

REVISION DES RHOMBODONTIDAE (NEOSELACHII, BATOMORPHII) DES BASSINS A PHOSPHATE DU MAROC

par

Abdelmajid NOUBHANI * & Henri CAPPETTA *

SOMMAIRE

	Page
Résumé, Abstract	2
Introduction	2
Systématique	7
<i>Rhombodus andriesi</i> nov. sp.	8
<i>Rhombodus binkhorsti</i> DAMES, 1881	11
Étude de l'évolution de la taille chez <i>R. binkhorsti</i>	14
<i>Rhombodus microdon</i> ARAMBOURG, 1952	21
Étude biométrique des populations de <i>R. binkhorsti</i> et de <i>R. microdon</i>	27
<i>Rhombodus meridionalis</i> ARAMBOURG, 1952	36
<i>Dasyrhombodus</i> nov. gen.	39
<i>Dasyrhombodus bondoni</i> (ARAMBOURG, 1952)	39
Répartition géographique et stratigraphique des espèces	41
Conclusions	43
Remerciements	43
Références bibliographiques	44
Légendes des planches	47

* Laboratoire de Paléontologie, Institut des Sciences de l'Evolution, URA 327 du C.N.R.S., Université Montpellier II, Place Eugène-Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, France.

Mots-clés: Batomorphii, Rhombodontidae, Maastrichtien, Phosphate, Maroc, Nouveaux taxa.

Key-words: Batomorphii, Rhombodontidae, Maastrichtian, Phosphate, Morocco, New taxa.

RESUME

La révision des Rhombodontidae du Maastrichtien du Maroc a permis de mettre en évidence la présence d'une espèce nouvelle: *Rhombodus andriesi*.

L'étude biométrique des populations de *R. binkhorsti* et de *R. microdon*, espèces parfois considérées comme synonymes, débouche sur la conclusion qu'il s'agit bien de deux espèces distinctes et non de jeunes et d'adultes d'une même espèce. La répartition stratigraphique de ces deux espèces confirme cette conclusion.

Le réexamen des séries-types étudiées par C. Arambourg a conduit à revoir le statut générique de l'espèce *Rhombodus bondoni* qui, en raison de ses caractères dentaires, est attribuée à un genre nouveau, *Dasyrhombodus* à denture moins spécialisée que celle de *Rhombodus*. La répartition stratigraphique de chaque espèce a pu être précisée au sein de la série phosphatée.

ABSTRACT

The revision of the Rhombodontidae from the Maastrichtian of Morocco led us to the description of a new species: *Rhombodus andriesi*.

The biometrical study of populations of *R. binkhorsti* and *R. microdon*, species sometimes considered as synonymous, supports the conclusion that they represent two distinct species and not young and adult specimens of a single species. The stratigraphical range of these two species confirms this result.

The reexamination of type-series studied by C. Arambourg led us to revise the generic status of *Rhombodus bondoni* which is now ranged, because his dental features, in the new genus *Dasyrhombodus* showing a less derived dentition than *Rhombodus*. The stratigraphical range of each species is clarified within the phosphatic series.

INTRODUCTION

La famille des Rhombodontidae, limitée au Crétacé terminal, est bien représentée dans les niveaux maastrichtiens du Maroc qui ont livré quatre espèces: *Rhombodus binkhorsti* DAMES, 1881, *R. microdon* ARAMBOURG, 1952, *R. meridionalis* ARAMBOURG, 1952 et *R. bondoni* ARAMBOURG, 1952.

Les dents des trois premières espèces sont assez fréquentes mais les dents de la quatrième sont par contre beaucoup plus rares.

Les récoltes effectuées ces dernières années ont permis de recueillir un matériel abondant concernant ces espèces. Il a été ainsi possible de mieux cerner la variabilité morphologique de chacune d'elles et de faire une étude biométrique des populations de *Rhombodus binkhorsti* et de *R. microdon*. En effet, certains auteurs (Darteville & Casier, 1959 et Herman, 1977) ont émis l'hypothèse que *R. microdon* pouvait être la forme juvénile de *R. binkhorsti*.

Cette étude, destinée à préciser les caractéristiques morphologiques des espèces

des phosphates du Maroc, a débouché sur la création d'une espèce nouvelle: *R. andriesti* et sur la proposition d'un nouveau genre pour l'espèce *bondoni* primitivement attribuée par Arambourg (1952) au genre *Rhombodus*. Par sa morphologie dentaire et son hétérodontie, ce taxon nouveau ne peut être inclu parmi les Rhombodontidae.

CADRE GEOLOGIQUE ET GEOGRAPHIQUE

Le matériel étudié, obtenu par lavage-tamassage et par récoltes de surface, provient des niveaux phosphatés du Maastrichtien de divers gisements des bassins des Ouled Abdoun, des Ganntour, des Meskala (région d'Imin Tanout) et du Souss (région de l'Oued Erguita) (fig. 1). Il convient de noter que ces deux derniers bassins sont souvent groupés sous le nom de bassins atlasiques.

Le nombre et l'importance (épaisseur) de ces niveaux varient d'une région à l'autre en relation avec la paléogéographie du bassin à phosphate (Boujo, 1976).

C'est dans le bassin des Ganntour que l'on rencontre le plus de niveaux fossilifères superposés. Dans la région de Ben Guerir, par exemple, le Maastrichtien comprend six

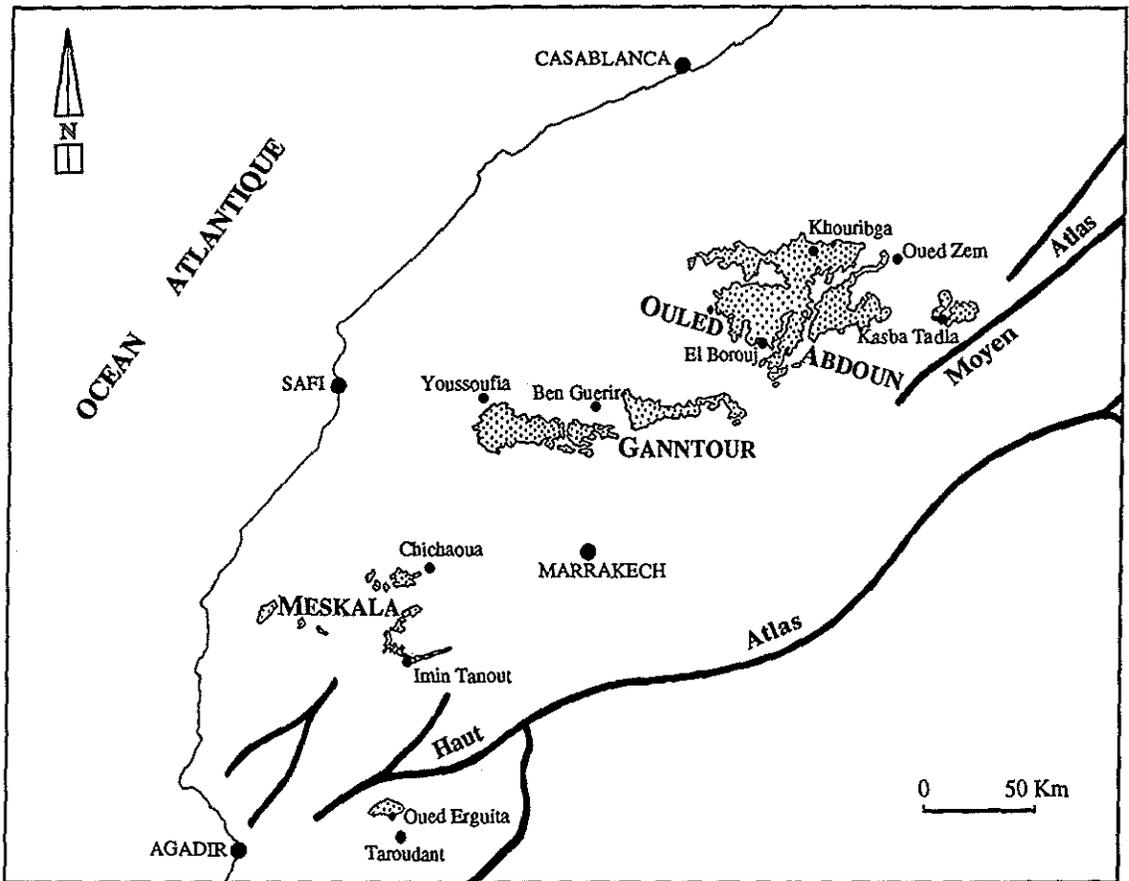


Figure 1.— Localisation géographique des gisements d'où proviennent les fossiles.

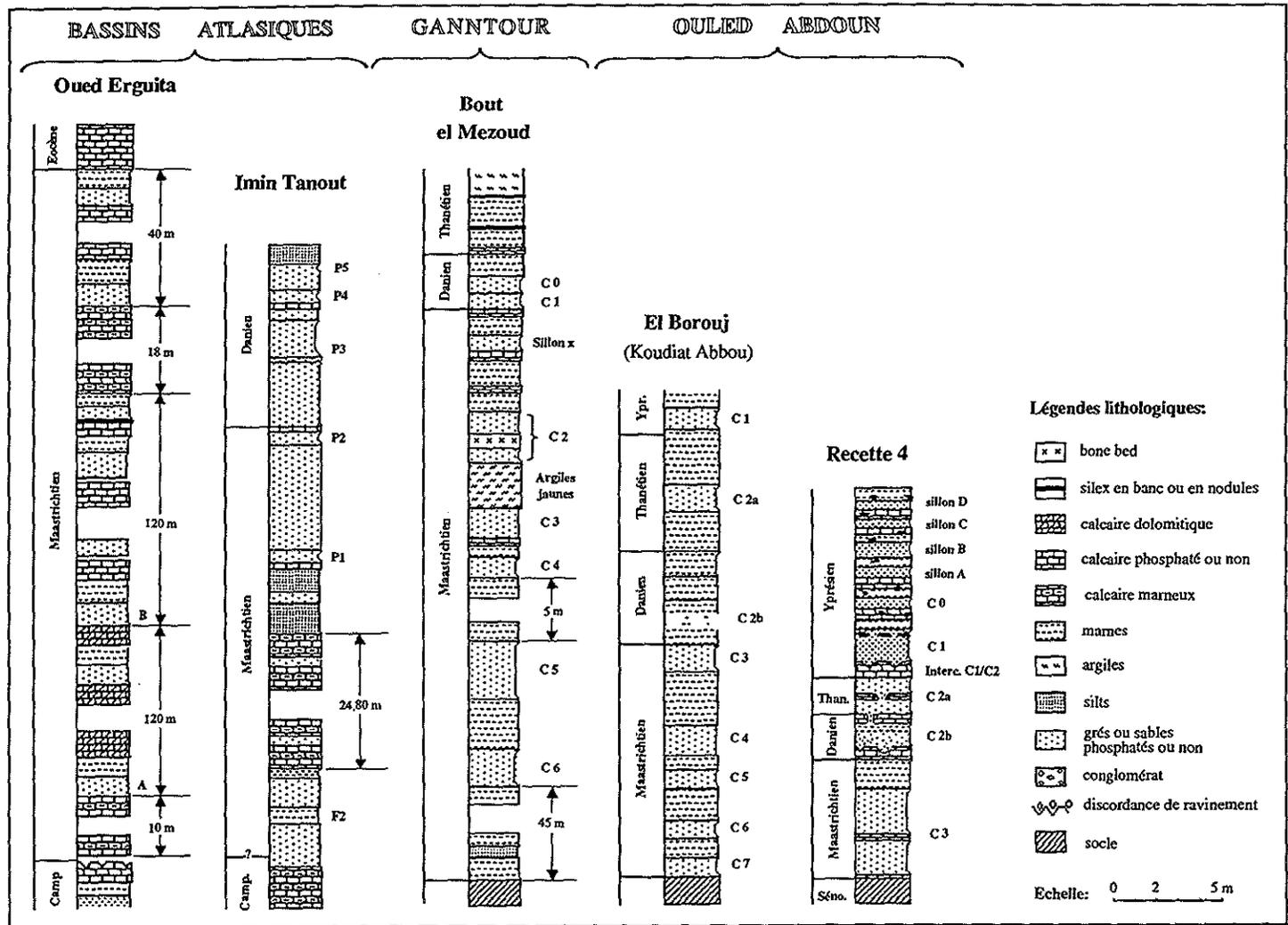


Figure 2.— Coupes stratigraphiques dans quelques gisements des bassins phosphatés du Maroc. N. B: les appellations des couches ne sont pas équivalentes d'un bassin à l'autre.

niveaux qui sont de bas en haut, selon la terminologie des mineurs: couche 6, 5, 4, 3, 2 et le sillon X.

Dans les Ouled Abdoun, le Maastrichtien est d'abord épais au sud, vers la région d'El Borouj (région non exploitée), avec cinq niveaux phosphatés meubles (Arambourg, 1952). Au nord, vers la région de Khouribga, il n'est représenté que par une seule couche, la couche 3 selon la terminologie des mineurs. Celle-ci comprend souvent des intercalations de calcaire phosphaté ou des marnes et dans certains secteurs, comme à Sidi Daoui, elle est surmontée d'un intercalaire stérile suivi d'un niveau mince de 20 à 30 cm d'épaisseur à faune mélangée d'âge maastrichtien et danien (Cappetta, 1987b). Cette couche peut être considérée comme le résultat du télescopage de plusieurs couches dû à la condensation de la série phosphatée dans cette région (Boujo, 1976).

