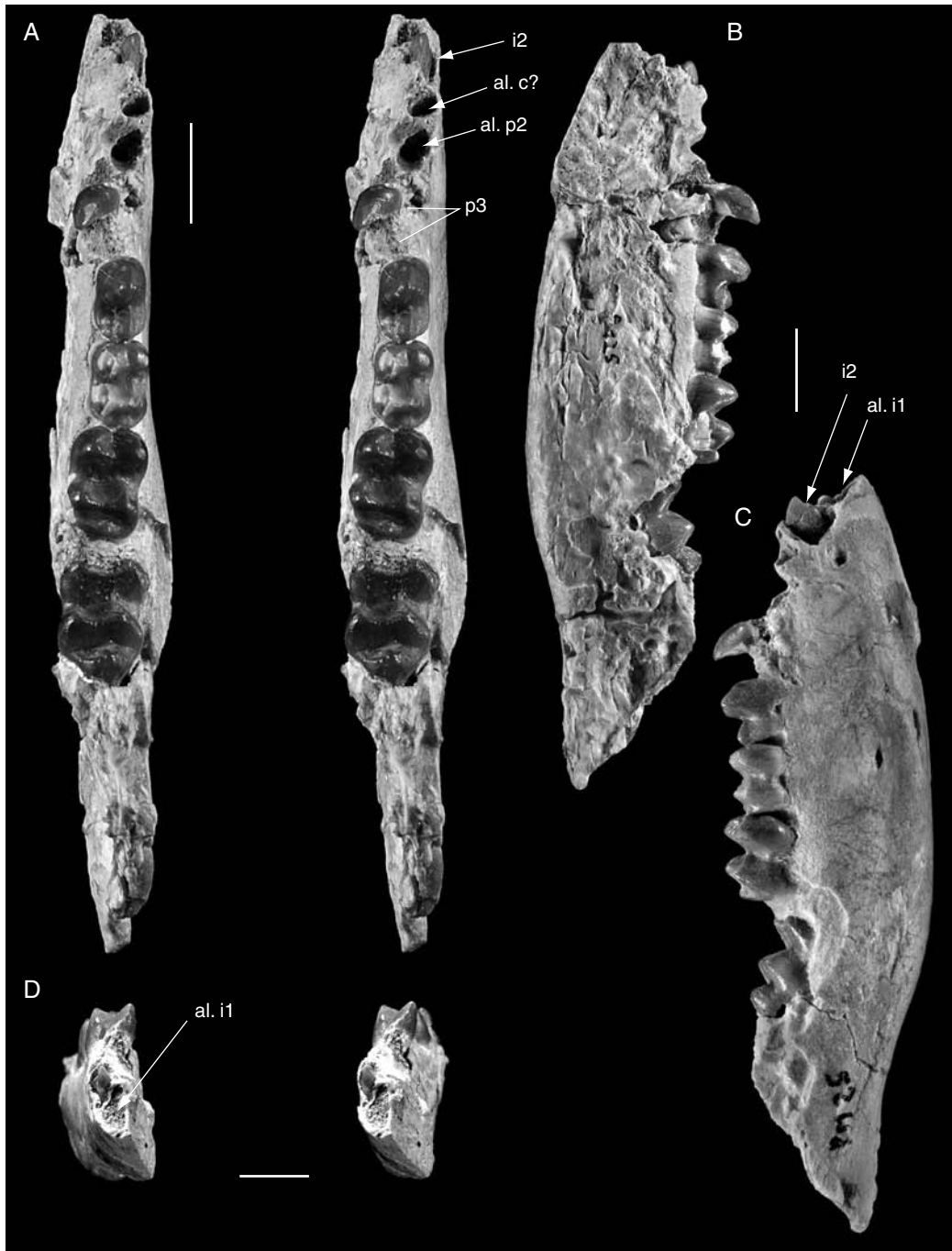


FIG. 15. — *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996, denture inférieure (MNHN PM25), dentaire droit avec m3-1, p4-3, i2, alvéoles p2, canine et incisive centrale (i1), m3 en cours d'éruption ; **A**, vue occlusale stéréo ; **B**, vue linguale ; **C**, vue labiale ; **D**, vue antérieure stéréo montrant l'alvéole agrandi pour l'incisive centrale. Ce spécimen montre la symphyse distincte et étendue jusque sous p2-3. Échelles : 10 mm.

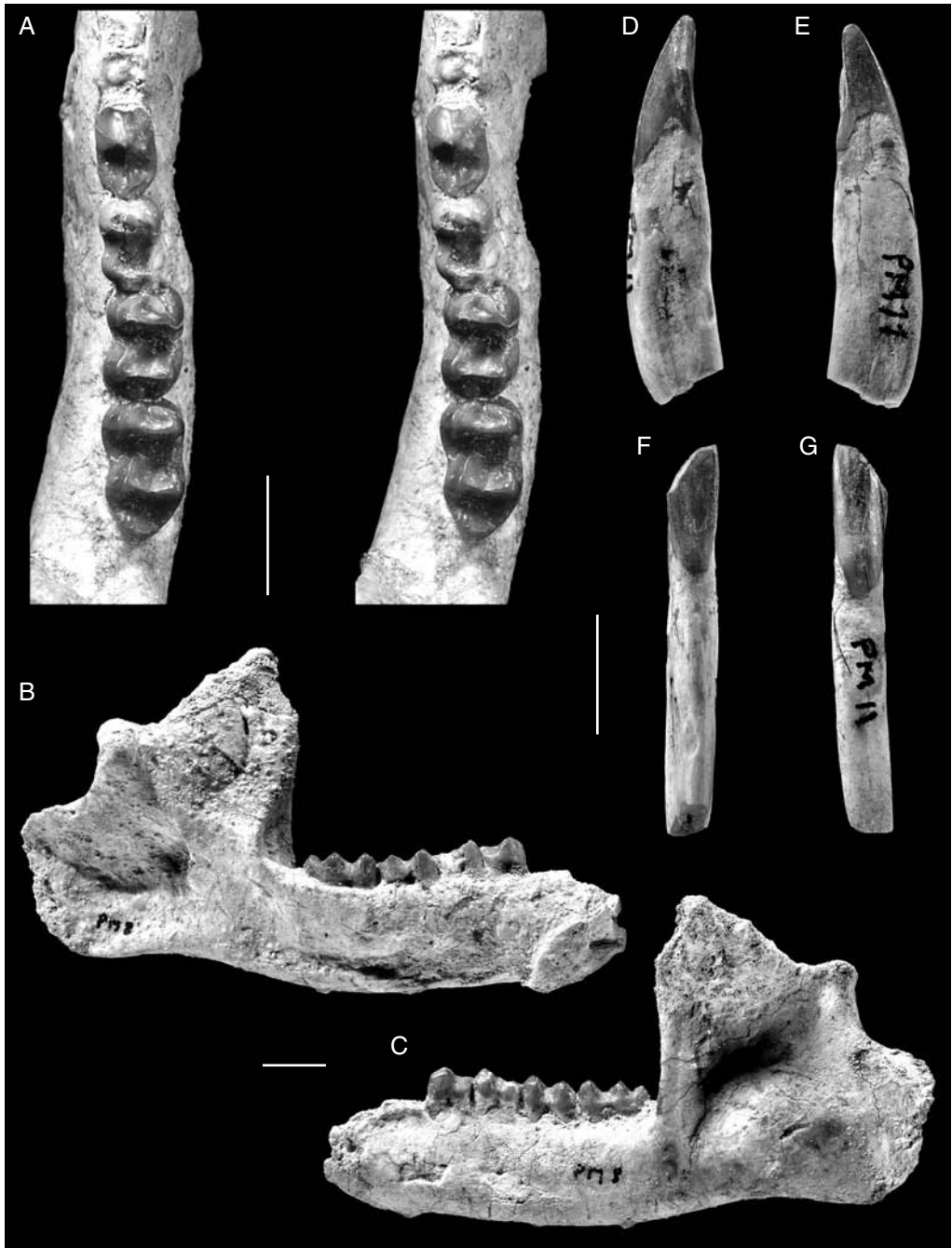


FIG. 16. — *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996, denture inférieure ; **A-C**, OCP-CPSGM MA8, dentaire gauche portant m3-1, p4-3 ; **A**, vue occlusale stéréo détaillée ; **B**, **C**, vue linguale et labiale d'ensemble de la mandibule. Noter la large apophyse angulaire, la symphyse étendue jusque sous p3 et la hauteur modérée du condyle articulaire au-dessus du plan occlusal ; **D-G**, MNHN PM11, incisive centrale (i1) inférieure gauche ; **D**, vue latérale ; **E**, vue médiale ; **F**, vue linguale ; **G**, vue labiale. D'après l'alvéole antérieur conservé sur les mandibules, cette dent était sensiblement procline. Noter l'hypertrophie de la racine. Échelles : 10 mm.

montrent toutefois le développement d'une ride linguale à la base du métaconide et d'une très légère cuvette linguale (trace de postfosside).

p3 : p3 est documentée par quatre spécimens (PM23, OCP-CPSGM MA26, PM32, moulage PM46). Elle a un contour et des dimensions voisins de p4. Elle diffère essentiellement par sa morphologie plus simplifiée, le contour plus étroit et les dimensions à peine plus petites. La couronne est dominée par un protoconide tranchant et élevé (légèrement élevé sur la rangée dentaire jugale). Le métaconide est absent ou réduit à une légère cuspule en position haute sur le flanc distal du protoconide (PM32). Les crêtes du protoconide (protocristide et métacristide) et du talonide sont alignées. Le talonide est bien développé et légèrement plus large que le trigonide contrairement à la p4. Il existe un très léger cingulum sur le flanc mésio-labial du trigonide.

Variabilité : la variabilité connue des prémolaires reste modeste. Chez p4, elle est illustrée par la taille et quelques caractères tels que la morphologie du flanc lingual du talonide (renflement d'une ride linguale et ébauche de dépression sur certains spécimens tels que PM23), la largeur du talonide par rapport au trigonide (PM32), le prolongement de la crête oblique sur le trigonide (OCP-CPSGM MA8, PM23), le développement du paraconide et l'allure générale plus ou moins massive. PM32 montre de petites cuspules accessoires (protostylide ?) à la terminaison mésiale de la crête du talonide, contre le trigonide. Chez p3, la variabilité porte sur la trace de paraconide (OCP-CPSGM MA26) et la liaison entre les crêtes du trigonide et du talonide.

Usure : p4 et p3 portent une facette d'usure (attrition) particulièrement bien développée sur le flanc labial de la paracristide et le flanc labial de la crête du talonide (crête oblique). Elles dénotent d'un certain fonctionnement cisailant de ces dents avec les prémolaires supérieures.

p2, canine inférieure et incisives (Fig. 22) : les incisives antérieures sont documentées par deux spécimens (MNHN PM25, MNHN PM11). Les autres dents antérieures (p2 et c1 ?) sont inconnues, représentées seulement par deux alvéoles dentaires préservés sur quelques dentaires (OCP-CPSGM MA8, MNHN PM25, PM23).

MNHN PM25 préserve l'ensemble des alvéoles des dents antérieures à p3 (Figs 15 ; 22). Quatre alvéoles antérieures à p3 sont distincts. Les deux alvéoles dentaires antérieurs conservés sur MNHN PM25 sont ceux de deux incisives. Le premier alvéole est agrandi et s'ouvre à l'avant sub-horizontalement ; il est également visible sur PM23 et OCP-CPSGM MA8. Il correspond par sa taille et sa morphologie générale à une incisive agrandie, dont nous rapprochons la dent isolée représentée par le spécimen MNHN PM11 (voir ci-dessous). L'alvéole qui suit préserve une incisive définitive en cours d'éruption. Dans cet alvéole on peut distinguer deux ou trois minuscules chambres annexes en position labiale à la dent définitive en cours d'éruption qui pourraient correspondre aux alvéoles résiduels des incisives déciduales (Fig. 22). Ceci est à rapprocher du fait que chez *Moeritherium* on observe que les incisives déciduales (petites) sont encore en place lorsque les incisives définitives sortent (Tassy 1987).

Les deux alvéoles dentaires situés immédiatement en avant de p3 sur MNHN PM25 ont une taille comparable. Leur orientation et leur taille indiquent qu'ils correspondent à deux dents différentes. Le premier alvéole antérieur à p3 est celui de p2 : il s'agissait ainsi d'une dent uniradiculée. Cette dent était sensiblement plus réduite que la p3, comme P2 comparativement à P3. L'alvéole plus antérieur (3^e dent) est légèrement plus petit et peut être interprété comme celui de (d)p1 ou de c1, ou moins probablement comme celui de i3.

Deux interprétations de la denture antérieure inférieure de *Phosphatherium escuilliei* sont donc possibles en l'état actuel : 1) i1, i2, i3 ou c1 ou (d)p1, p2 ; et 2) i2, i3, c1 ou (d)p1, p2.

La réduction des prémolaires antérieures et des incisives postérieures est plus fréquente que celle des canines. Cela favorise la rétention de la canine et la perte de (d)p1 et i3 chez *Phosphatherium escuilliei*. C'est en accord, d'une part avec la perte de la (d)p1 chez les proboscidiens décrits jusqu'ici et d'autre part avec la présence de canine à la denture supérieure de *P. escuilliei* (OCP DEK/GE 305) et des proboscidiens primitifs *Numidothierium* et *Moeritherium*. L'identification des dents antérieures de *Daouitherium* est également

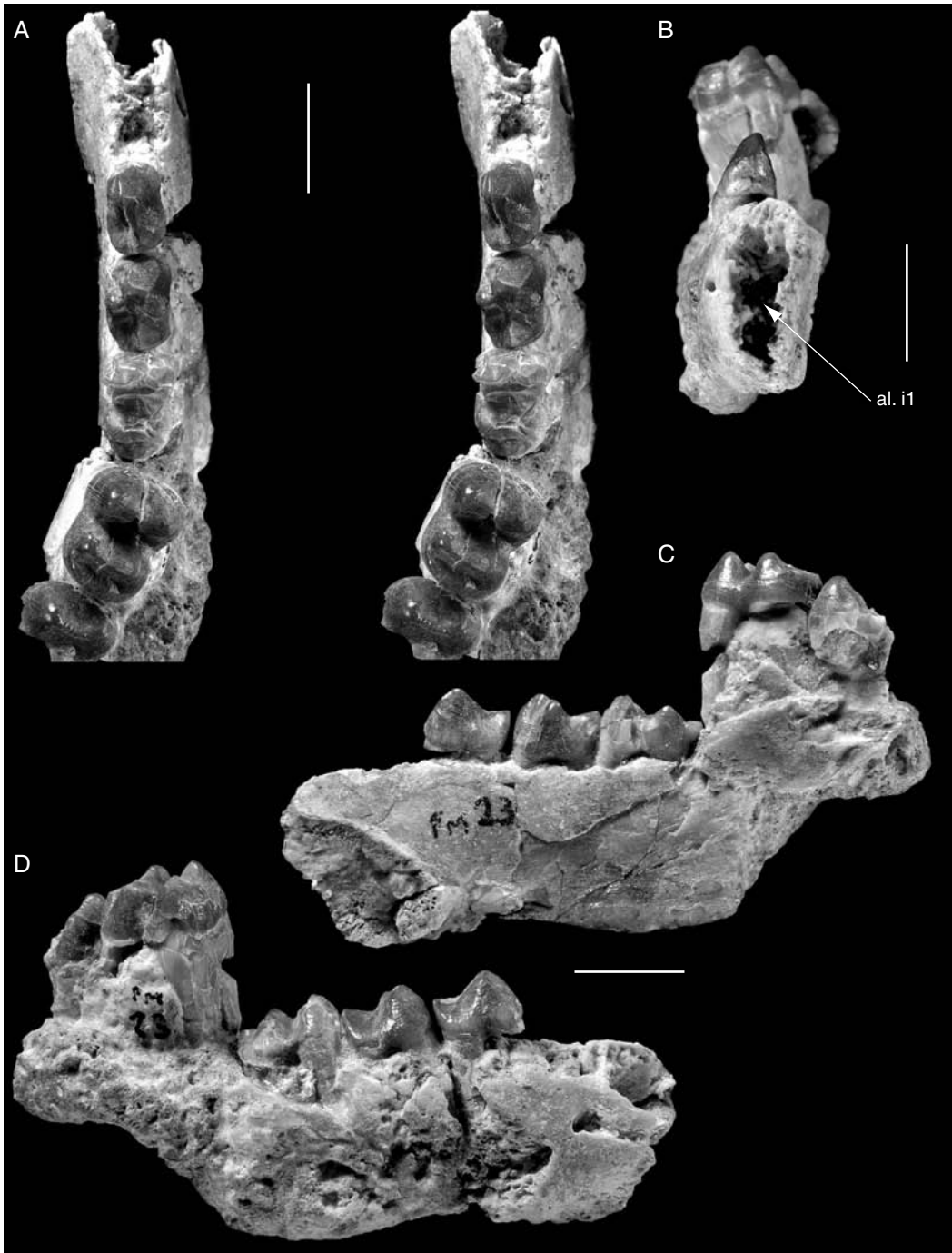


FIG. 17. — *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996, denture inférieure (PM23), dentaire droit portant m3 (trigonide), m2-1, p4-3 ; **A**, vue occlusale stéréo ; **B**, vue antérieure montrant l'alvéole antérieure pour l'incisive centrale (artificiellement confluent avec celles de i2 et de la canine), p3 et en arrière-plan m2 ; **C**, vue linguale ; **D**, vue labiale. Échelles : 10 mm.

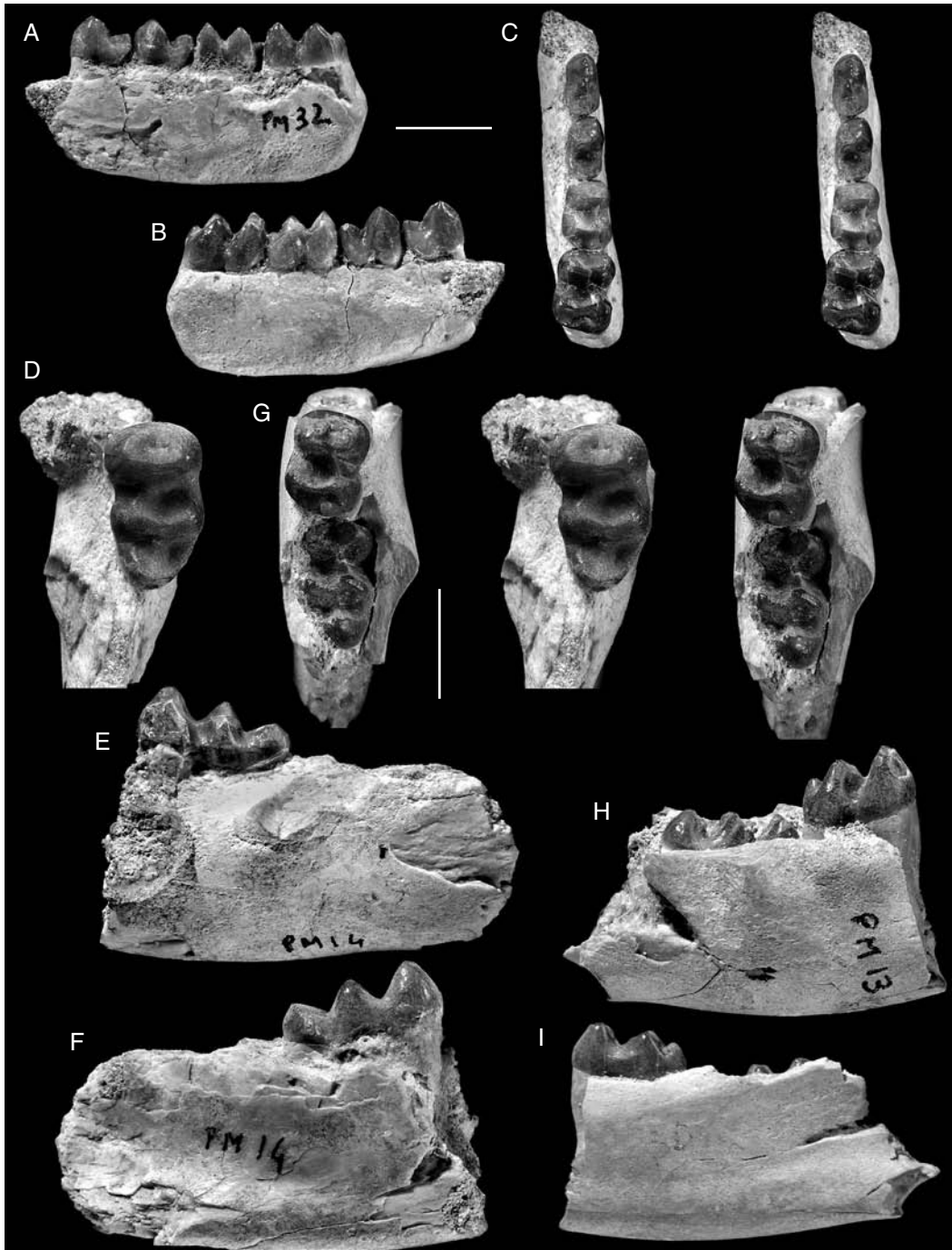


FIG. 18. — *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996, denture inférieure ; **A-C**, PM32, m2-1, p4-3 droites en vues linguale, labiale et occlusale stéréo ; **D-F**, MNHN PM14, m3 gauche en vues occlusale stéréo, labiale, linguale ; **G-I**, MNHN PM13, m3-2 droites en vues occlusale stéréo, labiale, lingual, m3 en cours d'éruption. Échelles : 10 mm.

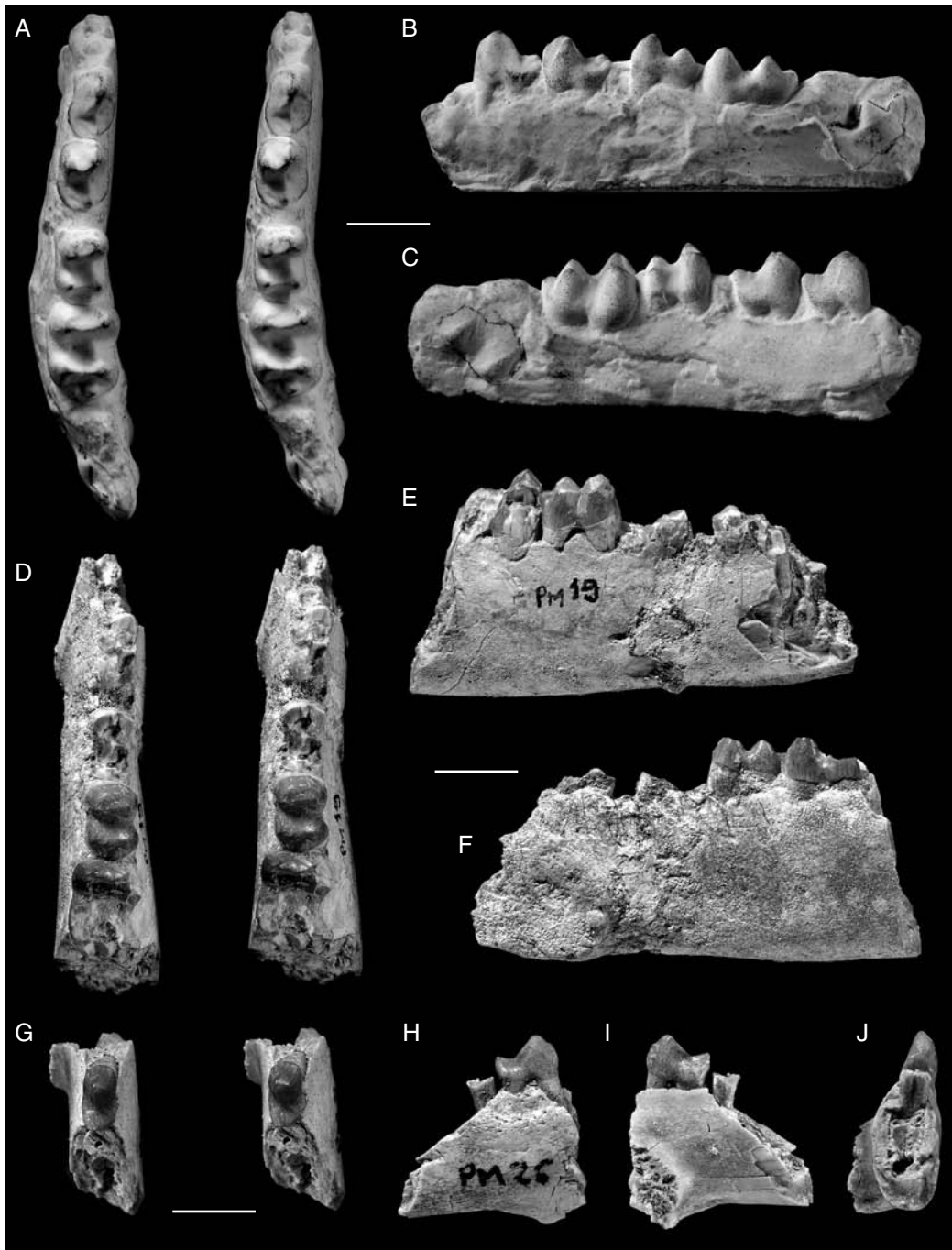


FIG. 19. — *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996, denture inférieure ; **A-C**, PM46, m2-1, p4-3 droites en vue occlusale stéréo (**A**), linguale (**B**) et labiale (**C**), m3 est encore dans sa crypte sur ce spécimen ; **D-F**, OCP-CPSGM MA19, dentaire droit avec m2 (trigonide), m1, alvéoles p4 et p3 ; **G-J**, OCP-CPSGM MA26, fragment de dentaire droit avec p3, vues occlusale stéréo (**G**), labiale (**H**), linguale (**I**) et postérieure (**J**). Échelles : 10 mm.

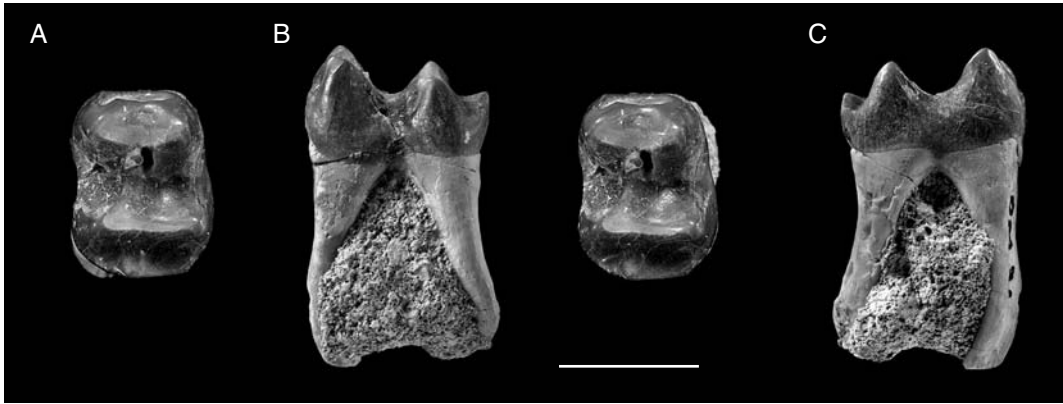


FIG. 20. — *Daouitherium* sp. (MNHN PM31), m1 gauche en vues occlusale stéréo (A), linguale (B), labiale (C). Échelle : 10 mm.

incertaine. On ne connaît que leurs alvéoles mal conservés, au nombre de trois ou quatre en avant de p2, ce qui rend possible la rétention non seulement de la canine, mais aussi de (d)p1 ou moins probablement de i3 (Gheerbrant *et al.* 2002).

En ce qui concerne l'identification des incisives, une homologie de la dent agrandie avec celle de *Moeritherium* et des éléphantiformes (i2) favoriserait l'interprétation 2 : i2, i3. D'un autre côté chez *Moeritherium*, Tassy (1987) souligne que i2 sort tardivement en même temps que m3 (après p2), ce qui correspond précisément à la situation illustrée par MNHN PM25 où m3 est en cours d'éruption en même temps que l'incisive latérale. Cette question de l'homologie des incisives inférieures se pose également chez *Numidotherium* (Mahboubi *et al.* 1986 ; Luckett 1996), bien que la défense supérieure soit considérée homologue des éléphantiformes (i2). Elle se pose aussi pour *Barytherium* chez lequel Shoshani *et al.* (1996) identifient i1 et i2. En définitive la première interprétation – i1, i2, c1, p2 chez *P. escuilliei* – semble la plus acceptable, notamment par comparaison avec *Numidotherium* et *Barytherium*.

Incisive latérale i2 : l'incisive latérale est préservée sur MNHN PM25 où elle est en cours d'éruption (Figs 15C ; 22). Elle apparaît nettement plus petite que l'incisive centrale (ci-dessous), proportionnellement plus petite que chez *Numidotherium* et *Barytherium*, mais sans être de dimensions réduites. Sa forme est plus ou moins

spatulée et asymétrique avec couronne courbée distalement et droite mésialement. Elle est comprimée labio-lingualement.

Incisive centrale i1 (Fig. 16D-F) : le spécimen MNHN PM11 illustre une dent en tout point semblable à l'incisive centrale inférieure décrite chez *Numidotherium koholense*. Elle se caractérise par sa grande taille (hauteur totale = 35 mm) et une racine hypertrophiée, très allongée, mais probablement non ouverte. Les dimensions de cette dent sont tout à fait compatibles avec le grand alvéole antérieur préservé chez OCP-CPSGM MA8 et MNHN PM25. La couronne est comprimée labio-lingualement (l = 4,5 mm) et dilatée mésio-distalement (L = 6 mm), comme la i2 préservée sur MNHN PM25 (ci-dessus). La racine est également comprimée labio-lingualement. L'émail descend bas sur les flancs mésial et distal, et plus bas sur le flanc mésial où la couronne est la plus haute (20 mm). En vue latérale, l'émail apparaît en conséquence typiquement échancré vers le haut. En vues mésiale et labiale, la couronne a une allure triangulaire asymétrique avec un flanc médial redressé verticalement, et un flanc latéral plus oblique, dont l'apex est tronqué par l'abrasion. Un léger cingulum subvertical joint la crête apicale du côté latéral. D'après l'orientation de l'alvéole et l'allure de la couronne, cette incisive était sensiblement inclinée vers l'avant, voire sub-horizontale, dans une disposition comparable à celle de *Numidotherium*

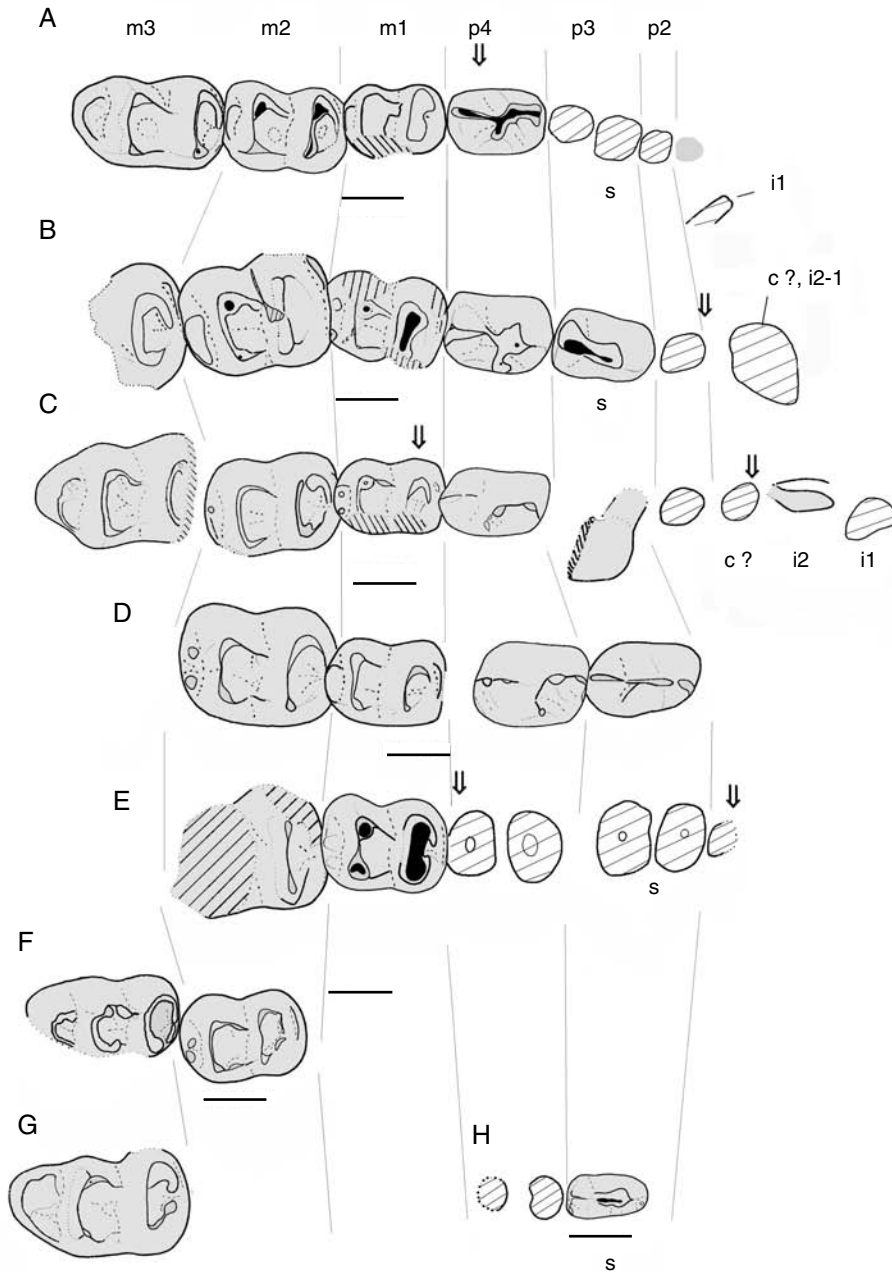


FIG. 21. — *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996, schémas occlusaux de la denture inférieure ; **A**, OCP-CPSGM MA8, m3-1, p4-3, alvéoles p3, p2 ; **B**, PM23, m3 (trigonide), m2-1, p4-3, alvéoles p2, c1-i1, vue renversée ; **C**, MNHN PM25, m3-1, p4-3, i2, alvéoles p2, canine et i1 (incisive centrale), vue renversée ; **D**, PM46, m2-1, p4-3, vue renversée ; **E**, OCP-CPSGM MA19, m2 (trigonide), m1, alvéoles p4 et p3, vue renversée ; **F**, MNHN PM13, m3-2, vue renversée ; **G**, MNHN PM14, m3 ; **H**, OCP-CPSGM MA26, p3, vue renversée. Abréviation : **s**, bord postérieur de la symphyse mandibulaire ; **flèches**, position des foramens mentoniers. Échelles : 5 mm.

TABLEAU 7. — Dimensions des molaires et prémolaires inférieures de *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996 (en mm). *, estimations.

Locus	Spécimen	Longueur	Largeur	Hauteur
m3	OCP-CPSGM MA8	12,2	7,5	5,8
m3	MNHN PM13	12,5	6,9	?
m3	MNHN PM14	15,3	9,5	5,9
m3	PM23	?	9,8*	?
m3	MNHN PM25	13,8*	9,5	7,2*
m2	OCP-CPSGM MA8	9,8	7,0	5,6
m2	MNHN PM13	10,3	7,9	7,0
m2	OCP-CPSGM MA19	? (13*)	8,6*	6,5
m2	PM23	12,0	9,2	6,3
m2	MNHN PM25	11,6	8,2	7,6
m2	PM32	8,8	7,2	6,1
m2	PM46	13,0	10,2	8,5
m1	OCP-CPSGM MA8	8,0	5,6	?
m1	OCP-CPSGM MA19	10,2	7,2	5,3
m1	PM23	10,0	7,0*	5,8
m1	MNHN PM25	9,2	6,2	5,8
m1	PM32	8,1	6,4	4,4*
m1	PM46	10,0	7,1	8,6
p4	OCP-CPSGM MA8	8,0	5,1	5,2
p4	PM23	9,0	6,2	6,4
p4	MNHN PM25	8,8	5,2	6,8
p4	PM32	7,2	4,2	5,5
p4	PM46	9,3	6,4	8,6
p3	PM23	8,5	5,5	6,2
p3	OCP-CPSGM MA26	7,0	3,8	4,8
p3	PM32	7,2	4,1	5,4
p3	PM46	9,2	6,0	8,7

TABLEAU 8. — Statistiques longueur et largeur des molaires et prémolaires inférieures de *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996 (en mm). Abréviations : **C.V.**, coefficient de variation ; **L**, longueur ; **I**, largeur.

	m3		m2		m1		p4		p3	
	L	I	L	I	L	I	L	I	L	I
N	3	4	6	7	6	5	5	5	4	4
Limites de variation	12,2- 15,3	6,9- 9,5	8,8- 13,0	7,0- 10,2	8,0- 10,2	5,6- 7,2	7,2- 9,3	4,2- 6,4	4,8- 8,7	3,8- 6,0
Moyenne	13,33	8,35	10,91	8,15	9,25	6,50	8,46	5,42	7,97	5,85
Écart-type	1,70	1,35	1,55	1,16	0,99	0,66	0,85	0,89	1,05	1,06
Erreur standard moyenne (Sm)	0,98	0,67	0,63	0,44	0,40	0,30	0,38	0,40	0,52	0,53
Intervalle de confiance à 95 %	9,08- 17,58	6,20- 10,49	9,28- 12,54	7,07- 9,23	8,20- 10,29	5,67- 7,32	7,40- 9,51	4,30- 6,53	6,29- 9,65	3,15- 6,54
C.V. (%)	12,82	16,17	14,24	14,29	10,71	10,20	10,08	16,52	13,20	21,98

koholense. Elle reste proportionnellement plus petite que chez *Numidotherium*.

Denture inférieure déciduale. Les dents de lait inférieures restent inconnues à ce jour.

Dimensions (mm, dimensions maximales). Voir Tableaux 7 et 8.

Les Figures 23-25 illustrent la dispersion et l'étendue de variation des dimensions des dents jugales inférieures de *Phosphatherium escuilliei*. La Figure 25

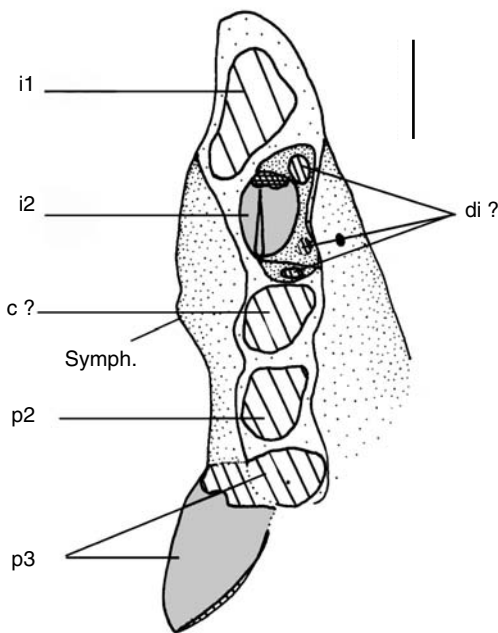


FIG. 22. — *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996, denture inférieure (MNHN PM25), détail de la denture antérieure ; schéma occlusal illustrant les alvéoles antérieurs pour p2, probablement la canine, et deux incisives, dont l'incisive centrale agrandie. Trois minuscules dépressions sur le bord labial de la deuxième incisive, dans son alvéole, pourraient correspondre à celles des incisives de lait (di ?), mais il peut s'agir aussi de structures artéfactuelles liées à la conservation. Abréviations : **di**, incisive de lait ; **Symph.**, bord postérieur de la symphyse mandibulaire. Échelle : 5 mm.

montre la variation des dimensions des dents jugales inférieures selon leur rang chez *Phosphatherium escuilliei* et sa comparaison avec les autres proboscidiens lophodontes primitifs. Elle met en évidence la différence de taille plus accusée entre la première molaire et les molaires postérieures chez ces proboscidiens.