Enfin à Imin Tanout et à l'Oued Erguita où le Maastrichtien est extrêmement épais, deux niveaux sont échantillonnables dans chaque localité.

La figure 2 met en parallèle les coupes lithostratigraphiques représentatives des différents secteurs d'où proviennent les fossiles étudiés. Il convient de souligner la non correspondance de la terminologie des niveaux employée pour chacune des régions. Etablie pour des raisons pratiques à des fins d'exploitation industrielle, celle-ci n'a pas de valeur pour des corrélations entre niveaux de régions géographiquement éloignées surtout quand on passe d'un bassin à un autre (voir paragraphe suivant). Toutefois et malgré la diversité spatio-temporelle des faciès que présente la série phosphatée, des corrélations sont cependant possibles dans un même bassin, en dehors du contenu paléontologique des niveaux, par la constance de certains d'entre eux dits "niveaux repères". C'est le cas par exemple, du niveau d'argiles jaunes, présent sur l'ensemble du bassin des Ganntour, qui sépare la couche 3 de la couche 2. Pour plus de précisions sur la localisation et la nature lithologique des niveaux fossilifères, on se reportera aux travaux d'Arambourg (1952, p. 19-26) pour le bassin des Ouled Abdoun, d'Ambroggi (1963, p. 198-199) pour la région de l'Oued Erguita, de Boujo (1976, p. 87-89) pour le bassin des Ganntour et de Cappetta (1988, p. 23-24) en ce qui concerne la région d'Imin Tanout.

L'âge des formations phosphatées du Maroc a été établi par C. Arambourg (1935, 1952) sur la base des associations de vertébrés, en particulier les sélaciens: il a ainsi distingué un étage Maastrichtien, un étage Montien, un étage Thanétien et un étage Yprésien, et avec quelque doute, un étage Lutétien.

L'utilisation de termes stratigraphiques définis en Europe peut paraître contestable en Afrique et certains préconisent l'utilisation de "Formations" locales ou régionales, ce qui ne libère pas de l'obligation d'établir des corrélations avec les étages classiques. Il n'entre pas dans le cadre de cet article de discuter en détail des problèmes de corrélations; ceux-ci seront abordés dans un travail ultérieur.

PALEONTOLOGIE ET STRATIGRAPHIE DU MAASTRICHTIEN PHOSPHATE

L'étude des associations fauniques des niveaux maastrichtiens des diverses régions phosphatées du Maroc (étude en cours), permet d'établir leur ordre de succession.

Le Maastrichtien le plus ancien est représenté dans les bassins méridionaux: le

Souss et les Ganntour. La couche inférieure de l'Oued Erguita (bassin du Souss), la couche A, est incontestablement le niveau maastrichtien le plus ancien de la série phosphatée du Maroc. La faune qu'elle renferme est caractérisée, entre autres, par la présence de *Scapanorhynchus rapax*, de *Rhombodus meridionalis*, de *Squatigaleus atlas*, d'un nouveau genre de batoïde, et d'un *Coupatezia* nouveau (sous presse). On note par ailleurs, l'absence de *R. binkhorsti*.

Dans l'ordre stratigraphique, on peut faire succéder à cette couche la couche 6 des Ganntour (Ben Guerir et Bout el Mezoud) qui se caractérise essentiellement par la présence de *S. atlas*, de *Hypsobatis weileri* très abondant, du même nouveau genre de batoïde que dans la couche A d'Erguita, d'un nouveau *Coupatezia* de taille légèrement supérieure à celle de l'espèce de cette dernière couche, de *R. meridionalis* et des premiers représentants de *R. binkhorsti* de petite taille.

Ensuite, viennent la couche B de l'Oued Erguita et la couche 5 des Ganntour. Dans la mesure où l'on n'est pas dans le même bassin et du fait que ces couches n'ont pas fait l'objet d'un échantillonnage suffisant, la position relative de ces deux couches ne peut être établie avec certitude. Leur faune comprend, entre autres, *R. meridionalis*, le batoïde nouveau mentionné ci-dessus et *R. binkhorsti* de plus grande taille que dans la couche 6 (voir plus loin).

Puis viennent successivement les couches 4, 3, 2 et le sillon X. Il faut noter que dans la localité d'Ould er-Rami (Ganntour), un niveau succédant à la couche 2 a livré une faune particulière comprenant à côté de *R. binkhorsti*, "*Raja*" *mucronata*, peu abondante, un *Ginglymostoma* nouveau (sous presse) et un *Rhombodus* nouveau, *R. andriesi*, décrit plus loin. Cette faune ne comprenant pas l'association typique du sillon X à savoir, *Youssoubatis ganntourensis*, "*Raja*" *mucronata* très abondant, et un Orectolobiforme nouveau caractéristique (sous presse), ce niveau ne peut être corrélé avec le sillon X mais peut être considéré comme un niveau intermédiaire entre la couche 2 et ce dernier, et ne serait pas représenté (ou pas encore mis en évidence) dans les autres localités du bassin des Ganntour.

En ce qui concerne la région d'Imin Tanout, le niveau P2, caractérisé par la présence, entre autres, de *Y. ganntourensis*, de "*R.*" *mucronata* abondante et de l'Orectolobiforme nouveau, peut être considéré comme stratigraphiquement très proche voire même contemporain du sillon X des Ganntour. Par contre le niveau P1, qui précède à Imin Tanout le niveau P2, ne peut être corrélé d'une façon certaine avec l'une des couches du bassin des Ganntour du fait de son faible échantillonnage.

Enfin, pour le bassin des Ouled Abdoun, en raison de la condensation de la série phosphatée et d'après son contenu faunique, la couche 3 peut être considérée comme le résultat du télescopage de plusieurs couches. Cette couche se caractérise par la présence de *Y. ganntourensis*, de "*R.*" *mucronata*, de *R. binkhorsti* de taille inférieure à celle du sillon X, de *Rhombodus andriesi* et de *Dasyrhombodus bondoni*. Elle ne comprend donc pas les espèces typiques des couches inférieures des Ganntour (couche 6 et 5) comme *R. meridionalis*, *Hypsobatis weileri* et le nouveau *Coupatezia*, ni celles qui caractérisent à coup sûr le sillon X; on peut estimer, pour l'instant, qu'elle est comprise dans un intervalle allant de la couche 5 jusqu'au niveau à *R. andriesi* de la région d'Oued er-Rami. Dans les Ouled Abdoun, l'équivalent stratigraphique du sillon X des Ganntour n'a été mis en évidence que dans la région de Sidi Daoui où il est indissociable

du Danien sur le terrain par suite de la condensation de la série en bordure de bassin (Cappetta, 1987b).

Signification des sigles correspondant aux gisements:

ERG: Oued Erguita, couche A, Maastrichtien inférieur.

ERT: Oued Erguita, couche B, Maastrichtien inférieur.

ORA: Ould er-Rami, Bassin des Gantour, Maastrichtien supérieur.

YOU: Youssoufia, Bassin des Gantour, sillon X, Maastrichtien terminal.

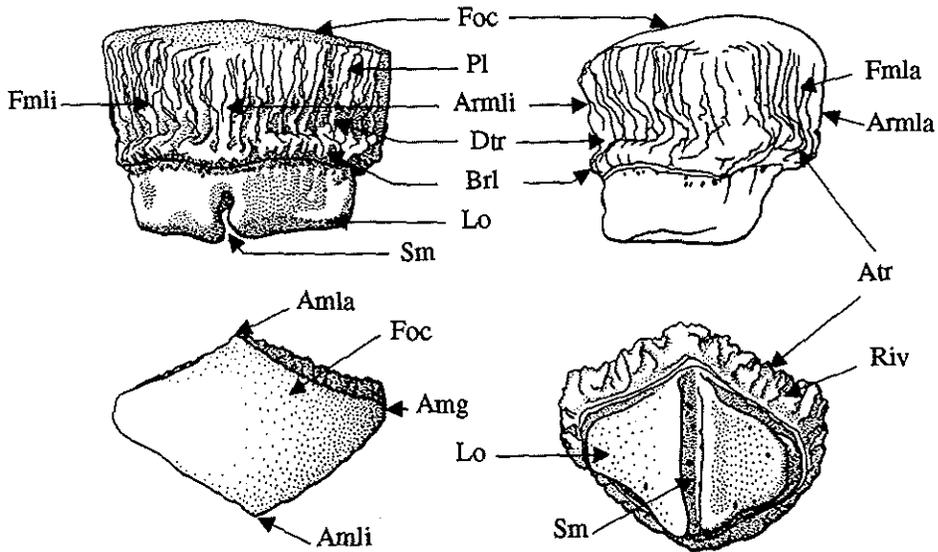


Figure 3.— Terminologie dentaire employée. Amg: angle marginal; Amla: angle médio-labial; Amlli: angle médio-lingual; Armla: arête médio-labiale; Armlli: arête médio-linguale; Atr: arête transverse basale labiale; Bri: bourellet lingual; Dtr: dépression transverse linguale; Fmli: face margino-labiale; Fmli: face margino-linguale; Foc: face occlusale; Lo: lobe de la racine; Pl: plis émaillés; Riv: rebord inférieur de la visière labiale; Sm: sillon médian de la racine.

ETUDE SYSTEMATIQUE

NEOSELACHII COMPAGNO, 1977

Super-ordre **BATOMORPHII** CAPPETTA, 1980

Ordre **MYLIOBATIFORMES** COMPAGNO, 1973

Super-famille **MYLIOBATOIDEA** BONAPARTE, 1838

Famille **RHOMBODONTIDAE** CAPPETTA, 1987a

Cette famille, totalement éteinte à la fin du Crétacé, est connue par deux genres: *Pucabatis* CAPPETTA, 1975 et *Rhombodus* DAMES, 1881.

Le premier comprend une seule espèce, *P. hoffstetteri* CAPPETTA, 1975 du

Maastrichtien de la formation El Molino en Bolivie. Le second comprend cinq espèces seulement connues dans le Maastrichtien.

La denture est de type broyeur. Les dents ont une couronne de contour occlusal losangique à sub-hexagonal. La racine est holaulacorhize et de contour losangique avec deux lobes séparés par un sillon médian. On ne connaît aucune denture complète mais seulement des dents isolées; de ce fait on ne peut attribuer avec certitude les éléments isolés à la mâchoire inférieure ou supérieure.

Genre *RHOMBODUS* DAMES, 1881

Espèce-type: *Rhombodus binkhorsti* DAMES, 1881

Rhombodus andriesi nov. sp.

(Pl. 1, fig. 1-8)

Matériel: une trentaine de dents.

Localité-type: tranchée d'essai d'Ould er-Rami (bassin des Ganntour).

Autre localité: tranchée de Foum Tizi (bassin des Ouled Abdoun).

Age: Maastrichtien supérieur.

Derivatio nominis: espèce dédiée à Monsieur Dominique Andries pour son aide lors de la mission de 1989.

Holotype: Pl. 1, fig. 4.

Dimensions (longueur x largeur maximum de la couronne en vue occlusale, exprimées en millimètres):

ORA 1	4,77	x	3,71	ORA 5	5,88	x	9,20
ORA 2	4,47	x	4,17	ORA 6	5,99	x	5,42
ORA 3	3,90	x	4,79	ORA 7	4,15	x	3,33
ORA 4	5,60	x	7,08	ORA 8	4,53	x	3,51

Diagnose: Espèce proche de *Rhombodus binkhorsti*. Elle s'en sépare par la couronne plus large à sa base qu'au niveau de la face triturante en vue occlusale, par le fort bourrelet lingual très saillant et souvent élargi médianement en une lnette, par la dépression linguale particulièrement haute, profonde et à limite supérieure bien marquée, par l'importance et la disposition irrégulière des plis et des sillons des faces margino-linguales, par la visière labiale très saillante et par la racine étirée mésio-distalement sur les dents médianes et latéro-antérieures.

Description

L'holotype (pl. 1, fig. 4) est une dent latérale antérieure plus large que longue, à couronne de contour rhombique à angles nets. La face occlusale, à peine affectée par

l'usure fonctionnelle, est plate et porte un émail alvéolé. Les faces margino-linguales très fuyantes de profil, présentent un bourrelet basilaire épais, très saillant, plongeant vers le bas de la dent en vue de profil et différenciant médianement une lchette assez large. La dépression qui surmonte le bourrelet est haute, très profonde et à limite supérieure rectiligne et bien marquée en vue linguale (pl. 1, fig. 4c). La crête médio-linguale, mince et relativement tranchante, est rectiligne dans sa partie supérieure et concave au niveau de la dépression linguale en vue de profil. Les plis émaillés des faces margino-linguales, s'estompant vers le bas, sont nombreux et bien individualisés dans leur partie sommitale. Les faces margino-labiales, obliques vers l'avant en vue de profil, portent un émail alvéolé avec quelques plis irréguliers. La visière labiale est très saillante de part et d'autre de la crête médio-labiale et dépasse le niveau de la face triturante en vue occlusale (pl. 1, fig. 4a).