– Incisive centrale i1 (MNHN PM11)

Longueur × largeur : 4,8 × 6 mm.

Hauteur couronne : 14,6 mm.

Hauteur racine (incomplète) : 26 mm.

Hauteur couronne-racine : 35 mm.

– Incisive latérale i2 (MNHN PM25)

Longueur × largeur : 4,4 × 2,2 mm.

– Longueur de la rangée dentaire

OCP-CPSGM MA8 : p4-m3 : 37,7 mm.

MNHN PM25 : p4-m2 : 28,8 mm.

PM23 : p3-m2 : 38,6 mm.

PM32 : p3-m2 : 32 mm.

Formule dentaire de Phosphatherium escuilliei

La denture de *Phosphatherium escuilliei* compte neuf dents inférieures et probablement 11 dents supérieures par demi-mâchoire, dont la formule détaillée est établie ici comme suit :

I1	I2	I3	C1 (d)	P1	P2	P3	P4	M1	M2	M3
i1	i2	-	c1	-	p2	p3	p4	m1	m2	m3

Dans cette interprétation de la formule dentaire de *P. escuilliei*, les incertitudes concernent essentiellement l'identification (homologie) de la canine inférieure et la perte (corrélative) de i3 et de dp1. La présence de trois incisives supérieures – non observée dans le matériel connu – est déduite de *Numidothierium* et *Moeritherium*.

Cette formule dentaire suppose une disparité dans le nombre de dents des dentures supérieure et inférieure chez *Phosphatherium escuilliei*, avec rétention possible de la (d)P1 et perte de la (d)p1. Une telle disharmonie est connue chez *N. koholense* et *Moeritherium*, qui conservent C1 mais ont perdu c1. Ces deux genres montrent même une différence de deux dents entre les rangées supérieure et inférieure (rétention de I3 et C1, absence de i3 et c1).

DESCRIPTION DE LA MANDIBULE (FIGS 14 ; 16B, C)

La branche horizontale est étroite. Le condyle est peu élevé, situé à environ 18 mm au-dessus de la rangée dentaire (OCP-CPSGM MA8), ce qui est original pour une forme à denture spécialisée très lophodonte. Sa forme est sub-cylindrique transversalement. La branche montante est modérément élevée. Le bord antérieur de l'apophyse coronoïde est nettement décalé labialement par rapport à la rangée dentaire. Il est vertical et déprimé (concave), creusé à la base d'un net foramen coronoïde (OCP-CPSGM MA8) en arrière du talonide de m3 selon la disposition primitive. Il s'élève en arrière de m3. Le bord postérieur de l'apophyse coronoïde est peu concave (non échancré) en vue latérale. La fosse massétérienne est profonde ; elle est délimitée à l'avant par une crête puissante et anguleuse formée par la marge antérolabiale de l'apophyse coronoïde. Les foraments mentonniers sont petits et situés à la hauteur de la racine distale de p4 ou de la racine mésiale de m1 et

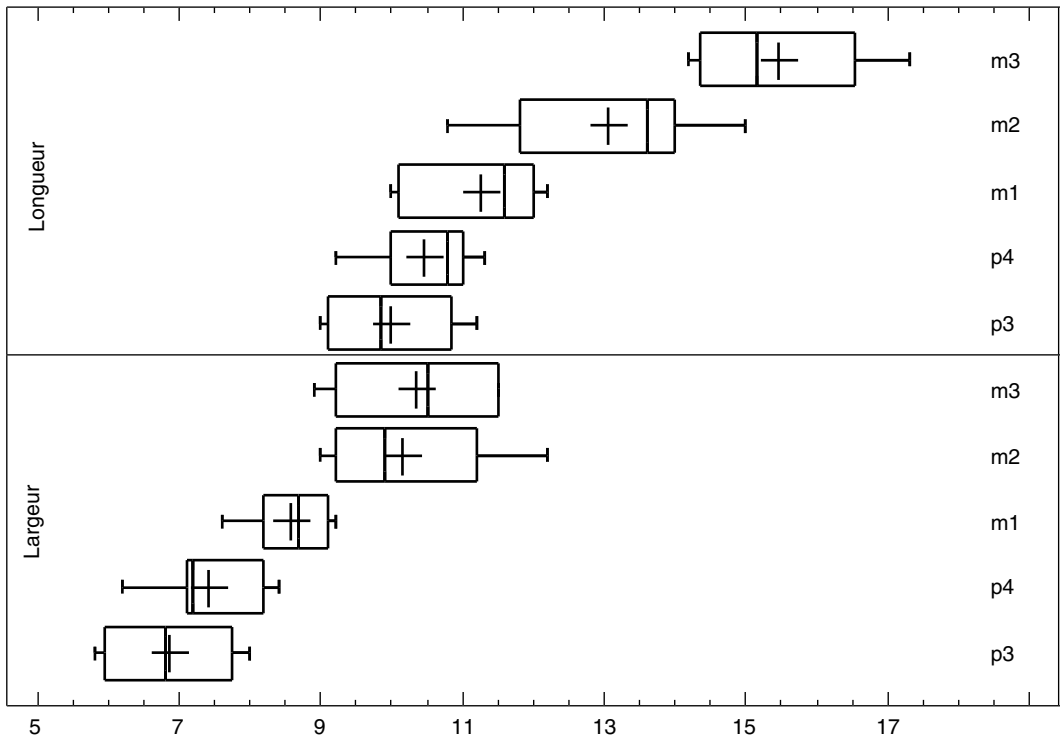


FIG. 23. — *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996, dimensions de la denture inférieure (largeur et longueur en mm). Diagramme « boîte à moustache » illustrant la variation des dimensions : 50 % des valeurs médianes (rectangle), quartiles inférieur et supérieur, moyenne (+) et médiane (barre verticale) pour chacun des locus des dents jugales. Noter l'écart de taille plus accusé entre m1 et m2 (surtout pour la largeur) (voir aussi Figure 25).

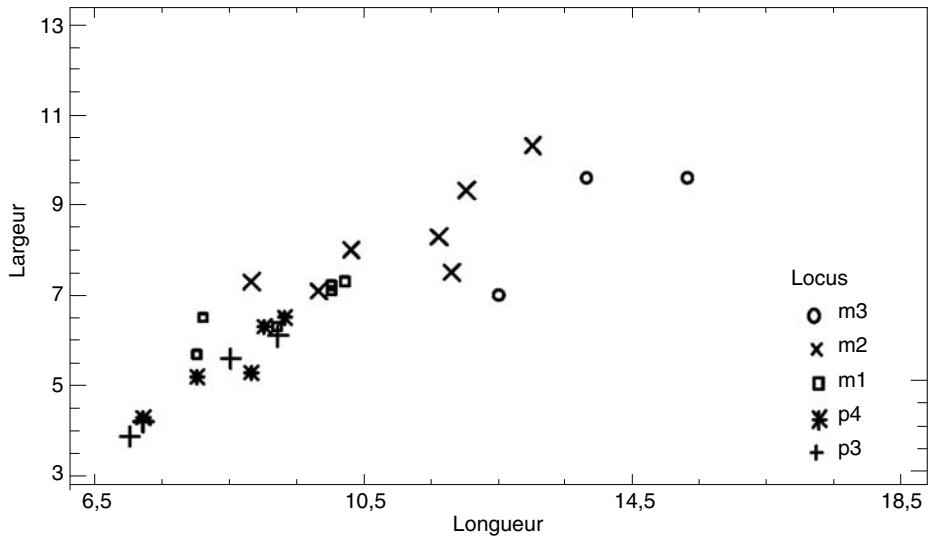


FIG. 24. — *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996, dimensions de la denture inférieure. Nuage de dispersion longueur $\times$ largeur (en mm).

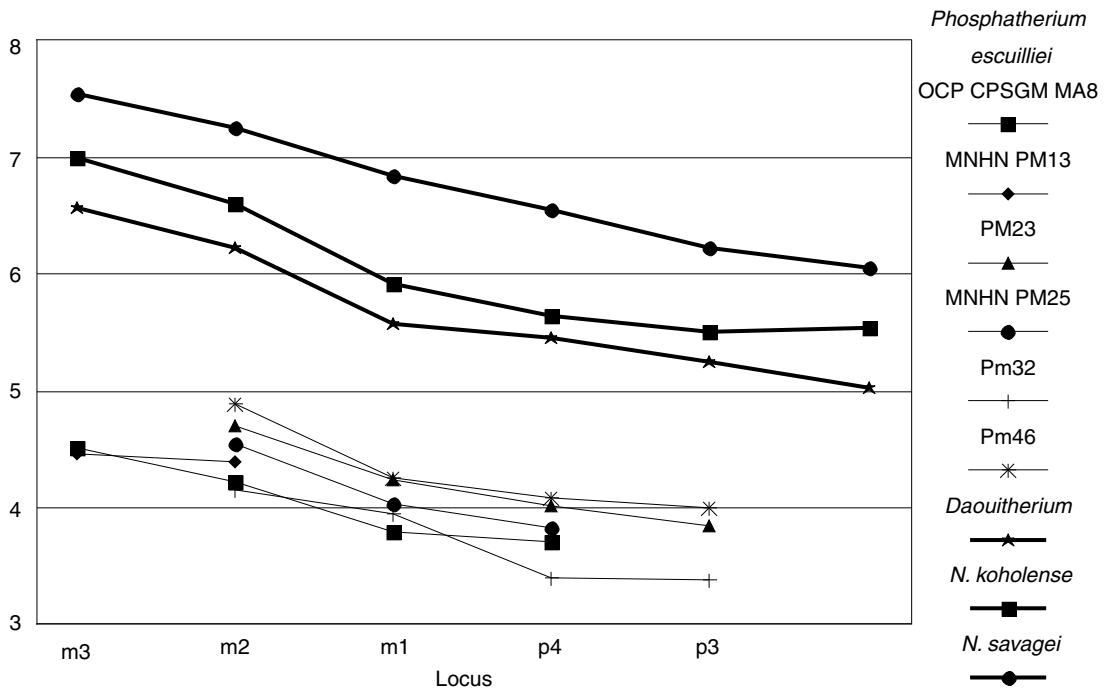


FIG. 25. — Diagramme de comparaison de la taille relative (logarithme longueur $\times$ largeur) des dents jugales *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996, *Numidotherium savagei*, *Numidotherium koholense*, *Daouitherium rebouli* (d'après Court 1995 ; Gheerbrant *et al.* 2002, complété). Cette figure confirme que le gradient de taille est plus accusé entre la première molaire et les molaires postérieures chez *Phosphatherium escuilliei* (Figs 12 ; 24), comme chez les autres proboscidiens lophodontes primitifs (Gheerbrant *et al.* 2002).

sous la canine (MNHN PM25, PM23). La symphyse n'est pas soudée. Elle s'étend distalement jusque sous l'avant de p3. Dans la région symphysaire, le bord ventral de la branche horizontale fait un décrochement vers le bas et apparaît concave. Le processus angulaire est très développé. Il est large ventro-dorsalement, arrondi et saillant sous le condyle comme chez *Numidotherium*. Le foramen mandibulaire, en forme de croissant, s'ouvre dans le prolongement de la rangée dentaire.

Mensurations de la mandibule.

Hauteur de la mandibule sous m1 : OCP-CPSGM MA8 : 18 mm ; MNHN PM25 : 19 mm.

Hauteur totale de l'apophyse coronoïde : OCP-CPSGM MA8 : 37,5 mm.

Hauteur de l'apophyse coronoïde au-dessus du condyle : OCP-CPSGM MA8 : 15 mm.

Hauteur du condyle : OCP-CPSGM MA8 : 40,5 mm.

Longueur totale estimée de la mandibule sans l'incisive antérieure : 110-115 mm (extrapolation d'après OCP-CPSGM MA8 (L = 105 mm) et MNHN PM25 (L = 96 mm) dont l'extrémité antérieure est incomplète).

DESCRIPTION DU MATÉRIEL POSTCRÂNIEN

Le seul matériel postcrânien qui peut être rapporté à *Phosphatherium escuilliei* est une phalange isolée MNHN PM38 illustrée Figure 26. Il s'agit en fait du seul os postcrânien de mammifère identifié jusqu'ici dans les gisements à phosphates des Ouled Abdoun. Ce spécimen est rapproché de l'espèce *P. escuilliei* sur la base de plusieurs éléments : 1) la taille compatible ; 2) la morphologie générale, notamment sa construction robuste ; et 3) la fréquence relative : *Phosphatherium escuilliei* est de très loin le mammifère le plus abondant dans les gisements de Grand Daoui (Gheerbrant *et al.* 2003).

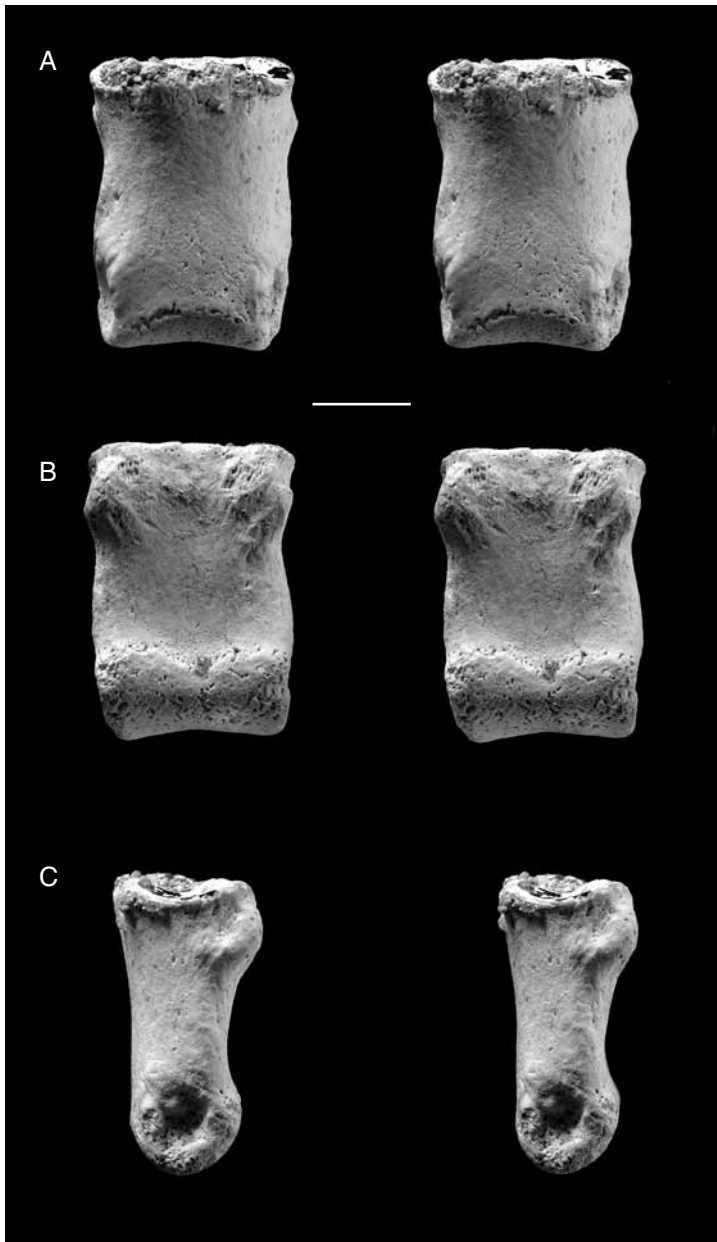


FIG. 26. — *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996 (MNHN PM38), phalange médiane (2) de doigt indéterminé du pied ou de la main ; **A-C**, vues stéréo dorsale, ventrale et latérale. Échelle : 5 mm.

Il s'agit probablement d'une phalange médiane (2) du pied ou de la main. Elle se caractérise par son allure générale trapue, très courte et large, et aplatie dorso-ventralement. Son extrémité proxi-

male est élargie transversalement comparativement à l'extrémité distale. Il existe deux protubérances bien écartées sur les bords latéraux de l'extrémité proximale de la face ventrale. La face

ventrale est plane-concave et la face dorsale est plus convexe. Deux dépressions concaves sub-circulaires sont bien creusées sur l'extrémité distale des faces latérales. La surface articulaire distale est convexe, mais elle présente un profil concave transversalement. Elle est indentée à sa mi-largeur sur la face ventrale. La surface articulaire proximale est concave, très creusée et formée de deux dépressions confluentes à la mi-largeur.

La morphologie générale de cette phalange n'est pas sans rappeler celle décrite par Williamson & Lucas (1992) chez *Meniscotherium*, mais ce dernier est deux fois plus petit. Elle correspond également tout à fait à la description faite chez *Numidotherium koholense* par Court (1994a).

Le seul autre taxon connu dans les Ouled Abdoun auquel cette phalange peut être rapportée est un hyracoïde voisin de *Seggeurius* de taille comparable ou légèrement supérieure à *P. escuilliei*, provenant des mêmes carrières de Grand Daoui (Gheerbrant *et al.* 2003). Les phalanges des hyracoïdes ont cependant dans l'ensemble une morphologie moins trapue que celle décrite ici.

Dimensions

Longueur proximo-distale : 15,2 mm.

Largeur medio-latérale : 11,1 mm.

Hauteur dorso-ventrale : 7,1 mm.

VARIABILITÉ DE *PHOSPHATHERIUM ESCUILLIEI* ET LIMITES DE VARIATION DE L'ESPÈCE

Le matériel décrit ici montre une variabilité morphologique et dimensionnelle notable. Les caractères dentaires variables les plus remarquables sont les suivants :

- longueur du diastème P1-P2 ;
- bunodontie et lophodontie : certains spécimens tels que OCP DEK/GE 305 montrent des lophes incomplets sur les molaires supérieures et une couronne très bunodonte ; c'est une variabilité particulièrement singulière dans le matériel de *P. escuilliei* ;
- développement du mésostyle ;
- développement des cingulums dans l'ensemble réduits, mais parfois bien distincts (e.g., cingulum lingual des molaires supérieures) ; le post-cingulide des molaires inférieures est lui parfois réduit transversalement ;

- présence d'une racine sous l'hypocône de M3 ;
- développement transversal et métacône des P3-4 ;
- individualisation de l'entoconulide et du mésoconide ;
- lobe de l'hypoconulide de m3, parfois notablement réduit ;
- traces occasionnelles de paraconide ;
- postentoconulide plus ou moins distinct.

Il existe également une variabilité dans l'anatomie crânienne. La plus notable concerne la morphologie de la région infra-orbitaire et notamment de la fosse sous-maxillaire et du processus zygomatic du maxillaire. Le foramen infra-orbitaire est plus (OCP-CPSGM MA8, PM24) ou moins (OCP-CPSGM MA12) rapproché de l'orbite. Certains spécimens montrent une fosse sous-maxillaire bien creusée surmontée par un processus robuste qui forme une barre sous-orbitaire saillante (MNHN PM17), alors que sur d'autres ces mêmes structures sont moins affirmées (e.g., fosse sous-maxillaire peu creusée, MNHN PM2 [holotype], OCP-CPSGM MA8, OCP-CPSGM MA12, PM24). En outre, la hauteur de la fosse sous-maxillaire est plus ou moins grande et elle est inclinée subverticalement (OCP-CPSGM MA12, MNHN PM2 [holotype]) ou latéralement vers le haut. Cette région infra-orbitaire correspond à une importante zone d'insertion musculaire. Sa variation est également mise en évidence chez *Numidotherium koholense* et est reliée à un dimorphisme sexuel par Mahboubi *et al.* (1986).

La variabilité des dimensions, illustrée notamment dans les Figures 12, 13, 23 et 24, est remarquable. Elle est plus évidente pour les dents inférieures qui sont les plus nombreuses dans le matériel récolté. Parmi celles-ci, OCP-CPSGM MA8 et PM32 représentent les plus petits individus, tandis que PM23 et PM46 correspondent aux plus grands individus. La variabilité importante de l'échantillon de *Phosphatherium escuilliei* décrit ici est indiquée notamment par les coefficients de variation dépassant souvent 10 (Tableaux 3 et 8). Toutefois les dimensions restent pour la plupart dans l'intervalle de confiance à 95 % de la moyenne, à l'exception de la m2 située à la marge. Les histogrammes montrent également dans plusieurs cas une distribution

hétérogène des fréquences, mais aucune bimodalité franche n'apparaît.

La variabilité observée peut avoir plusieurs causes : – présence de plusieurs espèces ou populations. Cette hypothèse doit spécialement être mise en relation avec l'incertitude actuelle qui existe et doit être soulignée ici sur l'homogénéité de provenance stratigraphique du matériel décrit ici. L'ensemble du matériel provient le plus probablement des niveaux de phosphates de la base de l'Éocène des carrières de Grand Daoui, et essentiellement de l'intercalaire couches II-I (spécimens MNHN PM2 [holotype], MNHN PM13, MNHN PM14, MNHN PM17, OCP DEK/GE 305, OCP-CPSGM MA26). Toutefois, on ne peut écarter l'existence de plusieurs niveaux à mammifères dans cet intercalaire, et même dans les horizons phosphatés supérieurs de la couche I (voir Gheerbrant *et al.* 2003), et donc de plusieurs populations asynchrones. La perte d'information implicite sur l'origine précise du matériel est liée au fait que l'essentiel du matériel est de seconde main (carriers et circuit commercial). En l'état actuel des informations de provenance et des paramètres statistiques, nous en restons cependant à l'hypothèse d'une seule espèce bien représentée et variable ;

– dimorphisme sexuel : il est suggéré par la variabilité de la région infra-orbitaire, comme chez *Numidotherium koholense* (Mahboubi *et al.* 1986). De façon générale, le dimorphisme sexuel est courant chez les ongulés, y compris chez les proboscidiens. Il faut souligner qu'il existe dans le matériel des gisements de Grand Daoui des molaires inférieures isolées telles que MNHN PM31 (Fig. 20) et OCP-CPSGM MA5 qui sont rapprochées de *Daouitherium rebouli* sur la base de leur grande taille (respectivement $16,4 \times 12,5$ mm ; $14,3 \times 11$ mm), mais qui restent sensiblement plus petites que le matériel de l'hypodigme de cette espèce (cf. Gheerbrant *et al.* 2002). Ces dents ont en fait une taille intermédiaire entre les m1 de *Daouitherium rebouli* et les m2 (et m3) les plus grandes de *Phosphatherium escuilliei*. Elles sont indifférenciables de l'une ou l'autre espèce sur la seule base de la morphologie. Nous avons effectué des tests statistiques (tests non paramétriques : tests t, Kolmogorov-Smirnov, Mann-Whitney) pour évaluer la signification des différences de taille entre ces deux spécimens et les échantillons qui fondent les deux espèces *Phosphatherium escuilliei* et *Daouitherium rebouli*. Les résultats rassemblés dans les Tableaux 9 et 10

TABLEAU 9. — Comparaison de MNHN PM31 et OCP-CPSGM MA5 par rapport aux m1-2 de *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996 (seuil $p = 0,05$). Abréviations : L, longueur ; I, largeur.

	Test t	Test Kolmogorov-Smirnov	Test Mann-Whitney
	Hypothèse Nulle moyenne $x = y$	Hypothèse Nulle moyenne $x = y$	Hypothèse Nulle médiane $x = y$
L m1	rejetée : $p < 0,01$	non rejetée : $p = 0,099$	rejetée : $p = 0,032$
I m1	rejetée : $p < 0,01$	non rejetée : $p = 0,114$	rejetée : $p = 0,04$
L m2	rejetée : $p < 0,01$	non rejetée : $p = 0,099$	rejetée : $p = 0,03$
I m2	rejetée : $p = 0,029$	non rejetée : $p = 0,089$	rejetée : $p = 0,02$

TABLEAU 10. — Comparaison de MNHN PM31 et OCP-CPSGM MA5 par rapport aux m1 de *Daouitherium rebouli* (seuil $p = 0,05$). Abréviations : L, longueur ; I, largeur.

	Test t	Test Kolmogorov-Smirnov	Test Mann-Whitney
	Hypothèse Nulle moyenne $x = y$	Hypothèse Nulle moyenne $x = y$	Hypothèse Nulle médiane $x = y$
L m1	rejetée : $p < 0,01$	non rejetée : $p = 0,271$	non rejetée : $p = 0,122$
I m1	rejetée : $p = 0,043$	non rejetée : $p = 0,271$	non rejetée : $p = 0,122$

écartent clairement MNHN PM31 (Fig. 20) et OCP-CPSGM MA5 de *Phosphatherium escuilliei*. Ils indiquent une différence moins tranchée comparativement à *Daouitherium rebouli* : seul le test de Student sur la moyenne indique une différence significative dans ce cas.

COMPARAISONS ET ANALYSES DES PRINCIPAUX CARACTÈRES DE *PHOSPHATHERIUM ESCUILLIEI* (VOIR ANNEXE 1)

Les caractères analysés sont ceux connus chez *Phosphatherium* (voir Annexe 1). L'analyse porte sur les caractères crâniens décrits ici et sur les traits dentaires, présentés en partie précédemment dans l'étude de *Daouitherium* (Gheerbrant *et al.* 2002). Certaines des polarités des caractères dentaires admises par Gheerbrant *et al.* (2002) sont rediscutées. La comparaison se fonde sur nos observations et sur les travaux publiés sur les ongulés lophodontes (e.g., Tassy 1981, 1990, 1996 ; Domning *et al.* 1986 ; Mahboubi *et al.* 1986 ; Novacek 1986 ; Novacek & Wyss 1986 ; Tassy & Shoshani 1988 ; McKenna *et al.* 1989 ; Thewissen 1990 ; Froehlich 1999, 2002 ; Court 1992b, 1995 ; Thewissen & Domning 1992 ; Fischer & Tassy 1993 ; Domning 1994 ; Ray *et al.* 1994 ; Savage *et al.* 1994 ; Thewissen & Simons 2001 ; De Blieux & Simons 2002 ; Gheerbrant *et al.* 2005). En ce qui concerne *Barytherium*, encore largement inédit, la description des caractères se fonde sur Tassy (1990, 1994, 1996), Court (1995) et Shoshani *et al.* (1996).

Taxons comparés

Les taxons comparés de façon privilégiée ici avec *Phosphatherium* sont les proboscidiens. La comparaison est étendue aux représentants primitifs (représentatifs des morphotypes ancestraux) de plusieurs autres groupes d'ongulés qui ont été plus ou moins étroitement apparentés aux proboscidiens, ainsi qu'aux « condylarthres » phénacodontidés et à quelques taxons africains anciens importants tels que *Ocepeia* et *Khamsaconus*. L'objectif est la polarisation des caractères à la base des proboscidiens (comparaison extra-groupe) et l'analyse des relations inter-ordinales

des proboscidiens (e.g., hypothèses des Altungulata, Paenungulata, Tethytheria).

La liste des taxons comparés est la suivante :

Phosphatherium escuilliei, *Daouitherium*, *Numidotherium* (*N. koholense*), *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes primitifs (*Phiomia*, *Palaeomastodon*), *Khamsaconus* (holotype de *K. bulbosus* seulement), anthracobunidés (*Anthracobune pinfoldi*), siréniens primitifs (*Prorastomus*, *Pezosiren*, *Protosiren*, *Eosiren*, *Eotheroides*, *Prototherium*), desmostyliens (*Behemotops*), phénacoloiphidés (*Phenacoloiphus*, *Minchenella*, *Radinskya*), phénacodontidés (*Ectocion*), *Ocepeia*, périssodactyles primitifs (*Hyracotherium*, *Cymbalophus*, *Pachynolophus*), hyracoides primitifs (*Seggeurius*, *Microhyrax* et Pliohyracidae), embrithopodes (*Palaeoamasiidae*, *Arsinoitherium*).

En ce qui concerne *Khamsaconus*, seule une dp4 est connue (holotype de *K. bulbosus*). Le fragment de molaire inférieure attribué à ce genre par Gheerbrant *et al.* (1998) appartient en fait probablement à un hyracoïde proche de *Seggeurius*. Les caractères des molaires de *Khamsaconus* sont inférés d'après cette dp4. Celle-ci montre en effet de nettes réminiscences avec *P. escuilliei* (Gheerbrant *et al.* 1998), où la dp4 est très proche des molaires, malgré quelques différences. La comparaison de *Numidotherium* est fondée sur l'espèce *N. koholense*. *N. savagei*, dont seule la denture inférieure est connue (Court 1995), n'est pas intégré dans la matrice. Ses caractères singuliers par rapport à *N. koholense* sont toutefois mentionnés dans les commentaires. La denture supérieure de *Minchenella* est documentée par le spécimen 73160 (76) de Nonshan Fm conservant M1-3.

ANALYSE CLADISTIQUE DES CARACTÈRES

DE *PHOSPHATHERIUM ESCUILLIEI*,

RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES

Matrice des caractères et analyse de parcimonie

La liste et la matrice des caractères étudiés sont données dans le Tableau 11 et l'Annexe 2.

129 caractères dentaires et crâniens connus chez *P. escuilliei*, dont 12 non additifs, sont analysés ici à l'aide du programme Hennig86 (Farris 1988) et de son interface Winclada (Nixon

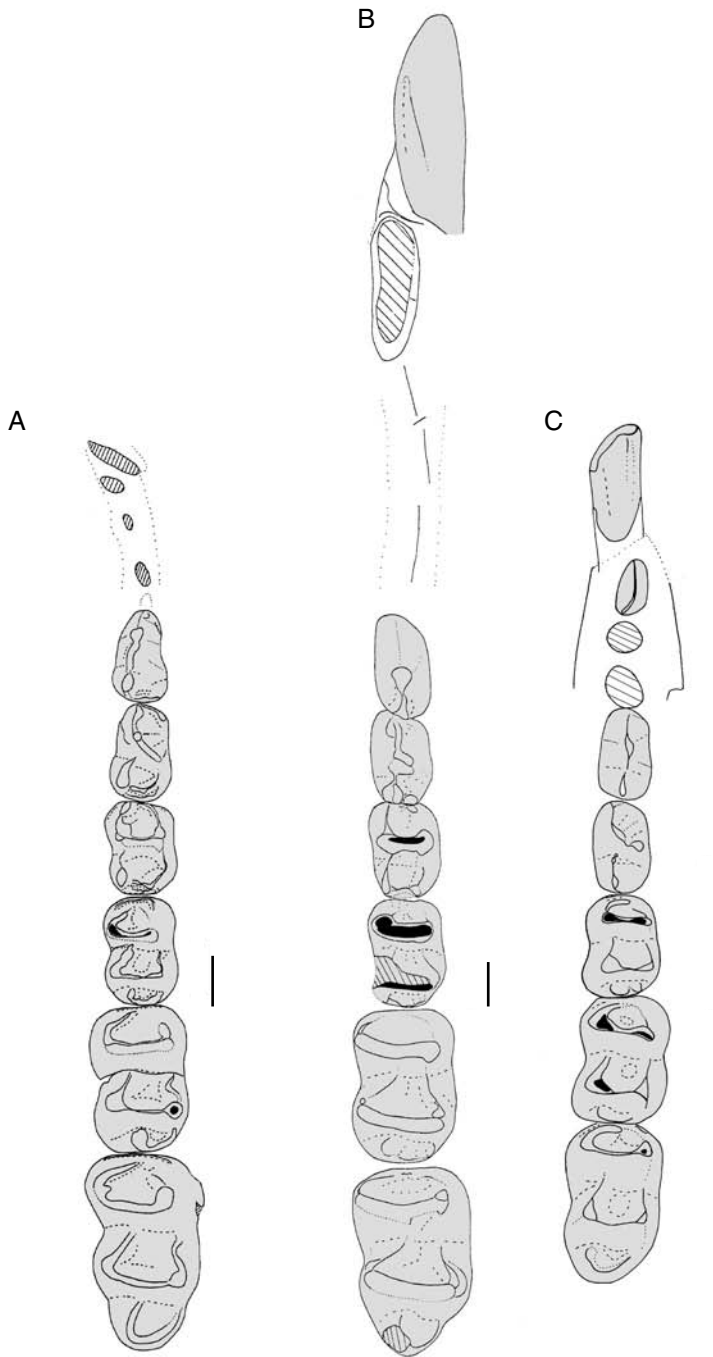


FIG. 27. — Comparaison de la denture inférieure des proboscidiens primitifs lophodontes : **A**, *Daouitherium rebouli* ; **B**, *Numidotherium koholense* ; **C**, *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996. Schéma des vues occlusales. Dentures non à l'échelle, ramenées à la même dimensions de m1. Cette figure montre que chez *Phosphatherium* la différence de taille est moins accusée entre m1 et les molaires postérieures que chez *Daouitherium* et *Numidotherium*, selon une disposition probablement primitive. Échelles : 10 mm.

TABLEAU 11. — Liste des caractères crâniens et dentaires étudiés de *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996. Abréviation : n, non additif.

1 - Pneumatisation des os de la cavité crânienne	69 - Molaires inférieures : orientation de la crête oblique
2 - Allure générale du crâne	70 - Molaires inférieures : développement et morphologie de la crête oblique
3 - Extension de la rangée dentaire	71 - Molaires inférieures : entocristide (n)
4 - Nasal : allongement	72 - Molaires inférieures : prémétacristide
5 - Nasal : élévation	73 - Molaires inférieures : postmétacristide, métastyle
6 - Fosses nasales	74 - Molaires inférieures : paraconide
7 - Contact prémaxillaire-frontal	75 - Molaires inférieures : trigonide et paracristide
8 - Lacrymal	76 - Molaires inférieures : protolophide
9 - Tubercule du lacrymal	77 - Molaires inférieures m1-2 : complexe postcristide-hypoconulide
10 - Position des orbites	78 - Molaires inférieures : hypolophide (entolophide)
11 - Composition de l'orbite, développement relatif du jugal et du maxillaire	79 - Molaires inférieures : complexe lophe distal (hypolophide)-postcristide (n)
12 - Foramen infra-orbitaire : développement	80 - Molaires inférieures : relations hypoconulide-entoconide
13 - Foramen infra-orbitaire : position	81 - Molaires inférieures m1-2 : position de l'hypoconulide (n)
14 - Fosse sous-maxillaire (= fosse sous-orbitaire)	82 - m1 : postentoconulide
15 - Tuber maxillae	83 - m2 : postentoconulide
16 - Lamina ascendens du palatin dans la fosse orbito-temporale	84 - m3 : postentoconulide
17 - Jugal	85 - Molaires inférieures : allure des lophes
18 - Constriction post-orbitaire	86 - Taille relative des molaires inférieures (m3) (n)
19 - Processus post-orbitaire du frontal	87 - m3 : développement du lobe postérieur (hypoconulide)
20 - Processus post-orbitaire du jugal (n)	88 - Nombre d'incisives supérieures
21 - Arcades zygomatiques	89 - Incisives supérieures : agrandissement absolu
22 - Squamosal (écaille)	90 - Agrandissement relatif de I1
23 - Processus zygomatique du squamosal	91 - Agrandissement relatif de I2
24 - Sutures pariétal et squamosal	92 - Incisives supérieures : défense
25 - Méat auditif externe : position	93 - Diastème supérieur antérieur
26 - Méat auditif externe et apophyse post-tympanique	94 - C1 : taille, présence
27 - Crête sagittale	95 - C1 : nombre de racines
28 - Crêtes nucales (c. lambdoïdes)	96 - (d)P1 : présence/absence
29 - Périotique : mastoïde (amastoidie)	97 - (d)P1 : nombre de racines
30 - Périotique : mastoïde (fenêtre)	98 - P2 : présence/absence
31 - Périotique : pars mastoïde	99 - P2 : nombre de racines (n)
32 - Périotique : pars cochlearis	100 - P2 : développement transversal et protocône
33 - Foramen post-glénodien (= f. rétroarticulaire)	101 - P3 : protocône : développement
34 - Foramen hypoglosse (f. condylien)	102 - P3 : protocône : position
35 - Foramen ethmoidien	103 - P3 : hypocône
36 - Foramen optique	104 - P3 : métacône
37 - Occipital	105 - P3-4 : conules
38 - Symphyse mandibulaire : extension par rapport aux prémolaires	106 - P3-4 : nombre de racines
39 - Symphyse mandibulaire : fusion	107 - P4 : métacône
40 - Branche horizontale : hauteur	108 - P4 : hypocône
41 - Apophyse coronoïde : position	109 - P4 : nombre de lophes
42 - Apophyse coronoïde : orientation	110 - Molaires supérieures : parastyle
43 - Apophyse coronoïde : développement	111 - Molaires supérieures : relations préparacrista et protolophe (n)
44 - Condyle articulaire	112 - Molaires supérieures (et dP4) : centrocrista
45 - Foramen coronoïde	113 - Molaires supérieures (et dP4) : mésostyle
46 - Dimensions dentaires	114 - Molaires supérieures : conules
47 - Nombre d'incisives inférieures	115 - M1 (et dP4) : postentoconule
48 - Incisives inférieures : allure	116 - M2 : postentoconule
49 - Incisives inférieures : agrandissement absolu	117 - M3 : postentoconule
50 - Incisives inférieures : agrandissement relatif de i1 (incisive centrale)	118 - Molaires supérieures : distocrista
51 - Incisives inférieures : agrandissement relatif de i2 (incisive latérale)	119 - Molaires supérieures : postprotocrista
52 - Incisives inférieures : défense	120 - Molaires supérieures : allure des lophes (n)
53 - Canine inférieure : présence	121 - Molaires supérieures : cingulum lingual
54 - Canines inférieures : nombre de racines	122 - Molaires supérieures : racine linguale (nombre de racines)
55 - Denture inférieure : diastème antérieur	123 - Molaires supérieures : taille relative (M3) (n)
56 - (d)p1 : présence	124 - Molaires supérieures : plan structural : dilambdodontie
57 - (d)p1 : nombre de racines	125 - Molaires supérieures : plan structural : lophodontie (n)
58 - Denture inférieure : p2	126 - Molaires inférieures : plan structural : lophodontie (n)
59 - p2 : nombre de racines	127 - M1/m1 : nombre de lophes
60 - p3-4 : nombre de racines (n)	128 - M2-3/m2-3 : nombre de lophes
61 - Prémolaires inférieures : molarisation	129 - Nombre de prémolaires
62 - Prémolaires inférieures p1-4 : simplification	
63 - Prémolaires inférieures : paraconide (position)	
64 - Prémolaires inférieures : paraconide (développement)	
65 - Prémolaires inférieures : bilophodontie de p4	
66 - Prémolaires inférieures : taille relative de p2	
67 - Prémolaires inférieures : extension de l'email	
68 - Prémolaires et molaires inférieures : cingulum labial	

1999), par comparaison avec 20 taxons. Parmi les proboscidiens, la comparaison est détaillée aux formes lophodontes primitives, aux deinotheres, à *Moeritherium* et à l'ensemble des éléphantiformes représentés par leurs genres primitifs *Palaeomastodon* et *Phiomia*. L'extra-groupe correspond ici au morphotype euthérien, présumé ici représenté par les leptictidés (e.g., Novacek 1986). La comparaison des proboscidiens est toutefois étendue aussi à l'ensemble des ongulés lophodontes (Altungulata = Pantomaxonia), y compris les « Phenacolophidae », et à leur formes présumées apparentées parmi les « condylarthres » telles que les Phenacodontidae et *Ocepeia*. Ils comprennent neuf taxons (*Ocepeia*, Phenacodontidae, Perissodactyla, *Radinskya*, Hyracoidea, *Phenacolophus*, *Minchenella*, Desmostylia, Sirenia ; voir leur systématique dans le Tableau 14) qui forment ce que l'on peut appeler le « groupe de branchement » *sensu* Antoine (2002 : 32). Ces extra-groupes permettent de tester non seulement la monophylie des Proboscidea, mais aussi celles des Tethytheria et des Paenungulata. Par contre, il faut souligner que la monophylie du clade Altungulata (et aussi des Taxeopoda) ne peut être testée significativement ici car l'analyse n'inclut pas les taxons extra-groupes importants qui participent à l'hypothèse alternative des Africana et Afrotheria issue des analyses moléculaires (Springer *et al.* 1997 ; Stanhope *et al.* 1998 ; Murphy *et al.* 2001). Il manque en particulier l'ordre des Macroscelidea présumé enraciné à la base des Paenungulata et des Tubulidentata, et formant avec eux le clade des Africana (Springer *et al.* 1997).

La matrice de données comporte 2580 états de caractères. Parmi ceux-ci 598 correspondent à des états de caractères non observés pour des raisons de préservation (codés « ? »), soit 23 % des états. Une telle situation est pratiquement la règle en paléontologie. Le résultat, du point de vue de l'analyse de parcimonie, est une optimisation d'un grand nombre d'états non observés qui peut être d'une part ambiguë et, d'autre part, source d'amplification du bruit si les états observés sont fortement contradictoires. On verra que, sur ce

plan, les caractères non observés affectent peu le niveau de résolution des arbres.

Résultats de l'analyse cladistique (Figs 28-31)

Deux analyses cladistiques de la matrice établie ici ont été développées par l'algorithme d'énumération implicite, un algorithme exact qui génère tous les arbres parcimonieux s'il y en a plusieurs (ce qui est le cas ici) : 1) une analyse non pondérée ; et 2) une analyse de la matrice après pondération successive.

Analyse non pondérée (Figs 28-30). L'analyse exacte non pondérée des 20 taxons et 129 caractères (commande *ie* de Hennig86 et interface Winclada) donne six arbres de longueur minimale ($L = 353$ pas, $IC = 48$ et $IR = 64$). Le consensus strict ($L = 371$ pas, $IC = 46$, $IR = 60$) montre (Fig. 28) que les contradictions entre les 17 nœuds internes dichotomiques de ces six arbres se réduisent à deux zones, une zone profonde et une zone superficielle :

- le nœud profond définissant la base des Altungulata, correspondant aux relations non résolues de *Radinskya* et des Perissodactyla ;
- et deux nœuds définissant les relations des proboscidiens évolués ; deux topologies possibles des proboscidiens figurent dans ces arbres : a) (*Phosphatherium*, *Khamsaconus*) (*Numidotherium* (*Daouitherium*, *Barytherium*)) (Deinotheriidae (*Moeritherium*, Elephantiformes))) et b) (*Phosphatherium*, *Khamsaconus*) (*Numidotherium* (*Daouitherium*, *Barytherium*)) (*Moeritherium* (Deinotheriidae, Elephantiformes))). Si la solution b paraît plus acceptable que a dans la position relative de *Moeritherium*, les deux solutions sont critiquables dans la position de *Daouitherium* groupe-frère de *Barytherium*. *Daouitherium* est en effet bien plus primitif que *Numidotherium* pour plusieurs caractères importants (cf. Diagnose).

Cet arbre de consensus n'inclut que 29 caractères non homoplastiques, dont six sont de position ambiguë (23, 30, 49, 86, 91, 102). D'autre part, 27 caractères ne soutiennent aucun nœud interne (ils changent autant qu'il leur est possible de changer, $IR = 0$).

Les données sont donc fortement homoplasiques. L'indice de rétention global est faible (IR = 64 pour les six arbres, IR = 60 pour le consensus). En règle générale, un indice de rétention situé entre 50 et 75 indique une forte homoplasie qui incite à la prudence quant à l'estimation de la qualité du signal (un score inférieur à 50 indiquant un signal extrêmement faible). Toutefois, les données sont suffisamment structurées pour que l'arbre de consensus strict soit relativement bien résolu. Cette structuration est principalement liée aux 83 caractères dentaires. L'analyse de ces seuls caractères dentaires donne cinq arbres (L = 258 pas, IC = 46, IR = 60) dont l'arbre de consensus strict (Fig. 29) montre que l'absence de résolution se situe dans la zone profonde (relations de *Radinskya* et des *Perissodactyla*). Les 45 caractères cranio-mandibulaires, quoique moins homoplasiques (l'indice de rétention de chacun des arbres de longueur minimale est de 77 contre 60 pour les caractères dentaires), sont moins pertinents. Le nombre maximal d'arbres sauvegardés est de 2973 arbres avec un signal d'« overflow » (L = 86 pas, IC = 59, IR = 77). L'arbre de consensus, très faiblement résolu (L = 130 pas, IC = 39, IR = 49), ne résout que les nœuds superficiels liés aux proboscidiens (Fig. 30). Le très grand nombre de caractères cranio-mandibulaires non observés compatibles avec différentes optimisations sur un grand nombre d'arbres de longueur minimale, est responsable de cette situation. Néanmoins, comme il est précisé plus haut, l'arbre de consensus issu de l'analyse simultanée des 129 caractères est relativement bien résolu (Fig. 28) malgré son faible indice de rétention (IR = 60) : le degré de contradiction entre les états observés n'est pas élevé entre caractères cranio-mandibulaires et dentaires d'une part et, d'autre part, à l'intérieur même de la distribution des caractères dentaires qui structurent l'arbre.

Analyse pondérée (Fig. 31). La pondération successive à partir des six arbres non pondérés (quatre itérations avant stabilité du résultat) donne trois arbres (L = 993 pas, IC = 73, IR = 85) dont le consensus strict (L = 993 pas, IC = 73,

IR = 85) montre (Fig. 31) que la seule contradiction réside dans la base des *Altungulata*, c'est-à-dire dans les relations de *Radinskya* et des *Perissodactyla*. Les différents nœuds impliquant les proboscidiens sont résolus, mais la topologie est différente de celles obtenues avant la pondération successive (notamment permutation des positions de *Daouitherium* et de *Numidothierium*). L'arbre de consensus obtenu après pondération successive maximise l'homologie de telle façon que celle-ci est, d'une certaine manière, surévaluée conformément à la logique de pondération successive. Les fondements de l'approche de pondération sont parfois critiqués ou, en tout cas, fortement soupçonnés d'introduire des décisions arbitraires (Swofford & Olsen 1990). Sans nous étendre trop longuement sur ce point, nous assimilons cette approche à une modélisation de type structural (« pattern ») du comportement des caractères, fondée sur le principe de parcimonie puisque le poids accordé aux caractères est lié aux scores d'homologie obtenus avant pondération successive (IC $\times$ IR = indice de cohérence recalculé (*rescaled consistency index*), selon la procédure préconisée par Farris 1988, 1989). Comme l'indice de rétention IR est le meilleur estimateur de l'homoplasie, une pondération successive fondée sur ce seul indice est également conduite (logiciel PAUP 3.1, Swofford 1993). L'arbre de consensus de trois arbres ainsi obtenu contient une différence notable par rapport à la Figure 31 : le clade (*Numidothierium* (*Daouitherium*, *Barytherium*)). Ce clade appartient à trois des arbres de l'analyse non pondérée (voir plus haut topologie (b) des proboscidiens) et la position de *Daouitherium* correspond à celle de tous les arbres non pondérés (Fig. 28).

L'arbre de consensus des trois arbres obtenus après pondération successive fondée sur l'indice de cohérence recalculé (IC $\times$ IR) (Fig. 31) est pris comme le résultat à partir duquel sont discutées les optimisations des états aux nœuds. Les sources des contradictions avec les arbres initiaux avant pondération successive et avec la pondération fondée sur l'indice de rétention (IR) sont discutées.

Cet arbre inclut 39 caractères non homoplasiques et 16 caractères qui ne soutiennent aucun

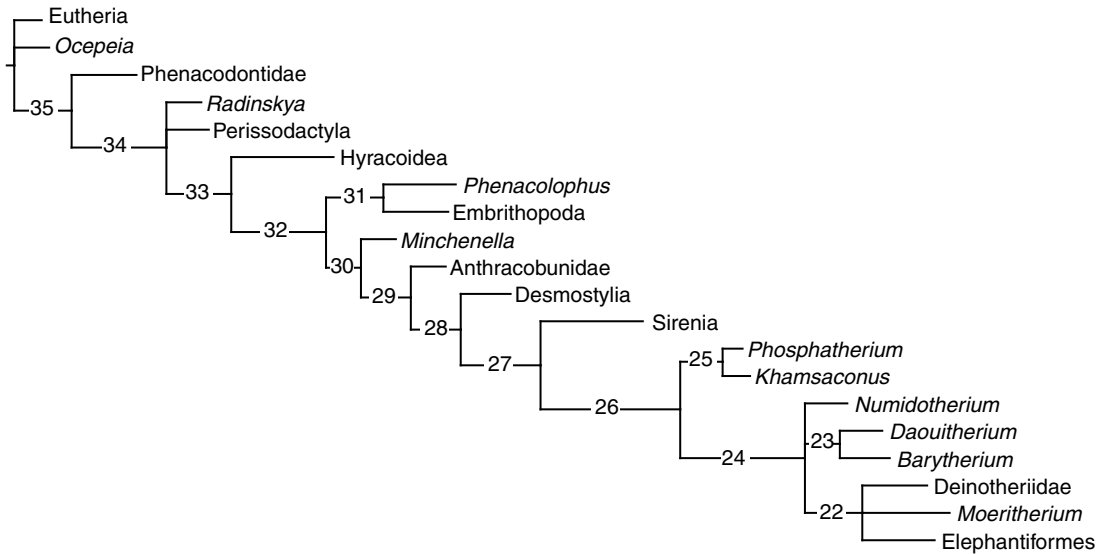


FIG. 28. — Cladogramme obtenu par l'analyse avec Hennig86 (Farris 1988) de la matrice établie ici (Annexe 2). Consensus des six cladogrammes obtenus après analyse de l'ensemble des caractères (1-129). La longueur des branches est proportionnelle à la robustesse des nœuds. L = 371 pas, IC = 46, IR = 60. En gras, caractères non homoplastiques (IR = 100) ; *, caractères homoplastiques.

Synapomorphies : nœud 35 : Taxeopoda : 61 (1) *, 68 (1) *, 71 (2) *, 74 (1) *, 77 (1) * ; nœud 34 : Altungulata : 9 (1) *, 39 (1) *, 80 (2) *, 119 (1) *, **120 (1)**, 122 (1) *, 125 (1) *, 126 (1) *, 127 (1) *, **128 (1)** ; nœud 33 : Paenungulata : 26 (1) *, 29 (1) *, 45 (1) *, 63 (1) *, **89 (1)**, 99 (1) * ; nœud 32 : 5 (1) *, 9 (0) *, **12 (1)**, 13 (1) *, 25 (1) *, 33 (12) *, 46 (1) *, 77 (3) *, 80 (3) *, **97 (1)** ; nœud 31 : 76 (1) *, 79 (3) *, 87 (0) *, 122 (2) *, 126 (2) * ; nœud 30 : Tethytheria : 84 (2) *, 122 (0) * ; nœud 29 : 73 (0) *, 75 (1) *, 85 (1) *, 110 (1) * ; nœud 28 : 59 (1) *, 69 (1) *, 107 (1) *, 112 (1) * ; nœud 27 : **14 (1)**, 38 (1) *, 68 (0) *, 115 (1) *, 116 (1) *, 117 (1) *, 118 (1) *, **120 (2)** ; nœud 26 : Proboscidea : **11 (1)**, 24 (1) *, **31 (1)**, 36 (1) *, **47 (1)**, 50 (1) *, **56 (1)**, 72 (1) *, 76 (1) *, 79 (3) *, 81 (2) *, 84 (1) *, 114 (1) *, 121 (0) *, 125 (2) *, 126 (2) * ; nœud 25 : 46 (0) *, 110 (0) *, 112 (0) * ; nœud 24 : 1 (1) *, **2 (1)**, **3 (1)**, 20 (1) *, **22 (1)**, 34 (1) *, 53 (1) *, 55 (1), 59 (1) *, 65 (1) *, 93 (2) *, 94 (12) *, **96 (1)**, 100 (1) * ; nœud 23 : 104 (0) *, 107 (0) * ; nœud 22 (« proboscidiens avancés ») : 32 (1) *, 50 (0) *, **51 (1)**, 82 (2) *, 107 (2) *.

Autapomorphies : *Ocepeia* : 63 (1) *, 72 (1) * ; Phenacodontidae : 5 (1) *, 21 (1) *, 26 (1) *, 57 (1) *, 113 (1) *, 124 (1) * ; *Radinskya* : 121 (0) *, 122 (2) * ; Perissodactyla : 15 (1) *, 24 (1) *, 111 (1) * ; Hyracoidea : 17 (1) *, 20 (2) *, 54 (0) *, 61 (0) *, 75 (1) *, 77 (0) *, 85 (1) *, 95 (0) *, 100 (2) *, 114 (1) *, 118 (1) * ; *Phenacolophus* : 57 (1) *, 59 (1) *, 63 (0) *, 71 (0) *, 74 (0) *, 99 (2) *, 101 (0) * ; Embrithopoda : 38 (1) *, 73 (0) *, 100 (1) *, 114 (1) *, 124 (2) *, 125 (0) * ; *Minchenella* : 57 (1) *, 119 (0) * ; Anthracobunidae : **43 (1)**, 72 (1) * ; Desmostylia : 83 (1) *, 87 (0) *, 107 (0) *, 113 (1) * ; Sirenia : 6 (1) *, 7 (1) *, **28 (1)**, 29 (0) *, 33 (0) *, 54 (0) *, **60 (2)**, **62 (1)**, 95 (0) *, 106 (0) *, 129 (0) * ; *Khamsaconus* : 111 (0) * ; *Daouitherium* : 53 (0) *, 55 (0) *, 67 (1) * ; *Numidotherium* : **66 (1)**, 67 (1) *, 110 (0) * ; *Barytherium* : 41 (1) *, 42 (1) *, **60 (1)**, 106 (2) *, 107 (0) *, 115 (0) *, 116 (0) *, 117 (0) *, 122 (2) * ; *Moeritherium* : 1 (0) *, **8 (1)**, **18 (1)**, 19 (1) *, 41 (1) *, 42 (1) *, 45 (0) *, 65 (0) *, 93 (1) * ; Deinotheriidae : 27 (1) *, 87 (0) *, 88 (3) *, **98 (1)**, 116 (0) *, 117 (0) * ; Elephantiformes : 10 (0) *, 20 (0) *, 36 (2) *, **92 (1)**, **99 (0) ***, **100 (0) ***, **128 (2)**.

Caractères ambigus non homoplastiques (deltrans) : **23 (1)** (nœud 28), **30 (1)** (Sirenia), **49 (1)** (nœud 32), **86 (1)** (Phenacodontidae), **86 (2)** (Altungulata), **91 (1)** (nœud 24) et **102 (1)** (nœud 35 : Taxeopoda).

nœud interne (IR = 0) contre respectivement 29 et 27 dans le cas de l'arbre de consensus obtenu avant pondération successive. Six caractères d'indice de rétention nul dans l'arbre de consensus non pondéré (37, 52, 58, 103, 108, 109), deviennent non homoplastiques dans l'arbre obtenu après pondération successive. Parmi les caractères optimisés de façon ambiguë, neuf ont un indice de rétention de 100, c'est-à-dire qu'ils sont une synapomorphie unique quel que soit le nœud où leur transformation est optimisée. Ce sont les caractères 2, 3, 22, 23, 30, 49, 86, 91, 96 et 102.

Parmi eux, le caractère 30 (1) est le plus fluctuant puisque l'état 1 peut être optimisé sur 14 nœuds internes différents (sur un total de 17). Cependant cette fluctuation est liée en grande partie à des taxons « non applicables » : il s'agit probablement d'une autapomorphie de sirénien. Huit autres caractères présentent des optimisations différentes sur un grand nombre de nœuds (de 7 à 13 nœuds) et sont tous très fortement homoplastiques (IR de 0 à 70) : 26 (IR = 57), 33 (IR = 70), 44 (IR = 40), 61 (IR = 40), 90 (IR = 0), 105 (IR = 25), 123 (IR = 33), 124 (IR = 25). Ce

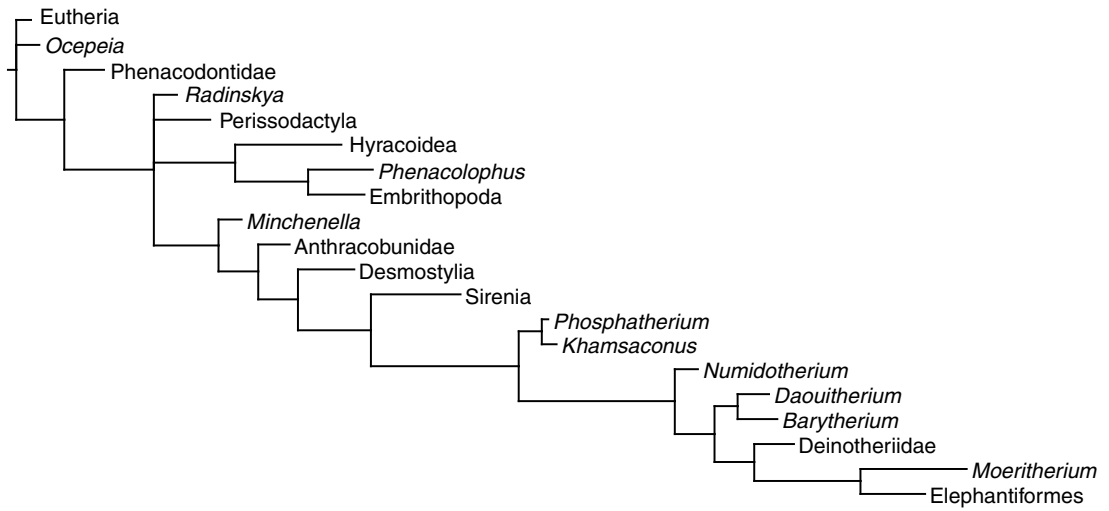


FIG. 29. — Cladogramme obtenu par l'analyse avec Hennig86 (Farris 1988) de la matrice établie ici (Annexe 2). Consensus résultat de l'analyse des seuls caractères dentaires (caractères 46-129). La longueur des branches est proportionnelle à la robustesse des nœuds. L = 258 pas, IC = 46, IR = 60 ; L = 131 pas, IC = 38, IR = 48.

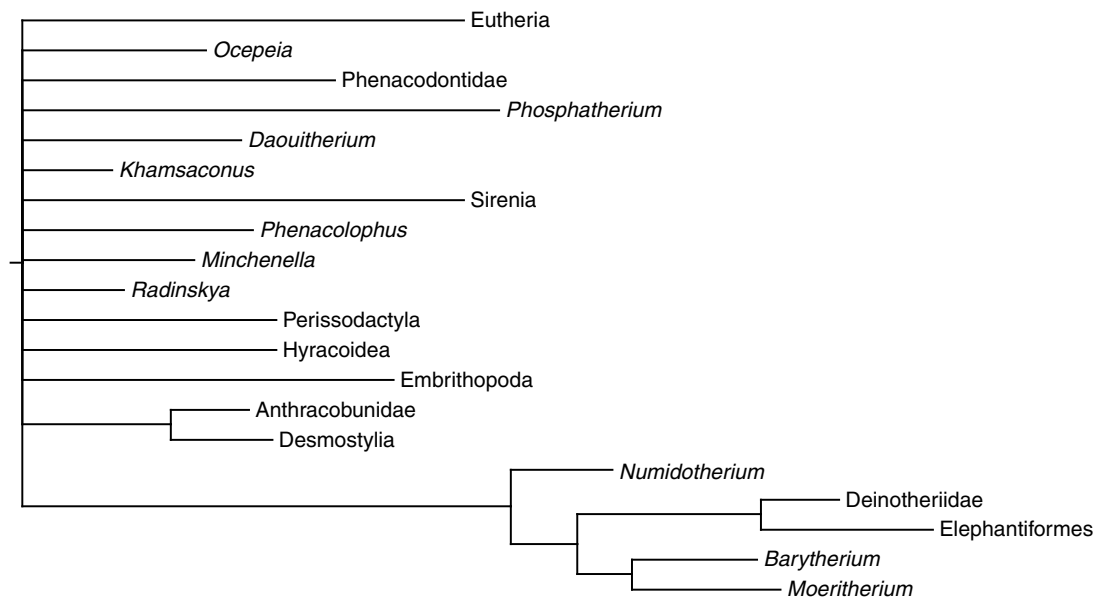


FIG. 30. — Cladogramme obtenu par l'analyse avec Hennig86 (Farris 1988) de la matrice établie ici (Annexe 2). Consensus résultat de l'analyse des seuls caractères cranio-mandibulaires (caractères 1-45). La longueur des branches est proportionnelle à la robustesse des nœuds. L = 130 pas, IC = 39, IR = 49.

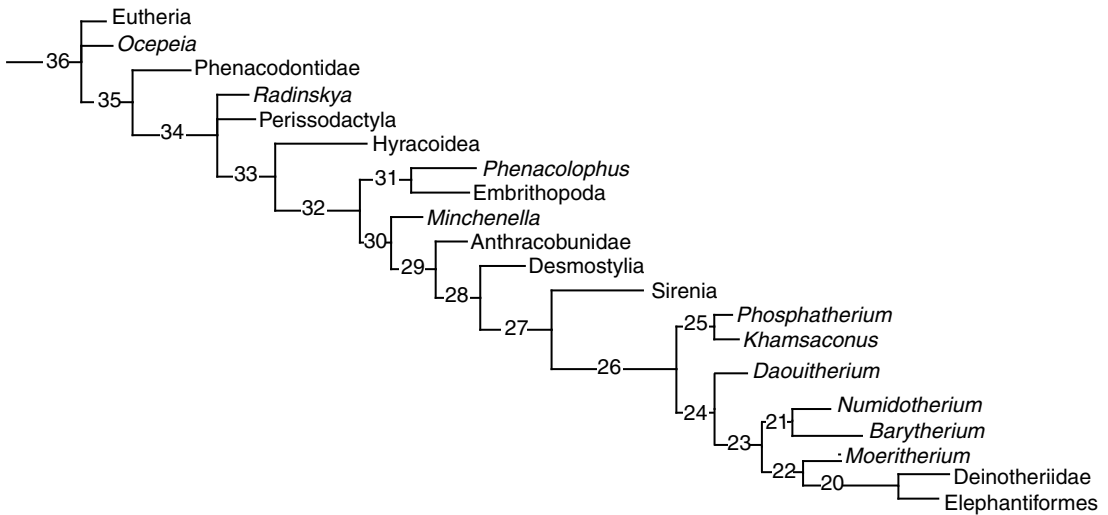


Fig. 31. — Cladogramme obtenu par l'analyse avec Hennig86 (Farris 1988) de la matrice établie ici (Annexe 2). Consensus des trois cladogrammes obtenus par pondération successive. La longueur des branches est proportionnelle à la robustesse des nœuds. L = 993 pas, IC = 73, IR = 85. En gras, caractères non homoplastiques (IR = 100) ; *, caractères homoplastiques. Les caractères ambigus renforcent particulièrement les nœuds 23 ou 24.

Synapomorphies : nœud 35 : Taxeopoda : 61 (1) *, 68 (1) *, 71 (2) *, 74 (1) *, 77 (1) * ; nœud 34 : Altungulata : 9 (1) *, 39 (1) *, 80 (2) *, 119 (1) *, **120 (1)**, 122 (1) *, 125 (1) *, 126 (1) *, **127 (1)**, **128 (1)** ; nœud 33 : Paenungulata : 26 (1) *, 29 (1) *, 45 (1) *, 63 (1) *, **89 (1)**, 99 (1) * ; nœud 32 : 5 (1) *, 9 (0) *, **12 (1)**, 13 (1) *, 25 (1) *, 33 (12) *, 46 (1) *, 77 (3) *, 80 (3) *, **97 (1)** ; nœud 31 : 76 (1) *, 79 (3) *, 87 (0) *, 122 (2) *, 126 (2) * ; nœud 30 : Tethytheria : 84 (2) *, 122 (0) * ; nœud 29 : 73 (0) *, 75 (1) *, 85 (1) *, 110 (1) * ; nœud 28 : 59 (1) *, 69 (1) *, 107 (1) *, 112 (1) * ; nœud 27 : **14 (1)**, 38 (1) *, 68 (0) *, 115 (1) *, 116 (1) *, 117 (1) *, 118 (1) *, **120 (2)** ; nœud 26 : Proboscidea : **11 (1)**, 24 (1) *, **31 (1)**, 36 (1) *, **47 (1)**, 50 (1) *, **56 (1)**, 72 (1) *, 76 (1) *, 79 (3) *, 81 (2) *, 84 (1) *, 125 (2) *, 126 (2) * ; nœud 25 : 46 (0) *, 110 (0) *, 112 (0) * ; nœud 24 : 59 (0) *, 65 (1) * ; nœud 23 : **53 (1)**, **55 (1)** ; nœud 22 (« proboscidiens avancés ») : 32 (1) *, 50 (0) *, **51 (1)**, 82 (2) *, 107 (2) * ; nœud 21 : 64 (1) * ; nœud 20 : 6 (1) *, 7 (1) *, 35 (1) *, **37 (1)**, **47 (2)**, **52 (1)**, **58 (1)**, 63 (0) *, 88 (2) *, 94 (2) *, **103 (1)**, **108 (1)**, **109 (1)**, 122 (2) *, **127 (2)**.

Autapomorphies : Oцеpeia : 63 (1) *, 72 (1) * ; Phenacodontidae : 5 (1) *, 21 (1) *, 26 (1) *, 57 (1) *, 113 (1) *, 124 (1) * ; Radinskya : 121 (0) *, 122 (2) * ; Perissodactyla : 15 (1) *, 24 (1) *, 111 (1) * ; Hyracoidea : 17 (1) *, 20 (2) *, 54 (0) *, 61 (0) *, 75 (1) *, 77 (0) *, 85 (1) *, 95 (0) *, 100 (2) *, 114 (1) *, 118 (1) * ; Phenacolophus : 57 (1) *, 59 (1) *, 63 (0) *, 71 (0) *, 74 (0) *, 99 (2) *, 101 (0) * ; Embrithopoda : 38 (1) *, 73 (0) *, 100 (1) *, 114 (1) *, 124 (2) *, 125 (0) * ; Minchenella : 57 (1) *, 119 (0) * ; Anthracobunidae : **43 (1)**, 72 (1) * ; Desmostylia : 83 (1) *, 87 (0) *, 107 (0) *, 113 (1) * ; Sirenia : 6 (1) *, 7 (1) *, **28 (1)**, 29 (0) *, 33 (0) *, 54 (0) *, **60 (2)**, **62 (1)**, 95 (0) *, 106 (0) *, 129 (0) * ; Khamsaconus : 111 (0) * ; Daouitherium : 67 (1) *, 104 (0) *, 107 (0) * ; Numidotherium : 61 (1) *, **66 (1)**, 67 (1) *, 110 (0) * ; Barytherium : 41 (1) *, 42 (1) *, **60 (1)**, 88 (1) *, 94 (2) *, 104 (0) *, 106 (2) *, 107 (0) *, 115 (0) *, 116 (0) *, 117 (0) *, 122 (2) * ; Moeritherium : **8 (1)**, **18 (1)**, 19 (1) *, 41 (1) *, 42 (1) *, 45 (0) *, 65 (0) * ; Deinotheriidae : 27 (1) *, 87 (0) *, 88 (3) *, **98 (1)**, 116 (0) *, 117 (0) * ; Elephantiformes : 10 (0) *, 20 (0) *, 36 (2) *, **92 (1)**, **128 (2)**.

Caractères ambigus non homoplastiques (deltrans) : **2 (1)** (nœud 23), **3 (1)** (nœud 23), **22 (1)** (nœud 23), **23 (1)** (nœud 28), **30 (1)** (Sirenia), **49 (1)** (nœud 32), **86 (1)** (Phenacodontidae), **86 (2)** (Altungulata), **91 (1)** (nœud 23), **96 (1)** (nœud 23) et **102 (1)** (Taxeopoda).

nombre est en fin de compte relativement faible en raison de la bonne structuration des différents arbres de longueur minimale et de l'arbre de consensus.

Dans la discussion qui suit concernant la structuration du cladogramme et l'interprétation des transformations évolutives, nous nous fondons sur les caractères non ambigus. Parmi ceux-ci, à la distinction entre caractères non homoplastiques et homoplastiques, nous ajoutons une subdivision des caractères homoplastiques en « faible-

ment homoplastiques » (IR $\geq$ 75) et « fortement homoplastiques » (IR $\leq$ 75). Ce choix est d'autant plus nécessaire que le raisonnement s'appuie sur l'arbre obtenu après pondération successive, c'est-à-dire après maximisation des indices (les indices sont calculés à partir des meilleurs scores sur l'ensemble des arbres).

Topologie des cladogrammes. Dans les deux analyses développées (pondérée et non pondérée), les arbres obtenus sont peu nombreux et globale-

ment bien résolus, spécialement pour la partie basale à la racine des proboscidiens (Figs 28 ; 31), et cela malgré une forte homoplasie. Dans les deux cas, l'arbre consensus montre une position relative non résolue de *Radinskya*, des périssodactyles et des autres ongulés lophodontes (Fig. 28 : nœud 34 ; Fig. 31 : nœud 34). Plusieurs points communs importants des cladogrammes obtenus méritent d'être soulignés :

- le clade des taxéopodes, qui rassemble les phénacodontes et les ongulés lophodontes, est soutenu dans tous les cas, mais il exclut *Ocepeia* ;
- les hyracoïdes sont apparentés aux téthythères plutôt qu'aux périssodactyles, ce qui soutient l'hypothèse du clade Paenungulata ;
- *Phenacolophus* et les embrithropodes sont groupes-frères comme l'ont conclu initialement McKenna & Manning (1977) ;
- les embrithropodes ont une position primitive notable comparativement aux analyses antérieures. Ils correspondent au groupe-frère des téthythères, et non à celui des proboscidiens *s.s.* (e.g., Court 1992b ; Fischer & Tassy 1993) ;
- le clade des téthythères est bien soutenu. Toutefois, l'appartenance des embrithropodes au clade des téthythères est plus discutable au regard de notre analyse. D'une part leur position basale remarquable dans ce clade associée à leurs spécialisations (autapomorphies) dentaires remarquables et divergentes méritent d'être soulignées dans un taxon particulier ; d'autre part, le clade *Phenacolophus*-embrithropodes semble avoir une position instable, d'après le cladogramme fondé sur les seuls caractères dentaires qui les rapprochent des hyracoïdes, comme Andrews (1906) l'a suggéré initialement ;
- *Minchenella*, les anthracobunidés et les desmostyliens sont des téthythères primitifs. Cela rejoint les conclusions antérieures : *Minchenella* et anthracobunidés : Wells & Gingerich (1983), Domning *et al.* (1986) ; desmostyliens : Tassy (1981) et Fischer & Tassy (1993). Il faut toutefois noter que la position relative de ces taxons reste la moins solide dans le cladogramme, elle est soutenue seulement par quelques homoplasies ;
- les siréniens sont le groupe-frère des proboscidiens, selon la vue classique (e.g., Tassy 1981) ;

– *Phosphatherium* est, avec *Khamsaconus*, le groupe-frère de l'ensemble des proboscidiens, et leur représentant le plus primitif ;

– les proboscidiens les plus primitifs sont des formes lophodontes, en accord avec leur distribution stratigraphique.

Commentaires des nœuds et de leurs caractères (Fig. 31). Les caractères homoplastiques sont indiqués par une astérisque * et nous donnons leur indice de rétention IR.

Ocepeia : Dans le cladogramme obtenu, *Ocepeia* occupe une position basale à côté des euthériens, par contraste avec l'étude initiale qui le rapproche des ongulés lophodontes (Gheerbrant *et al.* 2001), i.e. des Altungulata ou des Paenungulata (nœuds 34 ou 33), sur la base de la présence d'un hypolophide (= entolophide). Dans le cladogramme obtenu ici, ce caractère (78) représente ainsi une convergence avec les ongulés lophodontes, et non une synapomorphie, et *Ocepeia* est exclu des altongulés. *Ocepeia* est en fait même exclu des Taxeopoda (nœud 35), par contraste avec les réminiscences notables observées avec les phénacodontidés (Gheerbrant *et al.* 2001). L'analyse suggère ainsi qu'*Ocepeia* est un ongulé archaïque (« Condylarthra »). La connaissance de la denture supérieure d'*Ocepeia* reste néanmoins indispensable pour clarifier ses relations phylogénétiques remises en cause ici.

Nœud 35 : Taxeopoda

Le clade des Taxeopoda, qui associe phénacodontes et ongulés lophodontes (Archibald 1998), est soutenu ici par cinq caractères non ambigus, tous homoplastiques.

Un caractère est faiblement homoplastique :

- 77 (1) * : segment lingual de la postcristide (post-entocristide) réduit à absent, entoconide et hypoconulide séparés par une nette encoche plus ou moins étroite, segment labial de la postcristide (posthypocristide) bien développé et constant [réversion chez les hyracoïdes]. IR = 77. Ce trait préfigure la structure d'un hypoconulide cingulaire qui caractérise les embrithropodes et les téthythères.

Les autres caractères sont fortement homoplastiques :

- 64 (1) * : p4 submolariforme. IR = 40.
- 68 (1) * : prémolaires et molaires inférieures : cingulum labial présent [réversion chez l'ensemble (Sirenia, Proboscidea)]. IR = 57.
- 71 (2) * : entocristide réduite à absente [réversion chez *Phenacolophus* et *Phosphatherium*]. IR = 40.
- 74 (1) * : paraconide réduit ou absent [réversion chez *Phenacolophus*]. IR = 50.

Le caractère le moins homoplastique (77) suppose néanmoins une réversion chez les hyracoides qui nous paraît structuralement peu vraisemblable.

La molarisation des prémolaires (ici 61 (1)) est considérée par Thewissen & Domning (1992 : 499) comme un caractère précoce d'un clade voisin (leur « groupe B-C » = (((phénacodontes, meniscothères) altongulés))).

Nœud 34 : Altungulata

Ce nœud qui correspond au clade des ongulés lophodontes paraît l'un des mieux soutenus dans la partie profonde du cladogramme, avec 10 caractères non ambigus dont trois non homoplastiques (IR = 100) et deux caractères faiblement homoplastiques (80 (2) : IR = 85 ; 126 (1) : IR = 75).

Les synapomorphies uniques sont :

- 120 (1) : molaires supérieures : lophes nettement obliques.
- 127 (1) et 128 (1) : structure bilophodonte des M1/m1 et des M2-3/m2-3.

Les caractères faiblement homoplastiques sont :

- 80 (2) * : molaires inférieures : hypoconulide reculé, bas et plus décalé labialement par rapport à l'entoconide. IR = 85.
- 126 (1) : molaires inférieures bunodontes-lophodontes [convergence des embrithopodes]. IR = 75.

Les cinq caractères fortement homoplastiques (IR = 45 à 71) sont :

- 9 (1) * : tubercule du lacrymal présent [réversion chez l'ensemble (embrithopodes, *Phenacolophus*), et chez les téthythères]. IR = 50.
- 39 (1) * : symphyse mandibulaire soudée [réversion chez *Phosphatherium*]. IR = 50.

- 119 (1) * : molaires supérieures : postprotocrista réduite à absente. IR = 50.

- 122 (1) * : molaires supérieures : racine linguale en cours de subdivision (racine linguale élargie et pourvue d'un sillon vertical médian). IR = 45.

- 125 (1) * : molaires supérieures bunodontes-lophodontes [réversion chez les embrithopodes]. IR = 71.

Parmi ces traits très homoplastiques, le plan bunodonte-lophodonte des molaires supérieures (125 (1)) est plus remarquable. Il a un score qui s'approche de celui des molaires inférieures (126 (1)), la différence étant dans la réversion de ce caractère chez les embrithopodes. Les molaires supérieures de ces derniers supposent dans ce cladogramme une réversion considérable sur le plan structural, mais qui est soutenue par la parenté appuyée ici de *Phenacolophus*, lui plus classiquement bilophodonte (McKenna & Manning 1977).

Globalement, plusieurs des caractères de ce nœud correspondent à la structure lophodonte (bunodonte-lophodonte) des molaires (125 (1) *, 126 (1) *, 127 (1), 128 (1)) qui fonde classiquement le taxon des altongulés. D'autres traits de ce nœud sont aussi plus ou moins liés à la lophodontie ou son degré d'évolution (80 (2) *, 119 (1) *, 120 (1)).

Nœud 33 : Paenungulata

Ce clade, appelé ici Paenungulata car il contient les Hyracoidea, Sirenia et Proboscidea actuels (Tableau 14, et voir Gheerbrant *et al.* 2005), est soutenu par six caractères non ambigus dont un caractère non homoplastique et un caractère faiblement homoplastique.

La synapomorphie unique est :

- 89 (1) : incisives supérieures grandes. L'agrandissement des incisives inférieures (49 (1)) n'accompagne pas ici celui des supérieures car le caractère n'est pas connu chez les hyracoides primitifs et est optimisé de façon ambiguë.

Le caractère faiblement homoplastique est :

- 29 (1) * : périotique : amastoïdie [réversion chez les siréniens, ce qui correspond à la réapparition de la mastoïde dans une fenêtre haut placée entre squamosal et occipital]. IR = 75.

Ces deux caractères sont les plus importants de ce clade. Cependant, une réserve à leur égard tient au fait que chez *Phosphatherium* les incisives supérieures restent inconnues et que le caractère classique « amastoïdie » est mal visible.

Les caractères très homoplastiques sont :

– 26 (1) * : apophyse post-tympanique développée, méat auditif encore ouvert ventralement. IR = 57.

– 45 (1) * : foramen coronoïde présent [réversion chez *Moeritherium*]. IR = 66.

– 63 (1) * : prémolaires inférieures : paraconide élevé. IR = 40.

– 99 (1) * : trois racines chez P2 [réversion chez *Phosphatherium* et les éléphantiformes]. IR = 5.