La racine, pas très épaisse, légèrement désaxée lingualement en vue de profil et largement surplombée par la couronne, est de contour losangique à angles émoussés et très étirée mésio-distalement. Les deux lobes sont séparés par un sillon médian large et profond où s'ouvrent un foramen central et deux foramens paracentraux. La face labiale, qui naît nettement en retrait de la limite inférieure de la couronne, est légèrement oblique avec un foramen juste à la naissance de chacun des deux lobes.

Les dents qui peuvent être interprétées comme des dents très antérieures ou symphysaires (pl. 1, fig. 1) sont assez comprimées mésio-distalement et donc plus longues que larges. La face occlusale de la couronne est plate avec des angles marginaux très émoussés par rapport aux angles médians qui sont très marqués. Le bourrelet est très saillant et assez haut. La dépression transverse qui surmonte ce dernier est très profonde et présente de gros plis surtout dans ses parties marginales (pl. 1, fig. 1b). Les faces margino-labiales montrent, de part et d'autre de la crête médio-labiale, une arête transverse basale très saillante. La racine est très étroite par rapport à la couronne et légèrement plus longue que large.

Les dents antérieures (pl. 1, fig. 2) sont presque aussi longues que larges et ne diffèrent pas trop, du point de vue morphologique, des dents très antérieures.

Les dents latérales (pl. 1, fig. 5) sont, comme l'holotype, plus larges que longues et présentent la même morphologie que celui-ci.

Les dents très latérales (pl. 1, fig. 6-8), plus longues que larges, sont d'autant plus dissymétriques que l'on se déplace vers la commissure. La face occlusale, qui porte la même ornementation que celle de l'holotype, est plate ou légèrement convexe. Sur ces dents la couronne est relativement basse par rapport à la racine qui est très étirée labio-lingualement et à lobes inégaux et plus ou moins décalés l'un par rapport à l'autre.

A côté de ces dents, on rencontre quelques dents de taille petite à moyenne, symétriques et à face occlusale plus ou moins bombée (pl. 1, fig. 3). La couronne, deux fois plus haute que la racine, est de contour occlusal losangique avec des angles marginaux légèrement émoussés voire tronqués. Les faces margino-linguales sont presque dépourvues de plis émaillés; le bourrelet est normalement développé avec une lchette médiane et surmonté d'une dépression transverse très profonde. Du côté labial, l'arête transverse basale est aussi différenciée que chez l'holotype et la couronne est plus large à sa base qu'au niveau de sa face occlusale. La racine, plus large que longue et

nettement détachée de la limite inférieure de la couronne, est de type dasyatoïde. Les lobes sont de contour triangulaire en vue basilaire. Ces dents peuvent être considérées comme des dents d'individus juvéniles.

Discussion

Les dents de cette espèce peuvent évoquer par leur taille, par leur forme générale, par les caractères des faces marginales (bourrelet basilaire, dépression linguale, plis et sillons de l'émail) ainsi que par leur ornementation, les dents de *R. binkhorsti* qui les accompagnent dans la localité-type. Cependant, de nombreux caractères permettent de les séparer. Outre l'absence des dents à face occlusale bombée et à racine étroite chez *R. binkhorsti*, *R. andriesi* se distingue par ses dents à :

- faces margino-linguales profondément déprimées à leur base,
- bourrelet lingual très saillant avec une lnette médiane,
- visière labiale très saillante qui rend, avec le bourrelet lingual, la couronne plus large à sa base qu'au niveau de sa face occlusale,
- racine relativement étroite, étirée mésio-distalement et nettement détachée de la base de la couronne.

Les dents à face occlusale convexe de *R. andriesi* peuvent évoquer certaines dents de *Dasyrhombodus bondoni* (ARAMBOURG, 1952). Elle s'en éloignent cependant par les arêtes nettes séparant la face occlusale des faces margino-linguales et margino-labiales toujours bien différenciées et par l'expansion médiane du bourrelet basilaire.

R. andriesi, comme les autres espèces de *Rhombodus* du Maroc, s'écarte nettement de *R. levis* CAPETTA & CASE, 1975 du Maastrichtien inférieur du New Jersey caractérisé par des dents à couronne pratiquement lisse et dépourvue de bourrelet lingual.

Répartition stratigraphique et géographique

L'espèce *R. andriesi* nov. sp. n'est connue pour l'instant que dans le Maastrichtien supérieur du Maroc. Elle est relativement abondante dans la localité-type où elle est localisée dans un niveau surmontant la couche 2 à la tranchée d'essai de cette localité. L'association faunique de ce niveau, en particulier l'absence de *Youssoubatis ganntourensis* et d'un nouveau genre d'Orectolobiforme, indique qu'on est stratigraphiquement plus bas que le sillon X.

Une dent latéro-antérieure a été récoltée (récolte de P. Zennaro) dans la couche 3 du gisement de Foug-Tizi (région de Khouribga, Ouled Abdoun). Quelques rares dents provenant de la couche 2 de la région de Gada el Botma peuvent être comparées à ses dents très latérales mais dans cette localité, aucune dent antérieure ou latéro-antérieure de l'espèce nouvelle n'a pu être mise en évidence, ce qui rend sa présence douteuse.

Il est possible mais non certain que la dent de *Rhombodus* du Maastrichtien de Kanne (Belgique) figurée par Herman (1977, pl. 13, fig. 8) comme forme indéterminée

soit une dent très latérale de *R. andriesi*. Des dents dissymétriques comparables aux dents très latérales de *R. andriesi* ont été récoltées récemment par l'un de nous (H. C.) dans le gisement de Hamrawein (Egypte). Cependant, en l'absence de dents médianes et latérales, on ne peut affirmer l'identité exacte des dents du Crétacé de Belgique et d'Egypte avec celles du Maroc.

Rhombodus binkhorsti DAMES, 1881

(Pl. 2, fig. 1-5)

- 1881 *Rhombodus binkhorsti* DAMES, p. 1, fig. 1.
 1894 *Rhombodus binkhorsti* DAMES — Jaekel, p. 126, fig. 23.
 1926 *Rhombodus binkhorsti* DAMES — Umbgrove, p. 15, fig. 1-3.
 1929 *Rhombodus binckhorsti (sic)* DAMES — Leriche, p. 218.
 1930 *Rhombodus cf. binkhorsti* DAMES — Wetzel, p. 95, pl. 14, fig. 4.
 1937 *Rhombodus binckhorsti (sic)* DAMES — Geyn, p. 56, fig. 164-167 et fig. 1 in texte.
 1943 *Rhombodus binckhorsti (sic)* DAMES — Darteville & Casier, p. 178, pl. 11, fig. 20-23.
 1943 *Rhombodus haasi* DARTEVELLE & CASIER, p. 179, pl. 11, fig. 16-19.
 1943 "Dentes de *Elasmobrânquio*" — Löfgren & Oliveira, p. 52, pl. 6, fig. 7-8.
 1952 *Rhombodus binkhorsti* DAMES — Arambourg, p. 208, pl. 30, fig. 23-49.
 1952 *Rhombodus* sp. — Tessier, p. 405, pl. 40, fig. 15-16.
 1956 *Rhombodus binkhorsti* DAMES — Rebouças & Silva Santos, p. 18, pl. 2 et 3, fig. 26-37.
 1959 *Rhombodus binkhorsti* DAMES — Darteville & Casier, p. 331, pl. 34, fig. 13.
 1959a *Rhombodus binckhorsti (sic)* DAMES — Signeux, p. 225, pl. 7, fig. 26 et 27.
 1964 *Rhombodus binkhorsti* DAMES — Albers & Weiler, p. 20, fig. 24.
 1964 *Rhombodus binkhorsti* DAMES — Antunes, p. 28 (nom seulement).
 1977 *Rhombodus binckhorsti (sic)* DAMES — Herman, p. 279, pl. 13, fig. 5.
 1987a *Rhombodus binckhorsti (sic)* DAMES — Cappetta, p. 174, fig. 146 F-I.

Matériel: une cinquantaine de dents.

Provenance: voir tabl. 1.

Age: Maastrichtien.

Dimensions (longueur x largeur maximum de la couronne en vue occlusale, exprimées en millimètres):

ORA 9	5,63	x	3,44		ERT 1		5,12	x	5,44
ORA 10	6,52	x	5,17		ERT 2		7,21	x	9,55
					ERT 3		5,18	x	7,49

Description

Les dents de cette espèce sont de grande taille atteignant jusqu'à une vingtaine de millimètres de largeur totale.

Les dents médianes ou antérieures (pl. 2, fig. 3) ont une couronne épaisse, plus haute que la racine (jusqu'à deux fois) et de contour losangique en vue occlusale.

Espèces		Localités		Bassins Atlasiques				Bassin des Gantour				Bassin des Ouled Abdoun					
		Souss O. Erguita		Meskala Imin Tanout		Bout el Mezoud (couche 6)	Ben Guerir (couche 6)	Ould er-Rami (couche de la T.E.)	Gada el Botma			Youssoufia (sillon X)	El Borouj (d'après Arambourg, 1952)	Beni Idir (couche 3)		Couche blanche	Foum Tizi (couche 3)
		Couche A	Couche B	Niveau P1	Niveau P2				Couche 3	Couche 2	Sillon X			Sidi Chenan (couche 3)	Couche jaune		
<i>Rhombodus binkhorsti</i>			c		r		r	c		r			a				
<i>Rhombodus microdon</i>	dents cuspidées			r	r			r		r	a	a		r	r		
	dents non cuspidées			r	a			c	r	a	a	a		a	r		
<i>Rhombodus meridionalis</i>		a	r			r	a		r								
<i>Rhombodus andriesi</i>								a		r(?)						r	
<i>Dasyrhombodus bondoni</i>									r(?)				c		c	r	c

Tableau 1.— Répartition stratigraphique et géographique des taxons étudiés; r: rares (<10 spécimens); c: communs (de 10 à 20 spécimens); a: abondants (>20 spécimens).

Limitée par des arêtes vives, la face occlusale est plane à légèrement concave, parfois légèrement convexe, et porte, en l'absence d'usure, une ornementation finement alvéolée. Les faces margino-linguales sont presque verticales, parfois légèrement convexes en vue de profil et portent de grands plis et sillons sub-verticaux plus ou moins irréguliers parfois lisses, parfois fortement chagrinés. A la base de ces faces se différencie un fort bourrelet rectiligne dans son ensemble à convexité médiane bien marquée à l'aplomb du sillon médian de la racine en vue linguale. Ce bourrelet est surmonté d'une dépression transverse relativement profonde mais pas très haute. Les faces margino-labiales, légèrement obliques vers l'avant, portent elles aussi des plis et des sillons sub-verticaux principalement sur leurs deux-tiers inférieurs. Une arête très saillante marque la limite entre ces faces et le rebord inférieur de la visière qui est large, oblique et concave en vue de profil.

La racine est massive, plus étroite que la couronne, légèrement désaxée lingualement et de section losangique tronquée latéralement. Les deux lobes sont séparés par un large et profond sillon au fond duquel on note la présence de plusieurs foramens en nombre et de position variables. La face labiale est plus haute que la face linguale, légèrement oblique vers l'arrière et porte, juste sous la couronne, de nombreux foramens alignés parallèlement au rebord inférieur de la visière labiale. La face basilaire est le plus souvent convexe, rarement plate.

Les dents latérales antérieures (pl. 2, fig. 4) et latérales sont très élargies avec une couronne présentant globalement les mêmes traits que ceux des dents médianes; elles en diffèrent par leurs faces marginales parfois très obliques vers l'avant en vue de profil, par le bourrelet lingual qui est relativement fin et par la dépression linguale et l'arête transverse séparant les faces margino-labiales du rebord inférieur de la visière qui sont moins importantes. La racine est relativement peu haute, de contour losangique, souvent tronquée latéralement, moins large que la couronne et presque verticale. Sa face basilaire est plate. Le sillon médian est relativement étroit et moins profond que sur les dents médianes.

Les dents très latérales (pl. 2, fig. 5) sont dissymétriques et plus hautes du côté mésial que du côté distal.

Quelques rares dents à morphologie particulière sont associées à ces dents de morphologie classique. L'une d'entre elles (pl. 2, fig. 2) est haute, dissymétrique, plus longue que large et plus haute d'un côté que de l'autre. La couronne, qui présente globalement les mêmes éléments que les dents décrites ci-dessus, est haute, peu étalée mésio-distalement et très inclinée distalement en vue linguale (pl. 2, fig. 2a). L'angle margino-mésial est plus obtus que le margino-distal en vue occlusale. Les autres angles sont aigus. Le lobe mésial de la racine est moins développé et moins haut que le distal. L'autre dent (Pl. 2, fig. 1) est symétrique mais très comprimée mésio-distalement et peu élevée. La couronne est plus longue que large et de contour losangique légèrement déformé avec effacement de l'un des angles marginaux. Du fait de la forte compression de la dent, les angles médio-lingual et médio-labial sont très saillants et aigus en vue occlusale (Pl. 2, fig. 1a). La racine, également très comprimée, est très étirée labio-lingualement et de contour elliptique avec une face basilaire convexe. Les deux lobes, inégalement développés, sont séparés par un sillon étroit et profond.

Ces deux dents sont interprétées, par comparaison avec l'actuel *Dasyatidae*

Hypolophus sephen (FORSKÅL, 1775), comme des dents symphysaires ou parasymphysaires.

Discussion

Parmi toutes les espèces de *Rhombodus* décrites jusqu'à présent, les dents de *R. binkhorsti* ressemblent beaucoup, mis à part la taille et l'importance des structures morphologiques de la couronne (bourrelet lingual, plis et sillons des faces margino-linguales et margino-labiales...), aux dents de *R. microdon*. Une hypothèse qui s'impose est de penser, comme l'ont fait certains auteurs (Dartevelle & Casier, 1959 et Herman, 1977), que *R. microdon* ne serait que la forme juvénile de *R. binkhorsti*. Toutefois, un certain nombre de considérations vont à l'encontre de cette hypothèse (voir plus loin).

L'examen de populations de *R. binkhorsti* provenant de niveaux stratigraphiquement différents de la série phosphatée du Maroc montre que *R. binkhorsti* a connu une tendance à l'augmentation de la taille durant le Maastrichtien (voir plus loin).

Répartition stratigraphique et géographique

Définie il y a plus d'un siècle dans le Maastrichtien du Limbourg hollandais, cette espèce est exclusivement maastrichtienne et montre une large répartition géographique. Elle a été rencontrée, en dehors de la localité-type, dans de nombreuses régions du monde: Europe (Belgique, Espagne), Afrique (Angola, Egypte, Maroc, Zaïre), Proche et Moyen orient (Israël, Jordanie), Amérique latine (Brésil, Chili) et Amérique du Nord (E. U.). La dent du Maastrichtien du Sénégal figurée par Tessier sous le nom de *Rhombodus* sp. (1952, p. 405, pl. 40, fig. 15-16) peut être attribuée à cette espèce.

Au Maroc, elle est surtout bien représentée dans le Maastrichtien supérieur.

Il faut signaler que les dents décrites par Weiler (1930, p. 23, pl. 2, fig. 12-13) dans les phosphates maastrichtiens d'Egypte sous le nom de *Rhombodus* sp., qu'Arambourg (1952) soupçonnait appartenir à la présente espèce, ont été récemment attribuées par Cappetta à une espèce nouvelle et un nouveau genre de Rajiformes: *Hypsobatis weileri* CAPPETTA (1992).

ETUDE DE L'EVOLUTION DE LA TAILLE CHEZ *R. BINKHORSTI*

L'examen des dents de *R. binkhorsti* provenant de quatre niveaux de position stratigraphique différente montre qu'il y a une tendance vers l'augmentation de la taille au cours du Maastrichtien. Une quantification de cette tendance évolutive est donc tentée ici comme nous avons eu l'occasion de le faire pour deux lignées de sélaciens dans l'Yprésien du Maroc (Noubhani & Cappetta, 1992).

Le matériel étudié dans ce paragraphe provient de quatre gisements répartis entre les bassins des Ouled Abdoun, des Ganntour et du Souss.

- Bassin des Ouled Abdoun: couche 3 de la région de Sidi Daoui à cinq kilomètres de la ville de Oued Zem (cf. carte in Cappetta, 1981).
- Bassin des Ganntour: couche 6 de la tranchée d'essai de la région de Ben Guerir (fig. 1 et 2) et la couche actuellement accessible dans la tranchée d'essai du douar Ould er-Rami, près de la route principale El Jadida-Marrakech (voir Boujo, 1976, p. 74 pour plus de précisions sur la situation géographique de cette localité).
- Bassin du Souss: couche B de la région de l'Oued Erguita (fig. 1 et 2).

L'échantillon global comprend 40 dents réparties comme indiqué dans le tableau 2.

La succession de ces niveaux a été établie sur des bases stratigraphiques et d'après les associations de sélaciens qu'ils ont livrées. Nous avons ainsi de bas en haut la succession suivante:

- la couche 6 de Ben Guerir,
- la couche B de l'Oued Erguita,
- la couche de la tranchée d'essai d'Ould er-Rami,
- la couche 3 de Sidi Daoui.

Enfin le sillon X de la région de Youssoufia a livré une seule dent de grande taille. Ce niveau marque, dans le bassin des Ganntour, l'extrême sommet du Maastrichtien.

Quatre mesures ont été effectuées sur chacune des dents (voir fig. 4). Il s'agit de la largeur de la couronne (lc), sa longueur (Lc), sa hauteur (Hc) et la hauteur de la racine (Hr). L'unité de mesure est le millimètre. Des méthodes statistiques diverses ont été utilisées: analyses uni-, bi- et multivariées. Chacune des variables a subi au préalable un traitement qui a consisté à dresser l'histogramme de fréquences et à tirer les paramètres

Localités	Effectif	<i>R. binkhorsti</i>		<i>R. microdon</i>	
		dents médianes	dents latérales	dents médianes	dents latérales
Sidi Daoui (Couche 3)	33	9	13	8	3
Youssoufia (Sillon X)	39		1	22	16
Gada el Botma (Sillon X)	62			27	35
Ould er-Rami (Couche de la T. E.)	4	2	2		
Oued Erguita (Couche B)	9	7	2		
Ben Guerir (Couche 6)	5		5		

Tableau 2.— Répartition stratigraphiques et géographique du matériel utilisé pour l'étude biométrique.

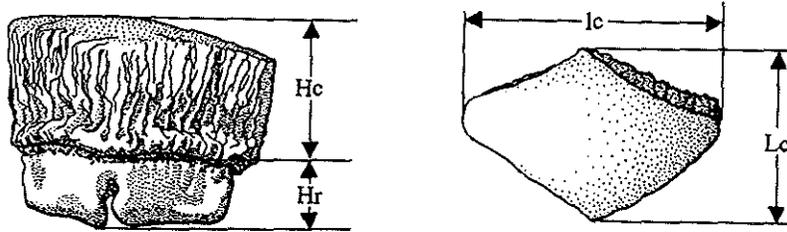


Figure 4.— Mesurations dentaires; **lc**: largeur maximale de la dent prise sur la face occlusale au niveau des angles marginaux; **Lc**: longueur maximale de la dent prise également sur la face occlusale entre l'angle médio-lingual et l'angle médio-labial; **Hc**: hauteur de la couronne prise sur la partie médiane de la face linguale entre le bord supérieur de la couronne et la base du bourrelet; **Hr**: hauteur de la racine prise médianement sur la face linguale entre la base du bourrelet et la face basilaire des lobes.

Echantillons	Variables	N	min. – max.	R	\bar{x}	$[\bar{x}]$	σ
Youssoufia (Sillon X)	lc	1			17,58		
	Lc				15,57		
	Hc				12,68		
	Hr				3,60		
Sidi Daoui (Couche 3)	lc	22	9,29 – 17,66	8,37	13,21	12,30 – 14,12	2,06
	Lc		7,66 – 13,65	5,99	10,17	9,41 – 10,93	1,71
	Hc		3,61 – 9,29	5,68	6,79	6,11 – 7,47	1,54
	Hr		2,22 – 4,80	2,58	3,30	2,93 – 3,67	0,85
Ould er-Rami (Couche de la T.E.)	lc	4	8,47 – 13,90	5,43	10,24	6,20 – 14,28	2,54
	Lc		6,50 – 10,60	4,10	7,75	4,66 – 10,84	1,94
	Hc		4,03 – 8,44	4,41	5,42	2,19 – 8,65	2,03
	Hr		1,41 – 3,07	1,66	2,03	0,86 – 3,19	0,73
Oued Erguita (Couche B)	lc	9	5,02 – 12,81	7,79	7,05	5,10 – 9,00	2,54
	Lc		4,02 – 7,73	3,71	5,39	4,43 – 6,34	1,24
	Hc		2,35 – 6,60	4,25	4,19	3,26 – 5,12	1,21
	Hr		1,51 – 2,88	1,37	2,09	1,79 – 2,39	0,40
Ben Guerir (Couche 6)	lc	5	5,48 – 6,82	1,34	6,20	5,60 – 6,80	0,50
	Lc		3,58 – 5,13	1,55	4,24	3,38 – 5,11	0,70
	Hc		1,36 – 2,43	1,07	1,90	1,38 – 2,42	0,42
	Hr		0,90 – 1,74	0,84	1,36	0,94 – 1,78	0,34

Tableau 3.— Statistiques descriptives des différents échantillons de *R. binkhorsti*; **N**: effectif de l'échantillon; **min.** et **max.**: respectivement valeurs minimale et maximale; **R**: étendue de variation; \bar{x} : moyenne; $[\bar{x}]$: intervalle de confiance de la moyenne au seuil de 95%; σ : écart-type.

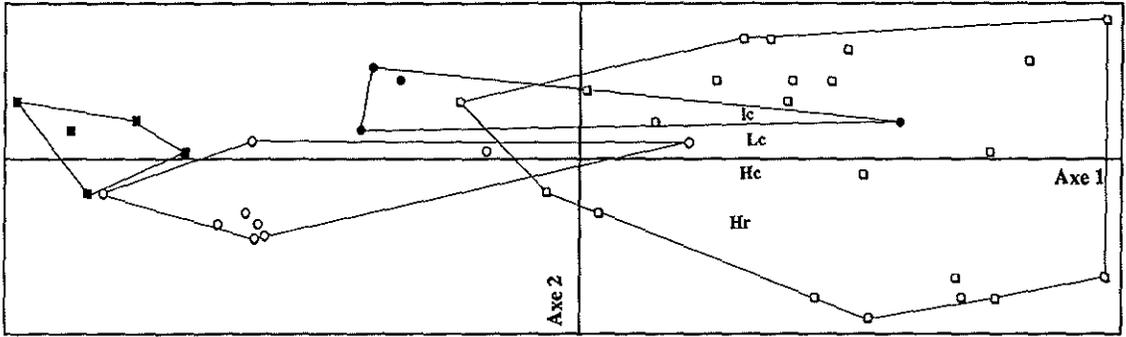


Figure 5.— ACP sur les échantillons de *R. binckhorsti*; mêmes légendes que celles de la figure 7.

statistiques caractéristiques de sa distribution (moyenne, écart-type,...). Les mesures ont été faites à l'aide du mesuroscope Nikon réglé à 1/1000^{ème} de mm; le traitement des données a été fait à l'aide des logiciels Statitcf (Itcf, 1987), Biomeco (Lebreton *et al.*, 1990) et Leas (Delcamp *et al.* 1987).

Analyse des données

Les paramètres caractéristiques des distributions des variables de chacun des quatre échantillons sont résumés dans le tableau 3.

L'ajustement de la courbe théorique de Gauss à la distribution de fréquences des variables de chacun de ces échantillons a été fait à l'aide du test de Kolmogorov-Smirnov (Sokal & Rohlf, 1969, p. 571). Ce dernier s'est révélé non significatif pour l'ensemble des variables des différents échantillons au seuil de 5% (tabl. 4). Les distributions de fréquences de ces variables suivent donc une loi normale. Par conséquent les échantillons peuvent être considérés comme homogènes.

Une ACP réalisée à partir de l'ensemble des échantillons montre que ceux-ci s'ordonnent le long du premier axe factoriel qui représente 85,32% de la variance totale, en fonction de la taille des dents qui composent chacun d'entre eux. Cet axe est donc un axe matérialisant la taille et par conséquent, il représente le temps géologique puisque

Echantillons	Ben Guerir (Couche 6, N = 5)				Oued Erguita (Couche B, N = 9)				Ould er-Rami (T. E., N = 4)				Sidi Daoui (Couche 3, N = 22)			
	lc	Lc	Hc	Hr	lc	Lc	Hc	Hr	lc	Lc	Hc	Hr	lc	Lc	Hc	Hr
D _{max}	0,14	0,27	0,11	0,13	0,32	0,25	0,23	0,20	0,29	0,33	0,40	0,28	0,15	0,11	0,13	0,16
D _{0,05}	0,56				0,43				0,62				0,28			

Tableau 4.— Résultats du test d'ajustement de Kolmogorov-Smirnov sur les échantillons de *R. binckhorsti*.

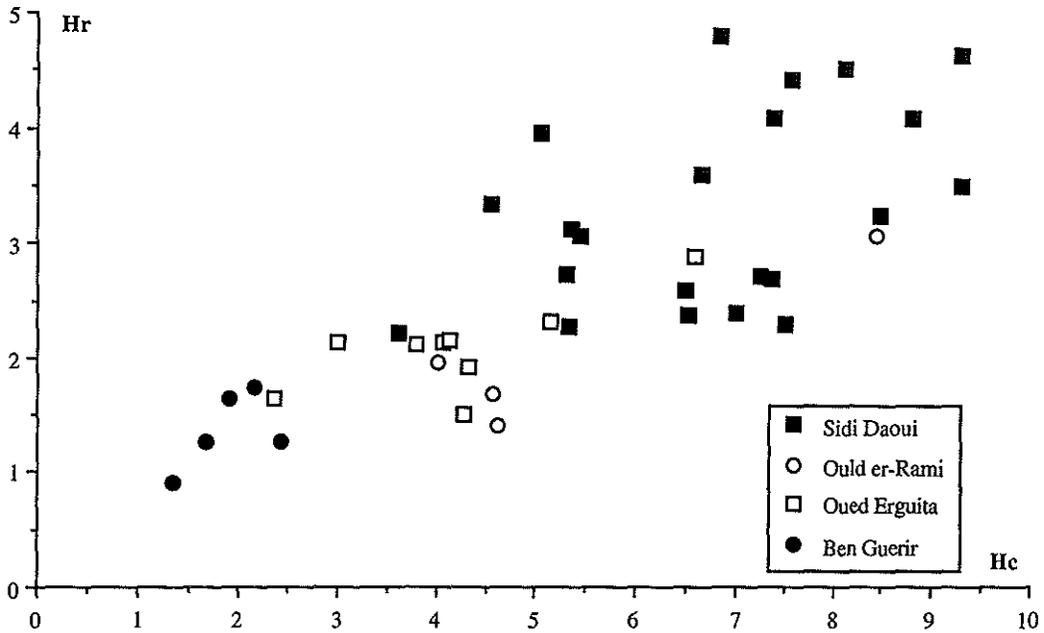


Figure 6.— Diagramme bivarié de la hauteur de la racine en fonction de la hauteur de la couronne pour l'échantillon global de *R. binkhorsti*.