Concernant ce dernier trait, l'hypothèse d'un morphotype ancestral de P2 à trois racines chez les Paenungulata est inattendue sur le plan structural, car cela suppose l'évolution secondaire (réversions) de deux racines chez *Phosphatherium* et les éléphantiformes et d'une racine chez *Phenacolophus*.

Parmi les caractères ambigus qui peuvent être situés sur ce nœud, on citera la dilambdodontie (124 (1)) (inconnu chez les siréniens et les desmostyliens). L'analyse admet ici une réversion surprenante de la dilambdodontie chez *Minchenella* et les Anthracobunidae, quoique déjà postulée chez les périssodactyles par Hooker (1989) (voir description du caractère).

Nœud 32 : ((Embrithopoda, *Phenacolophus*) Tethytheria)

Ce nœud est soutenu par 10 caractères non ambigus, dont deux ne sont pas homoplastiques et cinq sont faiblement homoplastiques.

Les caractères non homoplastiques sont :

– 12 (1) : grand foramen infra-orbitaire.

– 97 (1) : (d)P1 : une racine.

Les caractères faiblement homoplastiques sont :

– 13 (1) * : foramen infra-orbitaire proche de l'orbite, canal infra-orbitaire court. IR = 88.

– 25 (1) * : méat auditif externe sensiblement plus élevé par rapport à la rangée dentaire (proche de la hauteur de l'orbite) [réversion chez *Phosphatherium*]. IR = 80.

– 46 (1) * : grandes dimensions dentaires [réversion chez l'ensemble (*Phosphatherium*, *Kham-saconus*)]. IR = 85.

– 77 (3) * : m1-2 : régression complète de la post-cristide (hypoconulide cingulaire). IR = 77.

– 80 (3) * : molaires inférieures : hypoconulide reculé (cingulaire). IR = 85.

Les caractères très homoplastiques sont :

– 5 (1) * : nasal élevé par rapport au plan dentaire [convergence avec Phenacodontidae]. IR = 50.

– 9 (0) * : tubercule du lacrymal absent [réversion]. IR = 50.

– 33 (2) * : foramen post-glénoïdien déplacé médialement [réversion chez les siréniens]. IR = 70. La validité de ce caractère dépend d'une hypothèse forte d'homologie primaire entre le foramen post-glénoïdien et l'ouverture ventrale du *canalis temporalis*.

Parmi les caractères ambigus une autre synapomorphie présente à ce nœud ou au précédent est la présence de grandes incisives inférieures (49 (1)). La position basale des embrithopodes comparativement à l'ensemble des Tethytheria est un des résultats originaux de cette analyse.

Nœud 31 : (Embrithopoda, *Phenacolophus*)

Ce nœud est soutenu par cinq caractères non ambigus, tous homoplastiques.

Un seul caractère est faiblement homoplastique :

– 126 (2) * : molaires inférieures : structure lophodonte vraie. IR = 75.

Parmi les autres caractères, deux participent à la construction lophodonte vraie 76 (1) et 79 (3) qui représente une convergence avec les proboscidiens primitifs (IR = 50). Cette distribution des caractères liés à la lophodontie met en lumière l'homoplasie de cette structure. On notera également qu'une telle parenté de *Phenacolophus* suppose une réversion de la lophodontie des molaires supérieures des embrithopodes (125).

Nœud 30 : Tethytheria

Le clade de Tethytheria incluant *Minchenella* correspond ici à un nœud faiblement soutenu. Il repose sur seulement deux caractères non ambigus très homoplastiques :

– 84 (2) * : la présence d'un postentoconulide bien développé sur m3. IR = 45.

– 122 (0) * : molaires supérieures : racine linguale non divisée [réversion]. IR = 45.

La présence d'un postentoconulide sur m3 implique des réversions chez les proboscidiens. La réversion supposée ici d'une racine linguale aux molaires supérieures paraît structuralement moins vraisemblable que des convergences dans la division de cette racine linguale (*Radinskya*, *Perissodactyla*, *Hyracoidea*, *Embrithopoda* et *Proboscidea*).

Nœud 29 : (*Anthracobunidae* (*Desmostylia* (*Sirenia*, *Proboscidea*)))

Ce nœud est soutenu par cinq caractères non ambigus tous homoplastiques. Un caractère est faiblement homoplastique :

– 75 (1) * : molaires inférieures : trigonide court sensiblement pincé mésio-distalement, paracristide réduite. IR = 83.

Les caractères très homoplastiques sont :

– 73 (0) * : molaires inférieures : absence de post-métacristide et métastylide [réversion]. IR = 60.

– 85 (1) * : molaires inférieures : lophes bien transversaux. IR = 66.

– 110 (1) * : molaires supérieures : parastyle réduit à absent [réversion chez (*Phosphatherium* et *Khamsaconus*) et *Numidotherium*]. IR = 66.

– 111 (2) * : préparacrista très réduite ou absente [réversion chez *Khamsaconus*]. IR = 66.

La réversion du parastyle (110) dans le groupe (proboscidiens primitifs) admise ici nous paraît plus difficile sur le plan structural qu'une convergence des anthracobunidés, desmostyliens et siréniens. En tant que synapomorphie du nœud 29, 111 (2) n'admet qu'une réversion chez *Khamsaconus*. Et encore, celle-ci ne concerne – il faut le souligner – que le développement de la préparacrista (il y a jonction du protolophe et du paracône chez *Khamsaconus* ; voir description du caractère).

Nœud 28 : *Desmostylia* (*Sirenia*, *Proboscidea*)

Ce nœud est soutenu par quatre caractères non ambigus, tous homoplastiques. Le seul caractère faiblement homoplastique est :

– 112 (1) * : molaires supérieures (et dP4) : centrocrista réduite ou absente [réversion chez (*Phosphatherium* et *Khamsaconus*)]. IR = 83.

Les autres caractères (59 (1), 69 (1) et 107 (1)), très homoplastiques, ont des indices de rétention très faibles allant de 28 à 37 et ne sont guère significatifs. En fait, même le caractère 112 pose problème. Il admet ici une réversion dans le groupe (*Phosphatherium*, *Khamsaconus*) *a priori* peu vraisemblable. Il faut probablement en déduire que le morphotype ancestral de ce trait chez les desmostyliens et les siréniens est là mal connu. C'est aussi le cas du caractère 59 « nombre de racines sur p2 » (voir dans la conclusion de cette partie).

Ce nœud admet aussi plusieurs caractères ambigus (optimisation « deltran ») notables possibles : 23 (1) processus zygomatique du squamosal bien développé latéralement et très robuste ; 10 (1) * orbites antérieures ; 13 (2) * foramen infra-orbitaire sous l'orbite. Ces traits sont certainement présent à ce nœud : ils sont optimisés de façon ambiguë aux deux nœuds précédents parce qu'ils sont inconnus chez les anthracobunidés et chez *Minchenella*.

Nœud 27 : (*Sirenia*, *Proboscidea*)

Ce nœud qui correspond aux *Tethytheria* est bien soutenu, par huit caractères non ambigus dont deux non homoplastiques (IR = 100) et trois faiblement homoplastiques.

Les synapomorphies uniques sont :

– 14 (1) : fosse sous-maxillaire présente.

– 120 (2) : molaires supérieures : lophes plus transversaux.

Les caractères faiblement homoplastiques sont :

– 38 (1) * : symphyse étendue distalement en arrière des prémolaires antérieures [convergence avec les embrithopodes]. IR = 83.

– 115 (1) * : postentoconule présent sur M1 et dP4 [réversion chez *Barytherium*]. IR = 83.

– 118 (1) * : molaires supérieures : distocrista différenciée [convergence avec les hyracoïdes]. IR = 87.

Les caractères fortement homoplastiques sont :

– 68 (0) * : prémolaires et molaires inférieures : cingulum labial absent ou réduit [réversion]. IR = 57.

– 116 (1) * et 117 (1) * : postentoconule présent respectivement sur M2 et M3 [réversion chez *Barytherium* et chez les Deinotheriidae]. IR = 50. La présence d'un postentoconule (115 (1) *, 116 (1) * et 117 (1) *) apparaît être un des caractères-clés de ce nœud.

Nœud 26 : Proboscidea

Ce nœud, qui associe *Phosphatherium* à l'ensemble des autres proboscidiens, est l'un des mieux soutenus dans le cladogramme, avec 14 caractères non ambigus dont quatre ne sont pas homoplastiques (11 (1), 31 (1), 47 (1), 56 (1)) et trois faiblement homoplastiques (24 (1) *, IR = 75, 36 (1) *, IR = 80, 126 (2) *, IR = 75). Les sept autres caractères fortement homoplastiques ont des IR qui vont de 33 à 71. C'est le nœud le plus robuste avec celui qui associe les deinothères et les éléphantiformes (nœud 20).

Dans l'arbre de consensus avant pondération (Fig. 28), le nœud des Proboscidea est soutenu par les mêmes caractères avec une seule différence : le caractère 47 – le nombre d'incisives inférieures, un caractère à états multiples additifs – est homoplastique (IR = 83). L'homoplasie ne touche toutefois que la présence d'une seule incisive par demi-mâchoire (état 47 (2)) et non la présence de deux incisives par demi-mâchoire (état 47 (1)) qui est donc une synapomorphie unique des Proboscidea.

Les états diagnostiques non homoplastiques des Proboscidea sont donc :

- 11 (1) : processus zygomatique du maxillaire développé (sous l'orbite et latéralement) et robuste.
- 31 (1) : agrandissement de la *pars mastoidea* du périotique.
- 47 (1) : présence de deux incisives inférieures par demi-mâchoire : perte de i3.
- 56 (1) : (d)p1 absente.

Il faut toutefois noter que deux de ces traits restent à vérifier : perte de (d)p1 (56 (1)) et de i3 (47 (1)). En effet, l'identification (homologie) de la canine inférieure demande confirmation chez *Phosphatherium* (alternativement et moins probablement = i3 ou dp1) et le nombre d'incisives reste incertain chez *Daouitherium* (perte de i3 optimisée). De plus, on ne connaît pas le nombre

d'incisives supérieures de *Phosphatherium* et *Daouitherium*.

D'autres traits importants faiblement à moyennement homoplastiques sont :

- 24 (1) * : suture squamosal-frontal [convergence avec les périssodactyles]. IR = 75.
- 36 (1) * : foramen optique en position distale proche de la fente sphénoorbitaire, les deux alignés sous la *crista orbito-temporalis* [convergence avec les embrithopodes]. IR = 80.
- 125 (2) *, 126 (2) * : molaires supérieures et inférieures : structure lophodonte vraie [réversion chez les deinothères, ou convergences de la bunolophodontie chez *Moeritherium* et les éléphantiformes]. 125 : IR = 71 ; 126 : IR = 75.

Au plan dentaire, les caractères les plus remarquables pour ce groupe correspondent à la lophodontie vraie (76 (1), 79 (2), 125 (2), 126 (2)), même si ces traits sont homoplastiques. La bunolophodontie (125 (3), 126 (3)) évolue en effet par la suite à partir de ce morphotype, soit parallèlement chez *Moeritherium* et les éléphantiformes, soit une seule fois chez leur ancêtre commun (les deinothères étant secondairement lophodontes). Un autre caractère est notable, malgré sa forte homoplasie :

- 81 (2) * : molaires inférieures m1-2 : hypoco-nulide labial. IR = 66. L'homoplasie n'affecte pas en effet l'état 2 – hypoconulide en position labiale – qui caractérise ce seul nœud : c'est une synapomorphie unique des Proboscidea.

L'agrandissement de i1 est un caractère notable de ce nœud au plan structural, mais il apparaît fortement homoplastique avec une réversion chez les proboscidiens avancés (*Moeritherium* (deinothères, éléphantiformes)). Celle-ci est toutefois structuralement difficile à envisager.

La topologie étaye un morphotype ancestral lophodonte vrai pour l'ordre des Proboscidea. Par ailleurs, ce nœud semble confirmer le statut non seulement de téthythère mais aussi de proboscidiien de *Khamsaconus* (voir Gheerbrant *et al.* 1998), mais cela ne repose que sur des optimisations de caractères inconnus chez *Khamsaconus*. La lophodontie vraie chez *Khamsaconus* est néanmoins suggérée par la dP4 connue (Gheerbrant *et al.* 1998).

Nœud 25 : (*Phosphatherium*, *Khamsaconus*)

Phosphatherium, associé à *Khamsaconus*, est ici le groupe-frère de tous les autres proboscidiens. Ce nœud original fait de *Khamsaconus* le groupe-frère de *Phosphatherium*, en accord avec leur âge respectif. Il reste cependant très fragile, fondé sur trois caractères dentaires homoplastiques qui sont des réversions. Il s'agit des caractères 46 (0) * et 112 (0) * faiblement homoplastiques (respectivement IR = 85 et 83) et du caractère 110 (0) * très homoplastique (IR = 66). Si la réduction de taille (46 (0) *) ne peut être exclue *a priori*, la réapparition sur les molaires supérieures d'un parastyle distinct (110 (0) *) et de la centrocrista (112 (0) *) peuvent être expliquées par une mauvaise reconstitution, en l'état actuel des connaissances, du morphotype ancestral des téthythères primitifs (anthracobunidés, desmostyliens et siréniens).

Nœud 24 : (*Daouitherium* ((*Numidothierium*, *Barytherium*) (*Moeritherium* (Deinotheriidae, Elephantiformes))))

Deux caractères non ambigus soutiennent ce nœud dont un seul est faiblement homoplastique :

– 65 (1) * : p4 sub-bilophodonte [réversion chez *Moeritherium*]. IR = 75.

L'autre caractère est fortement homoplastique :

– 59 (0) * : p2 : 2 racines [réversion]. IR = 33.

Malgré leur homoplasie, ces deux caractères soutiennent ce nœud, quelles que soient les hypothèses de parenté à l'intérieur du groupe comme l'illustrent les Figures 31 et 28. La réversion d'une p2 biradiculée (59 (0)) admise ici est structuralement peu vraisemblable (voir discussion des caractères de *Phosphatherium*).

Nœud 23 : ((*Numidothierium*, *Barytherium*) (*Moeritherium* (Deinotheriidae, Elephantiformes)))

Ce nœud est soutenu par deux caractères non ambigus, non homoplastiques (IR = 100) :

– 53 (1) : canine inférieure absente.

– 55 (1) : diastème long, au moins entre i2 et p2.

Ce sont deux synapomorphies importantes qui confèrent une certaine solidité à ce nœud malgré le faible nombre de caractères. En parcimonie

non pondérée (Fig. 28), l'état dérivé de ces deux caractères est optimisé à la trifurcation qui suit le branchement de *Phosphatherium* et *Khamsaconus*, avec réversion chez *Daouitherium* chez qui ces traits sont présents à l'état 0 (IR = 75). De telles réversions sont toutefois considérables structuralement.

Nœud 21 : (*Numidothierium*, *Barytherium*)

La relation de type groupes-frères entre *Numidothierium* et *Barytherium* est fondée sur un seul caractère, fortement homoplastique :

– 64 (1) * : prémolaires inférieures : paraconide absent [convergence avec *Phosphatherium*]. IR = 50.

Ce nœud reste mal étayé et fragile comme l'est en général l'arrangement relatif des proboscidiens lophodontes. Dans le consensus non pondéré (Fig. 28) où *Barytherium* et *Daouitherium* sont deux groupes-frères, le caractère 64 est optimisé de façon ambiguë en 0 ou 1 chez (Sirenia, Proboscidea), chez les Proboscidea, chez (*Khamsaconus*, *Phosphatherium*), chez les proboscidiens évolués et chez (*Barytherium*, *Daouitherium*).

À noter ici que *Barytherium* apparaît notablement divergent au sein des proboscidiens : 12 autapomorphies non ambiguës, mais une seule non homoplastiques (60 (1) : quatre racines sur p3-4).

Nœud 22 : (*Moeritherium* (Deinotheriidae, Elephantiformes))

Ce nœud correspond à ce qu'on appelle ici les « proboscidiens avancés ».

Il est soutenu par cinq caractères non ambigus, dont un non homoplastique :

– 51 (1) : i2 (incisive latérale) >> i1 (incisive centrale).

Un caractère est faiblement homoplastique :

– 82 (2) * : m1 : postentoconulide présent, bien développé. IR = 80.

Les trois autres caractères sont très homoplastiques :

– 32 (1) * : périotique : fenêtre ronde (*f. cochleae*) et canal cochléaire (*cochleae canaliculus*) absents, foramen périlymphatique présent [convergence avec les embrithopodes]. IR = 50.

- 50 (0) * : i1 non agrandie [réversion]. IR = 66.
- 107 (2) * : P4 : métacône fort, plus ou moins séparé du paracône [convergence avec Taxeopoda]. IR = 37.

La trifurcation correspondant aux proboscidiens avancés dans l'arbre de consensus non pondéré (Fig. 28) est soutenue par les mêmes caractères qui ont les mêmes indices sauf 107 (2) * dont l'indice de rétention est à peine plus élevé (IR = 50). Ce nœud est donc plus solide que la seule synapomorphie identifiée (agrandissement de l'incisive latérale inférieure, i2) le laisserait supposer. Il convient toutefois de souligner que cette synapomorphie est fondée sur une hypothèse forte d'homologie primaire des incisives inférieures : présence d'une seule paire d'incisives permanentes sur la mandibule des deinothères et des éléphantiformes. À l'inverse, l'agrandissement de i1 caractérise les formes lophodontes primitives.

La bunolophodontie (125 (3), 126 (3)) caractérise également les taxons de ce nœud, mais elle apparaît homoplastique dans le groupe par suite de la lophodontie des deinothères. Il est à noter que selon le strict critère de la parcimonie, la bunolophodontie (125 (3), 126 (3)) partagée par *Moeritherium* et les éléphantiformes est ou bien une convergence entre ces deux taxons à partir d'une lophodontie ancestrale, ou bien une synapomorphie du nœud « proboscidiens avancés », la lophodontie étant alors une réversion chez les deinothères (autapomorphie). En tout état de cause les caractères 125 et 126 sont optimisés de façon ambiguë en 2 ou 3 (IR = respectivement 71 et 75) au nœud « proboscidiens avancés ».

Nœud 20 : (Deinotheriidae, Elephantiformes)

C'est le groupe le mieux soutenu dans le cladogramme : 15 caractères non ambigus, dont huit non homoplastiques.

Les synapomorphies uniques sont :

- 37 (1) : occipital : développement d'une fosse nucale occipitale, associée à une crête nucale médiane pour le tendon nuchal.
- 47 (2) : une incisive inférieure par demi-mâchoire.
- 52 (1) : une défense à croissance continue (i2).

- 58 (1) : p2 absente.
- 103 (1) : P3 : hypocône présent.
- 108 (1), 109 (1) : P4 : hypocône présent et morphologie bilophodonte.
- 127 (2) : M1/m1 : trilophodonte.

Parmi les caractères homoplastiques, citons la présence d'une seule paire d'incisive supérieure permanente (caractère 88 (2), IR = 66), trait non observé chez les deinothères qui n'ont plus d'incisive supérieure. Les fosses nasales reculées (6 (1) *) constituent une convergence avec les siréniens (IR = 50), mais sont sans doute significatives à ce niveau de la hiérarchie du cladogramme.

Les cinq autres caractères (7 (1) *, 35 (1) *, 63 (0) *, 94 (2) * et 122 (2) *) sont fortement homoplastiques (IR de 40 à 62).

Conclusions : apports de l'analyse cladistique de *Phosphatherium*

Dans l'ensemble les cladogrammes obtenus sont bien résolus, mais notablement homoplastiques. Ils supposent plusieurs réversions importantes difficiles à envisager structuralement et fonctionnellement, et moins probables que des convergences. Cela concerne surtout les caractères suivants :

- 39 : réversion de la fusion de la symphyse mandibulaire chez *Phosphatherium* ;
- 50 : réversion de l'agrandissement relatif de i1 chez l'ensemble (*Moeritherium* (deinothères, éléphantiformes)) ;
- 59 : retour à la présence de deux racines sur p2 chez *Phenacolophus* et les proboscidiens ;
- 77 : réapparition de la postentocristide chez les hyracoides ;
- 110 : réapparition du parastyle chez *Phosphatherium* ;
- 112 : réapparition de la centrocrista chez *Phosphatherium* et *Khamsaconus* ;
- 122 : racine linguale des molaires supérieures non divisée chez les Tethytheria (nœud 30) ;
- 125 : réversion de la lophodontie chez les embrithropodes (molaires supérieures).

Ces réversions considérables soulèvent en retour des questions à la fois sur les relations phylogénétiques impliquées, mais aussi sur certains caractères. Dans certains cas cela peut suggérer

alternativement des convergences et/ou un morphotype ancestral mal connu, notamment : 1) chez les téthythères nord-téthysiens et les siréniens (59, 110, 112, 113) ; et 2) chez les périssodactyles et les paenongulés (77, 125). D'autres traits (50, 122) peuvent mettre en cause certaines des relations obtenues. Par exemple, le caractère 50 (il agrandie), qui suppose ici une réversion considérable chez les proboscidiens avancés, s'accorderait mieux avec un clade de proboscidiens lophodontes – dont les relations restent par ailleurs fragiles. Certaines convergences également surprenantes, telles que la structure dilambdodonte talpidienne de l'ectolophe (caractères 124 + 113), posent les mêmes interrogations.

Outre la nature mal connue du morphotype ancestral de certains groupes, une explication simple à toutes ces difficultés réside dans l'échantillonnage taxonomique. Même si le nombre de taxons choisis dans l'analyse est élevé vis-à-vis du problème de la position de *Phosphatherium* parmi les proboscidiens, il n'en va pas de même pour celles des relations des Altungulata et Taxeopoda. Cette dissymétrie dans les taxons pertinents pour le « haut » et pour le « bas » du cladogramme est certainement responsable des distributions jugées *a priori* inappropriées de nombreux caractères. C'est pourquoi nous insistons pour que cette analyse soit prise pour ce qu'elle est : l'analyse de la position de *Phosphatherium* et le test de la monophylie des proboscidiens, des téthythères et des Paenungulata au vu des caractères introduits par l'anatomie désormais mieux connue de *Phosphatherium*.

Malgré ces problèmes, les cladogrammes obtenus illustrent des parentés supra-ordinales des ongulés lophodontes dont les grandes lignes sont proches des phylogénies issues des études précédentes, même si dans le détail la position de certains taxons n'est pas la même. Il faut souligner notamment la parenté parmi les téthythères primitifs des taxons nord-téthysiens tels que *Minchenella*, les anthracobunidés et les desmostyliens (Tassy 1981 ; Wells & Gingerich 1983 ; Domning *et al.* 1986 ; Shoshani 1986 ; Tassy & Shoshani 1988 ; Thewissen & Domning 1992 ; Fischer & Tassy 1993). On retrouve également la parenté des

embrithopodes parmi les paenongulés, et la relation des embrithopodes et de *Phenacolophus* (McKenna & Manning 1977). Néanmoins, l'échantillonnage systématique adopté ici ne permet pas de tester significativement la monophylie des taxeopodes (Thewissen & Domning 1992 ; Archibald 1998) et des altongulés (Prothero *et al.* 1988 ; = Pantomesaxonia).

Plusieurs résultats originaux de l'analyse de *Phosphatherium* méritent d'être soulignés ici. D'une part, c'est la position basale des embrithopodes parmi les paenongulés, comme première branche suivant les hyracoïdes, groupe-frère des téthythères et non des proboscidiens (e.g., Court 1992b ; Fischer & Tassy 1993). D'autre part, ce travail semble soutenir le groupe controversé des Paenungulata, en accord avec Novacek & Wyss (1986) et les résultats des analyses moléculaires. Les caractères de ce clade restent toutefois homoplastiques ou pour certains à vérifier chez *Phosphatherium*. Enfin, *Minchenella*, les anthracobunidés et les desmostyliens représentent des branches latérales successives précédant le clade (Sirenia, Proboscidea). Les Anthracobunidae sont ainsi écartés ici des Proboscidea et ces derniers représentent un clade strictement africain. La relation mutuelle de ces téthythères primitifs reste toutefois mal étayée et on ne peut exclure que certains forment un clade particulier (e.g., anthracobunidés, desmostyliens ; voir Fig. 30). Enfin on notera que l'analyse écarte *Ocepeia* des Taxeopoda.

L'étude étaye en définitive la monophylie des proboscidiens et la parenté avec eux de *Phosphatherium* qui est leur représentant le plus primitif. Les caractères archaïques les plus remarquables de *Phosphatherium* sont résumés dans les Tableaux 12 et 13. Il faut noter que ce cachet primitif de *Phosphatherium* est encore plus notable pour le crâne que pour la denture qui est comparativement plus avancée, bien plus proche de celle des autres proboscidiens primitifs (e.g., morphologie des molaires).

À côté de ces traits plésiomorphes notables, l'étude met en lumière plusieurs caractères proboscidiens de *Phosphatherium*. Les plus remarquables sont le développement du processus

TABLEAU 12. — Caractères primitifs de *Phosphatherium* : crâne. Les numéros correspondent aux caractères décrits dans le texte ; **s.n.**, sans numéro.

N°	Caractères	Niveau de synapomorphie
1	Traces de pneumatisation des os de la cavité crânienne	Tethytheria ou Paenungulata
2	Crâne allongé avec une partie faciale deux fois plus allongée que la partie cérébrale	Eutheria
3	Rangée dentaire étendue jusqu'au milieu de la longueur du crâne	Eutheria
4-5	Nasal probablement allongé, élevé et situé en avant des orbites	Eutheria
6	Fosses nasales en position antérieure	Eutheria
7	Contact prémaxillaire-frontal absent	Eutheria
8	Lacrymal présent	Eutheria
9	Tubercule du lacrymal absent	Eutheria
15	Absence de tuber maxillae	Eutheria
18	Constriction post-orbitaire très prononcée	Eutheria
19	Présence d'un processus post-orbitaire du frontal	Eutheria
20	Pas de processus post-orbitaire du jugal, ou celui-ci reste faible	Eutheria
21	Arcades zygomatiques très divergentes latéralement et étendues loin postérieurement (connu chez <i>Deltatherium</i> et les arctocytonidés)	Tethytheria ?, Ungulata ?, Condylathra ?
25	Méat auditif externe relativement bas	Eutheria
26	Méat auditif externe ouvert ventralement	Tethytheria ? Paenungulata ? Ungulata ?
27-28	Crête sagittale présente, crêtes nucales fortes et saillantes	Eutheria
29	Amastoidie	Paenungulata
32	Périotique : fenêtre ronde (<i>f. cochleae</i>) et canal cochléaire (<i>cochleae canaliculus</i>) présents	Theria
34	Foramen hypoglosse présent	Eutheria
35	Position antérieure du foramen ethmoïde	Eutheria
37	Occipital sub-circulaire et planéiforme, sans crête médiane pour le tendon nuchal	Eutheria
46	Petite taille	Eutheria
s.n.	Contact lacrymal-nasal absent	Eutheria
s.n.	Apophyse inférieure du jugal absente au départ du maxillaire	Eutheria
s.n.	Faible élévation de l'arrière-crâne et du pariétal, mais plus prononcée que les « condylarthres » tels que les arctocytonidés	Paenungulata ? Altungulata ?
s.n.	Boîte crânienne très comprimée transversalement en avant des crêtes nucales, cavité cérébrale sub-sphérique	Eutheria, Ungulata
s.n.	Condyles occipitaux peu puissants	Eutheria
s.n.	Canal de l'alisphénoïde présent	Eutheria
s.n.	? Développement d'une possible extension latérale du tympanique	Tethytheria

zygomatique du maxillaire (contribuant à l'ouverture de l'orbite dans le maxillaire), le développement de la *pars mastoïdea* du périotique et l'hypoconulide labial. La perte de i3 et (d)p1 sont deux autres synapomorphies importantes, mais elles restent à vérifier avec l'homologie de la canine inférieure identifiée chez *Phosphatherium*. Les autres traits proboscidiens de *Phosphatherium* sont structurellement importants, mais homoplasiques au regard de l'analyse : foramen optique distal (convergence avec les embrithopodes), suture frontal-squamosal (convergence avec périssodactyles), morphologie lophodonte vraie (pos-

sible réversion dans l'ordre) et il agrandie (réversion dans l'ordre). L'étude de *Phosphatherium* étaye un morphotype ancestral lophodonte vrai pour l'ordre.

Aucun caractère autapomorphique non ambigu de *Phosphatherium* ne ressort dans cette analyse. Les traits dérivés les plus remarquables de *Phosphatherium* au sein des Proboscidea, tels que la cristide obliqua peu oblique (69 (2)) et la p2 uniradiculée (59 (1)), apparaissent en effet homoplasiques. La p2 uniradiculée est interprétée dans le cladogramme comme une synapomorphie avec les desmostyliens et les siréniens, suivie d'une

TABLEAU 13. — Caractères primitifs de *Phosphatherium* : mandibule et denture. Les numéros correspondent aux caractères décrits dans le texte.

N°	Caractères	Niveau de synapomorphie
39	Symphyse mandibulaire non soudée, étendue distalement jusque sous p3	Eutheria
44	Condyle mandibulaire bas et corpus mandibulaire étroit	Eutheria
53, 94, 96	(d)P1 et C1/1 conservées	Eutheria
55	Diastème inférieur absent	Eutheria, « Condylarthra »
61, 103, 105, 108	Prémolaires inférieures simplifiées, P3-4 dont le métacône est faible, sans métaconule et sans hypocône	Eutheria, Paenungulata ?
78, 125, 126	Bilophodontie	Ungulata ?, Altungulata ?, Paenungulata ?
86, 123	Taille des molaires croissante distalement	Altungulata ou Paenungulata
93	Diastème supérieur faible	Eutheria
112, 124	Centrocrista présente, structure dilambdodonte (talpidienne)	Paenungulata ou Altungulata
113	Mésostyle présent	Paenungulata ou Altungulata

réversion chez les proboscidiens. Mais on peut penser *a priori* qu'une convergence avec les desmostyliens et avec les siréniens, quoique plus coûteuse, est plus vraisemblable. Au sein des Proboscidea, ce trait n'est connu que chez *Numidotherium savagei*. La cristide obliqua peu oblique représente, elle, une convergence avec *Moeritherium* et les éléphantiformes (IR = 28). Deux autres traits notables mais homoplastiques de *Phosphatherium* sont l'absence de paraconide aux prémolaires inférieures (64 (1) * : convergence avec (*Numidotherium*, *Barytherium*) ; IR = 50), et le mésostyle distinct (113 (1) * : convergence avec Phenacodontidae, hyracoïdes (embrithopodes, *Phenacolophus*), desmostyliens ; IR = 20). Les autres traits singuliers de *Phosphatherium* sont des caractères ambigus (optimisation « delayed transformation »). Le plus important est le postentoconulide présent à l'état de trace sur m1 (82 (1) * ; IR = 80). Ce caractère reste cependant mal connu chez les téthythères et notamment chez les siréniens primitifs. Plusieurs éléments – tels que la répartition du postentoconulide de m3, mais aussi celle du postentoconule – laissent suspecter un caractère plésiomorphe au sein des téthythères (voir description du caractère en Annexe 1).

Le statut de *Phosphatherium* est intéressant. Si l'on retient l'ensemble des caractères, y compris ambigus – de loin les plus nombreux –, la longueur de la branche menant du nœud 25 (*Phosphatherium*, *Khamsaconus*) à *Phosphatherium* peut être estimée de 0 à 35 pas. Cela veut dire que *Phosphatherium* peut tout aussi bien être tenu pour l'ancêtre de *Khamsaconus* que pour une forme très dérivée. Une part de l'explication vaut dans le très grand nombre de caractères non observés chez *Khamsaconus*, tandis que la singularité de *Khamsaconus* tient à deux réversions très homoplastiques (111 (0) et 122 (0)) peu significatives, pouvant être dues à la mauvaise connaissance des téthythères primitifs (morphotype ancestral des anthracobunidés et des desmostyliens encore mal documenté). D'autre part, la longueur de la branche interne menant du morphotype ancestral des Proboscidea au nœud (*Phosphatherium*, *Khamsaconus*) ne contient que trois transformations non ambiguës, toutes homoplastiques (voir nœud 25). Cela signifie que bien que *Phosphatherium* n'apparaisse pas comme un ancêtre pour les autres proboscidiens, ses traits dérivés (éventuellement partagés par *Khamsaconus*) ne sont pas très significatifs.

TABLEAU 14. — Systématique adoptée des proboscidiens et des autres ongulés lophodontes reflétant les parentés illustrées par le cladogramme issu du présent travail (Fig. 31). Les taxons fossiles sont tous introduits dans la hiérarchie en tant que catégorie « plésion » *sensu* Patterson & Rosen (1977). *, non Phosphatheriidae.

Taxeopoda
Phenacodontidae
Altungulata (= Pantomesaxonia)
Radinskya
Perissodactyla
Paenungulata
Hyracoidea
Embrithopoda
<i>Phenacolophus</i>
Tethytheria
Minchenella
Anthracobunidae
Desmostylia
Sirenia
Proboscidea
Phosphatheriidae
<i>Phosphatherium</i>
?Khamsaconus
Famille incertae sedis*, <i>Daouitherium</i>
Numidotheriidae, <i>Numidotherium</i>
Barytheriidae, <i>Barytherium</i>
Moeritheriidae, <i>Moeritherium</i>
Deinotheriidae
Éléphantiformes

Les relations à l'intérieur des Proboscidea ne sont pas complètement résolues (e.g., analyse non pondérée : Fig. 28). Le cladogramme obtenu après pondération successive fournit un arbre consensus largement résolu (Fig. 31) qui concorde bien avec la précédente analyse de *Daouitherium* (Gheerbrant *et al.* 2002). Mais la relation des groupes lophodontes est encore mal établie, aussi bien à l'égard de l'analyse de pondération successive (caractères peu nombreux et essentiellement homoplastiques), que de l'analyse non pondérée (solutions alternatives). Dans le cladogramme issu de la pondération successive (Fig. 31), les formes lophodontes s'enracinent à la base de l'arbre et les taxons bunolophodontes correspondent aux dernières branches. Les deinotheres, groupe-frère des éléphantiformes, font toutefois exception, dans un nœud qui est le plus robuste du cladogramme. Les autres formes lophodontes s'organisent selon une séquence successive de plésions, en accord avec la distribution

stratigraphique. *A priori*, cette topologie des proboscidiens primitifs n'étaye pas l'existence d'un grand groupe lophodonte (hypothèse des Plesielephantiformes Shoshani *et al.* 2001, ou des Barytherioidea). Toutefois un clade lophodonte (*Numidotherium* (*Daouitherium*, *Barytherium*)) ressort dans trois des arbres de l'analyse non pondérée. Ce même clade, qui peut être appelé Barytherioidea par extension du concept de Jaeger (*in* Mahboubi *et al.* 1986), apparaît dans l'analyse de pondération successive utilisant le seul indice de rétention (calculé par PAUP 3.1). En outre, les nœuds 24 et 21 du cladogramme examiné (Fig. 31) sont soutenus par seulement quelques homoplasies. Cela montre que l'arrangement des proboscidiens lophodontes primitifs reste fragile, encore mal connu.

Dans tous les cas *Phosphatherium* et *Daouitherium* représentent des lignées bien distinctes appartenant à deux familles différentes. La question est moins tranchée dans le cas de *Daouitherium* comparativement à *Barytherium* et *Numidotherium* dans l'analyse non pondérée (Fig. 28) et sa position familiale reste incertaine. Un regroupement possible de *Numidotherium* et *Barytherium* dans un même clade est suggéré par l'analyse de pondération successive (Fig. 31). La systématique des ongulés lophodontes et des proboscidiens adoptée en définitive dans ce travail, conforme aux résultats de l'analyse cladistique, est illustrée dans le Tableau 14.

CONCLUSIONS

Ce travail permet de mieux caractériser l'anatomie du plus ancien proboscideen connu et les relations basales dans l'ordre. Une première reconstitution du crâne et de l'ensemble de la denture de *Phosphatherium escuilliei* est proposée (Figs 6 ; 32). L'essentiel du squelette post-crânien de l'espèce reste toutefois inconnu. La connaissance des grands traits du mode de locomotion de *Phosphatherium* est une question importante relativement à l'hypothèse de base d'un morphotype ancestral semi-aquatique des Tethytheria.

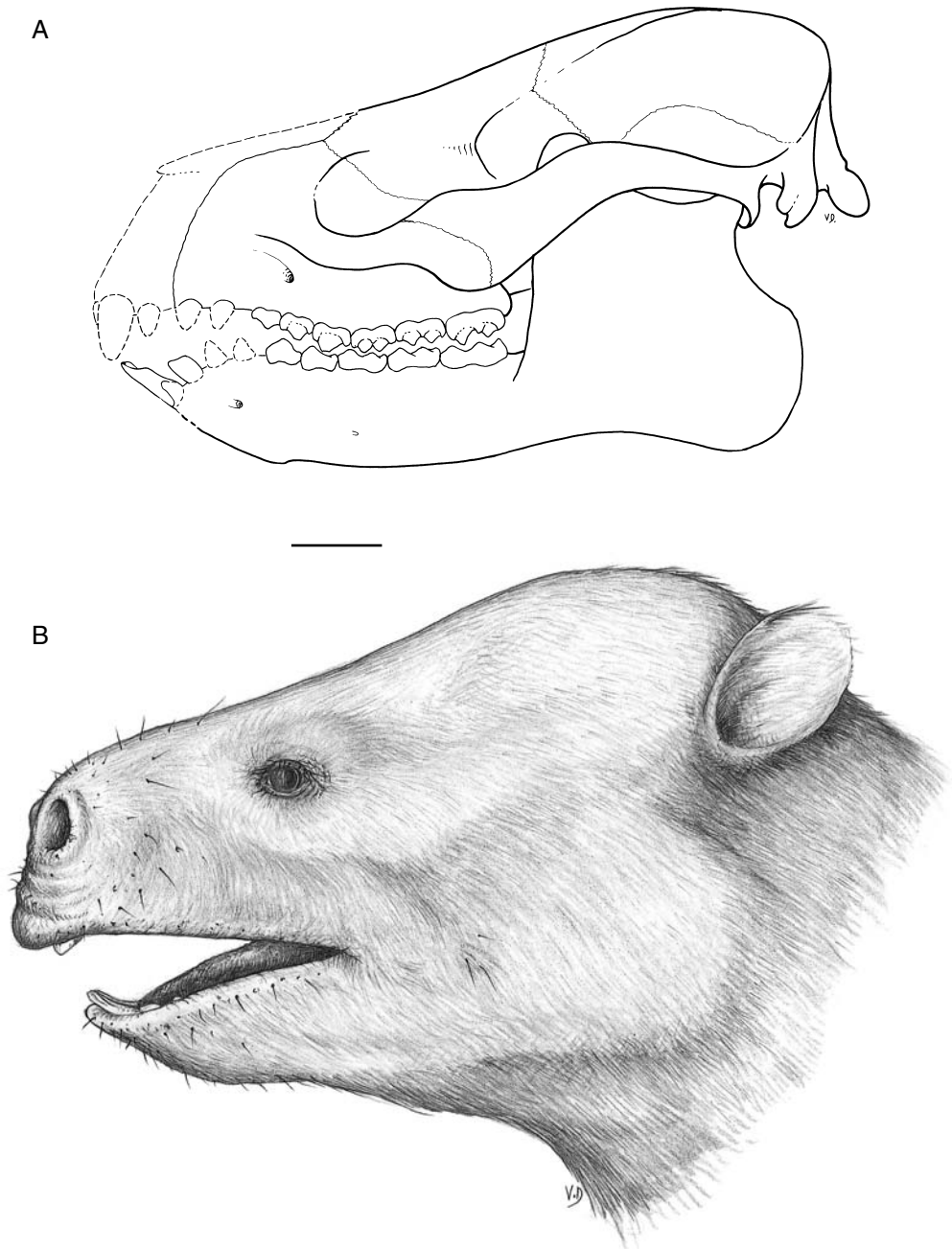


FIG. 32. — Reconstitution de la tête de *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996 d'après le matériel actuellement connu ; **A**, tête osseuse (crâne et mandibule) ; **B**, tête habillée. Échelle : 20 mm. Dessins : Dominique Visset.