Echantillons	Ben Guerir (Couche 6, N = 5)			Oued Erguita (Couche B, N = 9)			Ould er-Rami (T. E., N = 4)			Sidi Daoui (Couche 3, N = 22)		
	Lc	Hc	Hr	Lc	Hc	Hr	Lc	Hc	Hr	Lc	Hc	Hr
lc	(0,83)	(0,44)	(0,12)	0,93**	0,89**	0,73*	(0,92)	0,97*	(0,91)	0,79**	0,53**	(0,10)
Lc		(0,85)	(0,48)		0,88**	0,81**		0,99**	(0,88)		0,60*	(0,39)
Hc			(0,57)			0,73*			(0,91)			0,45*

Tableau 5.— Corrélations entre les variables des échantillons de *R. binkhorsti*; (r): non significative; (r): peu significative (0,90%); r*: significative (0,95%); r**: très significative (0,99%).

Variables	Fc	d.d.l.	Probabilité
lc	26,75		< 0,01%
Lc	28,19		< 0,01%
Hc	15,36	3 / 37	< 0,05%
Hr	15,13		< 0,05%

Tableau 6.— Résultats du test F sur les échantillons de *R. binkhorsti*.

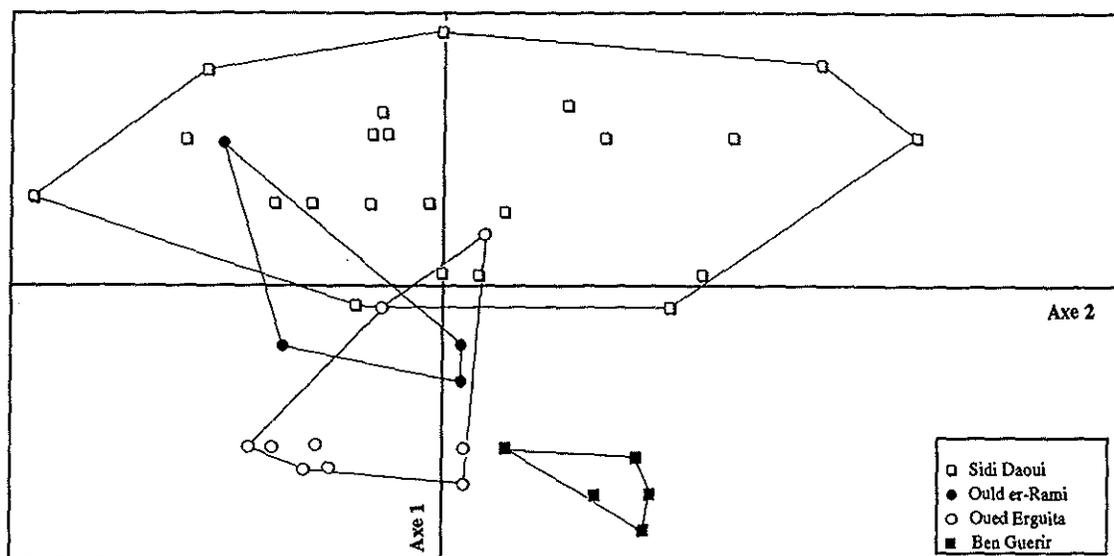


Figure 7.— AFD sur les échantillons de *R. binkhorsti*.

les échantillons qui proviennent des niveaux plus anciens s'opposent aux échantillons provenant des niveaux les plus récents (fig. 5) avec un chevauchement plus ou moins grand entre les niveaux successifs.

Le deuxième axe factoriel représente, avec 8,81% de la variance totale, la forme des dents; il oppose ainsi, les dents médianes aux dents latérales.

L'analyse bivariée montre que les corrélations entre les mesures prises deux à deux sont variables et irrégulières d'un échantillon à un autre: l'échantillon de Ben Guerir et celui d'Ould er-Rami montrent des corrélations faibles alors que ceux de l'Oued Erguita et de Sidi Daoui montrent des corrélations plus élevées (tabl. 5). A moins que ceci ne soit lié qu'à l'évolution, c'est probablement le faible effectif des échantillons en question qui est à l'origine des corrélations faibles. Quoi qu'il en soit, la projection d'une variable en fonction d'une autre, comme, par exemple Hr en fonction de Hc, montre la succession des nuages représentatifs des quatre échantillons avec un chevauchement plus ou moins grand (fig. 6). Ce chevauchement est certainement lié à la présence des individus juvéniles qui tirent le nuage de points des échantillons provenant des niveaux les plus récents vers des valeurs inférieures et se classent parmi les individus adultes des échantillons provenant des niveaux plus anciens.

L'analyse factorielle discriminante (AFD) montre que, sur le plan formé par les deux premiers axes discriminants qui totalisent 90% de la variance inter-échantillons, les échantillons des différents niveaux se discriminent relativement bien (fig. 7).

Analyse des modalités de l'évolution

La taille des dents de *R. binkhorsti* augmente progressivement et régulièrement avec le temps. La moyenne et la valeur maximale de chaque mesure se décalent

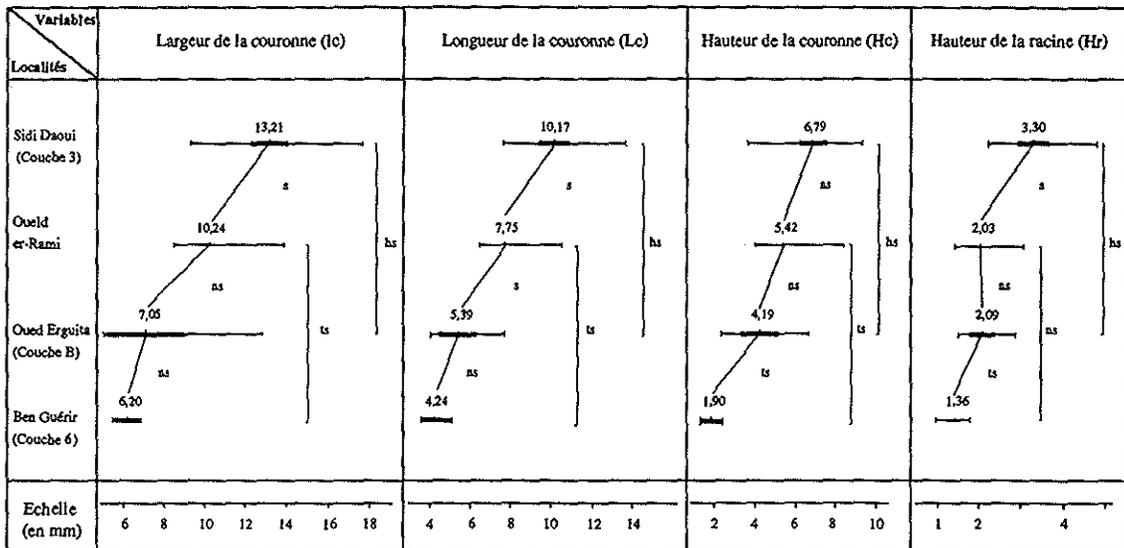


Figure 8.— Modalités d'évolution de la taille des dents de *R. binkhorsti* avec le degré de signification du test t; s: significatif (>95%); ns: non significatif (<95%); ts: très significatif (>99%); hs: hautement significatif (>99,9%). La partie épaissie des traits représente l'intervalle de confiance de la moyenne à 95%.

globalement vers des valeurs de plus en plus élevées depuis la couche 6 de Ben Guerir jusqu'à la couche 3 de Sidi Daoui et le sillon X de Youssoufia (fig. 8 et tabl. 3).

La comparaison des moyennes des échantillons à l'aide d'une analyse de variance montre que l'échantillon global est hétérogène. Le test de Fisher (test F) est significatif pour Hc et Hr et hautement significatif pour Lc et lc (tabl. 6).

A l'aide du test de Student (test t), nous avons comparé les moyennes des différents échantillons pris deux à deux. Ce test s'est révélé très significatif à hautement significatif pour les échantillons provenant des niveaux extrêmes tels que la couche 6 de Ben Guerir et la couche 3 de Sidi Daoui alors qu'il est non ou peu significatif pour les échantillons provenant des niveaux stratigraphiquement proches (voir fig. 8).

Pour les échantillons correspondant à la couche 6 de Ben Guerir et à la couche B de l'Oued Erguita, le test t est non significatif pour la longueur et la largeur de la couronne alors qu'il est très significatif pour la hauteur de la couronne et celle de la racine. Ceci semble être lié au fait que les dents provenant de Ben Guerir sont toutes latérales et de ce fait, elles se rapprochent par leurs longueurs et largeurs des dents médianes de l'échantillon de l'Oued Erguita. La hauteur de la couronne et celle de la racine sont en effet peu sensibles à la variation latérale entre dents médianes et latérales (ce qui n'est pas le cas des dents très latérales) contrairement à la longueur et à la largeur de la couronne qui elles sont très liées à cette variation latérale. Par conséquent, les deux échantillons doivent être compris comme différents.

En ce qui concerne la dent provenant du sillon X de Youssoufia, elle peut être comparée, par ses dimensions, aux dents de grande taille de la couche 3 de Sidi Daoui (tabl. 3). Les deux localités peuvent être considérées, pour l'instant, comme

stratigraphiquement proches mais non contemporaines.

Enfin, pour le niveau de la tranchée d'essai d'Ould er-Rami, les dents de *R. binkhorsti* présentent une taille relativement faible par rapport aux dents de la couche 3 de Sidi Daoui mais nettement supérieure à celles de la couche B de l'Oued Erguita. Comme dans la coupe d'Ould er-Rami, ce niveau succède à la couche 2, il peut être considéré comme un niveau intermédiaire entre cette dernière et le sillon X; il est possible qu'il s'agisse d'un niveau lenticulaire non représenté (ou pas encore découvert) dans les autres régions du bassin des Ganntour.

Conclusion

L'étude quantitative de la taille des dents de *R. binkhorsti* permet de confirmer la position stratigraphique relative des niveaux maastrichtiens, déjà établie d'après leurs associations fauniques (voir plus haut). Cette lignée spécifique peut servir également pour corrélérer des niveaux de régions éloignées géographiquement. Trois populations successives peuvent être pour l'instant reconnues, caractérisant respectivement la couche 6 de Ben Guerir, la couche B de l'Oued Erguita et la couche 3 de Sidi Daoui.

Par ailleurs, du fait de la non superposition des niveaux sur une même coupe ou sur des coupes proches géographiquement, il n'est pas possible d'estimer le pouvoir de résolution chronostratigraphique de cette lignée.

Rhombodus microdon ARAMBOURG, 1952

(Pl. 2, fig. 6-7, Pl. 3, fig. 1-6 et Pl. 4, fig. 1-10)

1952 *Rhombodus microdon* ARAMBOURG, p. 213, pl. 30, fig. 1-15.

1959b *Rhombodus microdon* ARAMBOURG — Signeux, p. 238, pl. 9, fig. 18 et 19.

Matériel: plusieurs centaines de dents.

Provenance: divers gisements des bassins des Ouled Abdoun, des Ganntour et des Meskala (tabl. 1).

Age: Maastrichtien supérieur.

Dimensions (longueur x largeur maximum de la couronne en vue occlusale, exprimées en millimètres):

YOU 7	2,19	x	1,43	YOU 16	3,26	x	4,68
YOU 8	2,28	x	2,06	YOU 17	3,03	x	3,83
YOU 9	2,29	x	2,08	YOU 18	2,33	x	2,88
YOU 10	2,39	x	2,15	YOU 19	2,32	x	2,85
YOU 11	2,39	x	2,47	YOU 20	2,49	x	2,50
YOU 12	3,99	x	5,42	YOU 21	2,28	x	1,57
YOU 13	3,54	x	4,82	YOU 22	2,06	x	1,48
YOU 14	3,77	x	5,03	YOU 23	1,94	x	1,44
YOU 15	3,51	x	4,87	YOU 24	1,93	x	1,37

Description

Rhombodus microdon se caractérise par ses dents de taille relativement petite ne dépassant pas les dix millimètres de largeur maximum. Un dimorphisme est souvent présent.