L'étude confirme à la fois le cachet remarquablement archaïque de *Phosphatherium escuilliei*, en particulier dans la denture antérieure et le crâne, mais aussi son affinité avec les proboscidiens dont il permet de préciser le morphotype ancestral. Plus généralement, *P. escuilliei* est un témoin remarquable des débuts de la radiation placentaire moderne, à un stade extrêmement précoce encore très proche du plan généralisé du grade « condylarthre » qui caractérise le début du Paléogène. C'est l'un des rares taxons fossiles (bien) connus jalonnant la naissance d'un ordre moderne de mammifère à ce stade.

Les synapomorphies majeures de Proboscidea reconnues chez *Phosphatherium escuilliei* sont l'important développement du maxillaire qui participe au bord ventral de l'orbite et au processus zygomatique, la *pars mastoidea* bien développée du périotique et l'hypoconulide labial. La perte de i3 et (d)p1 sont aussi des synapomorphies potentielles importantes de Proboscidea, mais elles demandent confirmation chez *Phosphatherium* et *Daouitherium*. D'autres caractères de proboscidiens reconnus chez *Phosphatherium* sont importants, mais sont des homoplasies : la suture frontal-squamosal, le foramen optique distal, la morphologie lophodonte vraie des molaires et l'incisive centrale (i1) agrandie.

La lophodontie de *Phosphatherium* est remarquablement spécialisée, très proche des taxons plus récents de l'Éocène et de l'Oligocène inférieur (*Numidotherium*, *Barytherium*), par contraste avec le cachet primitif notable de l'anatomie crânienne. Cela traduit des adaptations trophiques (régime folivore spécialisé) précoces – dès la transition Paléocène-Éocène – dans le paléoécosystème africain. La niche écologique impliquée semble ainsi avoir représenté une composante importante et relativement stable des milieux continentaux paléogènes de la province arabo-africaine.

L'analyse cladistique confirme la monophylie des Proboscidea et la parenté de *Moeritherium* avec les proboscidiens avancés, mais les relations des taxons lophodontes – c'est-à-dire les premières étapes de la différenciation des Proboscidea – ne sont pas complètement établies dans l'ordre. La

pondération successive suggère la mise en séquence des formes lophodontes *Phosphatherium*, *Daouitherium*, et *Numidotherium* à la base des proboscidiens avancés, et étagées en conformité avec leur âge respectif. Cela semble aller contre le concept d'un grand clade lophodonte, i.e. Plesielephantiformes ou Barytherioidea. Toutefois, il faut souligner que les relations de ces proboscidiens lophodontes restent encore fragiles, aussi bien d'après l'analyse pondérée (Fig. 31 : nœuds 21 et 24), que l'analyse non pondérée qui figure la solution alternative d'un clade (*Numidotherium* (*Barytherium*, *Daouitherium*)) dans trois des six arbres obtenus. Dans toutes les analyses, *Phosphatherium* représente une branche basale bien distincte pour laquelle la famille des Phosphatheriidae n. fam. est érigée ici. Il faut toutefois noter que les traits dérivés de *Phosphatherium* au sein des Proboscidea restent peu significatifs, ce qui en fait une forme structurale ancestrale remarquable de l'ordre. La position de *Khamsaconus* dans les Phosphatheriidae n. fam. est possible, mais elle reste à démontrer sur un matériel plus représentatif. La position familiale de *Daouitherium* reste encore incertaine vis-à-vis de *Numidotherium* et *Barytherium* au regard de l'analyse.

L'analyse de *Phosphatherium* élargie à l'ensemble des grands groupes et taxons basaux d'ongulés lophodontes aboutit à une unique topologie supra-ordinale résolue (à l'exception des périssodactyles et de *Radinskya*) dans tous les arbres obtenus (Figs 28 ; 31) et dont les grandes lignes sont très proches des résultats des études précédentes. Elle confirme la parenté avec les Tethytheria de plusieurs groupes nord-téthysiens tels que les Anthracobunidae et les Desmostylia. Cependant, elle montre une parenté plus distante de ces derniers avec les Proboscidea, comparativement aux Sirenia. Il en résulte un concept strictement endémique africain des Proboscidea (origine et radiation initiale). Les embrithropodes ont aussi une position plus primitive comparativement aux Proboscidea. Ils représentent avec *Phenacolophus* une branche encore plus ancienne que les téthythères nord-téthysiens.

Plus bas dans l'arbre, les cladogrammes soutiennent le clade très controversé des Paenungulata, mais l'argumentation morphologique reste à étayer, notamment chez *Phosphatherium* et les hyracoïdes primitifs. Ces arbres écartent *Ocepeia*, du même gisement que *Phosphatherium*, des Altungulata et même des Taxeopoda, et postulent une convergence dans le développement de l'hypolophide (= entolophide). Les clades Altungulata, et Taxeopoda sont reconnus dans l'analyse, mais ils ne sont en fait pas significativement testés en raison de l'absence des taxons fondant l'hypothèse alternative des Afrotheria-Africana. Toutefois, plusieurs caractères revus ici de *Phosphatherium*, *Khamsaconus*, *Seggeurius* et des embrithropodes s'accordent avec une possible convergence de la lophodontie chez les périssodactyles et les Paenungulata : en particulier, la bunodontie et la lophodontie rudimentaire des premiers hyracoïdes (e.g., Rasmussen 1989 ; Rasmussen *et al.* 1990), la lophodontie convergente (structure hyper-dilambdodonte) des molaires supérieures des embrithropodes (Court 1992a), l'absence de conules et les prémolaires inférieures simples de *Phosphatherium* et de *Seggeurius* et l'homologie incertaine de certains lophes avec les périssodactyles (voir discussion des caractères 79 et 111 en Annexe 1).

Globalement les arbres obtenus sont fortement homoplastiques et posent encore de nombreuses questions sur l'évolution de caractères importants (réversions considérables) et sur certaines relations. Cela tient à deux facteurs principaux, d'une part un morphotype ancestral encore mal connu pour plusieurs groupes importants, notamment pour les téthythères nord-téthysiens et les siréniens, et d'autre part un échantillonnage systématique insuffisant à la base de l'arbre, qui ne permet pas de tester la monophylie des Altungulata et des Taxeopoda. Plusieurs des ambiguïtés et incertitudes qui subsistent sont liées à des lacunes fossiles importantes. Chez les proboscidiens, cela concerne d'abord *Daouitherium* dont la denture supérieure et l'anatomie crânienne restent inconnues. La découverte d'un nouveau matériel de *Daouitherium* permettra vraisemblablement de préciser les relations des

lignées lophodontes dans l'ordre. Le problème des découvertes fossiles est également crucial en ce qui concerne les relations supraordinales. Les relations des téthythères requièrent spécialement des données complémentaires sur les groupes nord-téthysiens tels que les Anthracobunidae et les desmostyliens. L'origine et la radiation initiale des Paenungulata souffrent, elles, d'une connaissance insuffisante des hyracoïdes et des embrithropodes (Palaeoamasiidae) primitifs.

Remerciements

Nous remercions F. Escuillie et S. Xerri qui ont mis à notre disposition une grande partie du matériel étudié ici (dons et ventes, pour les collections MNHN). Les photographies sont dues à D. Serrette (CNRS, MNHN) et P. Loubry (CNRS, MNHN). Les reconstitutions du crâne osseux (Fig. 6) et de la tête (Fig. 32) de *Phosphatherium escuilliei* ont été mises au point et dessinées par D. Visset (Université Pierre et Marie Curie). Nous remercions J. A. Remy (Université de Montpellier 2) pour ses commentaires sur l'anatomie de l'oreille moyenne de *Phosphatherium* et V. Barriel (MNHN) pour ses commentaires à propos de la pondération successive. Nous remercions également les deux rapporteurs, M. McKenna et P. D. Gingerich, pour l'analyse critique et constructive du manuscrit. Ce travail a été réalisé dans le cadre de la Convention de collaboration tripartite avec le ministère de l'Énergie et des Mines (Direction de la Géologie) et l'Office Chérifien des Phosphates (OCP) du Maroc. Nous remercions particulièrement M. Hamdi et toute l'équipe de centre minier OCP de Khouribga pour leur collaboration et leur aide indispensables au travail de terrain dans les carrières des Ouled Abdoun.

RÉFÉRENCES

- ANDREWS C. W. 1906. — *A Descriptive Catalogue of the Tertiary Vertebrata of the Fayûm, Egypt, Based on the Collection of the Egyptian Government in the Geological Museum, Cairo, and on the Collection of the British Museum (Natural History)*. British

- Museum (Natural History), London, xxxvii + 324 p.
- ANTOINE P.-O. 2002. — Phylogénie et évolution des Elasmotheriina (Mammalia, Rhinocerotidae). *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 188: 1-359.
- ARAMBOURG C. 1952. — Les vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc - Algérie - Tunisie). *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc (Rabat)* 92: 1-372.
- ARCHIBALD J. D. 1998. — Archaic ungulates ("Condylarthra"), in JANIS C. M., SCOTT K. M. & JACOBS L. L. (eds), *Evolution of Tertiary Mammals of North America*. Vol. 1: *Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulatelike Mammals*. Cambridge University Press, Cambridge: 292-331.
- ARCHIBALD J. D. & AVERIANOV L. 1997. — New evidence for the ancestral placental premolar count. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 29A.
- CIFELLI R. L. 2000. — Counting premolars in early eutherians mammals. *Palaeontologica Polonica* 45: 195-198.
- COURT N. 1990. — The periotic of *Arsinoitherium* and its phylogenetic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 10: 170-182.
- COURT N. 1992a. — A unique form of dental bilophodonty and a functional interpretation of peculiarities in the masticatory system of *Arsinoitherium* (Mammalia, Embrithopoda). *Historical Biology* 6: 91-111.
- COURT N. 1992b. — The skull of *Arsinoitherium* (Mammalia, Embrithopoda) and the higher order interrelationships of ungulates. *Palaeovertebrata* 22: 1-43.
- COURT N. 1993. — A dental peculiarity in *Numidotherium kholense*: evidence of feeding behaviour in a primitive proboscidean. *Zeitschrift für Saugetierkunde* 58: 194-196.
- COURT N. 1994a. — Limb posture and gait in *Numidotherium kholense*, a primitive proboscidean from the Eocene of Algeria. *Zoological Journal of the Linnean Society* 111: 297-338.
- COURT N. 1994b. — The periotic of *Moeritherium* (Mammalia, Proboscidea): homology or homoplasy in the ear region of Tethytheria McKenna, 1975? *Zoological Journal of the Linnean Society* 112: 13-28.
- COURT N. 1995. — A new species of *Numidotherium* (Mammalia: Proboscidea) from the Eocene of Libya and the early phylogeny of the Proboscidea. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15 (3): 650-671.
- COURT N. & JAEGER J.-J. 1991. — Anatomy of the periotic bone in the Eocene Proboscidean *Numidotherium kholense*: an example of parallel evolution in the inner ear of tethytheres. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* sér. II, 312: 559-565.
- COURT N. & MAHBOUBI M. 1993. — Reassessment of lower Eocene *Seggeurius amourensis*: aspect of primitive dental morphology in the mammalian order Hyracoidea. *Journal of Paleontology* 67: 889-893.
- DE BLIEUX D. D. & SIMONS E. L. 2002. — Cranial and dental anatomy of *Antilohyrax pectidens*: a late Eocene Hyracoid (Mammalia) from the Fayum, Egypt. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 122-136.
- DOMNING D. P. 1994. — A phylogenetic analysis of the Sirenia, in BERTA A. & DEMERE T. A. (eds), *Contributions in marine mammal paleontology honoring Frank C. Whitmore, Jr.* *Proceeding of the San Diego Society of Natural History* 29: 177-189.
- DOMNING D. P. 2001. — The earliest known fully quadrupedal sirenian. *Nature* 413: 625-627.
- DOMNING D. P., RAY C. & MCKENNA M. C. 1986. — Two new Oligocene desmostylians and a discussion of tethytherian systematics. *Smithsonian Contribution to Paleobiology* 59: 1-56.
- FARRIS J. S. 1988. — *Hennig86, version 1.5 User's Manual*. Software, published by the author, Port Jefferson Station, N.Y.
- FARRIS J. S. 1989. — The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* 5: 417-419.
- FISCHER M. 1986. — Die Stellung der Schliefer (Hyracoidea) im phylogenetischen System der Eutheria. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 84: 1-132.
- FISCHER M. S. 1990. — Un trait unique de l'oreille des éléphants et des siréniens (Mammalia) : un paradoxe phylogénétique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* sér. III, 311: 157-162.
- FISCHER M. & TASSY P. 1993. — The interrelation between Proboscidea, Sirenia, Hyracoidea, Mesasaxonia: the morphological evidence, in SZALAY F. S., NOVACEK M. J. & MCKENNA M. C. (eds), *Mammal Phylogeny*, vol. II: *Placentals*. G. Fisher, New York: 217-234.
- FROELICH D. W. 1999. — The phylogenetic systematics of the basal perissodactyls. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 140-159.
- FROELICH D. W. 2002. — Quo vadis *eohippus*? The systematics and taxonomy of the early Eocene equids (Perissodactyla). *Zoological Journal of the Linnean Society* 134: 141-256.
- GHEERBRANT E., SUDRE J. & CAPPETTA H. 1996. — A Palaeocene proboscidean from Morocco. *Nature* 383: 68-71.
- GHEERBRANT E., SUDRE J., CAPPETTA H. & BIGNOT G. 1998. — *Phosphatherium escuilliei* du Thanétien du bassin des Ouled Abdoun (Maroc), plus ancien proboscidiien (Mammalia) d'Afrique. *Geobios* 30: 247-269.
- GHEERBRANT E., SUDRE J., CAPPETTA H., IAROCHÈNE M. & MOUMNI A. 2001. — First ascertained African "condylarth" mammals (primitive ungulates: cf. Bulbulodontata & cf. Phenacodonta) from the Earliest Ypresian of the Ouled Abdoun Basin, Morocco. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21: 107-117.

- GHEERBRANT E., SUDRE J., CAPPETTA H., IAROCHÈNE M., AMAGHZAZ M. & BOUYA B. 2002. — A new large mammal from the Ypresian of Morocco: evidence of a surprising diversity of early proboscideans. *Acta Palaeontologica Polonica* 47: 493-506.
- GHEERBRANT E., SUDRE J., CAPPETTA H., MOURER-CHAUVIRÉ C., BOURDON E., IAROCHÈNE M., AMAGHZAZ M. & BOUYA B. 2003. — Les localités à mammifères des carrières de Grand Daoui, Bassin des Ouled Abdoun, Maroc, Yprésien : premier état des lieux. *Bulletin de la Société géologique de France* 174: 279-293.
- GHEERBRANT E., DOMNING D. P. & TASSY P. 2005. — 7. Paenungulata (Sirenia, Proboscidea, Hyracoidea), in ROSE K. D. & ARCHIBALD J. D. (eds), *The Rise of Placental Mammals: Origins and Relationships of the Major Extant Clades*. Johns Hopkins University Press, Baltimore: 84-105.
- GINGERICH P. D. 1991. — Systematic and evolution of early Eocene Perissodactyla (Mammalia) in the Clarks Fork Basin, Wyoming. *Contribution from the Museum of Paleontology of Michigan* 28: 181-213.
- GINSBURG L., DURRANI K. H., KASSI M. & WELCOMME J.-L. 1999. — Discovery of a new Anthracobunidae (Tethytheria, Mammalia) from the Lower Eocene lignite of the Kach-Harnai Area in Baluchistan (Pakistan). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* sér. IIa, 328 (3): 209-213.
- GRAF I. E. 1957. — Die Prinzipien der Artbestimmung bei *Deinotherium*. *Palaeontographica* 180 (A): 131-185.
- HARRIS J. M. 1978. — Deinotherioidea and Barytherioidea, in MAGLIO V. J. & COOKE H. B. S. (eds), *Evolution of African Mammals*. Harvard University Press, Cambridge; London: 315-332.
- HOOKE J. J. 1989. — Characters polarities in early perissodactyls and their significance for *Hyracotherium* and infraordinal relationships, in PROTHERO D. R. & SCHOCH R. M. (eds), *Early Evolution, Paleobiology and Systematics of Perissodactyls*. Oxford University Press, New York: 79-101.
- HOOKE J.-J. 1994. — The beginning of the equoid radiation. *Zoological Journal of the Linnean Society* 112: 29-63.
- KONDRASHOV P. E. 1998. — The taxonomic position and relationships of the order Hyracoidea (Mammalia, Eutheria) within the Ungulata sensu lato. *Paleontological Journal* 32: 418-428.
- KUMAR K. 1991. — *Anthracobune aijiensis* nov. sp. (Mammalia, Proboscidea) from the Subathu Formation, Eocene from NW Himalaya, India. *Geobios* 24: 221-239.
- LUCKETT P. 1996. — Ontogenic evidence for incisor homology in proboscideans, in SHOSHANI J. & TASSY P. (eds), *The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives*. Oxford University Press, Oxford: 26-31.
- MAHBOUBI M., AMEUR R., CROCHET J.-Y. & JAEGER J.-J. 1986. — El Kohol (Saharan Atlas, Algeria): a new Eocene mammal locality in Northwestern Africa. *Palaeontographica* 192 (1/3): 15-49.
- MATSUMOTO H. 1923. — A contribution to the knowledge of *Moeritherium*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 48: 97-140.
- MCKENNA M. C., CHOW M. & LUO Z. 2001. — New phenacodont-like mammal, Late Paleocene of China. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21 (3) (supp.): 79a-80a.
- MCKENNA M. C., CHOW M., TING S. & LUO Z. 1989. — *Radinskya yupingae*, a perissodactyl-like mammal from the late Paleocene of China, in PROTHERO D. R. & SCHOCH R. M. (eds), *The Evolution of Perissodactyls*. Oxford University Press, Oxford: 24-36.
- MCKENNA M. C. & MANNING E. 1977. — Affinities and paleobiogeographic significance of the Mongolian Paleogene genus *Phenacoloophus*. *Geobios*, Mém. spécial 1, 1: 61-85 (daté 1976, publié en 1977).
- MEYER G. E. 1978. — Hyracoidea, in MAGLIO V. J. & COOKE H. B. S. (eds), *Evolution of African Mammals*. Harvard University Press, Cambridge; London: 284-314.
- MURPHY W. J., EIZIRIK E., O'BRIEN S. J., MADSEN O., SCALLY M., DOUADY C. J., TEELING E., RYDER O., STANHOPE M. J., DE JONG W. & SPRINGER M. S. 2001. — Resolution of the early placental mammal radiation using Bayesian Phylogenetics. *Science* 294: 2348-2351.
- NIXON K. C. 1999. — *Winclada (BETA) Version 0.9.9*. Software published by the author, Ithaca, N.Y.
- NOVACEK M. J. 1986. — The skull of Leptictid insectivores and the higher-level classification of Eutherian mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 183 (1): 1-111.
- NOVACEK M. J. & WYSS A. R. 1986. — Higher-level relationships of the recent eutherian orders: morphological evidence. *Cladistics* 2 (3): 257-287.
- PATTERSON C. & ROSEN D. E. 1977. — Review of Ichthyodectiform and other Mesozoic Teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 185: 81-172.
- PROTHERO D. R., MANNING E. M. & FISCHER M. 1988. — The phylogeny of the ungulate, in BENTON M. J. (ed.), *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods*, vol. 2: *Mammals. Systematics Special Volume* no. 35B, Clarendon Press, Oxford: 201-234.
- RASMUSSEN D. T. 1989. — The evolution of the Hyracoidea: a review of the fossil evidence, in PROTHERO D. R. & SCHOCH R. M. (eds), *The Evolution of Perissodactyls*. Oxford University Press, Oxford: 57-78.
- RASMUSSEN D. T., GAGNON M. & SIMONS E. L. 1990. — Taxepody in the carpus and tarsus of Oligocene Pliohyracidae (Mammalia: Hyracoidea)

- and the phylogenetic position of Hyraxes. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA* 87: 4688-4691.
- RAY C. E., DOMNING D. P. & MCKENNA M. C. 1994. — A new specimen of *Behemotops proteus* (Mammalia: Desmostylia) from the marine Oligocene of Washington, in BERTA A. & DEMERE T. A. (eds), Contributions in marine mammal paleontology honoring Frank C. Whitmore, Jr. *Proceeding of the San Diego Society of Natural History*: 205-222.
- SAVAGE R. J. G., DOMNING D. P. & THEWISSEN J. G. M. 1994. — Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean region. V. The most primitive known sirenian, *Prorastomus sirenoides* Owen 1855. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14 (3): 427-449.
- SHOSHANI J. 1986. — Mammalian phylogeny: comparison of morphological and molecular results. *Molecular Biology and Evolution* 3: 22-242.
- SHOSHANI J., WEST R. M., COURT N. C., SAVAGE R. J. G. & HARRIS J. M. 1996. — The earliest proboscideans: general plan, taxonomy and palaeoecology, in SHOSHANI J. & TASSY P. (eds), *The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives*. Oxford University Press, Oxford: 57-75.
- SPRINGER M. S., CLEVEN G. C., MADSEN O., DE JONG W. W., WADDELL V. G., AMRINE H. M. & STANHOPE M. J. 1997. — Endemic African mammals shake the phylogenetic tree. *Nature* 388: 61-64.
- STANHOPE M. J., WADDELL V. G., MADSEN O., DE JONG W. W., HEDGES B. S., CLEVEN G. C., KAO D. & SPRINGER M. S. 1998. — Molecular evidence for multiple origins of Insectivora and for a new order of endemic African insectivores mammals. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA* 95: 9967-9972.
- SWOFFORD D. L. & OLSEN G. J. 1990. — Phylogeny reconstruction, in HILLIS D. M. & MORITZ C. (eds), *Molecular Systematics*. Sinauer Association, Sunderland, Massachussets: 411-501.
- SWOFFORD D. L. 1993. — *PAUP v. 3.1. User's Manual*. Illinois Natural History Survey, Champaign, software.
- TASSY P. 1981. — Le crâne de *Moeritherium* (Proboscidea, Mammalia) de l'Éocène de Dor El Talha (Libye) et le problème de la classification phylogénétique du genre dans les Tethytheria McKenna, 1975. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris*, 4^e sér., sect. C, 3, 1: 87-147.
- TASSY P. 1987. — A hypothesis on the homology of proboscidean tusks based on palaeontological data. *American Museum Novitates* 2895: 1-18.
- TASSY P. 1990. — Phylogénie et classification des Proboscidea (Mammalia) : historique et actualité. *Annales de Paléontologie (Vertébrés-Invertébrés)* 76 (3): 159-224.
- TASSY P. 1994. — Origin and differentiation of the Elephantiformes (Mammalia, Proboscidea). *Verhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg*, NF 34: 73-94.
- TASSY P. 1996. — Who is who among the Proboscidea?, in SHOSHANI J. & TASSY P. (eds), *The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives*. Oxford University Press, Oxford: 39-48.
- TASSY P. & SHOSHANI J. 1988. — The Tethytheria: Elephants and their relatives, in BENTON M. J. (ed.), *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods*, vol. 2 : *Mammals, Systematics Special Volume*. N° 35B, Clarendon Press, Oxford: 283-315.
- THEWISSEN J. G. M. 1990. — Evolution of Paleocene and Eocene Phenacodontidae (Mammalia, Condylarthra). *University of Michigan, Papers on Paleontology* 29: 1-107.
- THEWISSEN J. G. M. & DOMNING D. P. 1992. — The role of phenacodontids in the origin of the modern orders of ungulate mammals. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12 (4): 494-504.
- THEWISSEN J. G. M. & SIMONS E. L. 2001. — Skull of *Megalohyrax eocaenus* (Hyracoidea, Mammalia) from the Oligocene of Egypt. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21: 98-106.
- THEWISSEN J. G. M., WILLIAMS E. M. & HUSSAIN S. T. 2000. — Anthracobunidae and the relationships among Desmostylia, Sirenia and Proboscidea. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 73A.
- WELLS N. E. & GINGERICH P. D. 1983. — Review of the Eocene Anthracobunidae (Mammalia, Proboscidea) with a new genus and species, *Jozaria palustris*, from the Kuladana formation of Kohat Pakistan. *Contribution from the Museum, the University of Michigan* 26: 117-139.
- WEST R. M. 1983. — South Asian Middle Eocene moeritheres (Mammalia: Tethytheria). *Annals of the Carnegie Museum* 52: 359-373.
- WILLIAMSON T. H. & LUCAS S. G. 1992. — *Meniscotherium* (Mammalia, "Condylarthra") from the Paleocene-Eocene of Western North America. *Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science* 1: 1-75.

Soumis le 2 avril 2004 ;
 accepté le 8 septembre 2004.

ANNEXE 1

Comparaisons et analyses des principaux caractères de *Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996.

Caractères crâniens

1 - Pneumatisation des os de la cavité crânienne

(0) Réduite : *P. escuilliei*, *Moeritherium*, siréniens, desmostyliens, *Radinskya*, phénacodontes, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes, euthériens.

(1) Développée : *Numidotherium* (*N. koholense*), *Barytherium*, deinotheres, éléphantiformes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

Chez *P. escuilliei*, on observe des traces de pneumatization au niveau du pariétal et du squamosal au moins. Une faible pneumatization est décrite également chez les hyracoides paléogènes, ce qui indique une plus large répartition de ce trait au-delà des proboscidiens (*Paenungulata* ?).

2 - Allure générale du crâne

(0) Crâne allongé avec une partie faciale (régions préorbitaire et post-orbitaire) au moins aussi longue que la partie cérébrale : *P. escuilliei*, siréniens, desmostyliens, *Radinskya*, phénacodontides, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes, euthériens.

(1) Crâne avec partie faciale moins longue par rapport à la partie cérébrale : *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

Le crâne de *Barytherium* n'est pas décrit, mais des illustrations du matériel de Dor El Talha sont fournies par Shoshani et al. (1996).

3 - Extension de la rangée dentaire

(0) Rangée dentaire limitée environ à la mi-longueur du crâne : *P. escuilliei*, siréniens, desmostyliens, *Radinskya*, phénacodontides, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes, euthériens.

(1) Rangée dentaire très étendue distalement (jusqu'aux deux tiers de la longueur du crâne) : *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Minchenella*, *Phenacolophus*, *Ocepeia*.

L'extension distale de la rangée dentaire est liée notamment au raccourcissement de l'arrière-crâne chez les proboscidiens avancés, comme le montre clairement la comparaison de *Phosphatherium* et de *Moeritherium*.

4 - Nasal : allongement

(0) Allongé et situé en avant des orbites : *P. escuilliei*, desmostyliens, *Radinskya*, phénacodontes, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes, euthériens.

(1) Plus court et reculé : *Numidotherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, siréniens.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Barytherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

La réduction du nasal est sensible chez *Moeritherium* comparativement à *Phosphatherium* (d'après les sutures). Chez *Numidotherium*, les nasaux apparaissent reculés comparativement aux fosses nasales. L'allure des nasaux chez *Arsinoitherium*, qui forment les grandes cornes, est autapomorphique.

5 - Nasal : élévation

(0) Peu élevé par rapport au plan dentaire : périssodactyles, hyracoides, euthériens.

(1) Élevé par rapport au plan dentaire : *P. escuilliei*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, siréniens, desmostyliens, phénacodontides, embrithopodes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Radinskya*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

(0) représente la condition euthérienne primitive. Chez *P. escuilliei*, le nasal élevé s'accompagne d'un processus vertical antérieur développé du maxillaire.

6 - Fosses nasales

(0) Antérieures, peu reculées : *P. escuilliei*, *Numidotherium*, *Barytherium*, *Moeritherium*, desmostyliens, *Radinskya*, phénacodontes, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes, euthériens.

(1) Plus reculées (au-dessus des orbites) : deinotheres, éléphantiformes, siréniens.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

Court (1992b) considère que l'incisure nasale développée dans les nasaux chez les embrithopodes témoigne de la présence possible d'une courte trompe ou d'une lèvre préhensile. Chez *P. escuilliei*, les fosses nasales (d'après la cavité nasale conservée) sont relativement grandes (larges) comparativement à la disposition euthérienne.

7 - Contact prémaxillaire-frontal

(0) Absent : *P. escuilliei*, *Numidotherium*, *Moeritherium*, desmostyliens, *Radinskya*, phénacodontes, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes, euthériens.

(1) Présent : deinotheres, éléphantiformes, siréniens.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Barytherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

Ce trait est lié au développement du nasal.

8 - Lacrymal

(0) Présent : *P. escuilliei*, *Numidotherium*, deinotheres, éléphantiformes, siréniens, desmostyliens, *Radinskya*, phénacodontes, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes, euthériens.

(1) Absent : *Moeritherium*.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Barytherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

Le lacrymal est réduit chez les embrithopodes. Le foramen lacrymal est associé à l'état (0). Il est toutefois absent chez les desmostyliens qui ont un lacrymal.

9 - Tubercule du lacrymal

(0) Absent : *P. escuilliei*, *Numidotherium*, deinothères, *Moeritherium*, éléphantiformes, siréniens, desmostyliens, phénacodontes, embrithopodes, euthériens.

(1) Présent : *Radinskya* (McKenna *et al.* 1989), hyracoides, périssodactyles.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Barytherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

10 - Position des orbites

(0) Orbites postérieures, au-dessus des molaires : éléphantiformes, *Radinskya*, phénacodontes, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes, *Phenacolophus* (McKenna & Manning 1977 : 69), euthériens.

(1) Orbites antérieures, au-dessus des prémolaires (P4-P3 ou plus antérieures) : *P. escuilliei* (P4-P3), *Numidotherium* (P3-2), *Barytherium* (P3-2), deinothères, *Moeritherium* (P2-C1), siréniens, desmostyliens.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Minchenella*, *Ocepeia*.

La position reculée des orbites chez les éléphantiformes (incl. *Palaeomastodon*) est secondaire, liée au développement d'une trompe (Tassy 1981). *Moeritherium* présente l'état le plus dérivé de ce trait avec une orbite très antérieure, au-dessus de P2 (Tassy 1981).

11 - Composition de l'orbite, développement relatif du jugal et du maxillaire

(0) Ouverte dans le jugal développé qui constitue son rebord ventro-latéral, processus zygomatique du mandibulaire réduit : siréniens, desmostyliens, *Radinskya*, phénacodontes, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes, euthériens.

(1) Processus zygomatique du maxillaire développé sur le rebord ventro-latéral de l'orbite aux dépens du jugal réduit à l'avant et agrandi latéralement et dilaté longitudinalement (robuste) : *P. escuilliei*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinothères, *Moeritherium*, éléphantiformes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

(1) est une synapomorphie majeure de Proboscidea reconnue chez *Phosphatherium*. Chez ce dernier, toutefois, une petite lame (écaille) du jugal contribue encore à la partie postérieure de l'orbite. Le développement du processus zygomatique du maxillaire est lié à celui du muscle masséter à l'origine des mouvements horizontaux de mastication (Fischer & Tassy 1993). Tassy (1981) signale que le jugal montre des signes de réduction à l'avant chez les siréniens et à un moindre degré chez les hyracoides.

12 - Foramen infra-orbitaire : développement

(0) Petit : *Radinskya*, périssodactyles, hyracoides, phénacodontes, euthériens.

(1) Grand : *P. escuilliei*, *Numidotherium*, deinothères, *Moeritherium*, éléphantiformes, siréniens, desmostyliens, embrithopodes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Barytherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

Le foramen infra-orbitaire agrandi est corrélé avec une lèvre supérieure mobile (préhensile) qui est probable-

ment un trait de téthythère. Chez *Phosphatherium*, il s'associe de façon significative à des fosses nasales relativement larges et à la présence d'une fosse infra-orbitaire (pour le muscle *levator alae nasi*). À noter que Thewissen (1990) n'exclut pas la présence d'une petite trompe ou lèvre mobile chez certains phénacodontides tels que *Phenacodus intermedius* en raison des grandes fosses nasales, d'un certain recul de la partie antérieure des nasaux et du grand foramen infra-orbitaire. Chez *Ectocion*, le foramen infra-orbitaire est plus petit (et plus long) que chez *P. intermedius*.

Ce caractère est additif.

13 - Foramen infra-orbitaire : position

(0) Antérieur par rapport à l'orbite, canal infra-orbitaire long : *Radinskya*, phénacodontes, périssodactyles, hyracoides, euthériens.

(1) Proche de l'orbite, canal infra-orbitaire court : *P. escuilliei*, embrithopodes.

(2) Sous l'orbite, canal infra-orbitaire court : *Numidotherium*, deinothères, *Moeritherium*, éléphantiformes, siréniens, desmostyliens.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Barytherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

La position du foramen infra-orbitaire chez *Phosphatherium* (au-dessus de P3) est à la fois plus éloignée de l'orbite que chez les autres proboscidiens et plus reculée que chez *Moeritherium* où il se situe au-dessus du diastème C1-P2.

Ce caractère est additif.

14 - Fosse sous-maxillaire (= fosse sous-orbitaire)

(0) Absente : desmostyliens, *Radinskya*, phénacodontes, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes, euthériens.

(1) Présente : *P. escuilliei*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinothères, *Moeritherium*, éléphantiformes, siréniens.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

Le développement de la fosse sous-maxillaire est lié à la position en hauteur du processus zygomatique du maxillaire. Celui-ci est primitivement bas, à la hauteur du palais, et dans la disposition dérivée plus élevé au-dessus du palais et du bord alvéolaire (e.g., Domning 1994). Chez *Phosphatherium*, la fosse sous-maxillaire est présente, mais bien plus faible que chez *Numidotherium* et les autres proboscidiens. Elle fait en outre l'objet d'une variation liée à un probable dimorphisme sexuel.

15 - Tuber maxillae

(0) Absent : *P. escuilliei*, *Numidotherium*, deinothères, *Moeritherium*, éléphantiformes, siréniens, desmostyliens, *Radinskya*, phénacodontes, hyracoides, euthériens.

(1) Présent (forme le plancher de l'orbite) : périssodactyles, embrithopodes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Barytherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

Le tuber maxillae est classiquement décrit comme un caractère dérivé important des hyracoides et des périss-

sodactyles (e.g., Fischer 1986), mais il est absent chez les Pliohyracididae tels que *Megalohyrax* (Thewissen & Simons 2001) et apparaît ainsi non représentatif du morphotype ancestral de l'ordre. Ce trait apparaît également de façon convergente au sein des siréniens et des proboscidiens (chez les taxons à remplacement dentaire horizontal).

16 - Lamina ascendens du palatin dans la fosse orbito-temporale

(0) Présente, entre frontal et maxillaire : siréniens, desmostyliens, *Radinskya*, phénacodontes, périssodactyles, hyracoides, euthériens.

(1) Réduite : embrithopodes.

(2) Absente, longue suture frontal-maxillaire : *Numidotherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes.

Caractère inconnu : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Barytherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

Les hyracoides et les siréniens montrent une légère réduction du processus ascendant du palatin dans la partie antérieure de l'orbite, mais de façon moins sensible que chez les embrithopodes (Court 1992b). Ce caractère est inconnu chez *P. escuilliei*.

Ce caractère est additif.

17 - Jugal

(0) Étendu distalement jusqu'au bord antérieur de la fosse glénoïde, au plus : siréniens, desmostyliens, *Radinskya*, phénacodontes, périssodactyles, embrithopodes, euthériens.

(1) Étendu distalement jusqu'au rebord postérieur de la cavité glénoïde : *Numidotherium*, *Barytherium*, *Moeritherium*, éléphantiformes, deinotheres, hyracoides.

Caractère inconnu : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

Ce caractère, discuté par Court (1992b), est considéré comme convergent chez les hyracoides et les proboscidiens et primitif chez les siréniens et les embrithopodes. Chez les hyracoides, le jugal porte une facette articulaire inconnue dans les autres groupes (autapomorphie). Il faut noter que le jugal s'étend très postérieurement chez les marsupiaux.

18 - Constriction post-orbitaire

(0) Prononcée : *P. escuilliei*, *Numidotherium*, deinotheres, éléphantiformes, siréniens, desmostyliens, *Radinskya*, phénacodontes, périssodactyles, embrithopodes, hyracoides, euthériens.

(1) Peu prononcée : *Moeritherium*.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Barytherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

19 - Processus post-orbitaire du frontal

(0) Saillant : *P. escuilliei*, *Numidotherium*, deinotheres, éléphantiformes, siréniens, desmostyliens, phénacodontes, *Radinskya*, périssodactyles, hyracoides, euthériens.

(1) Réduit ou absent : *Moeritherium*, embrithopodes, euthériens.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Barytherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

Chez les embrithopodes, il n'y a pas de processus post-orbitaire bien défini (Andrews 1906). Chez les hyracoides, le pariétal participe à la formation du processus post-orbitaire et constitue une autapomorphie de l'ordre.

20 - Processus post-orbitaire du jugal

(0) Présent, faible : *P. escuilliei*, éléphantiformes, siréniens, desmostyliens, périssodactyles, phénacodontes, embrithopodes, euthériens.

(1) Absent : *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*.

(2) Très développé : hyracoides.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Radinskya*, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

Le processus post-orbitaire du jugal est présent chez *P. escuilliei* et les éléphantiformes, mais faible. Il est absent chez les autres proboscidiens.

Ce caractère n'est pas additif.

21 - Arcades zygomatiques

(0) Peu divergentes latéralement : *Radinskya*, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes, euthériens.

(1) Très divergentes latéralement : *P. escuilliei*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, siréniens, desmostyliens, phénacodontes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

Ce caractère est de polarité incertaine au sein des ongulés. Classiquement considéré comme un trait de téthythère, il semble en effet être en fait plus généralisé. Plusieurs condylarthres et notamment les arctocyonides et *Deltatherium* partagent ce trait. Cela suggère un trait primitif d'ongulé et donc une construction secondaire chez *Radinskya*, les périssodactyles, les hyracoides, et les embrithopodes comparativement à la condition euthérienne primitive.

22 - Squamosal (écaille)

(0) Partie cérébrale non dilatée : *P. escuilliei*, siréniens, desmostyliens, *Radinskya*, périssodactyles, phénacodontes, hyracoides, embrithopodes, euthériens.