— Dents non cuspidées

Les dents médianes ou antérieures (pl. 2, fig. 7 et pl. 3, fig. 1) ont une couronne massive qui atteint le double de la racine en hauteur, avec un contour en forme de losange à angles marginaux légèrement tronqués. La face occlusale légèrement concave, plane ou très légèrement convexe, porte une ornementation finement alvéolée (pl. 2, fig. 7c) qui disparaît rapidement avec l'usure. Les faces margino-linguales, obliques de profil, présentent à leur base un bourrelet relativement haut, arrondi, saillant, à base rectiligne en vue linguale et surmonté d'une dépression transverse assez profonde. Une crête médiane très saillante, assez large, non tranchante et légèrement convexe de profil, relie l'angle médio-lingual très proéminent au bourrelet. La partie supérieure de ces faces porte le plus souvent des plis subverticaux assez saillants et légèrement flexueux vers le haut. Les faces margino-labiales sont légèrement concaves, obliques vers l'avant avec un émail montrant de nombreux plis flexueux, peu saillants et souvent anastomosés dans leur partie supérieure (pl. 3, fig. 1c). Dans la partie inférieure et parallèlement à la visière labiale se différencie une arête transverse relativement saillante et bien marquée. Le plus souvent une légère sinuosité affecte médianement le rebord inférieur de la visière labiale qui est large et oblique.

La racine, peu haute, est subverticale et moins large que la couronne; elle est aussi large à sa naissance qu'à sa base. Les lobes, de contour triangulaire à angles émoussés et à face basilaire légèrement convexe, sont séparés par un sillon médian relativement large et profond au fond duquel s'ouvrent un à deux foramens centraux et des foramens paracentraux d'importance variable. La face labiale, un peu plus haute que la face linguale, porte deux à trois foramens juste à la naissance des lobes.

La couronne des dents latérales (pl. 3, fig. 3-6 et pl. 4, fig. 1) est très étirée transversalement et assez haute. Son contour occlusal est un losange net qui se déforme sur les dents de plus en plus latérales qui, en raison de la troncature des angles marginaux, acquièrent un contour sub-hexagonal plus ou moins irrégulier. L'angle médio-lingual est toujours bien marqué; l'angle médio-labial est parfois très obtus et peu saillant. La face occlusale est légèrement convexe et porte une ornementation très finement alvéolée; des arêtes nettes la séparent des faces marginales. Les faces margino-linguales, obliques, portent de fins plis sub-verticaux alternant avec des sillons peu profonds (pl. 3, fig. 6c); le bourrelet lingual est fin et peu saillant; la dépression transverse qui le surmonte est peu profonde et peu haute. Sur les faces margino-labiales, on note la présence de quelques plis irréguliers relativement larges séparés par des sillons peu profonds; l'arête transverse basale est mince et moins saillante que sur les dents médianes. La racine est relativement basse, très large, subverticale avec une face basilaire de contour losangique, plus ou moins concave, à sillon médian étroit et peu profond. La face labiale porte dans sa partie supérieure de nombreux petits foramens alignés le long du rebord inférieur de la visière labiale.

Pour les positions très latérales de la mâchoire, on passe progressivement de dents relativement larges, dissymétriques et de contour losangique à hexagonal à des dents très comprimées méso-distalement et plus longues que larges (pl. 4, fig. 8). Ces dents sont plus hautes mésialement que distalement et ont une racine dissymétrique, le lobe distal étant plus réduit et moins haut que le lobe mésial.

— Dents cuspidées

Ces dents, relativement rares, sont de taille réduite par rapport aux dents qui viennent d'être décrites; elles ne dépassent pas 5 mm de largeur maximum. Leur caractéristique principale est le fort développement de l'angle médio-lingual en une pointe dirigée vers l'intérieur de la mâchoire.

Les dents médianes (pl. 3, fig. 2) ont une couronne relativement épaisse et de contour losangique tronqué latéralement, parfois sub-trapézoïdal par suite de la réduction des angles marginaux et de l'angle médio-labial. L'angle médio-lingual est bien développé et différencie une pointe saillante dans le plan de la face occlusale; l'arête médio-linguale qui s'en détache, rectiligne à légèrement concave en vue de profil, vient au contact du bourrelet basilaire qui est bien marqué, et divise ainsi la dépression linguale en deux fossettes assez profondes dont le sommet porte quelques plis et sillons subverticaux et irréguliers. La face occlusale est plus ou moins convexe avec, dans sa partie linguale, une dépression triangulaire médiane peu profonde qui se prolonge par une légère rainure sur la pointe linguale. L'ornementation qui couvre les faces margino-labiales est alvéolaire à finement granuleuse; ces faces, moins hautes que les margino-linguales, présentent à leur base un épaississement de l'émail faisant saillie de part et d'autre de la crête médio-labiale qui est plus ou moins marquée. Le plus souvent, une légère échancrure médiane affecte la visière labiale de la couronne. La racine est étroite et légèrement désaxée lingualement avec une face labiale plus ou moins en continuité avec la face basilaire.

Les dents latérales (pl. 4, fig. 2-6) sont, comme pour les dents non cuspidées, de contour losangique plus ou moins dissymétrique selon leur position sur la mâchoire. La pointe linguale est souvent désaxée vers le côté distal et parfois irrégulièrement découpée (pl. 4, fig. 4). La face occlusale, très déprimée à plane, porte toujours dans sa partie linguale une petite dépression triangulaire. Quand elle est fortement déprimée, ses bords margino-linguaux sont très tranchants. En vue linguale, la dépression basale transverse est soit divisée en deux fossettes plus ou moins profondes soit réduite à un sillon profond qui surmonte le bourrelet basilaire, toujours fin et saillant. La partie supérieure des faces margino-linguales présente souvent des plis fins et des sillons subverticaux. Les faces margino-labiales sont légèrement obliques vers l'avant; l'arête transverse basale reste bien marquée. La racine présente les mêmes caractéristiques que celles des dents non cuspidées de même position.

Au niveau des files très latérales il devient très difficile sinon impossible de distinguer dents cuspidées ou non cuspidées; les dents de ces files (pl. 4, fig. 9-10) sont dissymétriques et très comprimées méso-distalement avec une racine partagée en deux lobes inégaux.

Quelques dents de petite taille, comprimées méso-distalement, légèrement dissymétriques et à angle médio-lingual bien développé par rapport aux autres angles

(pl. 2, fig. 6 et pl. 4, fig. 7), sont considérées comme des dents occupant des positions très antérieures sur la mâchoire.

Discussion

Jusqu'ici on ne connaissait *R. microdon* que par ses dents latérales et latéro-antérieures non cuspidées (Arambourg, 1952, pl. 30, fig. 1-15). Avec la découverte des dents médianes et des dents cuspidées, de nouvelles interprétations concernant la variabilité de sa denture et ses affinités avec les autres espèces du genre *Rhombodus* connues s'imposent.

— Signification du dimorphisme dentaire

Deux hypothèses sont envisageables quant à la signification du dimorphisme observé dans la denture de ce taxon. Ou bien *R. microdon* présentait un dimorphisme sexuel et seuls les mâles possédaient, par comparaison avec les espèces de nombreux batoïdes actuels, des dents cuspidées, ou bien la cuspide n'est qu'un caractère variable au sein des populations de cette espèce.

D'après la morphologie générale de la couronne de ces dents, il est fort probable que la pointe linguale n'avait pas de rôle fonctionnel particulier. En effet, cette pointe se trouve dans le plan même de la face occlusale comme l'est l'angle médio-lingual des dents non cuspidées et de ce fait, elle ne pouvait servir qu'à la juxtaposition des dents entre elles et ne pouvait jouer aucun rôle dans la rétention des proies. L'allure des faces margino-linguales et margino-labiales plaide pour cette juxtaposition. Les dents cuspidées ne diffèrent donc pas trop des dents non cuspidées qui sont broyeuses. De plus, il faut noter que ces dents sont sous-représentées par rapport aux dents non cuspidées; il est donc peu probable qu'il s'agisse d'une hétérodonie gynandrique, les mâles et les femelles devant être représentés théoriquement dans des proportions identiques (tabl. 1). Ceci plaide en faveur de la deuxième hypothèse, à savoir que la pointe linguale n'est qu'un caractère variable au sein des populations.

Cependant, cette rareté des dents cuspidées n'est certainement qu'apparente. En effet, on remarque que la pointe ne s'observe nettement que sur les dents non ou peu usées et il est donc possible que leur rareté ou leur absence ne soient liées qu'à leur état d'usure qui peut leur donner, après abrasion de la partie occlusale de la couronne, une morphologie identique à celle des dents non cuspidées.

Il est à noter qu'actuellement on ne connaît pas de dents cuspidées chez les formes à denture du type broyeur. Dès lors il devient difficile de conclure sur l'une ou l'autre hypothèse.

— Affinités

Parmi toutes les espèces du genre *Rhombodus* décrites jusqu'à présent, c'est de *R. binkhorsti* qui lui est associée dans certains gisements que *R. microdon* se rapproche le plus. En dehors de la taille qui est un caractère distinctif net, la denture de ces deux espèces est étonnamment semblable et ceci peut se vérifier, à quelques détails près, sur toutes les catégories dentaires (pl. 2 et 3). Une étude biométrique réalisée sur les dents

médianes et latérales (voir plus loin) tend à confirmer ce point. Les seules différences qu'on peut relever entre les deux dentures, en dehors de l'absence des dents cuspidées chez *R. binkhorsti*, sont:

- absence chez *R. microdon* des dents latérales antérieures ainsi que des dents symphysaires ou parasymphysaires comme celles de *R. binkhorsti* (pl. 2, fig. 4 et fig. 2),
- la faible importance des plis et des sillons des faces marginales chez *R. microdon* par rapport à ce que l'on observe sur les dents de *R. binkhorsti*,
- l'ornementation des faces margino-labiales des dents de *R. microdon* est chagrinée alors qu'elle est alvéolaire sur les dents de *R. binkhorsti*.

L'on est donc en droit de se demander si *R. microdon* ne constitue que la forme juvénile de *R. binkhorsti* ou s'il s'agit d'une espèce distincte; cette hypothèse, déjà formulée par Darteville & Casier (1959), a été reprise plus récemment par Herman (1977); ainsi les différences existant entre les deux espèces pourraient être mises sur le compte des variations ontogéniques. Les grands plis et larges sillons qui couvrent les faces margino-linguales et margino-labiales des dents de *R. binkhorsti*, par exemple, seraient liés à la grande surface de contact des dents les unes avec les autres pour assurer une meilleure cohésion de la plaque dentaire. A noter que l'on rencontre très peu de dents juvéniles de *R. binkhorsti*.

Cependant de sérieuses objections vont à l'encontre de l'hypothèse impliquant l'identité de *R. binkhorsti* et *R. microdon*. En premier lieu, le dimorphisme dentaire que présente la denture de *R. microdon* (on ne connaît parmi toutes les dents de *R. binkhorsti* rencontrées jusqu'à présent, aucune dent cuspidée); ensuite la non association des deux espèces dans certains gisements où *R. binkhorsti* a été rencontrée (voir tabl. 1); enfin, l'absence de dents de taille intermédiaire entre ces deux espèces.

On pourrait objecter que l'absence de dents cuspidées de *R. binkhorsti* résulte d'un échantillonnage insuffisant et que de ce fait le matériel dentaire étudié n'est pas représentatif ou encore, de l'usure qui peut, en arasant la couronne, faire disparaître la pointe linguale (au Maroc, par exemple, les dents cuspidées de *R. microdon* sont, comme nous venons de le voir, sous-représentées par rapport aux dents non cuspidées de la même espèce). Il faut toutefois remarquer qu'aucune des dents de *R. binkhorsti* à couronne non affectée par l'usure fonctionnelle ne présente de pointe linguale.

On pourrait également envisager que la non association des deux formes résulterait d'une ségrégation entre jeunes et adultes comme cela s'observe chez la plupart des espèces actuelles. Toutefois, les couches étudiées correspondent toujours à des niveaux condensés représentant une tranche de temps probablement importante (plusieurs centaines voire plusieurs milliers d'années) et soumis à la bioturbation sur quelques dizaines de centimètres d'épaisseur. Dans ces conditions, par suite du brassage continu du sédiment et de son contenu, il paraît difficile de retrouver une ségrégation totale entre jeunes et adultes d'une même espèce.

On pourrait aussi envisager que l'absence de *R. microdon* dans des niveaux où se rencontrent des dents de *R. binkhorsti* résulte d'un tri granulométrique lié à des courants de fond. Toutefois, dans la mesure où ces niveaux à *R. binkhorsti* livrent de nombreuses dents de très petite taille, cette hypothèse ne peut être retenue. D'éventuelles différences

de faciès, plus ou moins côtiers, pourraient également entraîner des variations de proportions entre dents de jeunes et d'adultes; mais ce n'est certainement pas le cas des gisements étudiés qui sont tous côtiers ou d'eau peu profonde, au moins dans les Ouled Abdoun et les Ganntour qui ont livré la presque totalité du matériel étudié ici.

Un autre argument important permettant de considérer *R. microdon* et *R. binkhorsti* comme deux espèces distinctes découle de l'examen de la faune de la Formation Littig du Texas (en cours d'étude); la faune du niveau de base de cette formation est typiquement maastrichtienne, sans aucun élément danien; on y rencontre d'assez nombreuses dents de *R. binkhorsti* mais par contre, on n'y récolte aucune dent de *R. microdon*.