(1) Partie cérébrale renflée (écaille), en continuité avec la partie zygomatique : *Numidotherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Barytherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

23 - Processus zygomatique du squamosal

(0) Modeste : *Radinskya*, périssodactyles, phénacodontes, hyracoides, embrithopodes, euthériens.

(1) Bien développé latéralement et très robuste : *P. escuilliei*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, siréniens, desmostyliens.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

Le processus zygomatique du squamosal est développé verticalement chez les siréniens et les desmostyliens avancés, mais pas chez leurs formes primitives (incl. *Prorastomus*), ce qui suggère une convergence (Tassy 1981).

24 - Sutures pariétal et squamosal

(0) Contact pariétal-alisphénoïde : phénacodontes, hyracoides, embrithropodes (Court 1992b), siréniens, euthériens.

(1) Suture squamosal-frontal : *P. escuilliei*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, périssodactyles.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, desmostyliens, *Radinskya*, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

Ce caractère a été discuté par Tassy (1981). Chez *P. escuilliei*, la suture squamosal-frontal est brève, beaucoup plus que chez les éléphantiformes où elle est la plus développée.

25 - Méat auditif externe : position

(0) Peu élevé par rapport à la rangée dentaire : *P. escuilliei*, *Radinskya*, périssodactyles, phénacodontes, hyracoides, euthériens.

(1) Sensiblement plus élevé (plus proche de la hauteur de l'orbite) : *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, siréniens, desmostyliens, embrithropodes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

Chez les proboscidiens, le méat auditif externe est à la hauteur de l'orbite, à l'exception de *Phosphatherium*.

26 - Méat auditif externe et apophyse post-tympanique

(0) Apophyse post-tympanique réduite, méat auditif largement ouvert ventralement : périssodactyles, *Radinskya*, euthériens.

(1) Apophyse post-tympanique développée, méat auditif encore ouvert ventralement : *P. escuilliei*, siréniens, hyracoides, phénacodontes.

(2) Apophyse post-tympanique développée joignant l'apophyse post-glénoïde, méat auditif fermé ventralement : *Numidotherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, desmostyliens, embrithropodes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Barytherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

Chez *Arsinoitherium*, le méat auditif externe est variablement fermé ventralement, mais l'apophyse post-tympanique est nettement recourbée vers l'apophyse post-glénoïde, comme chez *P. escuilliei*. Ce dernier se distingue par le méat auditif externe qui reste ouvert ventralement, mais il apparaît comprimé mésio-distalement en vue latérale (encoche étroite et profonde), probablement une disposition dérivée vers l'état (2). Chez *Numidotherium*, le méat auditif est probablement fermé ventralement (Tassy 1990, 1996 ; *contra* Mahboubi *et al.* 1986).

Ce caractère est additif.

27 - Crête sagittale

(0) Présente : *P. escuilliei*, *Numidotherium*, *Moeritherium*, éléphantiformes, siréniens, desmostyliens, *Radinskya*, phénacodontes, périssodactyles, hyracoides, euthériens.

(1) Absente : deinotheres, embrithropodes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Barytherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

Chez *Numidotherium*, le développement de la crête sagittale est variable. Une faible crête sagittale a été récemment signalée chez *Pezosiren* (Domning 2001).

28 - Crêtes nuelles (c. lambdoïdes)

(0) Développées : *P. escuilliei*, *Numidotherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, desmostyliens, *Radinskya*, phénacodontes, périssodactyles, hyracoides, embrithropodes, euthériens.

(1) Réduites : siréniens.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Barytherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

29 - Périotique : mastoïde (amastoïdie)

(0) Mastoïdie : mastoïde visible latéralement : siréniens, *Radinskya*, périssodactyles, phénacodontes, euthériens.

(1) Amastoïdie : mastoïde non visible latéralement : *P. escuilliei* (?), *Numidotherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, desmostyliens, hyracoides, embrithropodes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Barytherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

Ce caractère demande confirmation chez *P. escuilliei* où il est mal visible.

30 - Périotique : mastoïde (fenêtre)

(0) Mastoïde en forme d'apophyse : *Radinskya*, périssodactyles, phénacodontes, euthériens.

(1) Mastoïde visible dans une fenêtre entre le squamosal et l'occipital : siréniens.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Barytherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

Caractère non applicable : *P. escuilliei* (?), *Numidotherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, desmostyliens, hyracoides, embrithropodes.

Chez *Numidotherium koholense*, l'apophyse mastoïde est développée, mais invisible postérieurement (Court 1995). Chez les siréniens, la mastoïde visible postérieurement est interprétée comme secondaire par Novacek & Wyss (1986). L'apophyse mastoïde est réduite chez *Radinskya* par rapport à la construction euthérienne généralisée. Ce caractère demande confirmation chez *P. escuilliei* où il est mal visible.

31 - Périotique : pars mastoïdea

(0) *Pars mastoïdea* modeste : siréniens, desmostyliens, *Radinskya*, phénacodontes, périssodactyles, hyracoides, embrithropodes, euthériens.

(1) *Pars mastoïdea* plus grande que la *pars cochlearis* : *P. escuilliei*, *Numidotherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Barytherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

32 - Périotique : pars cochlearis

(0) Fenêtre ronde (*f. cochleae*) et canal cochléaire (*cochleae canaliculus*) présents : *P. escuilliei*, *Numidotherium*, siréniens, desmostyliens, *Radinskya*, phénacodontes, périssodactyles, hyracoides, euthériens.

(1) Fenêtre ronde (*f. cochleae*) et canal cochléaire (*cochleae canaliculus*) absents, foramen périlymphatique présent (paedomorphie) : *Moeritherium*, éléphantiformes, embrithropodes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Barytherium*, deinotheres, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

(0) correspond à la morphologie généralisée du périotique chez les thériens. L'état (1) apparaît de façon convergente chez les siréniens et les proboscidiens avancés. La morphologie primitive est en effet connue chez *Prorastomus* (Court 1994b), *Numidotherium* (*N. koholense*) (Court 1994b) et maintenant *P. escuilliei*. Chez ce dernier, la fenêtre ronde n'est pas réduite et d'orientation verticale et postérieure et le canal cochléaire est de taille au moins comparable à la fenêtre ovale (*f. vestibuli*). *P. escuilliei* diffère de *Numidotherium* par la fenêtre ovale nettement plus grande.

33 - Foramen post-glénoïdien (= f. rétroarticulaire)

(0) Position distale : siréniens, *Radinskya*, phénacodontes, périssodactyles, hyracoides, euthériens.

(1) Déplacé médialement : *P. escuilliei*.

(2) Position médiale (i.e. homologue du canalis temporalis ; Tassy 1981) : *Numidotherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, desmostyliens, embrithopodes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Barytherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

D'après Tassy (1981), la disparition du foramen post-glénoïdien est compensée par le développement d'un foramen en position médiale au squamosal (fosse glénoïde), correspondant à l'ouverture ventrale du canal temporal. Dans cette hypothèse, la position du foramen post-glénoïdien décalé médialement chez *P. escuilliei* peut être considérée comme un stade intermédiaire dérivé par rapport à sa position distale généralisée. L'homologie du foramen ventral observé chez les desmostyliens et les embrithopodes (Court 1992b) est incertaine.

Ce caractère est additif.

34 - Foramen hypoglosse (f. condylien)

(0) Présent, isolé : *P. escuilliei*, siréniens, desmostyliens, *Radinskya*, phénacodontes, périssodactyles, hyracoides, euthériens.

(1) Confluent avec le *f. lacerum posterius* (= *f. meioticum*) : *Numidotherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, embrithopodes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Barytherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

Le foramen hypoglosse est double chez *P. escuilliei*. Un tel foramen double (ou triple) est connu chez les phénacodontes, les lagomorphes et les rongeurs, où il est interprété comme dérivé (Novacek 1986). Le foramen hypoglosse disparaît de façon convergente chez les siréniens modernes.

35 - Foramen ethmoidien

(0) Position éloignée antérieurement par rapport au trou optique, au milieu de la fosse orbito-temporale : *P. escuilliei*, *Numidotherium* (Court 1995), *Moeritherium*, siréniens, desmostyliens, *Radinskya*, phénacodontes, périssodactyles, hyracoides, euthériens.

(1) Position reculée : deinotheres, éléphantiformes, embrithopodes (Court 1992b).

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Barytherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

Le foramen ethmoidien disparaît chez les siréniens avancés.

36 - Foramen optique

(0) Position antérieure, proche du centre de l'orbitosphénoïde : siréniens, desmostyliens, *Radinskya*, phénacodontes, périssodactyles, hyracoides, euthériens.

(1) Position distale proche de la fente sphénoorbitaire, les deux alignés sous la *crista orbito-temporalis* : *P. escuilliei*, *Numidotherium* (Tassy 1990), deinotheres, *Moeritherium*, embrithopodes.

(2) Réduction de l'orbitosphénoïde, foramens comprimés et contigus au fond de la fosse orbito-temporale, trou optique au-dessus de la fente sphénoorbitaire : éléphantiformes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Barytherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

Il faut souligner que chez *P. escuilliei*, le foramen ethmoidien est également aligné avec le trou optique et l'orifice commun à la fente sphénoorbitaire (trou déchiré antérieur) et à l'ouverture antérieure du canal de l'alisphénoïde sous la *crista orbito-temporalis*, qui est marquée à ce niveau par une ride osseuse.

Ce caractère est additif.

37 - Occipital

(0) Fosse nucale absente : *P. escuilliei*, *Numidotherium*, *Moeritherium*, siréniens, desmostyliens, phénacodontes, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes, euthériens.

(1) Développement d'une fosse nucale occipitale, associée à une crête nucale médiane pour le tendon nuchal (*ligamentum nuchae*) : deinotheres, éléphantiformes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Barytherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, *Radinskya*, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

Caractères mandibulaires

38 - Symphyse mandibulaire : extension par rapport aux prémolaires

(0) Symphyse courte distalement, ne dépassant pas p2 : anthracobunides (c1-p1), desmostyliens (p2), *Phenacolophus* (p1), phénacodontides (p2), périssodactyles (p1), hyracoides (c1-p1), euthériens.

(1) Symphyse étendue distalement en arrière des prémolaires antérieures : *P. escuilliei* (avant de p3), *Numidotherium* (p3), *Barytherium* (p4-m1), *Moeritherium* (p3-p4), éléphantiformes (p3), siréniens (p3), embrithopodes (m1).

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Khamsaconus*, *Minchenella*, *Ocepeia*, *Radinskya*.

Caractère non applicable : deinotheres.

Une symphyse mandibulaire courte caractérise les « condylarthres ». *Arctocyon* possède toutefois une symphyse qui s'étend jusque sous p3.

39 - Symphyse mandibulaire : fusion

(0) Non soudée : *P. escuilliei*, phénacodontides, euthériens.

(1) Soudée : *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, anthracobunides, siré-

niens, desmostyliens, *Phenacolophus*, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Khamsaconus*, *Ocepeia*, *Minchenella*, *Radinskya*.

(0) est la condition généralisée chez les euthériens, y compris les « condylarthres ». *P. escuilliei* semble être le seul ongulé lophodonte moderne dont la symphyse n'est pas soudée. On doit toutefois noter que les lacunes fossiles sont encore importantes concernant ce caractère. Chez *P. escuilliei*, le bord ventral de la branche horizontale fait un décrochement vers le bas dans la région symphysaire qui présente une concavité. Ce caractère est observé chez l'ensemble des ongulés lophodontes et chez les phénacodontidés, pour lesquels il est probablement primitif. Il est cependant absent chez les autres « condylarthres » tels que les arctocyonidés où l'extrémité antérieure du bord ventral de la branche horizontale remonte régulièrement, suivant la condition euthérienne primitive probable.

40 - Branche horizontale : hauteur

(0) Peu élevée (étroite) : *P. escuilliei*, phénacodontidés, *Ocepeia*, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes, euthériens.

(1) Haute : *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, anthracobunidés, siréniens, desmostyliens, *Minchenella*, *Phenacolophus*.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Radinskya*.

(0) est la condition la plus généralisée chez les euthériens, y compris les « condylarthres ». Les périssodactyles et hyracoides avancés développent rapidement une branche horizontale haute. La branche horizontale du dentaire est typiquement étroite chez les embrithopodes, y compris *Arsinoitherium*.

41 - Apophyse coronoïde : position

(0) Origine antérieure à la hauteur de m3 ou plus postérieure : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium koholense*, deinotheres, éléphantiformes, siréniens, anthracobunidés, desmostyliens, phénacodontidés, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes, euthériens.

(1) Origine antérieure en avant de m3 : *N. savagei*, *Barytherium* (m2), *Moeritherium*.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Ocepeia*, *Minchenella*, *Phenacolophus*, *Radinskya*.

Chez *N. savagei*, le bord antérieur de l'apophyse coronoïde s'élève à la limite de m3 et m2 (Court 1995). Chez *Moeritherium*, il semble exister une certaine variabilité dans ce caractère. L'origine en position antérieure de l'apophyse coronoïde chez les proboscidiens est généralement associée à son allure décalée labialement par rapport à la rangée dentaire. L'apophyse coronoïde qui prend naissance labialement est également connue chez les siréniens. Chez *P. escuilliei*, l'apophyse coronoïde est moins décalée labialement à l'avant par rapport à la rangée dentaire que chez les autres proboscidiens lophodontes (incl. *Daouitherium*). Une allure similaire à *P. escuilliei* est connue chez les anthracobunidés et certains « condylarthres » tels que *Arctocyon*, ce qui suggère soit un trait relativement généralisé chez les ongulés, soit des convergences.

42 - Apophyse coronoïde : orientation

(0) Subverticale ou inclinée postérieurement : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, deinotheres, siréniens, desmostyliens, éléphantiformes, phénacodontidés, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes, euthériens.

(1) Sensiblement inclinée antérieurement : *Barytherium*, *Moeritherium*.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, anthracobunidés, *Minchenella*, *Phenacolophus*, *Radinskya*, *Ocepeia*.

Chez *Numidotherium*, il y a une petite variabilité dans l'allure de la branche montante qui peut être subverticale à légèrement inclinée mésialement. Chez *Daouitherium* une légère inclinaison mésiale est perceptible. Chez les siréniens, les formes primitives ont une branche montante subverticale, mais celle-ci est inclinée antérieurement chez les formes dérivées.

43 - Apophyse coronoïde : développement

(0) Bien développée (relativement haute) : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, siréniens, desmostyliens, phénacodontidés, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes, euthériens.

(1) Réduite : anthracobunidés.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Minchenella*, *Phenacolophus*, *Radinskya*, *Ocepeia*.

La condition euthérienne généralisée est celle d'une apophyse coronoïde modérément élevée (e.g., Arctocyonidés). Le nouveau matériel important d'anthracobunidés mentionné brièvement par Thewissen *et al.* (2000) comprend des mandibules bien conservées caractérisées par une apophyse coronoïde réduite et un processus angulaire sensiblement étendu distalement, deux possibles spécialisations.

44 - Condyle articulaire

(0) Peu élevé au-dessus de la rangée dentaire : *P. escuilliei*, anthracobunidés, desmostyliens, phénacodontidés, périssodactyles, euthériens.

(1) Sensiblement plus haut que la rangée dentaire, approchant la hauteur de l'apophyse coronoïde : *Daouitherium*, *Numidotherium koholense*, *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, siréniens, hyracoides, embrithopodes.

Caractère inconnu : *N. savagei*, *Khamsaconus*, *Ocepeia*, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Radinskya*.

Les périssodactyles primitifs ont un condyle articulaire peu élevé au-dessus de la rangée dentaire, mais il s'élève chez les formes avancées. Dans la condition euthérienne primitive, le condyle est bas (Novacek 1986).

45 - Foramen coronoïde

(0) Absent : *Moeritherium*, phénacodontidés, périssodactyles, euthériens.

(1) Présent : *P. escuilliei*, *Numidotherium*, deinotheres, éléphantiformes, siréniens, desmostyliens, hyracoides, embrithopodes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Barytherium*, *Khamsaconus*, anthracobunidés, *Minchenella*, *Phenacolophus*, *Radinskya*, *Ocepeia*.

La présence d'un foramen coronoïde est considérée comme une synapomorphie des Paenungulata par Tassy & Shoshani (1988 : fig. 11.11). Savage *et al.*

(1994 : 446) doutent de l'homologie de ce trait chez les hyracoides et les téthythères, mais Kondrashov (1998 : 422) maintient ce caractère comme une affinité des hyracoides et des téthythères, une position suivie ici. La condition euthérienne primitive est celle de l'absence de foramen coronoïde. Le foramen coronoïde est absent chez certains proboscidiens tels que *Moeritherium* (Savage et al. 1994 : 446 ; Thewissen & Domning 1992 : 502).

Caractères dentaires

46 - Dimensions dentaires

(0) Petites : *P. esculilliei*, *Khamsaconus*, phénacodontidés (*Ectocion*), *Ocepeia*, *Radinskya*, périssodactyles, hyracoides, euthériens.

(1) Grandes : *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, anthracobunidés, siréniens, desmostyliens, *Phenacolophus*, *Minchenella*, embrithopodes.

Les hyracoides et les périssodactyles archaïques et anciens sont de petite taille, mais les formes plus dérivées atteignent une grande, voire une très grande taille.

Denture inférieure. Le schéma occlusal de la Figure 27 illustre la comparaison des dentures de *Phosphatherium esculilliei* (reconstitution), *Daouitherium rebouli* et *Numidotherium savagei*, ramenées à la même taille que m1. Il met en évidence la construction morphologique pratiquement identique des molaires, mais montre aussi les différences importantes dans la denture antérieure, la molarisation des prémolaires et le rapport de taille des molaires qui est moins accusé chez *P. esculilliei* (m2-3 moins agrandies par rapport à m1).

47 - Nombre d'incisives inférieures

(0) Trois incisives : anthracobunidés, siréniens, desmostyliens, *Phenacolophus*, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes, phénacodontidés, euthériens.

(1) Deux incisives : *P. esculilliei*, *Numidotherium*, *Barytherium*, *Moeritherium*.

(2) Une incisive : deinotheres, éléphantiformes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Ocepeia*, *Khamsaconus*, *Minchenella*, *Radinskya*.

Les états de ce caractère sont assumés ici chez *P. esculilliei*, d'après l'interprétation des alvéoles antérieurs conservés par le matériel disponible (voir description). En ce qui concerne *Daouitherium*, le nombre de dents antérieures (i.e. trois ou deux incisives) est en outre incertain (Gheerbrant et al. 2002). Rappelons par ailleurs que l'homologie des incisives chez les proboscidiens primitifs est incertaine (e.g., *P. esculilliei*, *Numidotherium* et *Barytherium* versus *Moeritherium*, deinotheres, éléphantiformes). Ici c'est la perte de i3 qui est assumée dans l'état 1 (supra). Les deinotheres ont perdu deux incisives inférieures et la p2. Les éléphantiformes primitifs ont aussi perdu deux incisives inférieures (i1 et i3, classiquement) et la p2, mais ils conservent la P2. La présence de trois incisives chez les anthracobunidés est suggérée par West (1983 : 369). Elle est aussi indiquée par Luckett (1996), par l'illustration présentée par Wells & Gingerich (1983 : fig. 2c), et par le spécimen HGSP 96258. La formule dentaire euthérienne primitive caractérise les « condylarthres »

tels que les phénacodontidés et plusieurs téthythères tels que les anthracobunidés, les desmostyliens et les siréniens (si l'on excepte pour ces derniers leur pré-molaire supplémentaire : caractère 129).

Ce caractère est additif.

48 - Incisives inférieures : allure

(0) Incisives inférieures subverticales : *Phenacolophus*, embrithopodes, périssodactyles, phénacodontidés, euthériens.

(1) Incisives inférieures proclives : *P. esculilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, *Moeritherium*, deinotheres, éléphantiformes, anthracobunidés, siréniens, desmostyliens, hyracoides.

Caractère inconnu : *Ocepeia*, *Khamsaconus*, *Minchenella*, *Radinskya*.

Chez les deinotheres, la seule incisive inférieure présente (défense i2 ?) est recourbée vers le bas, mais nécessairement à partir d'une implantation primitivement proclive. Kumar (1991) a décrit une i2 ou i3 chez *Anthracobune ai-jensis* d'allure prémolariforme et probablement proclive et Wells & Gingerich (1983 : fig. 2c) illustrent chez l'anthracobunidé *Pilgrimella* les incisives par leurs alvéoles, dont le dernier apparaît légèrement proclive.

49 - Incisives inférieures : agrandissement absolu

(0) Incisives inférieures petites : périssodactyles, phénacodontidés, euthériens.

(1) Incisives inférieures moyennes à grandes : *P. esculilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, *Moeritherium*, deinotheres, éléphantiformes, anthracobunidés, siréniens, desmostyliens, *Phenacolophus*, embrithopodes.

Caractère inconnu : *Ocepeia*, *Khamsaconus*, *Minchenella*, *Radinskya*, hyracoides.

Les « condylarthres » tels que les phénacodontes préservent la condition euthérienne primitive de trois incisives toutes de petite taille et de forme semblable. Les incisives des anthracobunidés étaient modérément agrandies (pas de racine hypertrophiée comme chez les proboscidiens). Les proboscidiens se singularisent par au moins une grande incisive dont la racine est hypertrophiée, mais pas nécessairement hypsodonte (cas de *Moeritherium*, *Phosphatherium*, *Numidotherium* et *Barytherium*). Il faut cependant rappeler que l'homologie de la grande incisive inférieure (mais pas la grande incisive supérieure) au sein des proboscidiens n'est pas établie (e.g., Fischer & Tassy 1993 : 225). Les deinotheres et les éléphantiformes n'ont plus qu'une seule incisive inférieure sur chaque dentaire. La défense de *Moeritherium* et des éléphantiformes est identifiée comme la seconde incisive (i2/i2, lactéale ou définitive : Tassy 1987 ; Luckett 1996). La défense des deinotheres est également identifiée comme i2 et non i1. Cependant chez les formes lophodontes primitives telles que *P. esculilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium* et même *Barytherium*, la grande incisive inférieure est en position centrale et elle est interprétée ici comme i1 d'après *Phosphatherium* (voir description).

50 - Incisives inférieures : agrandissement relatif de i1 (incisive centrale)

(0) i1 (incisive centrale) non agrandie (comparable ou < à i2) : *Moeritherium*, éléphantiformes, deinotheres (i1 perdue), siréniens, desmostyliens, embrithopodes,

Phenacolophus, périssodactyles, phénacodontidés, euthériens.

(1) $i1$ (incisive centrale) $> i2$ (incisive latérale) : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*.

Caractère inconnu : *Ocepeia*, *Khamsaconus*, anthracobunidés, *Minchenella*, *Radinskya*, hyracoides.

La présence d'une incisive centrale agrandie chez *Daouitherium* est déduite de l'observation des alvéoles, seuls conservés. Chez l'anthracobunidé *Pilgrimella* figuré par Wells & Gingerich (1983 : fig. 2c), les incisives sont illustrées seulement par leurs alvéoles. Ceux-ci montrent que la dernière incisive est plus petite que l'incisive plus antérieure. La même figure de *Pilgrimella* (o.c.) et le moulage de HGSP 96258 suggèrent la présence de trois incisives ($i1$ présente) : chez les anthracobunidés, l'incisive agrandie serait donc $i2$. La denture antérieure des hyracoides primitifs tels que *Seggeurius* reste mal connue. Les taxons de l'Oligocène du Fayoum ont des incisives inférieures déjà très proches des formes modernes, ce sont des dents de taille moyenne à forte, spatulées, pectinées et proclines. $i2$ est plus grande que $i1$ et $i3$.

51 - Incisives inférieures : agrandissement relatif de $i2$ (incisive latérale)

(0) $i2$ (incisive latérale) non agrandie (comparable ou $<$ à $i1$) : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, siréniens, desmostyliens, embrithopodes, *Phenacolophus*, périssodactyles, phénacodontidés, euthériens.

(1) $i2$ (incisive latérale) $>> i1$ (incisive centrale) : *Moeritherium* ($i2$), éléphantiformes ($i2$, défense unique), deinotheres ($i2$, défense unique).

Caractère inconnu : *Ocepeia*, *Khamsaconus*, anthracobunidés, *Minchenella*, *Radinskya*, hyracoides.

Chez *Phenacolophus*, $i2$, plus petite, pourrait être en cours de réduction selon McKenna & Manning (1977).

52 - Incisives inférieures : défense

(0) Pas de défense à croissance continue : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, *Moeritherium*, anthracobunidés, siréniens, desmostyliens, *Phenacolophus*, embrithopodes, hyracoides, périssodactyles, phénacodontidés, euthériens.

(1) Une défense à croissance continue ($i2$) : deinotheres, éléphantiformes.

Caractère inconnu : *Ocepeia*, *Khamsaconus*, *Minchenella*, *Radinskya*.

53 - Canine inférieure : présence

(0) Présente : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, anthracobunidés, siréniens, desmostyliens, *Phenacolophus*, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes, phénacodontidés, euthériens.

(1) Absente : *Numidotherium*, *Barytherium*, *Moeritherium*, deinotheres, éléphantiformes.

Caractère inconnu : *Ocepeia*, *Khamsaconus*, *Minchenella*, *Radinskya*.

La présence d'une canine inférieure est ici assumée chez *P. escuilliei* et chez *Daouitherium*, d'après l'interprétation des alvéoles antérieurs conservés par le matériel disponible (voir description). Cela reste à vérifier sur un matériel complémentaire.

54 - Canines inférieures : nombre de racines

(0) Deux racines : siréniens, hyracoides, euthériens.

(1) Une racine : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, anthracobunidés, desmostyliens, *Phenacolophus*, périssodactyles, phénacodontidés, embrithopodes.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Ocepeia*, *Minchenella*, *Radinskya*.

Caractère non applicable ($c1$ perdue) : *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes.

La présence de deux racines aux canines correspond à la condition euthérienne ancestrale (Novacek 1986). Dans l'analyse des siréniens, Domning (1994) admet ainsi que ce caractère est primitif chez *Prorastomus*.

55 - Denture inférieure : diastème antérieur

(0) Diastème absent ou court (notamment $c1-p1$), sans perte de dent : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, anthracobunidés, siréniens, desmostyliens, phénacodontidés, *Phenacolophus*, périssodactyles, embrithopodes, hyracoides, euthériens.

(1) Diastème long entre au moins entre $i2$ et $p2$: *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres (diastème $i2-p3$), *Moeritherium*, éléphantiformes.

Caractère inconnu : *Ocepeia*, *Khamsaconus*, *Minchenella*, *Radinskya*.

L'absence de diastème antérieur correspond probablement à la structure primitive chez les euthériens. Toutefois, on observe le développement précoce de courts diastèmes (post-canine, post- $p1$, post- $p2$) chez les « condylarthres » tels que les arctocyonidés (e.g., *Loxolophus*) et les phénacodontidés (*Ectocion*). Certains anthracobunidés tels que *Anthracobune aijiensis* développent un long diastème à l'avant de $p1$, mais il s'agit d'une spécialisation dans le groupe (Kumar 1991). *Pilgrimella* n'a qu'un très court diastème $c1-p1$. Les périssodactyles primitifs (*Cardiophus*, *Hallensia*) montrent également un court diastème entre $c1$ et $p1$. L'absence de diastème chez *P. escuilliei*, qui a réduit la formule dentaire antérieure (trois dents en avant de $p2$) comparativement aux arctocyonidés (cinq dents en avant de $p2$ = formule euthérienne primitive), correspond nécessairement à une fermeture secondaire. Les desmostyliens avancés (*Paleoparadoxia*) développent un grand diastème entre la canine et les prémolaires, ce qui correspond à une convergence avec les autres groupes. Chez les hyracoides primitifs tels que *Seggeurius*, aucun diastème ne semble développé (Court & Mahboubi 1993). Toutefois les formes plus dérivées, y compris celles du Fayoum, développent au moins un diastème post-canine (également $p1-p2$). *Minchenella* n'a pas de diastème post- $p1$, mais on ne connaît pas la denture plus antérieure. Les anthracobunidés et les embrithopodes n'ont pas de diastème.

56 - (d)p1 : présence

(0) Présente : anthracobunidés, siréniens, desmostyliens, *Phenacolophus*, phénacodontidés, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes, euthériens.

(1) Absente : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, *Moeritherium*, deinotheres, éléphantiformes.

Caractère inconnu : *Ocepeia*, *Khamsaconus*, *Minchenella*, *Radinskya*.

La perte de (d)p1 est ici assumée chez *P. escuilliei* et chez *Daouitherium*, d'après l'interprétation des alvéoles

antérieurs conservés par le matériel disponible (voir description). Cela reste à vérifier sur un matériel complémentaire.

57 - (d)p1 : nombre de racines

(0) Deux racines sur (d)p1 : anthracobunides, siréniens, hyracoides, périssodactyles, embrithopodes, euthériens.

(1) Une racine sur (d)p1 : *Phenacolophus*, *Minchenella*, phénacodontidés.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Ocepeia*.

Caractère non applicable ((d)p1 perdue) : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, desmostyliens.

Fischer & Tassy (1993) attribuent une polarité dérivée à la présence de deux racines chez (d)p1, qui correspond à une morphologie peu commune parmi les « condylarthres » et les ongulés. Il faut cependant noter que dans le morphotype euthérien ancestral (d)p1 est biradiculée comme les autres prémolaires et c1 (Novacek 1986). *Protungulatum* possède une dp1 biradiculée. Chez les périssodactyles primitifs, certaines espèces telles que *Hyracotherium grangeri* (également *Brontops* in Fischer & Tassy 1993) présentent parfois deux racines sur (d)p1 (Gingerich 1991), ce qui est probablement représentatif du morphotype ancestral de l'ordre. (d)p1 et p2 sont biradiculées chez les anthracobunides. Chez les embrithopodes, *Arsinoitherium* a une (d)p1 uniradiculée, mais *Crivadiatherium* a une (d)p1 biradiculée. Chez les paenongulés, la présence de deux racines sur la (d)p1 est observée chez les hyracoides et *Prorastomus* (comme pour la canine). Cette morphologie est ainsi considérée comme primitive par Ray *et al.* (1994), comme ici. Les siréniens primitifs – y compris *Pezosiren* – ont des prémolaires antérieures uniradiculées, mais *Prorastomus* conserve une (d)p1 biradiculée (et agrandie), comme la canine (54). Ce caractère est additif.

58 - Denture inférieure : p2

(0) Présente : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, *Moeritherium*, anthracobunides, siréniens, desmostyliens, *Phenacolophus*, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes, phénacodontidés, euthériens.

(1) Absente : deinotheres, éléphantiformes.

Caractère inconnu : *Ocepeia*, *Khamsaconus*, *Minchenella*, *Radinskya*.

59 - p2 : nombre de racines

(0) Deux racines : *Daouitherium*, *Numidotherium koholense*, *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, anthracobunides, *Minchenella*, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes, phénacodontidés, euthériens.

(1) Une racine (racines soudées ou perte d'une racine) : *P. escuilliei*, *N. savagei*, desmostyliens, *Phenacolophus*, siréniens.

Caractère inconnu : *Ocepeia*, *Khamsaconus*, *Radinskya*. La p2 des phénacodontidés est biradiculée (mais (d)p1 est uniradiculée). C'est également le cas du phénacolo-phid *Minchenella*, mais pas de *Phenacolophus* ((d)p1 et p2 uniradiculées). *Barytherium* a au moins deux et probablement trois racines (Andrews 1906).

60 - p3-4 : nombre de racines

(0) Deux racines, généralement élargies transversalement : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numido-*

therium, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, anthracobunides, *Minchenella*, desmostyliens, *Phenacolophus*, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes, phénacodontidés, *Ocepeia*, euthériens.

(1) Quatre racines : *Barytherium*.

(2) Une racine : siréniens.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Radinskya*.

Barytherium se singularise par la subdivision sur p4 et p3 (et peut-être p2) des deux racines, mésiale et distale, en deux racines, labiale et linguale (Andrews 1906). Les siréniens primitifs se caractérisent par des prémolaires uniradiculées.

Ce caractère n'est pas additif.

61 - Prémolaires inférieures : molarisation

(0) p4 et prémolaires antérieures simplifiées : *P. escuilliei*, *Ocepeia*, hyracoides, euthériens.

(1) p4 submolariforme, prémolaires antérieures simplifiées : molarisation de p4 : *Numidotherium koholense*, desmostyliens, *Phenacolophus*, périssodactyles, phénacodontidés.

(2) p4 et p3 submolariformes : molarisation de p3 : *Daouitherium*, *Barytherium*, deinotheres (p2 perdue), *Moeritherium*, éléphantiformes (p2 perdue), anthracobunides, *Minchenella*, embrithopodes.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Radinskya*, siréniens.

Les prémolaires submolariformes ou molariformes montrent au moins un métaconide bien différencié et plus ou moins aligné transversalement avec le protoconide, un entoconide et un hypoconide. La polarité du degré de molarisation des prémolaires est très ambiguë, particulièrement en ce qui concerne p4 (états (0) et (1) ci-dessus). La condition euthérienne primitive est celle de prémolaires simples, « prémolariformes » à l'instar de ce que l'on rencontre chez les « condylarthres » arctocyonidés (état (0) ci-dessus). Toutefois la molarisation de la dernière prémolaire chez les euthériens est précoce, elle apparaît au début de l'évolution des taxéopodes (phénacodontes + altongulés) d'après Thewissen & Domning (1992 : 499). Les phénacodontidés et les ongulés lophodontes, y compris les phénacolo-phidés, ont notamment une p4 plus ou moins molariforme. *Phosphatherium* et les hyracoides sont sur ce point des exceptions remarquables. *Ocepeia* est également tout à fait singulier dans l'association d'une p4 simplifiée et d'une construction des molaires plus avancée que les phénacodontidés avec la présence d'un hypolophide (= entolophide). Deux hypothèses peuvent être envisagées :

a) la condition primitive des taxéopodes est celle de prémolaires toutes simplifiées comme chez les arctocyonidés (état (0) ci-dessus) ; les phénacodontes laurasiatiques (phénacodontidés) sont spécialisés indépendamment des paenongulés dans la molarisation de p4, et *Ocepeia*, les hyracoides et *Phosphatherium* sont restés primitifs sur ce plan (hypothèse Gheerbrant *et al.* 2002) ;

b) la condition primitive des taxéopodes est celle d'une p4 submolariforme et *Ocepeia* et *Phosphatherium* ont une p4 secondairement simplifiée (hypothèse Gheerbrant *et al.* 2001).

La question reste entièrement ouverte, mais nous favorisons ici au moins provisoirement l'hypothèse de travail a.

L'hypothèse b suppose que la condition de *Phosphatherium* est autapomorphique (parallèlement aux siréniens s'il y a homologie). L'hypothèse a s'accorde avec une possible évolution parallèle des ongulés lophodontes nord- et sud-téthysiens (africains). Elle semble soutenue par *Ocepeia* et les hyracoides primitifs tels que *Seggeurius* et *Microhyrax*, dont les prémolaires sont simplifiées, y compris la p4 dont le talonide est unicuspidé. Dans l'analyse, et quelles que soient les hypothèses (a ou b), la molarisation des prémolaires antérieures est considérée dérivée, à l'image de ce que l'observe notamment au sein des hyracoides, mais il faut souligner qu'une p3 submolariforme est connue précocement, chez plusieurs taxons de téthythères primitifs (*Minchenella*, anthracobunides, *Daouitherium* et *Moeritherium*).

Numidotherium savagei se singularise par l'ensemble des prémolaires p4-2 molarisées, dans un état plus avancé que (2) ici. Chez les siréniens, l'homologie des prémolaires et notamment de p5-dp5 – seule dent molarisée – est incertaine.

Ce caractère est additif.

62 - Prémolaires inférieures p1-4 : simplification

(0) p1-4 prémolariformes ou molariformes : *P. esculillei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, anthracobunides, siréniens, desmostyliens, *Minchenella*, *Phenacolophus*, périssodactyles, hyracoides, embrithropodes, phénacodontidés.

(1) p1-4 simplifiées secondairement : siréniens.

Caractère inconnu : *Ocepeia*, *Khamsaconus*, *Minchenella*, *Radinskya*.

Les siréniens ont des prémolaires spécialisées à la fois simplifiées, essentiellement dominées par le protoconide, et compliquées par une cusplation secondaire qui n'est pas sans rappeler les desmostyliens.

63 - Prémolaires inférieures : paraconide (position)

(0) Paraconide bas : deinotheres (p3 seulement), éléphantiformes, *Phenacolophus*, périssodactyles, phénacodontidés, euthériens.

(1) Paraconide en position élevée : *Daouitherium*, *Moeritherium*, anthracobunides, desmostyliens, *Minchenella*, hyracoides, embrithropodes, *Ocepeia*.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, siréniens, *Radinskya*. Caractère non applicable (paraconide absent) : *P. esculillei*, *Numidotherium*, *Barytherium*.

Numidotherium koholense montre une petite variabilité dans le développement du paraconide sur p3-4, mais celui-ci reste généralement très réduit ou indistinct. Les phénacodontidés et la plupart des « condylarthres » montrent un paraconide bien différencié au moins sur p4, mais généralement réduit et surtout bas sur les prémolaires antérieures, ce qui correspond probablement à la condition euthérienne primitive, ou tout au moins à la condition extra-groupe ici. Chez *Ocepeia* seule la p4 est connue ; le paraconide y est faible, mais en position élevée. La morphologie des prémolaires des siréniens est très particulière (nombreuses cuspules comme chez les desmostyliens), le paraconide semble réduit mais ce caractère reste mal connu.

64 - Prémolaires inférieures : paraconide (développement)

(0) Paraconide présent : *Daouitherium*, *Moeritherium*, éléphantiformes, deinotheres (p3 seulement), anthracobunides, desmostyliens, *Minchenella*, hyracoides, embrithropodes, phénacodontidés, euthériens.

bunides, desmostyliens, *Minchenella*, hyracoides, embrithropodes, *Phenacolophus*, périssodactyles, *Ocepeia*, phénacodontidés, euthériens.

(1) Paraconide absent : *P. esculillei*, *Numidotherium*, *Barytherium*.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, siréniens, *Radinskya*. Le paraconide est faible (réduit) chez les deinotheres, les éléphantiformes et *Ocepeia*.

65 - Prémolaires inférieures : bilophodontie de p4

(0) p4 non bilophodonte (protocristide oblique, hypolophide absent) : *P. esculillei*, *Moeritherium*, anthracobunides, siréniens, desmostyliens, *Ocepeia*, *Minchenella*, *Phenacolophus*, périssodactyles, hyracoides, embrithropodes, phénacodontidés, euthériens.

(1) p4 sub-bilophodonte (protocristide transversale, hypolophide différencié) : *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, éléphantiformes.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Radinskya*.

(0) représente la condition euthérienne généralisée. p3 montre également la trace d'un hypolophide chez *Daouitherium*, *Numidotherium savagei* et probablement *Barytherium*, mais pas chez *N. koholense*. *Moeritherium*, les anthracobunides, les altongulés primitifs et les phénacodontes ont une protocristide transversale sur p4, mais pas d'entolophide. Chez les périssodactyles et les hyracoides primitifs, la p4 n'est pas bilophodonte, mais elle le devient chez les formes plus avancées. Chez les embrithropodes, p4-3 sont sélenodontes.