On peut donc considérer, sur la base des observations qui précèdent, que *R. microdon* et *R. binkhorsti* représentent bien deux espèces distinctes.

Répartition stratigraphique et géographique

R. microdon n'est connue, pour l'instant, avec certitude que dans le Maastrichtien supérieur de la série phosphatée du Maroc et dans le Maastrichtien d'Irak (Signeux, 1959b). Au Maroc, cette espèce se rencontre dans l'ensemble des bassins en dehors du bassin du Souss (Oued Erguïta); elle apparaît pour la première fois dans le bassin des Ganntour à partir du sommet de la couche 3 et s'étend verticalement jusqu'au sillon X où elle est abondante. Pour les autres bassins, elle est fréquente dans la couche 3 des Ouled Abdoun et dans le niveau P2 d'Imin Tanout.

Il est possible, comme l'a supposé Arambourg (1952), que certaines des dents décrites dans le Maastrichtien du Zaïre par Darteville & Casier (1943, p. 178, pl. 11, fig. 21-23) comme des dents de *R. binkhorsti* appartiennent à *R. microdon*.

Il en est de même pour les trois dents figurées par Herman (1977, p. 282, pl. 13,

Echantillons	Echantillon global (N = 134)				<i>R. binkhorsti</i> (N = 23)				<i>R. microdon</i> (N = 111)			
	lc	Lc	Hc	Hr	lc	Lc	Hc	Hr	lc	Lc	Hc	Hr
min.	1,09	1,24	0,58	0,32	9,29	7,66	3,61	2,22	1,09	1,24	0,58	0,32
max.	17,66	15,57	12,68	4,80	17,66	15,57	12,68	4,80	6,31	4,54	2,34	1,27
R	16,57	14,33	12,10	4,48	8,37	7,91	9,07	2,58	5,22	3,30	1,76	0,95
\bar{x}	4,94	3,98	2,38	1,20	13,40	10,41	7,04	3,32	3,18	2,65	1,42	0,76
σ	4,10	3,11	2,29	1,04	2,21	2,01	1,94	0,83	1,11	0,68	0,35	0,17

Tableau 7.— Statistiques descriptives des mesures brutes; mêmes légendes que celle du tableau 3.

Echantillons	Echantillon global (N = 134)		<i>R. binkhorsti</i> (N = 23)		<i>R. microdon</i> (N = 111)	
	D _{max}	Probabilité	D _{max}	Probabilité	D _{max}	Probabilité
lc	0,281	0	0,152	0,999	0,113	0,12
Lc	0,308	0	0,090	1	0,102	0,20
Hc	0,344	0	0,132	0,999	0,102	0,20
Hr	0,343	0	0,150	0,999	0,104	0,18

Tableau 8.— Résultats du test d'ajustement de Kolmogorov-Smirnov aux distributions des mesures brutes.

fig. 7a-c) du Maastrichtien de Kanne (Limbourg belge) et la dent du Maastrichtien de Geulem (Limbourg hollandais) figurée par Geyn (1937, p. 56, pl. 2, fig. 165-167) sous le nom de *R. binkhorsti*.

ETUDE BIOMETRIQUE DES POPULATIONS DE *R. BINKHORSTI* ET DE *R. MICRODON*

En 1959, lors de leur étude des sélaciens crétacés et tertiaires des bassins du Zaïre, Dartevelle & Casier ont formulé pour la première fois l'hypothèse selon laquelle *R. microdon* ARAMBOURG, 1952 pouvait représenter la forme juvénile de *R. binkhorsti* DAMES, 1881. Plus tard Herman (1977) reprend la même hypothèse mais, comme ses prédécesseurs, n'apporte aucune observation précise en sa faveur.

En examinant le matériel abondant et varié nouvellement récolté dans les bassins à phosphate du Maroc qui renferme de nombreuses dents attribuées à ces deux espèces, il

Variables	Lc	Hc	Hr	lc / Lc	Hc / Lc	Hr / Lc
lc	0,98	0,93	0,90	0,37	0,25	-0,03
Lc	1,00	0,95	0,93	0,23	0,26	0,01
Hc		1,00	0,92	0,19	0,48	0,12
Hr			1,00	0,16	0,36	0,32
lc / Lc				1,00	-0,10	-0,26
Hc / Lc					1,00	0,41

Tableau 9.— Corrélations entre les variables (mesures brutes et indices) de l'échantillon global de *R. binkhorsti* et de *R. microdon*.

Echantillons	catégories confondues (N = 23)			dents médianes (N = 9)			dents latérales (N = 14)		
	Lc	Hc	Hr	Lc	Hc	Hr	Lc	Hc	Hr
lc	0,83**	0,55**	(0,12)	0,73*	(0,64)	(0,57)	0,89**	0,69**	0,74**
Lc		0,62**	(0,37)		(0,63)	0,70*		0,70**	0,75**
Hc			(0,40)			(0,53)			(0,31)

Tableau 10.— Corrélations entre les mesures brutes des sous-échantillons de *R. binkhorsti*; mêmes légendes que celles du tableau 5.

nous a paru intéressant de reprendre cette question et de l'examiner d'un point de vue quantitatif, c'est-à-dire en utilisant certaines des méthodes statistiques couramment employées en paléontologie.

Un certain nombre de dents provenant de gisements différents ont été examinées (voir tabl. 2). Le choix de l'échantillon a porté principalement, afin de minimiser l'effet de la variabilité intraspécifique liée à la présence de différentes catégories dentaires au niveau de la mâchoire d'un même individu, sur les dents médianes et latérales. Les dents symphysaires et très latérales, d'ailleurs faiblement représentées, n'ont pas été prises en compte. Il en est de même pour les dents cuspidées de *R. microdon*, d'une part en raison de leur faible nombre et d'autre part pour faciliter les comparaisons avec *R. binkhorsti* qui ne possède pas de dents cuspidées.

Les mesures relevées sont celles de la figure 4.

L'échantillon étudié ici comprend les dents des deux espèces et provient de trois niveaux datant du Maastrichtien supérieur; il s'agit de la couche 3 de Sidi Daoui dans le bassin des Ouled Abdoun, du sillon X de la région de Youssoufia et de celui de la tranchée d'essai de Gada el Botma dans le bassin des Ganntour. L'échantillon global est de 134 dents (tabl. 2). Il convient de signaler la disproportion des effectifs des dents

Echantillons	catégories confondues (N = 111)			dents médianes (N = 57)			dents latérales (N = 54)		
	Lc	Hc	Hr	Lc	Hc	Hr	Lc	Hc	Hr
lc	0,88**	0,50**	0,29**	0,83**	0,52**	0,80**	0,85**	0,76**	0,55**
Lc		0,64**	0,47**		0,57**	0,83**		0,80**	0,54**
Hc			0,41**			0,41**			0,48**

Tableau 11.— Corrélations entre les mesures brutes des sous-échantillons de *R. microdon*; mêmes légendes que celles du tableau 5.

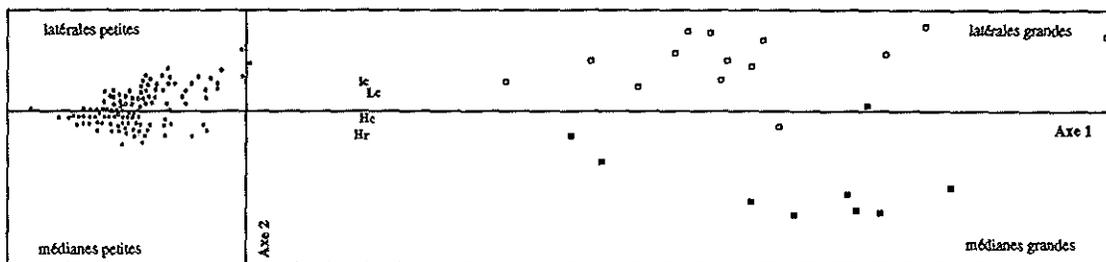


Figure 9.— ACP sur les mesures brutes pour l'échantillon global; ■ : dents médianes de *R. binkhorsti*; □ : ses dents latérales; ● : dents médianes de *R. microdon*; ○ : ses dents latérales.

entre les deux espèces dont il faut tenir compte lors de l'interprétation des résultats.

A partir de l'échantillon global nous avons extrait, chaque fois qu'il était nécessaire, des sous-échantillons correspondant aux deux espèces.

Analyse des résultats

Les paramètres caractéristiques des distributions de chacune des mesures sont résumés dans le tableau 7 aussi bien pour l'échantillon global que pour les sous-échantillons relatifs à *R. binkhorsti* et à *R. microdon*.

L'analyse en composantes principales (ACP) a mis en évidence la prépondérance du facteur taille exprimé par la première composante avec 95,15% de la variance totale. Les sujets sont en effet répartis en fonction de leur taille; les dents de *R. binkhorsti*, de grande taille, s'opposent à celles de *R. microdon* de petite taille (fig. 9). Ceci ressort parfaitement sur les histogrammes de fréquences qui sont bimodaux (fig. 10) et se confirme par le test d'ajustement de Kolmogorov-Smirnov (test de normalité, Sokal & Rohlf, 1969). Ce test est hautement significatif pour l'échantillon global et non significatif pour les sous-échantillons de *R. binkhorsti* et de *R. microdon* pris séparément (tabl. 8). La dissymétrie des histogrammes des distributions de l'échantillon global traduit donc son hétérogénéité liée à la présence de deux populations de dents qui diffèrent essentiellement par la taille: celle de *R. binkhorsti* à dents de grande taille et celle de *R. microdon* de taille petite.

Les variables se projettent dans la même région du plan factoriel; ce qui s'explique par la forte corrélation entre elles (tabl. 9) et par le même poids qu'elles ont sur la variabilité de l'échantillon global. En fait les variables ne sont pas toutes aussi bien corrélées selon les sous-échantillons (tabl. 10 et 11); la forte corrélation entre elles au niveau de l'échantillon global n'est liée qu'à l'hétérogénéité de celui-ci du fait que la droite reliant les points moyens des deux sous-échantillons relatifs à *R. binkhorsti* et à *R. microdon* est voisine de l'axe du plus grand allongement du nuage de points des deux sous-échantillons réunis. Toutefois, les coefficients de corrélation, r , sont globalement significatifs à très significatifs dans chaque sous-échantillon. Les valeurs non et peu significatives concernant le sous-échantillon de *R. binkhorsti* ne sont probablement liées qu'au faible effectif de celui-ci. On notera que quel que soit le sous-échantillon pris

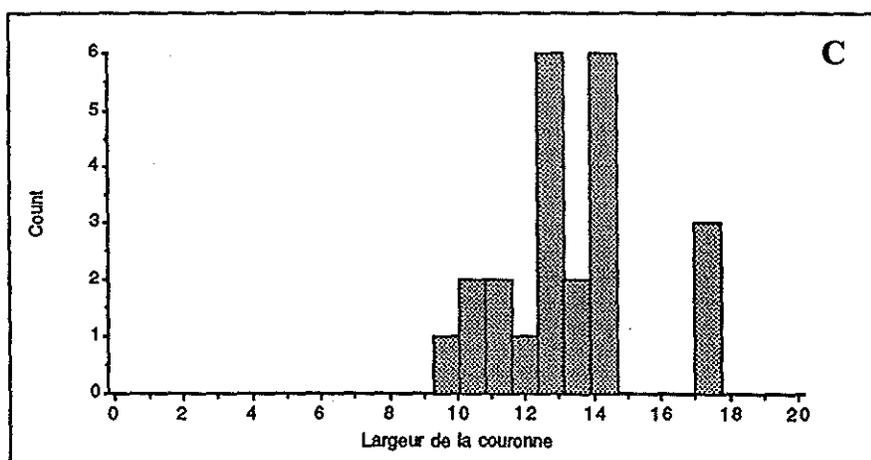
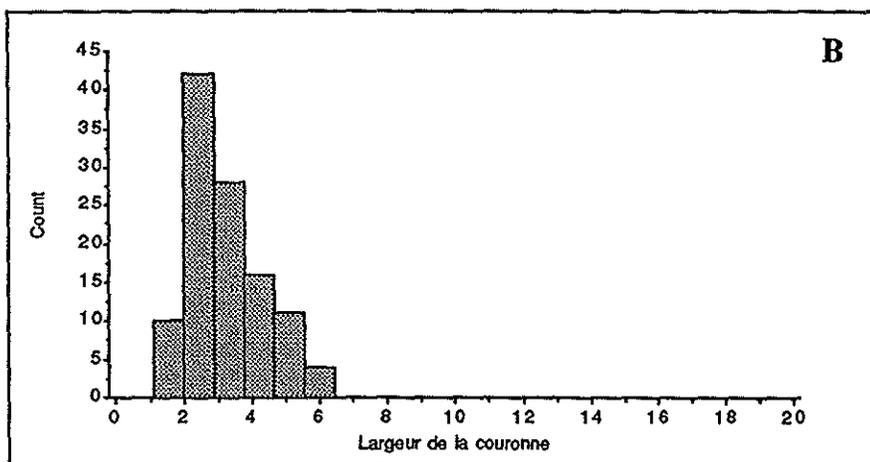
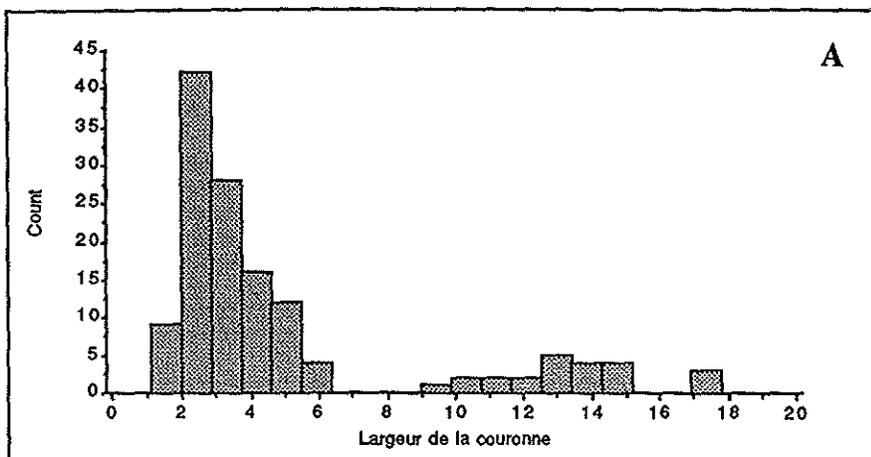


Figure 10.— Histogrammes de fréquences des distributions de la largeur de la couronne; A: échantillon global; B: échantillon de *Rhombodus microdon*; C: échantillon de *R. binchorsti*.