66 - Prémolaires inférieures : taille relative de p2

(0) Longueur de p2 ≤ p3 : *P. esculillei*, *Daouitherium*, *N. savagei*, *Barytherium*, *Moeritherium*, anthracobunides, siréniens, desmostyliens, *Minchenella*, *Phenacolophus*, périssodactyles, hyracoides, embrithropodes, phénacodontidés, euthériens.

(1) Longueur de p2 > p3 : *N. koholense*.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Ocepeia*, *Radinskya*. Caractère non applicable : deinotheres, éléphantiformes.

(0) représente la condition euthérienne primitive, généralisée notamment chez les « condylarthres ». Ce caractère, qui singularise *N. koholense*, fait toutefois l'objet d'une légère variabilité chez cette espèce.

67 - Prémolaires inférieures : extension de l'émail

(0) Émail restreint au-dessus du collet de la dent : *P. esculillei*, *N. savagei*, *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes ?, anthracobunides, siréniens, desmostyliens, *Minchenella*, *Phenacolophus*, phénacodontidés, périssodactyles, hyracoides, embrithropodes, euthériens.

(1) Émail étendu basalement sur le flanc mésio-labial de la racine antérieure (descend plus bas que sur la racine postérieure sous le talonide) : *Daouitherium*, *N. koholense*.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Ocepeia*, *Radinskya*. (0) représente l'état le plus généralisé (condition euthérienne primitive). L'état particulier de ce caractère rencontré chez *Daouitherium* est réminiscent du mode d'usure de la p2 de *N. koholense* décrit par Court (1993) (voir Gheerbrant et al. 2002).

68 - Prémolaires et molaires inférieures : cingulum labial

(0) Absent ou réduit : *P. esculillei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, siréniens, *Ocepeia*, euthériens.

(1) Présent : *Moeritherium*, éléphantiformes, desmostyliens, anthracobunidés, *Phenacolophus*, *Minchenella*, périssodactyles, hyracoides, embrithropodes, phénacodontidés.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Radinskya*.

La présence d'un cingulum labial est un caractère généralisé chez les « condylarthres » et les ongulés, mais dans la condition euthérienne primitive seuls le précingulide et éventuellement le postcingulide sont présents (e.g., Novacek 1986). Chez les embrithropodes primitifs tels que *Crivadiatherium*, le cingulum labial est présent, mais il est absent chez *Arsinoitherium*.

69 - Molaires inférieures : orientation de la crête oblique

(0) Crête oblique sensiblement oblique, terminaison mésiale dans la moitié linguale du trigonide, où elle se prolonge ou non vers l'apex du métaconide : anthracobunidés, *Minchenella*, *Phenacolophus*, phénacodontidés, embrithropodes, euthériens.

(1) Terminaison mésiale à la mi-largeur sur la paroi postérieure du trigonide : *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, siréniens, *Ocepeia*, desmostyliens, périssodactyles, hyracoides.

(2) Crête oblique peu oblique, terminaison mésiale contre la moitié labiale du trigonide : *P. escuilliei*, *Moeritherium*, éléphantiformes.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Radinskya*.

La polarité des états de ce caractère reste incertaine. Une crête oblique labiale comme chez les éléphantiformes est généralement considérée comme dérivée au sein des téthythères (Tassy & Shoshani 1988 ; Fischer & Tassy 1993), et même comme synapomorphique des Proboscidea (Tassy 1994). Toutefois, on constate une variabilité dans l'orientation de cette crête au sein des proboscidiens et notamment chez les formes lophodontes : la crête oblique est franchement labiale sur le trigonide (peu oblique) chez *P. escuilliei*, un peu moins labiale (plus oblique) chez *Daouitherium* et franchement oblique lingualemment (médiane sur le trigonide) chez *Numidotherium* et même *Barytherium*. Cette construction chez *Numidotherium* et *Barytherium* a été considérée comme secondaire par Gheerbrant *et al.* (2002), mais cela reste mal étayé. Sans élément plus contraignant, l'hypothèse adoptée ici est celle d'une spécialisation précoce chez *P. escuilliei* comparativement à *Numidotherium* et *Barytherium* (hypothèse alternative in Gheerbrant *et al.* 2002). *Moeritherium* et les éléphantiformes ont une crête oblique labiale comme chez *P. escuilliei*, mais ils se singularisent par le prolongement de la crête oblique du côté labial sur le trigonide avec renflement de cuspules accessoires (mésoconide et surtout protoconulide), une disposition clairement dérivée. Ces deux taxons diffèrent également par leur hypoconide plus pincé (angle plus aigu de la crête oblique et du lobe postérieur) qui rappelle les anthracobunidés et également les siréniens (caractère primitif ?). Les anthracobunidés ont une crête oblique très oblique qui se termine sensiblement lingualemment contre le trigonide. La condition euthérienne primitive est probablement celle d'une crête oblique se prolongeant dans la partie linguale du trigonide vers l'apex du métaconide. Toutefois de nombreuses lignées séléno-

dontes ont acquis secondairement une crête oblique aboutissant sensiblement lingualemment sur le trigonide. Les hyracoides primitifs ont une crête oblique qui joint le trigonide dans sa partie médiane, mais qui s'y prolonge labialement vers l'apex du protoconide (allure en « S »). Ce caractère est additif.

70 - Molaires inférieures : développement et morphologie de la crête oblique

(0) Crête oblique simple (crestiforme et avec ou sans mésoconide) joignant le trigonide : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium koholense*, *Barytherium*, deinotheres, siréniens, *Minchenella*, *Phenacolophus*, *Ocepeia*, périssodactyles, hyracoides, embrithropodes, phénacodontidés, euthériens.

(1) Crête oblique renflée en un protoconulide à l'arrière du trigonide : *Moeritherium* (protoconulide naissant), éléphantiformes (fort protoconulide), anthracobunidés (protoconulide ?), desmostyliens (protoconulide ?).

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Radinskya*.

(0) correspond à la disposition euthérienne généralisée. Cette construction s'accompagne généralement chez les taxéopodes primitifs de la présence d'un mésoconide (phénacodontidés, *Ocepeia*). Le spécimen NTG 2-51 attribué à *Khamsaconus* par Gheerbrant *et al.* (1998) a probablement plutôt des affinités avec les hyracoides (Gheerbrant *et al.* 2003) et la présence d'un « protoconulide » y est d'homologie douteuse. *Numidotherium savagei* est spécialisé dans la réduction (résorption) de la partie antérieure de la crête oblique. Certains anthracobunidés (*Lamidhanina*) et desmostyliens (*Behemotops*) présentent une cuspule en avant de la crête oblique contre le trigonide qui pourrait être homologue du protoconulide des éléphantiformes. Les hyracoides primitifs tels que *Seggeurius* présentent un mésoconide bien renflé contre le trigonide. Le renflement d'un protoconulide chez *Moeritherium* et les éléphantiformes est probablement en relation avec la bunolophodontie.

71 - Molaires inférieures : entocristide

(0) Développée et plus ou moins longitudinale : *P. escuilliei*, *Phenacolophus*, *Ocepeia*, euthériens.

(1) Oblique lingualemment, convergente avec la crête oblique : *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*.

(2) Réduite à absente (large encoche du talonide) : deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, desmostyliens, anthracobunidés, siréniens, *Minchenella*, périssodactyles, hyracoides, embrithropodes, phénacodontidés.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Radinskya*.

(0) représente la condition euthérienne généralisée, mais la réduction de l'entocristide est fréquente chez les formes lophodontes ou séléodontes. Chez les proboscidiens, (2) est une morphologie dérivée probablement reliée, comme la réduction de la crête oblique, au développement de l'interlophide. Chez les périssodactyles, l'entocristide est généralement absente, mais quelques formes primitives présentent une petite entocristide encore distincte. Chez *Daouitherium*, l'entocristide est concave lingualemment. Chez *P. escuilliei*, les phénacodontidés et *Ocepeia* on observe en outre au moins des traces d'entoconulide sur l'entocristide. Les périssodactyles primitifs possèdent également un entoconulide. Ce

caractère est connu chez plusieurs autres « condylarthres ».

Ce caractère n'est pas additif.

72 - Molaires inférieures : prémétacristide

(0) Prémétacristide réduite à absente : *Moeritherium*, éléphantiformes, siréniens, desmostyliens, *Minchenella*, *Phenacolophus*, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes, phénacodontidés, euthériens.

(1) Prémétacristide bien distincte : *P. escuilliei* (prémétacristide renflée), *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium* (prémétacristide renflée), deinotheres, anthracobunidés (prémétacristide renflée), *Ocepeia*.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Radinskya*.

La prémétacristide est parfois renflée et forme une légère éminence (cuspsule) séparée du métaconide par sillon. C'est un caractère bien marqué chez les proboscidiens lophodontes, notamment chez *P. escuilliei* et *Barytherium*. Chez les hyracoides primitifs tels que *Seggeurius* et *Microhyrax*, la prémétacristide est absente, mais elle est présente chez quelques formes telles que *Geniohyus*. La condition euthérienne primitive est l'absence de prémétacristide. Les proboscidiens primitifs ont une prémétacristide.

73 - Molaires inférieures : postmétacristide, métastylide

(0) Postmétacristide absente ou très réduite : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, anthracobunidés (trace), siréniens, desmostyliens, embrithopodes, euthériens.

(1) Postmétacristide bien distincte, plus ou moins renflée en un métastylide : *Ocepeia* (métastylide), *Minchenella* (métastylide), *Phenacolophus* (faible métastylide), périssodactyles, hyracoides (métastylide), phénacodontidés (métastylide).

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Radinskya*.

La présence d'une postmétacristide et le renflement d'un métastylide correspondent à une morphologie dérivée comparativement à la condition euthérienne généralisée et à de nombreux « condylarthres ». Elle caractérise notamment les phénacodontes (Thewissen & Domning 1992). Ces structures semblent toutefois montrer une réduction secondaire chez les ongulés modernes. La réduction du métastylide est citée par Froehlich (1999) comme une des synapomorphies importantes des périssodactyles. Toutefois les périssodactyles primitifs tels que *Pachynolophus*, *Cymbalophus* et *Hallensia* conservent un métastylide.

74 - Molaires inférieures : paraconide

(0) Présent, bien développé : *Ocepeia*, *Phenacolophus*, euthériens.

(1) Réduit ou absent : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, anthracobunidés, siréniens, desmostyliens, *Minchenella*, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes, phénacodontidés.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Radinskya*.

(0) représente la condition euthérienne primitive. Chez les phénacodontidés, le paraconide est généralement absent, mais il est signalé chez *Tetraclaenodon* et il est occasionnel chez *Ectocion*. En outre, McKenna *et al.* (2001) ont signalé un nouveau phénacodontidé asia-

tique proche de *Phenacodus* qui présente un paraconide bien développé et en position médiane sur le trigonide, comme chez *Ocepeia*. Le paraconide est crestiforme chez *Phenacolophus* et réduit chez *Minchenella*. Chez les hyracoides primitifs, le paraconide est absent, mais il est secondairement développé chez les formes sélénodontes (*Saghattherium*), comme la paracristide (Court & Mahboubi 1993).

75 - Molaires inférieures : trigonide et paracristide

(0) Trigonide plus ou moins dilaté mésio-distalement avec paracristide encore développée et fonctionnelle : *Phenacolophus*, *Minchenella*, périssodactyles, embrithopodes (*Crivadiatherium*), phénacodontidés, *Ocepeia*, euthériens.

(1) Trigonide court, sensiblement comprimé mésio-distalement, paracristide réduite : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, anthracobunidés, siréniens, desmostyliens, hyracoides.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Radinskya*.

Chez les hyracoides primitifs, le trigonide est très comprimé et la paracristide est réduite à une faible ride non fonctionnelle ; chez les hyracoides plus avancés, lophodontes et sélénodontes, le trigonide est plus dilaté mésio-distalement et la paracristide (paralophide) est bien développée, deux traits secondaires (Court & Mahboubi 1993). Le trigonide court est considéré comme un caractère dérivé d'ongulé au sens large (incl. « condylarthres ») par Prothero *et al.* (1988).

76 - Molaires inférieures : protolophide

(0) Protocristide barrée d'une encoche médiane bien marquée : phénacodontidés, *Ocepeia*, *Moeritherium*, éléphantiformes, anthracobunidés, siréniens, desmostyliens, *Minchenella*, périssodactyles, hyracoides, euthériens.

(1) Protocristide lophoïde (= protolophide) : crête haute et sub-continue : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, *Phenacolophus*, embrithopodes.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Radinskya*.

77 - Molaires inférieures m1-2 : complexe postcristide-hypoconulide

(0) Postcristide complète reliant l'hypoconulide à l'entoconide (segment lingual) et l'hypoconide (segment labial) : *Ocepeia*, hyracoides, euthériens.

(1) Segment lingual de la postcristide (postentocristide) réduit à absent, entoconide et hypoconulide séparés par une nette encoche plus ou moins étroite, segment labial de la postcristide (posthypocristide) bien développé et constant : phénacodontidés.

(2) Segment lingual de la postcristide (postentocristide) absent, entoconide et hypoconulide largement séparés, liaison occasionnelle (vestigiale) hypoconulide-hypoconide par le segment labial de la postcristide (posthypocristide) : périssodactyles.

(3) Hypoconulide cingulaire, complètement indépendant de l'entoconide et de l'hypoconide (régression des segments lingual et labial de la postcristide) : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, anthracobunidés, siréniens, desmostyliens, *Minchenella*, *Phenacolophus*, embrithopodes.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Radinskya*.

(0) représente le plan tribosphénique généralisé, rencontré chez de nombreux « condylarthres ». Chez les hyracoides les plus primitifs tels que *Seggeurius* et *Microhyrax*, l'hypoconulide est reculé mais le segment lingual de la postcristide, quoique faible, relie encore l'hypoconide et l'entoconide. Les lignées d'hyracoides plus avancées sont au stade (3) et elles montrent une régression de l'hypoconulide. Chez les périssodactyles primitifs, si le segment lingual de la postcristide est absent, l'hypoconulide est muni d'une crête antérieure longitudinale qui joint la postcristide (segment labial) ou l'hypolophide. Les périssodactyles avancés sont à l'état (3) comme les hyracoides avancés. Chez *Phenacolophus* et les embrithopodes, l'hypoconulide est également réduit.

Ce caractère est additif.

78 - Molaires inférieures : hypolophide (= entolophide)

(0) Hypolophide absent : phénacodontidés, euthériens.

(1) Hypolophide présent : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinothères, *Moeritherium*, éléphantiformes, anthracobunidés, siréniens, desmostyliens, *Phenacolophus*, *Minchenella*, embrithopodes, périssodactyles, hyracoides, *Ocepeia*.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Radinskya*

L'absence d'hypolophide correspond au plan tribosphénique généralisé chez les euthériens, présent chez les condylarthres (e.g., arctocyonidés).

79 - Molaires inférieures : complexe lophe distal (hypolophide)-postcristide

(0) Hypolophide présent, mais incomplet (entolophide) : *Ocepeia*.

(1) Hypolophide incomplet ou composite, formé de l'entolophide en continuité avec le segment labial de la postcristide déplacé en avant de l'hypoconulide : périssodactyles.

(2) Hypolophide subcomplet, mais barré d'une forte échancrure médiane : *Moeritherium*, éléphantiformes, anthracobunidés, siréniens, desmostyliens, *Minchenella*, hyracoides.

(3) Hypolophide lophoïde (haut et sub-continu de l'apex de l'entoconide à l'hypoconide) : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinothères, *Phenacolophus*, embrithopodes.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Radinskya*

Caractère non applicable : phénacodontidés, euthériens.

(1)-(3) correspondent à la construction (bi) lophodonte. L'analyse du morphotype ancestral de ce caractère chez les périssodactyles est délicate et mal résolue, mais importante pour la compréhension de l'évolution des premiers euthériens bilophodontes. Les périssodactyles primitifs montrent en effet une construction du lophe distal assez variable, y compris au sein de la même espèce, posant des problèmes d'homologie des différentes crêtes (hypolophide et postcristide, cf. Hooker 1989). Le modèle primitif de m1-2 figuré par Hooker (1989 : fig. 61 B) associant une néocrête transversale complète (= hypolophide s.s.) à une postcristide subcomplète (segments labial et lingual), n'est en fait pas observé tel que chez les périssodactyles décrits,

comme le signale l'auteur. Par contre ce modèle est remarquablement proche d'*Ocepeia* et plus encore des hyracoides par le développement de l'hypolophide associé à la rétention du segment lingual de la postcristide (postentocristide) qui relie encore l'entoconide à l'hypoconulide. Il se rapproche particulièrement des hyracoides par le recul de l'hypoconulide et l'extension transversale de l'hypolophide.

Chez les périssodactyles primitifs, on constate que le premier élément du lophe distal est l'entolophide, comme chez *Ocepeia*. Les périssodactyles primitifs diffèrent cependant d'*Ocepeia* sur deux points importants :

a) D'une part, le développement du lophe distal est associé à l'absence du segment lingual de la postcristide (= postentocristide).

b) D'autre part, le segment labial de la postcristide (posthypocristide) subsiste et participe à la constitution du lophe postérieur (Hooker 1989, 1994), par sa continuité avec l'entolophide, i.e. par sa migration antérieure par rapport à l'hypoconulide. C'est la structure appelée ici « hypolophide composite » qui caractérise l'état (1) de cette analyse.

Le point a soulève légitimement la question d'une homologie entre le segment lingual de la postcristide (postentocristide) et l'entolophide de la molaire des périssodactyles. Toutefois ces deux structures sont bien distinctes chez *Ocepeia* et les hyracoides (comme dans le modèle figuré par Hooker) et il n'y a ni entolophide, ni postentocristide chez les phénacodontidés. La crête labiale de l'entoconide chez les périssodactyles, par sa position antérieure à l'hypoconulide comparativement au plan tribosphénique généralisé, joue dans tous les cas le rôle fonctionnel de l'entolophide. La disparition de la postentocristide paraît en fait plus manifester sur la dernière molaire chez les périssodactyles par comparaison avec les hyracoides. Soulignons en passant que cette hypothèse d'une homologie du lophe distal des périssodactyles avec la postentocristide du plan euthérien généralisé impliquerait un hypolophide *non homologue* de celui d'*Ocepeia* et des hyracoides où il est représenté par une néocrête, l'entolophide.

De la même manière l'homologie faite chez les périssodactyles entre la branche labiale de l'hypolophide et la posthypocristide dans le point b, implique que la construction des hyracoides n'est pas homologue et elle peut être discutable. En effet des taxons de périssodactyles primitifs tels que *Pachynolophus* et *Hyracotherium* (et parfois au sein de la même espèce) montrent à la fois une extension labiale du lophe distal et une posthypocristide indépendante qui reste dans sa disposition primitive, reliée à l'hypoconulide (caractère 79, état 1). Une telle structure est homologue avec celle des hyracoides (état 2), caractérisée par un hypolophide néoformé. La construction du complexe hypolophide-hypoconulide des périssodactyles (77 (2)) diffère alors des hyracoides essentiellement dans la perte de la postentocristide (i.e. homologie avec l'entolophide possible ; cf. caractère précédent).

Chez les périssodactyles plus avancés, l'hypolophide devient rapidement lophoïde et il n'y a plus trace de postcristide (état 3). Chez les hyracoides primitifs, la morphologie est bunodonte (*Seggeurius*, *Microhyrax*,

Geniohyinae) et le lophe distal semble plus complet transversalement que chez les périssodactyles primitifs. Ce dernier correspond toutefois à la confluence des flancs internes renflés plus ou moins carénés de l'entoconide et de l'hypoconide, plutôt qu'à une crête bien définie comme dans les autres taxons associés ici à l'état (2). Il s'allie chez eux à une postcristide encore complète. Plusieurs lignées avancées d'hyracoïdes vont néanmoins développer l'état (3).

Chez *Moeritherium* et les éléphantiformes, l'hypolopside est bien développé et haut, mais il est formé par l'alignement transversal de plusieurs cuspules renflées (bunolophodontie), plutôt que par une unique crête formant un lophe régulier, comme chez les formes lophodontes vraies (*P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinothères).

Il faut enfin signaler que la présence d'un lophe distal fonctionnel aux molaires inférieures (états 1-2-3) s'accompagne généralement d'un développement plus important des cuspides linguales relativement aux cuspides labiales.

Ce caractère n'est pas additif.

80 - Molaires inférieures : relations hypoconulide-entoconide

(0) Hypoconulide dans l'ensemble peu reculé par rapport à l'entoconide et élevé : phénacodontidés, euthériens.

(1) Hypoconulide légèrement reculé par rapport à l'entoconide et bas : *Ocepeia*.

(2) Hypoconulide reculé, bas et plus décalé labialement par rapport à l'entoconide : hyracoïdes, périssodactyles.

(3) Hypoconulide reculé et cingulaire (indépendant) : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinothères, *Moeritherium*, éléphantiformes, anthracobunidés, siréniens, desmostyliens, *Minchenella*, *Phenacolophus*, embrithopodes.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Radinskya*.

Ce caractère est additif.

81 - Molaires inférieures m1-2 : position de l'hypoconulide

(0) Hypoconulide médian : périssodactyles, siréniens, desmostyliens, anthracobunidés, hyracoïdes, euthériens.

(1) Hypoconulide lingual : *Phenacolophus*, *Minchenella*, embrithopodes, *Ocepeia*, phénacodontidés.

(2) Hypoconulide labial : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinothères, *Moeritherium*, éléphantiformes.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Radinskya*.

La polarité relative des états (0) et (1) est incertaine. La condition euthérienne primitive est probablement celle d'un hypoconulide médian, mais l'hypoconulide se déplace lingualement contre l'entoconide de façon précoce chez les zhelestidés. Hooker (1989) considère que l'hypoconulide en position linguale est dérivé comparativement à l'hypoconulide médian chez les périssodactyles. Il existe une variabilité de ces caractères avec des stades intermédiaires notamment chez les phénacodontidés (états 1-2). Les desmostyliens avancés ont un hypoconulide en position labiale. Les hyracoïdes et les périssodactyles avancés n'ont plus d'hypoconulide.

Ce caractère n'est pas additif.

82 - m1 : postentoconulide

(0) Absent : *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, anthracobunidés, *Minchenella*, desmostyliens, siréniens, phénacodontidés, *Ocepeia*, *Phenacolophus*, périssodactyles, hyracoïdes, embrithopodes, euthériens.

(1) Trace : *P. escuilliei*.

(2) Présent, bien développé : *Moeritherium* (variable), deinothères, éléphantiformes.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Radinskya*.

L'absence de postentoconulide représente la condition euthérienne généralisée, connue chez de nombreux « condylarthres », dont les arctocyonidés et les phénacodontidés. Par contre la présence de cette cuspidité montre une répartition assez large au moins au sein des téthythères. Chez les proboscidiens, l'absence ou la réduction du postentoconulide semble caractériser les formes lophodontes vraies. La présence d'un postentoconulide est plus fréquente sur la m3. Il est possible que le postentoconulide soit apparu d'abord sur la m3, sur son lobe distal sujet à une importante variabilité morphologique. Les deinothères se singularisent toutefois par la présence d'un postentoconulide bien développé seulement sur la m1 qui est trilophodonte (m2-3 bilophodontes). Un grand postentoconulide est notable sur la m3 chez les desmostyliens (Tassy & Shoshani 1988). Chez les siréniens paléogènes (e.g., *Protosiren*, *Prototherium*), la présence d'un postentoconulide (et d'un postentoconule) de développement variable est admise ici au moins sur m3 par contraste avec ce qui était présumé jusqu'ici (e.g., Fischer & Tassy 1993). Il faut noter chez *Ocepeia*, le développement de cuspules accessoires sur la postcristide entre l'hypoconulide et l'entoconide. C'est également le cas de plusieurs périssodactyles primitifs (*Pachynolophus*, *Cymbalophus*). Ce sont de possibles indices d'une plus large répartition du « caractère postentoconulide » au sein des ongulés lophodontes.

Ce caractère est additif.

83 - m2 : postentoconulide

(0) Absent : deinothères, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, anthracobunidés, *Minchenella*, siréniens, *Phenacolophus*, périssodactyles, hyracoïdes, embrithopodes, phénacodontidés, *Ocepeia*, euthériens.

(1) Trace : *P. escuilliei*, desmostyliens.

(2) Présent, bien développé : *Moeritherium* (variable), éléphantiformes.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Radinskya*.

Ce caractère est additif.

84 - m3 : postentoconulide

(0) Absent : *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinothères, *Phenacolophus*, périssodactyles, hyracoïdes, embrithopodes, phénacodontidés, *Ocepeia*, euthériens.

(1) Trace : *P. escuilliei*.

(2) Présent, bien développé : *Moeritherium*, éléphantiformes, siréniens, desmostyliens, *Minchenella*, anthracobunidés.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Radinskya*.

Ce caractère est additif.

85 - Molaires inférieures : allure des lophes

(0) Lophes obliques par rapport à l'axe transversal : *Phenacolophus*, *Minchenella*, périssodactyles, embrithopodes.

(1) Lophes bien transversaux : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, anthracobunides, siréniens, desmostyliens, hyracoides.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Radinskya*.

Caractère non applicable : *Ocepeia*, phénacodontidés, euthériens.

Les lophes obliques sont dus à la position décalée mésialement des cuspidés labiales (hypoconide, protoconide) par rapport aux cuspidés linguales (métaconide, entoconide), qui est primitive. Pour McKenna & Manning (1977), (1) est un caractère d'Altungulata ; ceci est toutefois en contradiction avec la morphologie des périssodactyles primitifs et des Phenacolophidae. Chez les hyracoides primitifs les lophes sont bien transversaux. La condition euthérienne primitive est celle de l'absence de lophe (plan tribosphénique).

86 - Taille relative des molaires inférieures (m3)

(0) m3 légèrement plus grande que m2 ou de taille voisine : *Ocepeia*, euthériens.

(1) m3 inférieure à m2 : phénacodontidés.

(2) Taille sensiblement croissante de m1 à m3 : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, anthracobunides, siréniens, desmostyliens, *Phenacolophus*, embrithropodes, *Minchenella*, hyracoides, périssodactyles.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Radinskya*.

La condition euthérienne primitive est probablement celle d'une m3 de taille voisine de m2 (0). Chez les phénacodontidés, la m3 est plus ou moins réduite comparativement à la m2, mais l'hypoconulide est bien développé et forme un troisième lobe comme chez les ongulés lophodontes. McKenna *et al.* (2001) mentionnent toutefois la découverte d'une nouvelle forme asiatique proche de *Phenacodus* dont la m3 n'est pas réduite. La croissance de taille des molaires est plus accusée chez les proboscidiens, y compris les formes les plus primitives (*P. escuilliei*). Chez les embrithropodes, *Arsinoitherium* a une m3 comparable à m2, mais *Palaeoamasias* et *Crivadiatherium* ont une m3 sensiblement plus grande que m2.

Ce caractère n'est pas nécessairement additif.

87 - m3 : développement du lobe postérieur (hypoconulide)

(0) Lobe distal de l'hypoconulide faible : deinotheres, desmostyliens, *Phenacolophus*, embrithropodes, phénacodontidés, euthériens.

(1) Lobe de l'hypoconulide bien développé (expansion de la racine distale) : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, *Moeritherium*, éléphantiformes, anthracobunides, siréniens, *Minchenella*, hyracoides, périssodactyles, *Ocepeia*.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Radinskya*.

La condition euthérienne primitive est celle d'un lobe de l'hypoconulide saillant distalement, mais modeste. Le développement d'un hypoconulide large, formant un véritable lobe postérieur sur m3, est une synapomorphie d'ongulé au sens large (incl. « condylarthres ») d'après Prothero *et al.* (1988). Chez les embrithropodes, l'hypoconulide faible est considéré comme dérivé (Prothero *et al.* 1988).

Denture supérieure.

88 - Nombre d'incisives supérieures

(0) Trois incisives supérieures : *Numidotherium*, *Moeritherium*, siréniens, desmostyliens, phénacodontidés, périssodactyles, hyracoides, embrithropodes, euthériens.

(1) Deux incisives supérieures : *Barytherium*.

(2) Une incisive supérieure : éléphantiformes.

(3) Aucune incisive supérieure : deinotheres.

Caractère inconnu : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Khamsaconus*, *Minchenella*, anthracobunides, *Radinskya*, *Phenacolophus*, *Ocepeia*.

(0) correspond à la formule dentaire euthérienne primitive. Chez *P. escuilliei*, les incisives supérieures sont inconnues, quoiqu'on puisse légitimement supposer la présence de trois incisives comme chez *Numidotherium* et *Moeritherium*. Elles sont aussi inconnues chez les anthracobunides. Chez les hyracoides avancés, le nombre d'incisives se réduit (comme chez les proboscidiens).

Ce caractère est additif.

89 - Incisives supérieures : agrandissement absolu

(0) Incisives supérieures petites : phénacodontidés, périssodactyles, euthériens.

(1) Incisives supérieures grandes : *Numidotherium*, *Barytherium*, *Moeritherium*, éléphantiformes (I1 perdue), desmostyliens, siréniens, hyracoides, embrithropodes.

Caractère inconnu : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Khamsaconus*, *Ocepeia*, *Minchenella*, anthracobunides, *Radinskya*, *Phenacolophus*.

Caractère non applicable : deinotheres.

(0) représente la condition euthérienne primitive. Le développement des incisives chez les desmostyliens est déduit des formes les plus avancées et par extrapolation de la denture inférieure de *Behemotops*. Les incisives des périssodactyles primitifs sont petites. Chez certains tels que *Cardiophus*, elles croissent de taille d'avant en arrière (Gingerich 1991).

90 - Agrandissement relatif de I1

(0) I1 non agrandie (comparable ou < à I2) : *Numidotherium*, *Barytherium*, *Moeritherium*, éléphantiformes (I1 perdue), desmostyliens, phénacodontidés, périssodactyles, euthériens.

(1) I1 > I2 : siréniens (défense), hyracoides (défense), embrithropodes.

Caractère inconnu : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Khamsaconus*, *Ocepeia*, *Minchenella*, anthracobunides, *Radinskya*, *Phenacolophus*.

Caractère non applicable : deinotheres.

La I1 est une défense (hypsodonte) chez les siréniens primitifs. Chez les hyracoides paléogènes et plus récents, I1 est aussi une défense. On ne connaît toutefois pas cette dent chez *Seggeurius*. Chez les embrithropodes, I1 est légèrement agrandie (Court 1992a).

91 - Agrandissement relatif de I2

(0) I2 non agrandie (comparable ou < à I1) : desmostyliens, siréniens, embrithropodes, hyracoides, phénacodontidés, périssodactyles, euthériens.

(1) I2 >> I1 : *Numidotherium*, *Barytherium*, *Moeritherium*, éléphantiformes (I1 perdue).

Caractère inconnu : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Khamsaconus*, *Ocepeia*, *Minchenella*, anthracobunides, *Radinskya*, *Phenacolophus*.

Caractère non applicable : deinotheres.

92 - Incisives supérieures : défense

(0) Pas de défense à croissance continue : *Numidotherium*, *Barytherium*, *Moeritherium*, deinotheres, siréniens, desmostyliens, embrithopodes, hyracoides, périssodactyles, phénacodontidés, euthériens.

(1) Une défense à croissance continue (I2) : éléphantiformes.

Caractère inconnu : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Khamsaconus*, anthracobunidés, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Radinskya*, *Ocepeia*.

93 - Diastème supérieur antérieur

(0) Diastème(s) antérieur(s) très réduit(s) ou absent(s) : *P. escuilliei* (P1-P2), phénacodontidés (C1-P1, (d)P1-P2, P2-P3), *Radinskya* (C1-P1, (d)P1-P2), périssodactyles (C1-P1 au moins), siréniens (C1-P1, (d)P1-P2), embrithopodes (absent), hyracoides (C1-P1, (d)P1-P2), euthériens (absent).

(1) Diastème bien développé, mais encore court entre C1 et P2 : *Moeritherium*.

(2) Diastème long (ou très long) entre I2 et P2 : *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, éléphantiformes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Khamsaconus*, anthracobunidés, desmostyliens, *Minchenella*, *Phenacolophus*, *Ocepeia*.

La condition euthérienne primitive est probablement l'absence de diastème (ou diastèmes courts). Toutefois, la présence d'un ou plusieurs petits diastèmes à la denture antérieure est commune chez les « condylarthres ». Les phénacodontidés montrent notamment plusieurs courts diastèmes entre les canines et les prémolaires (C1-P1, (d)P1-P2, P2-P3). L'absence de diastème chez les embrithopodes est probablement secondaire. Chez *Phosphatherium*, le diastème est variable, mais parfois de longueur notable (Tableau 5), ce qui préfigure la tendance dérivée des proboscidiens plus avancés. Chez les deinotheres, le diastème antérieur est long et n'est pas limité antérieurement (absence des incisives supérieures). Comme à la denture inférieure, un important diastème C1-P1 est signalé chez *Anthracobune aijiensis* par Kumar (1991), mais il s'agit probablement d'une spécialisation de cette forme, par comparaison notamment avec *Pilgrimella*. Chez ce dernier on ne connaît toutefois pas la denture supérieure antérieure. Chez les siréniens, les diastèmes peuvent être un peu plus longs que chez autres taxons comparés dans le même état (0). Les périssodactyles primitifs montrent généralement aussi un petit diastème entre la canine et les incisives et entre (d)P1 et P2. *Radinskya* possède aussi de très courts diastèmes. Chez les hyracoides, plusieurs formes du Fayoum n'ont pas de diastème (*Saghattherium*) et d'autres telles que *Geniohyus* (présupposé primitif par Rasmussen 1989) montrent un court diastème entre C1 et (d)P1 et/ou (d)P1 et P2. Ce caractère est toutefois inconnu chez *Seggeurius*, ce qui laisse un doute sur le morphotype primitif de l'ensemble de l'ordre.

Ce caractère est additif.

94 - C1 : taille, présence

(0) Présente : *P. escuilliei*, anthracobunidés, siréniens, desmostyliens, phénacodontidés, périssodactyles, euthériens.

(1) Petite : *Numidotherium*, *Moeritherium*, embrithopodes, hyracoides.

(2) Absente : *Barytherium*, deinotheres, éléphantiformes. Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Khamsaconus*, *Minchenella*, *Phenacolophus*, *Radinskya*, *Ocepeia*.

(0) représente la condition euthérienne primitive. Les phénacodontes ont en particulier une grande canine. La présence d'une grande canine supérieure chez les anthracobunidés est fondée sur *Anthracobune aijiensis* où elle n'est illustrée que par l'alvéole (Kumar 1991). La présence d'une grande canine supérieure chez les desmostyliens est extrapolée d'après la denture inférieure de *Behemotops*.

Ce caractère est additif.

95 - C1 : nombre de racines

(0) Deux racines : siréniens, hyracoides, euthériens.

(1) Une racine : *P. escuilliei*, *Numidotherium*, *Moeritherium*, anthracobunidés, desmostyliens, phénacodontidés, périssodactyles, embrithopodes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Khamsaconus*, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Radinskya*, *Ocepeia*.

Caractère non applicable : *Barytherium*, deinotheres, éléphantiformes.

(0) représente la condition euthérienne primitive (Novacek 1986). La présence de deux racines à la canine supérieure des siréniens est fondée sur le seul *Prorastomus* (Savage *et al.* 1994 ; Domning 1994). *Seggeurius* et plusieurs hyracoides du Fayoum (e.g., *Saghattherium*) montrent une C1 biradiculée. Meyer (1978 : 286) signale toutefois la présence de trois à quatre racines sur la canine supérieure des hyracoides, tandis que d'autres formes avancées n'ont plus qu'une racine.

96 - (d)P1 : présence/absence

(0) Présente : *P. escuilliei*, anthracobunidés, siréniens, hyracoides, périssodactyles, phénacodontidés, *Radinskya*, embrithopodes, euthériens.

(1) Absente : *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Khamsaconus*, desmostyliens, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

(0) représente la condition euthérienne primitive. La présence d'une petite (d)P1 chez les anthracobunidés est fondée sur *Anthracobune aijiensis* Kumar, 1991. Il faut cependant noter que la p1 très petite de cette espèce est considérée comme une spécialisation et ce caractère est inconnu chez *Pilgrimella*. La (d)P1 relativement grande est observée chez les siréniens primitifs tels que *Prorastomus* et *Eosiren*. Les formes plus avancées ont toutefois une petite (d)P1. La présence de cinq prémolaires chez les hyracoides primitifs a été envisagée par Thewissen & Domning (1992 : 499), mais cela a été réfuté par l'étude récente de *Megalohyrax eocaenus* (Thewissen & Simons 2001).

97 - (d)P1 : nombre de racines

(0) Deux racines : phénacodontidés, périssodactyles, *Radinskya*, hyracoides, euthériens.

(1) Une racine : *P. escuilliei*, siréniens, embrithopodes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Ocepeia*, *Khamsaconus*, *Phenacolophus*, *Minchenella*, anthracobunidés, desmostyliens.

Caractère non applicable : *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes.

(0) représente la condition euthérienne primitive (Novacek 1986). *Seggeurius* possède au moins deux racines sur P2, et probablement trois racines. Chez les embrithopodes, ce caractère est fondé sur *Arsinoitherium* (inconnu chez les Palaeoamasiidae).

98 - P2 : présence/absence

(0) P2 présente : *P. escuilliei*, *Numidotherium*, *Barytherium*, *Moeritherium*, éléphantiformes, siréniens, anthracobunides, phénacodontidés, *Phenacolophus*, *Radinskya*, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes, euthériens.

(1) P2 absente : deinothères.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Khamsaconus*, desmostyliens, *Minchenella*, *Ocepeia*.

Chez les deinothères la P2 est généralement absente, mais quelques exceptions ont été signalées (Graf 1957 ; Harris 1978).

99 - P2 : nombre de racines

(0) Deux racines labiales : *P. escuilliei*, éléphantiformes, phénacodontidés, *Radinskya*, périssodactyles, euthériens.

(1) Trois racines : *Numidotherium*, *Barytherium*, *Moeritherium*, embrithopodes, hyracoides.

(2) Une racine : *Phenacolophus*.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Khamsaconus*, anthracobunides, siréniens, desmostyliens, *Minchenella*, *Ocepeia*.

Caractère non applicable : deinothères (P2 absente).

(0) représente la condition euthérienne primitive. En ce qui concerne les anthracobunides, P2 est connue chez *Pilgrimella* et *A. aijiensis*, mais on ne sait pas s'il y a deux racines ou trois racines. Le développement d'une racine nouvelle, en position linguale, caractérise l'état (1). Celle-ci a une disposition variable, disto-linguale (proboscidiens) ou franchement linguale (hyracoides). Chez *Phenacolophus*, il ne subsiste plus qu'une racine labiale.

Ce caractère n'est pas additif.

100 - P2 : développement transversal et protocône

(0) Couronne comprimée labio-lingualement, protocône absent : *P. escuilliei*, éléphantiformes, phénacodontidés, anthracobunides, *Phenacolophus*, *Radinskya*, périssodactyles, euthériens.

(1) Léger élargissement transversal et petit protocône accolé labialement : *Numidotherium*, *Barytherium*, *Moeritherium*, embrithopodes.

(2) Largeur voisine de la longueur, protocône fort et lingual : hyracoides.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Khamsaconus*, siréniens, desmostyliens, *Minchenella*, *Ocepeia*.

Caractère non applicable : deinothères (P2 absente).

(0) représente la condition euthérienne primitive. Chez *Arsinoitherium*, le protocône est bien développé, mais il est dans l'état (1) chez *Palaeoamasias*.

Ce caractère est probablement additif.

101 - P3 : protocône : développement

(0) Absent ou réduit : *Phenacolophus*, périssodactyles, euthériens.

(1) Présent : *P. escuilliei*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinothères, *Moeritherium*, éléphantiformes, anthracobunides, desmostyliens, phénacodontidés, hyracoides, embrithopodes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Khamsaconus*, siréniens, *Minchenella*, *Ocepeia*, *Radinskya*.

La condition euthérienne primitive est celle d'un protocône réduit. Chez les « condylarthres » arctocyonidés le protocône est représenté seulement par un renflement du cingulum lingual. Chez *Phenacolophus*, P3 est une petite dent très simple, sans protocône. Chez *Seggeurius*, le protocône est notablement mésial. *Radinskya* possédait probablement un protocône soutenu par une racine linguale, d'après les alvéoles conservés (fort alvéole lingual). P3 et P4 sont figurées chez le desmostylien *Behemotops* par Ray et al. (1994).

102 - P3 : protocône : position

(0) Peu lingual, et plutôt distal : euthériens.

(1) Plus mésial (± aligné transversalement avec le paracône) : *P. escuilliei*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinothères, *Moeritherium*, éléphantiformes, anthracobunides, phénacodontidés, hyracoides, embrithopodes. Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Khamsaconus*, siréniens, desmostyliens, *Minchenella*, *Ocepeia*, *Radinskya*. Caractère non applicable : *Phenacolophus*, périssodactyles.

Chez les éléphantiformes, le protocône est en position relativement mésiale (en avant de l'hypocône qui est développé).

103 - P3 : hypocône

(0) Hypocône absent : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, *Moeritherium*, anthracobunides, phénacodontidés, embrithopodes, *Radinskya*, hyracoides, périssodactyles, euthériens.

(1) Hypocône présent : deinothères, éléphantiformes.

Caractère inconnu : *Ocepeia*, *Khamsaconus*, *Minchenella*, siréniens, desmostyliens, *Phenacolophus*.

(0) représente la condition euthérienne primitive. Chez les éléphantiformes, l'hypocône est présent, mais faible et décalé labialement par rapport au protocône. Chez *Daouitherium*, ce caractère est déduit d'après la P4, seule dent supérieure connue.

104 - P3 : métacône

(0) Absent : *Daouitherium*, *Barytherium*, euthériens.

(1) Distinct, mais petit et étroitement accolé au paracône : *P. escuilliei*, *Numidotherium*, éléphantiformes, anthracobunides.

(2) Fort, plus ou moins séparé du paracône : deinothères, *Moeritherium*, phénacodontidés, *Radinskya*, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes.

Caractère inconnu : *Ocepeia*, *Khamsaconus*, siréniens, *Minchenella*, desmostyliens, *Phenacolophus* (P3 seule connue).

Les périssodactyles partagent tous un métacône fort sur P3 (Froehlich 2002). Chez *Daouitherium*, ce caractère est déduit d'après la P4, seule dent supérieure connue.

Ce caractère est additif.

105 - P3-4 : conules

(0) Conules absents : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinothères, *Moeritherium*, éléphantiformes, *Phenacolophus*, hyracoides, embrithopodes, euthériens.

(1) Conules présents : desmostyliens, anthracobunides, *Radinskya*, périssodactyles, phénacodontidés.

Caractère inconnu : *Ocepeia*, *Khamsaconus*, *Minchenella*, siréniens.

La polarité de ce caractère est incertaine, comme pour le métacône des prémolaires (107). La condition généralisée chez les euthériens est l'absence de conules aux prémolaires (0). Toutefois les phénacodontidés présentent de nets conules sur les prémolaires et on ne peut exclure que l'absence de conules au sein des altongulés soit secondaire, comme pour l'absence (ou réduction) de métacône. Cela pourrait correspondre à une simplification secondaire des prémolaires, hypothèse envisageable également pour les dents inférieures (mais non adoptée ici ; voir plus haut). Chez *Daouitherium*, on ne connaît qu'une dent isolée de la denture supérieure, probablement la P4 (Gheerbrant *et al.* 2002). Chez les desmostyliens, *Behemotops* a des conules au moins sur P4 (Ray *et al.* 1994). La présence d'un métaconule sur P4 est considérée comme une synapomorphie de périssodactyles par Froehlich (1999 : 150). Les périssodactyles et *Radinskya* sont en outre caractérisés par un paraconule et un métaconule de taille similaire sur P4 d'après Fischer & Tassy (1993).

106 - P3-4 : nombre de racines

(0) Deux racines : siréniens, euthériens.

(1) Trois racines : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Moeritherium*, deinotheres, éléphantiformes, desmostyliens, anthracobunidés, *Radinskya*, embrithopodes, hyracoides, périssodactyles, phénacodontidés.

(2) Quatre racines : *Barytherium*.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Ocepeia*.

La condition euthérienne primitive est probablement la présence de deux racines. Il faut noter que chez *Daouitherium*, il y a trois racines et deux petits processus radiculaires additionnels, à l'avant et à l'arrière de la P4. Les siréniens primitifs ont deux racines, mais les formes plus avancées n'ont plus qu'une racine sous ces prémolaires. Chez *Phenacolophus*, seule P3 est connue, et elle n'a qu'une racine. Chez les embrithopodes, *Palaeoamasia* possède au moins trois racines sous P3-4, différant en cela d'*Arsinoitherium* qui en a deux étendues transversalement (probable fusion des racines labiales et linguales).

Ce caractère est additif.

107 - P4 : métacône

(0) Absent : *Daouitherium*, *Barytherium*, desmostyliens, euthériens.

(1) Distinct, mais petit et accolé au paracône : *P. escuilliei*, *Numidotherium*.

(2) Fort, plus ou moins séparé du paracône : deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, anthracobunidés, phénacodontidés, *Radinskya*, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, siréniens, *Minchenella*, *Phenacolophus* (P3 seule connue), *Ocepeia*.

La polarité du caractère métacône des prémolaires est incertaine. L'absence de métacône caractérise la condition euthérienne généralisée, et est admise ici provisoirement comme primitive. Elle est connue en particulier chez plusieurs « condylarthres » tels que les arctocyonidés. Toutefois, le métacône apparaît de façon précoce sur la P4 chez les phénacodontidés et chez les ongulés modernes. Cela pourrait suggérer

que le morphotype ancestral des altongulés possédait un métacône. Chez *Moeritherium*, le métacône est bien différencié, y compris sur la P2, ce qui est singulier et probablement dérivé. Chez les éléphantiformes, le métacône n'est bien différencié que sur P4 qui est bilophodonte. Chez les desmostyliens, la P4 de *Behemotops* ne présente pas de métacône (Ray *et al.* 1994).

Ce caractère est additif.

108 - P4 : hypocône

(0) Hypocône absent : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, *Moeritherium*, desmostyliens, anthracobunidés, phénacodontidés, *Radinskya*, hyracoides, embrithopodes, périssodactyles, euthériens.

(1) Hypocône présent : deinotheres, éléphantiformes.

Caractère inconnu : *Ocepeia*, *Khamsaconus*, *Minchenella*, siréniens, *Phenacolophus*.

(0) représente la condition euthérienne primitive. La P4 de *Phenacolophus* est inconnue (dP4 connue, P3 simple). Chez les embrithopodes, *Palaeoamasia* ne possède pas d'hypocône sur les prémolaires.

109 - P4 : nombre de lophes

(0) Pas de lophe ou un seul lophe ébauché : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, *Moeritherium*, desmostyliens, anthracobunidés, phénacodontidés, *Radinskya*, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes, euthériens.

(1) Morphologie bilophodonte : deinotheres, éléphantiformes.

Caractère inconnu : *Ocepeia*, *Khamsaconus*, siréniens, *Minchenella*, *Phenacolophus*.

Chez les anthracobunidés (P3-4) et les phénacodontidés (P4), la morphologie est molariforme, mais de type tribosphénique. Les proboscidiens se distinguent de ces derniers par l'ouverture postérieure de la protofosse : il y a réduction de la postprotocrista, comme sur les molaires. Chez les embrithopodes, et notamment chez *Palaeoamasia*, il n'y a pas de vrais lophes, même si l'usure dessine deux facettes transversales chez *Arsinoitherium*. Chez les deinotheres, dP4 est trilophodonte comme M1.

110 - Molaires supérieures : parastyle

(0) Bien distinct : *P. escuilliei*, *Numidotherium*, *Khamsaconus* (dP4), phénacodontidés, *Minchenella*, embrithopodes, *Phenacolophus*, *Radinskya*, périssodactyles, hyracoides, euthériens.

(1) Réduit à absent : *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, anthracobunidés, siréniens, desmostyliens.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Ocepeia*.

(0) représente la condition euthérienne primitive. Certaines espèces primitives de *Moeritherium* (e.g., espèces de Bir El Ater et de In Tafidet) présentent un parastyle encore bien différencié. Chez les périssodactyles, il y a un agrandissement secondaire du parastyle (Hooker 1994). Pour Fischer & Tassy (1993), le parastyle agrandi est aussi un caractère commun dérivé des périssodactyles et des hyracoides. Chez *Khamsaconus*, la morphologie des molaires est interprétée d'après la dP4, seule dent connue, voir Gheerbrant *et al.* 1998). Les embrithopodes se caractérisent par un fort parastyle, en relation avec la structure hyper-dilambdodonte.

111 - Molaires supérieures : relations préparacrista et protolophe

(0) Préparacrista distincte, jointe au seul parastyle : phénacodontidés, *Khamsaconus* (dP4), embrithopodes, *Radinskya*, hyracoides, euthériens.

(1) Préparacrista distincte jointe au parastyle et à la préprotocrista (forme l'extrémité labiale du protolophe : Hooker 1989) : *Minchenella*, périssodactyles.

(2) Préparacrista très réduite ou absente (jonction plus distale [linguale] du protolophe et du paracône) : *P. escuilliei*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, anthracobunides, siréniens, desmostyliens.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Phenacolophus*, *Ocepeia*.

(0) représente la condition euthérienne primitive. Dans l'état (2), le protolophe joint l'apex du paracône sur son flanc lingual (plus distalement). L'homologie de la construction du protolophe chez les périssodactyles et les proboscidiens (et téthythères) – i.e. l'évolution de l'état (1) à l'état (2) – reste incertaine. Chez *Khamsaconus*, et peut-être chez *Phosphatherium*, la jonction du protolophe avec le paracône semble se faire indépendamment de la préparacrista (Gheerbrant *et al.* 1998). Cela suppose une construction du protolophe non homologue entre téthythères et périssodactyles (Gheerbrant *et al.* 1998 : 264). Par ailleurs, dans la condition primitive des hyracoides, le protolophe (ou préprotocrista) ne joint pas la préparacrista mais le parastyle (e.g., *Seggeurius* ; Court & Mahboubi 1993), alors que chez tous les périssodactyles primitifs, il joint la préparacrista (Hooker 1994). Cela rejoint la remarque de Rasmussen (1989 : 69) qui souligne à propos de *Seggeurius* une différence importante dans la disposition des cuspidés et crêtes linguales des molaires comparativement aux périssodactyles primitifs, à l'appui de la nature convergente des ressemblances entre les représentants éocènes et oligocènes des deux groupes. Cela pourrait aussi concerner le métalophe dans sa relation avec le métacône, étroite (lophoïde) chez les périssodactyles, et plus indépendante (plus séléonodonte) chez les hyracoides. Chez les embrithopodes, la préparacrista joint le seul parastyle et il n'y a pas de protolophe (ni préprotocrista), la structure étant hyperdilambdodonte.

Ce caractère n'est pas additif.

112 - Molaires supérieures (et dP4) : centrocrista

(0) Centrocrista distincte : *P. escuilliei*, *Khamsaconus*, anthracobunides, embrithopodes, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Radinskya*, phénacodontidés, périssodactyles, hyracoides, euthériens.

(1) Centrocrista réduite ou absente : *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, siréniens, desmostyliens.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Ocepeia*.

La présence d'une centrocrista est un caractère généralisé d'euthérien. Sa régression chez les proboscidiens est en liaison avec le développement de l'interlophe et de la lophodontie. Certaines espèces de *Moeritherium* telles que celle de In Tafidet présentent des traces de centrocrista (Gheerbrant *et al.* 1998). Chez *Khamsaconus*, la centrocrista était différenciée. Chez les

anthracobunides, la centrocrista est sensiblement réduite, mais encore parfaitement distincte. Chez les embrithopodes, la centrocrista est bien développée, et spécialement la prémétacrista qui forme l'essentiel du métalophe (Court 1992a).

113 - Molaires supérieures (et dP4) : mésostyle

(0) Mésostyle réduit ou absent : *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, siréniens, anthracobunides, *Minchenella*, *Radinskya*, périssodactyles, euthériens.

(1) Mésostyle distinct : *P. escuilliei*, desmostyliens, phénacodontidés, embrithopodes, *Phenacolophus*, hyracoides.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Khamsaconus*, *Ocepeia*.

Chez les euthériens, le mésostyle est primitivement absent ou faible. Son développement est un caractère précoce chez les ongulés (Altungulata ou Paenungulata), ce qui suggère une absence de nature secondaire dans ce groupe. *Phosphatherium* témoigne en ce sens pour les proboscidiens (Gheerbrant *et al.* 1996, 1998). Certaines espèces de *Moeritherium* telles que celle de In Tafidet présentent ainsi des traces de mésostyle (Gheerbrant *et al.* 1996, 1998). Chez *Khamsaconus*, la région mésostylaire est endommagée. Chez *Radinskya*, comme chez les desmostyliens, le mésostyle est très petit. Le mésostyle est absent ou très légèrement renflé sur l'ectocingulum chez les périssodactyles primitifs. Il est bien développé chez les phénacodontidés lophodontes tels que *Ectocion*. Pour Hooker (1989), la construction des périssodactyles primitifs, qui associe une centrocrista rectodonte et un mésostyle faible, est présumée secondaire, dérivée de celle illustrée par *Ectocion* (i.e. il y a régression du mésostyle). Chez les embrithopodes, le mésostyle est remarquablement développé en liaison avec la structure hyperdilambdodonte (voir caractère 124).

114 - Molaires supérieures : conules

(0) Présents : *Moeritherium*, éléphantiformes, anthracobunides, siréniens, desmostyliens, phénacodontidés, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Radinskya*, périssodactyles, euthériens.

(1) Absents ou très réduits : *P. escuilliei*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, *Khamsaconus*, embrithopodes, hyracoides.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Ocepeia*.

(0) représente la condition euthérienne primitive. Elle est connue chez divers « condylarthres », et notamment chez les arctocyonidés. Les proboscidiens lophodontes vrais se singularisent de façon caractéristique par l'absence de conules. C'est également remarquable chez *Khamsaconus*. Les conules sont généralement réduits chez les hyracoides, et en particulier chez *Seggeurius* où ils sont indistincts. Certains hyracoides présentent toutefois de faibles conules (e.g., « paraconular swelling »), vraisemblablement secondaires. Les embrithopodes primitifs ne montrent pas de conules (e.g., Court 1992a).

115 - M1 (et dP4) : postentoconule

(0) Absent : *Barytherium*, desmostyliens, anthracobunides, phénacodontidés, *Minchenella*, *Phenacolophus*, *Radinskya*, périssodactyles, embrithopodes, euthériens.

(1) Présent : *P. esculillei* (dP4 surtout), *Numidotherium*, deinothères, *Moeritherium*, éléphantiformes, *Khamsaconus* (dP4), siréniens.

Caractère inconnu (ou incertain) : *Daouitherium*, *Ocepeia*, hyracoides.

Le postentoconule, absent chez les euthériens généralisés, est présent chez les proboscidiens et les siréniens, comme le postentoconulide. Comme lui, il caractérise probablement l'ensemble des téthythères (Gheerbrant *et al.* 1998). Son absence chez les phénacodontidés est primitive, comme chez les autres « condylarthres ». Chez *P. esculillei*, le postentoconule est très faible sur les molaires, mais il reste distinct. Il est nettement plus développé sur la dP4 (Gheerbrant *et al.* 1998). La présence du postentoconule chez les éléphantiformes et les deinothères est liée au développement du tritolophe. Chez *Numidotherium*, il est faible. Chez les hyracoides (mais pas chez *Seggeurius*), on signale la présence d'un « hypostyle » (e.g., Meyer 1978) qui pourrait être l'homologue du postentoconule des proboscidiens. Chez les hyracoides, cette cuspidé semble plus fréquente sur les M3 (e.g., *Bunohyrax*), comme le postentoconulide sur m3. Dans l'hypothèse de leur homologie cela pourrait être un caractère de Paenungulata (Hyracidea + Tethytheria : voir Gheerbrant *et al.* 2005). Nous laissons un doute ici sur ce caractère chez les hyracoides, en l'attente de confirmation de l'homologie.

116 - M2 : postentoconule

(0) Absent : *Barytherium*, deinothères, desmostyliens, anthracobunidés, phénacodontidés, *Minchenella*, *Phenacolophus*, *Radinskya*, périssodactyles, embrithopodes, euthériens.

(1) Présent : *P. esculillei*, *Numidotherium*, *Moeritherium*, éléphantiformes, siréniens.

Caractère inconnu (ou incertain) : *Daouitherium*, *Khamsaconus*, *Ocepeia*, hyracoides.

117 - M3 : postentoconule

(0) Absent : *Barytherium*, deinothères, desmostyliens, anthracobunidés, phénacodontidés, *Minchenella*, *Phenacolophus*, *Radinskya*, périssodactyles, embrithopodes, euthériens.

(1) Présent : *P. esculillei*, *Numidotherium*, *Moeritherium*, éléphantiformes, siréniens.

Caractère inconnu (ou incertain) : *Daouitherium*, *Khamsaconus*, *Ocepeia*, hyracoides.

118 - Molaires supérieures : distocrista

(0) Absente : desmostyliens, anthracobunidés, phénacodontidés, *Minchenella*, *Phenacolophus*, *Radinskya*, périssodactyles, embrithopodes, euthériens.

(1) Différenciée : *P. esculillei*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinothères, *Moeritherium*, éléphantiformes, *Khamsaconus* (dP4), siréniens, hyracoides.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Ocepeia*.

(0) représente la condition euthérienne primitive. L'homologie de cette crête chez les proboscidiens, les siréniens et les hyracoides reste à vérifier. Nous ne sommes pas non plus certains de la polarité de ce caractère au sein des téthythères.

119 - Molaires supérieures : postprotocrista

(0) Présente, nette, plus ou moins jointive avec le métaconule : phénacodontidés, *Minchenella*, euthériens.

(1) Réduite à absente : *P. esculillei*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinothères, *Moeritherium*, éléphantiformes, *Khamsaconus* (dP4), anthracobunidés, siréniens, desmostyliens, *Phenacolophus*, *Radinskya*, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Ocepeia*.

La réduction de la postprotocrista est liée au développement du métalophe et donc à la bilophodontie. Dans le morphotype euthérien, la postprotocrista est présente et relie classiquement le métaconule. Chez les phénacodontidés, la postprotocrista est nettement réduite, mais elle reste encore bien distincte. C'est le cas aussi de *Minchenella*. Chez *Seggeurius*, l'allure recourbée linguale de l'extrémité labiale de la préhypocrista décrite par Court & Mahboubi (1993) pourrait être liée à des traces (vestiges) de postprotocrista.

120 - Molaires supérieures : allure des lophes

(0) Pas de lophe : phénacodontidés, euthériens.

(1) Lophes nettement obliques : anthracobunidés, desmostyliens, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Radinskya*, périssodactyles, hyracoides.

(2) Lophes plus transversaux : *P. esculillei*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinothères, *Moeritherium*, éléphantiformes, siréniens.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Khamsaconus*, *Ocepeia*.

Caractère non applicable : embrithopodes.

Chez *P. esculillei*, les lophes et notamment le protolophe, sont encore sensiblement courbés (convexes) vers l'avant en vue occlusale. Sur la dP4 de *Khamsaconus* les segments labial et lingual du protolophe forment un angle ouvert distalement qui évoque l'allure en croissant du protolophe de *P. esculillei* (Gheerbrant *et al.* 1998). L'allure oblique des lophes est considérée comme une synapomorphie de périssodactyles par Hooker (1989).

Ce caractère n'est pas additif.

121 - Molaires supérieures : cingulum lingual

(0) Absent : *P. esculillei*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinothères, *Khamsaconus*, *Radinskya*, euthériens.

(1) Présent : *Moeritherium*, éléphantiformes, anthracobunidés, siréniens, desmostyliens, phénacodontidés, *Minchenella*, *Phenacolophus*, périssodactyles, hyracoides, embrithopodes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Ocepeia*.

Dans la condition euthérienne primitive, le cingulum lingual est absent, mais cette structure apparaît très tôt chez les ongulés, en accord avec une réduction secondaire fréquente parmi eux. Le cingulum lingual est généralement absent chez *Barytherium* et les deinothères (contra Gheerbrant *et al.* 1998). Les deinothères montrent toutefois une courte ride d'émail dans l'entoflexus qui limite linguale l'interlophe. Chez *Phosphatherium*, la présence d'un cingulum lingual n'a été observée que sur un spécimen (PM17), où il est faible. L'anthracobunidé *Nakusia* décrit par Ginsburg *et al.* (1999) ne présente pas de cingulum lingual (ou à l'état de trace sur le flanc lingual de l'hypocône). Chez les siréniens, la présence d'un cingulum lingual est également variable, et probablement primitive. Chez *Radinskya*, le cingulum est vestigial, réduit à une cuspidé dans l'entoflexus. Le cingulum lingual est absent

chez *Arsinoitherium*, mais il est présent chez *Palaeoamasia*. *Seggeurius* présente un faible cingulum lingual sous le protocône seulement (M3). Cette disposition particulière du cingulum lingual semble en fait relativement commune (généralisée ?) chez les hyracoides.

122 - Molaires supérieures : racine linguale (nombre de racines)

(0) Racine linguale non divisée (trois racines) : *Khamsaconus* (dP4), anthracobunidés, siréniens, desmostyliens, phénacodontidés, *Minchenella*, euthériens.

(1) Racine linguale en cours de subdivision (racine linguale élargie et pourvue d'un sillon vertical médian) : *P. escuilliei*, *Numidotherium*, *Moeritherium*, périssodactyles, hyracoides.

(2) Racine linguale divisée (quatre racines) : *Barytherium*, deinotheres, éléphantiformes, *Phenacolophus*, *Radinskya*, embrithopodes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Ocepeia*.

La racine linguale des molaires supérieures de *Phosphatherium* (notamment M3) et de *Numidotherium* montre des indices de premier stade de subdivision. La racine linguale des périssodactyles primitifs et des hyracoides primitifs est élargie et montre aussi sur sa face linguale un net sillon vertical médian. Chez les hyracoides plus avancés (Fayoum), il y a quatre racines. Chez *Radinskya*, elle est divisée (McKenna *et al.* 1989). *Palaeoamasia* présente quatre racines, mais *Arsinoitherium* a une disposition particulière et un grand nombre (cinq ?) de racines, dont trois linguales (Andrews 1906).

Ce caractère est additif.

123 - Molaires supérieures : taille relative (M3)

(0) M3 de taille comparable à M2 : *Minchenella*, siréniens, embrithopodes, desmostyliens, euthériens.

(1) M3 < M2 : *Radinskya*, phénacodontidés, périssodactyles.

(2) M3 > M2 : *P. escuilliei*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres, *Moeritherium*, éléphantiformes, anthracobunidés, hyracoides, *Phenacolophus*.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Khamsaconus*, *Ocepeia*.

La condition euthérienne primitive est probablement celle d'une M3 de taille voisine de M2. Les « condylarthres » semblent avoir réduit la m3, notamment les phénacodontidés. Chez les périssodactyles, M3 est plus petite que M2 chez *Hallensia*, *Cymbalophus* et plusieurs autres genres (Froehlich 2002). Chez les embrithopodes primitifs (*Palaeoamasia*), M3 est seulement légèrement plus grande que M2 alors que m3 est sensiblement plus grande que m2 (caractère 86).

Ce caractère n'est pas additif.

124 - Molaires supérieures : plan structural : dilambdodontie

(0) Structure non dilambdodonte (centrista rectodonte) : anthracobunidés, *Minchenella*, *Radinskya*, périssodactyles, euthériens.

(1) Structure dilambdodonte : *P. escuilliei*, hyracoides, *Phenacolophus*, phénacodontes.

(2) Structure hyper-dilambdodonte : embrithopodes.

Caractère inconnu : *Daouitherium*, *Khamsaconus*, *Ocepeia*.

Caractère non applicable (centrocrista perdue, voir caractère 112) : *Numidotherium*, *Barytherium*, *Moer-*

therium, deinotheres, éléphantiformes, siréniens, desmostyliens.

La structure primitive (0) est une centrocrista rectodonte non liée au mésostyle. La dilambdodontie (1-2) évolue avec le développement du mésostyle (caractère 113), et de façon précoce chez les ongulés (trait d'ongulés bilophodontes, Altungulata et/ou Paenungulata ?). *Phosphatherium* présente une structure dilambdodonte vestigiale, plus marquée sur la dP4 (Gheerbrant *et al.* 1996, 1998). Certaines espèces de *Moeritherium* telles que celle de In Tafidet présentent des traces (vestiges) de dilambdodontie (Gheerbrant *et al.* 1998). Chez *Khamsaconus*, la centrocrista était différenciée, mais on ne sait pas si elle était liée au mésostyle (trait inconnu). Les proboscidiens avancés, les siréniens et les desmostyliens ont perdu la centrocrista (caractère 112). Les anthracobunidés ont une centrocrista faible mais distinctement rectodonte, et sans mésostyle. Les hyracoides sont typiquement dilambdodontes, avec un fort ectolophe. La centrocrista des périssodactyles primitifs est rectodonte (la dilambdodontie évolue chez les paléotheres d'après Hooker 1994). Cela contraste avec les phénacodontidés lophodontes tels que *Ectocion* dont la centrocrista est liée labialement au mésostyle (dilambdodontie). Pour Hooker (1989), la construction des périssodactyles primitifs, qui associe une centrocrista rectodonte et un mésostyle faible, est présumée secondaire, dérivée de celle illustrée par *Ectocion* (i.e. il y a régression du mésostyle). Chez *Radinskya*, comme chez les desmostyliens, le mésostyle est très petit et indépendant de la centrocriste.

La construction des molaires supérieures de *Arsinoitherium* ne correspond pas à la bilophodontie classique, mais à un type extrêmement spécialisé de dilambdodontie (2) mis en évidence par Court (1992a). Les styles constituent l'extrémité labiale des deux « lophes » et sont les cuspidales les plus volumineuses des molaires. Les cuspidales labiales (paracône et métacône) ont migré en position très linguale à proximité du protocône et de l'hypocône. Les lophes sont ainsi constitués par les crêtes labiales, i.e. préparacrista et postmétacrista, et l'ectolophe (postparacrista) est réduit entre eux. Il en résulte que ces molaires ont une fonction cisailante spécialisée impliquant exclusivement la phase labiale (I) de l'occlusion. La fonction de broyage n'est plus assurée que par les prémolaires, seules fonctionnelles pendant la phase linguale (II) de l'occlusion (Court 1992a). *Phenacolophus* est dilambdodonte et montre certains traits compatibles avec l'hyper-dilambdodontie des embrithopodes, notamment la position distale du mésostyle, alignée avec le métacône, le métaconule et l'hypocône.

Ce caractère est additif.

125 - Molaires supérieures : plan structural : lophodontie

(0) Structure tribosphénique ou tétratuberculaire : phénacodontidés, embrithopodes, euthériens.

(1) Structure bunodonte-lophodonte : anthracobunidés, siréniens, desmostyliens, *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Radinskya*, périssodactyles, hyracoides.

(2) Structure lophodonte vraie : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinotheres.

(3) Structure bunolophodonte : *Moeritherium*, éléphantiformes.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Ocepeia*.

La définition adoptée des types de lophodontie, structures bunodontes-lophodontes, bunolophodontes et lophodontes vraies, suit Gheerbrant *et al.* (1998). La condition primitive extra-groupe est le plan tribosphénique primitif des Eutheria et la morphologie bunodont-tétraturculaire des ongulés sans lophes différenciés (notamment absence d'hypolophide, et métaconule encore relié au protocône), connue chez nombres de « condylarthres ». La lophodontie correspond aux états 2-4. Court (1992a) a montré que la bilophodontie des embrithropodes n'est pas homologue avec celle des autres ongulés. Il s'agit en fait d'une bilophodontie secondaire, correspondant à une morphologie hyper-dilambdodonte (voir caractère 124, ci-dessus) dérivée d'un morphotype de base tétraturculaire. Par contre, la bilophodontie des molaires inférieures des embrithropodes paraît bien homologue des autres altongulés (voir ci-dessous). *Phenacolophus* présente une (bi) lophodontie plus classique avec alignement transversal des cuspidés selon deux lophes et réduction de la postprotocrista. Il s'agit néanmoins d'une lophodontie peu avancée (e.g., métalophe), encore très proche du plan tétraturculaire.

Les « condylarthres » les plus avancés dans le sens lophodonte sont les phénacodontidés, notamment certaines espèces de *Phenacodus* et d'*Ectocion*. Le lophe postérieur est ébauché aux molaires supérieures (rupture postprotocrista, et alignement métacône-métaconule-hypocône), mais pas aux molaires inférieures (pas d'hypolophide). La postprotocrista reste cependant développée en direction du métaconule. *Ocepeia* et *Khamsaconus* ont une construction plus avancée que les phénacodontidés, mais encore primitive. La structure des molaires supérieures d'*Ocepeia* reste toutefois inconnue. *Khamsaconus*, plus avancé qu'*Ocepeia*, montre l'ébauche d'une lophodontie (i.e. entolophide) nette comparativement au plan primitif tétraturculaire. L'absence de conules sur le type (dP4) de *Khamsaconus* suggère une lophodontie vraie, mais cela reste à vérifier sur les molaires. La morphologie bunodont-lophodonte caractérise aussi les desmostyliens primitifs, mais ceux-ci développent rapidement une spécialisation très particulière (stylodontie). Les hyracoides sont bunodontes-lophodontes, mais aussi lopho-sélénodontes (et primitivement bunodontes). Ce caractère n'est pas nécessairement additif.

126 - Molaires inférieures : plan structural : lophodontie

(0) Structure tribosphénique : *Ocepeia*, phénacodontidés, euthériens.

(1) Structure bunodont-lophodonte : anthracobunidés, siréniens, desmostyliens, *Minchenella*, périssodactyles, hyracoides.

(2) Structure lophodonte vraie : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinothères, *Phenacolophus*, embrithropodes.

(3) Structure bunolophodonte : *Moeritherium*, éléphantiformes.

Caractère inconnu : *Khamsaconus*, *Radinskya*.

La lophodontie correspond aux états 1-3. Ce trait recouvre les caractères 76, 78, 79 (e.g., formes lophodontes vraies = 76 (1) + 79 (3)). La morphologie des molaires inférieures d'*Ocepeia* n'est pas complètement lophodonte, mais lopho-sélénodonte avec un hypolophide naissant (entolophide). *Phenacolophus* et les embrithropodes ont des molaires inférieures lophodontes, mais leur homologie avec la lophodontie vraie des proboscidiens est douteuse. Il s'agit plutôt d'une sélénodontie spécialisée d'après la structure dilambdodonte des molaires supérieures.

Ce caractère n'est pas nécessairement additif.

127 - M1/m1 : nombre de lophes

(0) Pas de lophes (structures tribosphénique et tétraturculaire) : *Ocepeia*, phénacodontidés, euthériens.

(1) Bilophodontie : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, *Moeritherium*, *Khamsaconus*, anthracobunidés, siréniens, desmostyliens, *Phenacolophus*, embrithropodes (m1), *Minchenella*, *Radinskya*, périssodactyles, hyracoides.

(2) Trilophodontie : deinothères, éléphantiformes.

Chez les deinothères, M1/m1 et dP4/dP4 sont seules trilophodontes, à la différence des éléphantiformes où toutes les molaires sont trilophodontes (caractère 128, ci-dessous). Chez les embrithropodes, seules les molaires inférieures possèdent deux lophes homologues avec les autres altongulés (voir caractère 125).

Ce caractère est additif.

128 - M2-3/m2-3 : nombre de lophes

(0) Pas de lophes (structure tribosphénique et tétraturculaire) : *Ocepeia*, phénacodontidés, euthériens.

(1) Bilophodontie : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, *Moeritherium*, deinothères, *Khamsaconus*, anthracobunidés, siréniens, desmostyliens, embrithropodes (m2-3), *Phenacolophus*, *Minchenella*, *Radinskya*, périssodactyles, hyracoides.

(2) Trilophodontie : éléphantiformes.

Ce caractère est additif.

129 - Nombre de prémolaires

(0) Cinq prémolaires : siréniens, euthériens.

(1) Quatre prémolaires ou moins : *P. escuilliei*, *Daouitherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, deinothères, *Moeritherium*, éléphantiformes, anthracobunidés, desmostyliens, *Minchenella*, *Radinskya*, *Phenacolophus*, périssodactyles, hyracoides, embrithropodes, phénacodontidés.

Caractère inconnu : *Ocepeia*, *Khamsaconus*.

La prémolaire supplémentaire conservée chez les euthériens primitifs est généralement considérée comme celle du troisième rang (Px, dP3 ou dP2 ; Archibald & Averianov 1997 ; Cifelli 2000). L'homologie de la prémolaire supplémentaire des siréniens et des euthériens primitifs reste incertaine (e.g., Thewissen & Domning 1992).

ANNEXE 2

Matrice des caractères crâniens et dentaires de *Phosphatherium escuillei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996 analysée avec l'aide des programmes Hennig86 (Farris 1988) et Winclada (Nixon 1999). Les numéros correspondent aux caractères décrits en Annexe 1. Caractères non additifs : 20, 60, 71, 79, 81, 86, 99, 111, 120, 123, 125, 126.

	5	1 0	1 5	2 0	2 5	3 0	3 5	4 0	4 5	5 0
Eutheria	00000	00000	00000	00010	00000	00000	00000	00000	00000	00000
Ocepeia	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	0????
Phenacodontidae	00001	00000	00000	00000	10000	10000	00000	00000	00000	00000
Phosphatherium	00001	00001	11110	??000	10110	1001-	10100	10100	00001	01111
Daouitherium	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	0001?	1?111
Numidotherium	11111	00001	11210	21001	111?1	2001-	10210	10111	00011	11111
Barytherium	111?1	0????	1??1?	?1??1	1?1?1	?????	?????	?????	1101?	11111
Deinotheriidae	11111	11001	11210	21001	11111	2101-	1?211	11-11	00011	12110
Moeritherium	01111	00101	11210	21111	11111	2001-	11210	10111	11010	11110
Elephantiformes	11111	11000	11210	21000	11111	2001-	11211	21111	00011	12110
Khamsaconus	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	0????
Anthracobunidae	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	010?	1011?
Sirenia	00011	11001	01210	00000	10101	10101	00000	00111	00011	10110
Desmostylia	00001	00001	01200	00000	101?1	2001-	00200	00011	00001	10110
Phenacolophus	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	10010
Minchenella	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	1????
Radinskya	0000?	00010	00000	0000?	000?0	00000	00000	0????	?????	0????
Perissodactyla	00000	00010	00001	00000	00010	00000	00000	00010	00000	00000
Hyracoidea	00000	00010	00000	01002	00000	1001-	00000	00010	00011	001??
Embrithopoda	00001	00000	01101	10010	00001	2101-	01211	10110	00011	10010

	5	6	6	7	7	8	8	9	9	1 0
Eutheria	00000	00000	00000	00000	00000	000-0	0000-	00000	00000	00000
Ocepeia	?????	?????	0?100	??010	01100	00101	1000-	01????	?????	?????
Phenacodontidae	00010	01000	10000	00100	20110	010-0	1000-	10000	00001	00000
Phosphatherium	00010	1-010	00-10	00020	01011	13133	21111	21????	??001	01000
Daouitherium	00010	1-000	20101	01010	11011	13133	20001	21????	?????	?????
Numidotherium	001-1	1-000	10-11	11010	11011	13133	20001	21010	10211	1-011
Barytherium	001-1	1-001	20-11	00010	11011	13133	20001	21110	1022-	1-011
Deinotheriidae	111-1	1-100	20001	-0010	21011	13133	22001	203--	-022-	1-1--
Moeritherium	101-1	1-000	20100	00121	20011	03123	22221	21010	10111	1-011
Elephantiformes	111-1	1-100	20001	-0121	20011	03123	22221	21210	1122-	1-000
Khamsaconus	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????
Anthracobunidae	?0010	00000	20100	00101	21011	03123	00021	21????	???01	0?0?0
Sirenia	00000	00012	?1? ?0	00010	20011	03123	00021	21011	00000	010??
Desmostylia	00010	0-010	10100	00111	20011	03123	00121	20010	00?01	?????
Phenacolophus	00010	01010	10000	00100	00100	13133	10000	20????	?????	??020
Minchenella	?????	?1?00	?2100	00100	20110	03123	10020	21????	?????	?????
Radinskya	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	??0??	00000
Perissodactyla	00010	00000	10000	00110	20110	02112	00000	21000	00001	00000
Hyracoidea	?0000	00000	00100	00110	20111	00122	00001	21011	00010	00012
Embrithopoda	00010	00000	20100	00100	20010	13133	10000	20011	00011	01011

	1 0	1 5	1 5	1 2	1 5	1 2	1 9
Eutheria	00000	00000	00000	00000	00000	0000	0000
Ocepeia	?????	?????	?????	?????	?????	000?	000?
Phenacodontidae	11021	12000	00100	00000	10110	0001	0001
Phosphatherium	11010	11000	20111	11112	01212	2111	2111
Daouitherium	??000	1000?	?????	?????	?????	2111	2111
Numidotherium	11010	11000	21011	11112	012-2	2111	2111
Barytherium	11000	20001	21010	00112	022-2	2111	2111
Deinotheriidae	11120	12111	21011	00112	022-2	2211	2211
Moeritherium	11020	12001	21001	11112	112-3	3111	3111
Elephantiformes	11110	12111	21001	11112	122-3	3221	3221
Khamsaconus	?????	?????	00?11	??11?	00???	?11?	?11?
Anthracobunidae	11011	12001	20000	00011	10201	1111	1111
Sirenia	?????	0????	21001	11112	100-1	1110	1110
Desmostylia	1???1	10001	21100	00011	100-1	1111	1111
Phenacolophus	0-???	?????	?0100	00011	12211	2111	2111
Minchenella	?????	?????	10000	00001	10001	1111	1111
Radinskya	??021	12000	00000	00011	02101	?111	?111
Perissodactyla	0-021	12000	10000	00011	11101	1111	1111
Hyracoidea	11020	12000	0011?	??111	11211	1111	1111
Embrithopoda	11020	12000	00110	0001-	12020	2111	2111