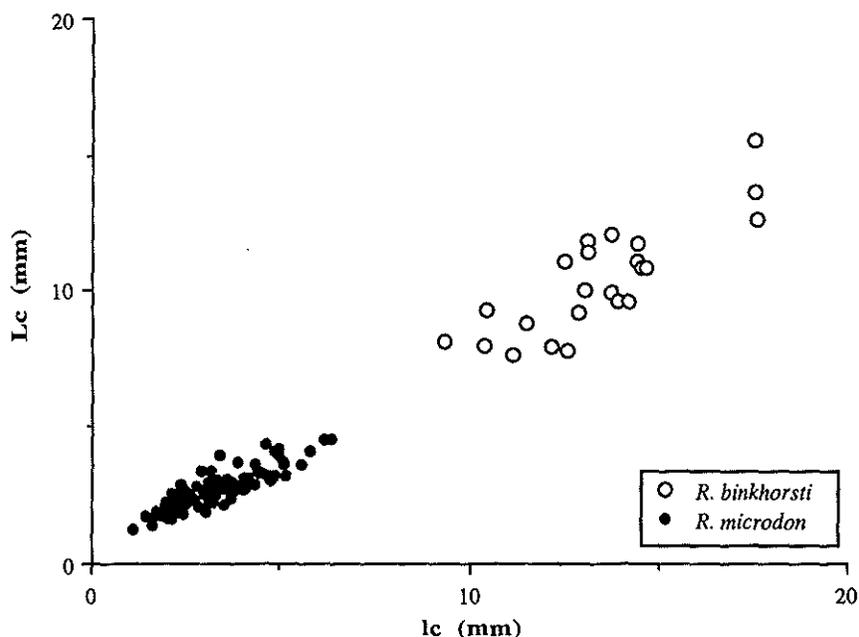


Figure 11.— Diagramme bivarié de la longueur de la couronne en fonction de sa largeur pour l'échantillon global.

en considération, L_c est la mesure la plus corrélée à toutes les autres mesures et particulièrement plus corrélée avec l_c qu'avec les autres.

La projection de l'une des mesures en fonction d'une autre montre, comme la longueur de la couronne en fonction de sa largeur, deux nuages de points nets; l'un correspond aux dents de *R. binkhorsti*, l'autre aux dents de *R. microdon* (fig. 11).

Bien qu'elle ne représente que 2,80% de la variance totale, la deuxième composante de l'ACP permet de séparer les individus selon leur forme définie principalement par la largeur de la couronne (l_c) et la hauteur de la racine (H_r) qui jouent un rôle opposé sur la répartition des individus; elle exprime la variation latérale, c'est-à-dire la variation due à la position que la dent occupe sur la mâchoire. Elle oppose ainsi les dents médianes, relativement hautes et moins larges, aux dents latérales, très larges et relativement peu hautes, aussi bien pour *R. binkhorsti* que pour *R. microdon* (fig. 9).

Il ressort de ces analyses que:

- le facteur taille est prédominant dans la répartition des individus ce qui ne fait que confirmer les simples observations morphologiques, les deux espèces se distinguant aisément, même à l'œil nu, par la taille de leurs dents;
- il y a un comportement similaire des catégories dentaires entre les deux espèces.

Analyse des données transformées

La taille ressort de l'analyse des mesures brutes comme le facteur le plus

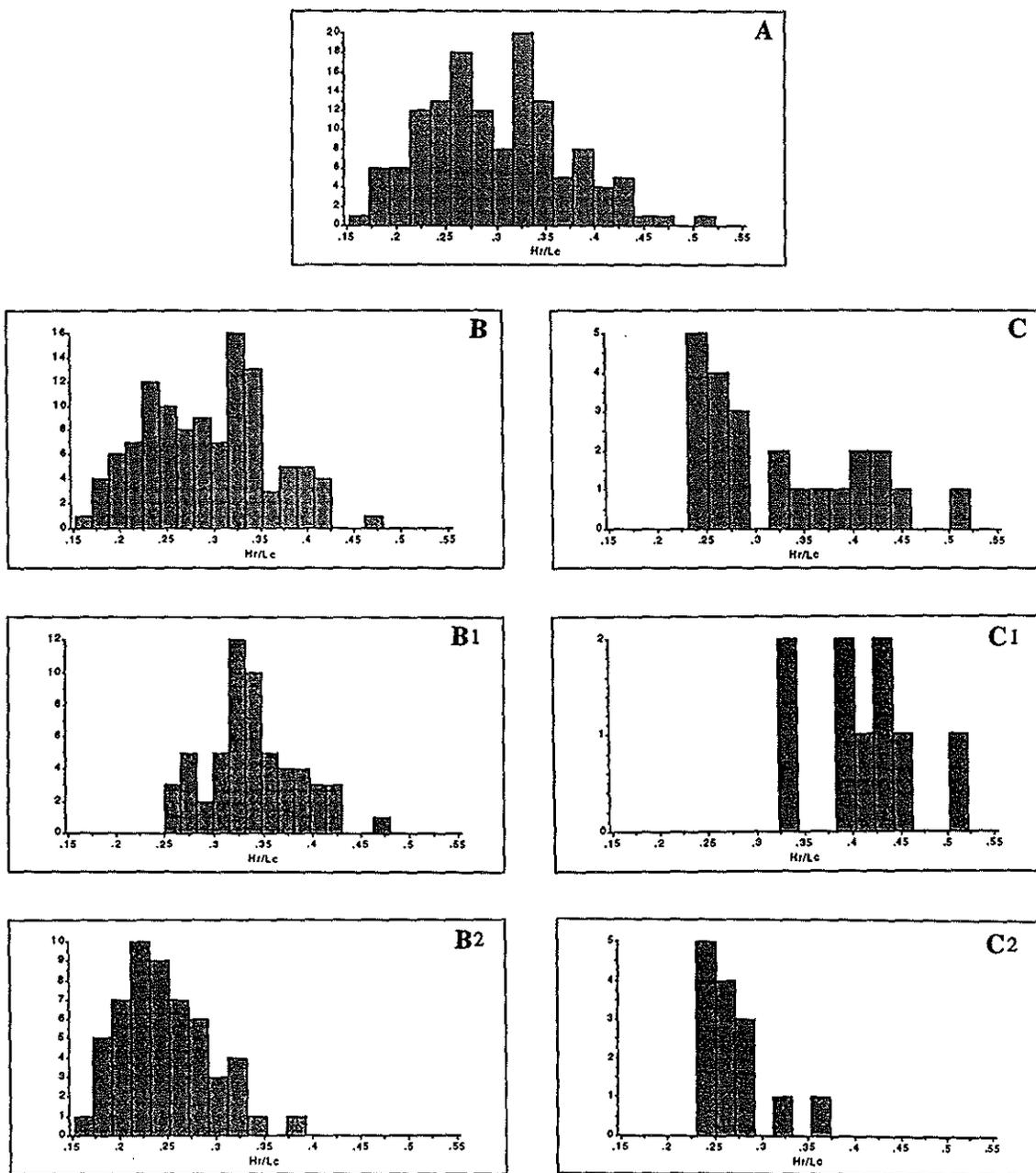


Figure 12.— Histogrammes de fréquences des distributions de l'indice Hr/Lc; A: échantillon global; B: *R. binkhorsti*, catégories confondues; B1: *R. binkhorsti*, dents médianes; B2: *R. binkhorsti*, dents latérales; C: *R. microdon*, catégories confondues; C1: *R. microdon*, dents médianes; C2: *R. microdon*, dents latérales.

Variabes	N	D _{max}	Probabilité
lc / Lc	1	0,072	0,494
Hc / Lc	3	0,109	0,090
Hr / Lc	4	0,060	0,999

Tableau 12.— Résultats du test d'ajustement de Kolmogorov-Smirnov aux distributions des indices de *R. binkhorsti* et de *R. microdon*.

important dans la répartition des individus dans l'échantillon étudié, une transformation des données apparaît donc nécessaire pour l'éliminer, au moins en partie, et pour faire ressortir la morphologie. La méthode des indices ou rapports de mesures est une des méthodes les plus simples et couramment utilisée en paléontologie pour minimiser l'effet de la taille qui pourrait être liée soit au phénomène normal de la croissance des individus soit à une différence d'ordre spécifique. Deux individus sont considérés comme d'autant plus proches que leurs valeurs pour un indice donné sont voisines.

Trois indices ont été calculés à partir des mesures brutes en divisant trois d'entre elles par celle qui est la plus corrélée à toutes les autres qui est la longueur de la couronne (tabl. 9). Ce sont lc/Lc, Hc/Lc et Hr/Lc. L'utilisation de ces indices pour la réduction ou l'élimination de l'effet de la taille est justifiée par le fait qu'ils sont faiblement corrélés aux mesures brutes (tabl. 9).

L'analyse des distributions de fréquences montre que tous les indices présentent des histogrammes dissymétriques à structure plus ou moins bimodale (fig. 12). Toutefois et malgré cette relative dissymétrie, l'écart de ces distributions à une distribution théorique n'est pas significatif (tabl. 12).

On a essayé de voir si cette dissymétrie était liée à la position des dents sur la mâchoire (médianes et latérales). Pour cela on a extrait de l'échantillon global des sous-échantillons correspondant aux dents médianes et latérales de *R. binkhorsti* et de *R. microdon*.

Les intervalles de variation ne sont pas parfaitement identiques entre les sous-échantillons des deux espèces pour une même catégorie dentaire (tabl. 13). Cependant, on peut remarquer que pour une même espèce, il y a un chevauchement entre les intervalles de variation des deux catégories et quand il y a un décalage des bornes des intervalles de variation des dents médianes et des dents latérales pour une espèce, ce décalage est presque le même pour l'autre espèce (fig. 12). Dans tous les cas, l'étendue (intervalle) de variation des sous-échantillons de *R. microdon* est plus grand que celui de *R. binkhorsti*, ce qui peut être expliqué, au moins en partie, par la disproportion des effectifs des échantillons de *R. binkhorsti* par rapport à ceux de *R. microdon*.

Par ailleurs, la projection sur un diagramme binaire d'un indice en fonction d'un autre, comme par exemple Hc/Lc en fonction de Hr/Lc (fig. 13), fait apparaître une juxtaposition des nuages de points représentatifs de chaque catégorie des deux espèces. Il n'est donc pas aisé de distinguer les deux espèces. C'est dire que celles-ci se

Echantillons	Echantillon global (N = 134)			<i>R. binkhorsti</i>						<i>R. microdon</i>					
				dents médianes (N = 9)			dents latérales (N = 14)			dents médianes (N = 57)			dents latérales (N = 54)		
Variables	lc/Lc	Hc/Lc	Hr/Lc	lc/Lc	Hc/Lc	Hr/Lc	lc/Lc	Hc/Lc	Hr/Lc	lc/Lc	Hc/Lc	Hr/Lc	lc/Lc	Hc/Lc	Hr/Lc
min.	0,82	0,31	0,15	1,10	0,58	0,32	1,13	0,45	0,23	0,82	0,33	0,25	0,95	0,31	0,15
max.	1,61	1,00	0,51	1,51	0,94	0,51	1,60	0,83	0,36	1,36	1,00	0,47	1,61	0,64	0,38
R	0,79	0,69	0,36	0,41	0,37	0,19	0,47	0,38	0,13	0,54	0,66	0,22	0,66	0,34	0,23
\bar{x}	1,21	0,57	0,30	1,25	0,76	0,41	1,34	0,63	0,27	1,04	0,61	0,34	1,34	0,48	0,25
σ	0,20	0,14	0,07	0,16	0,14	0,06	0,13	0,14	0,04	0,12	0,13	0,05	0,15	0,07	0,05

Tableau 13.— Statistiques descriptives des indices; même légende que celle du tableau 3.

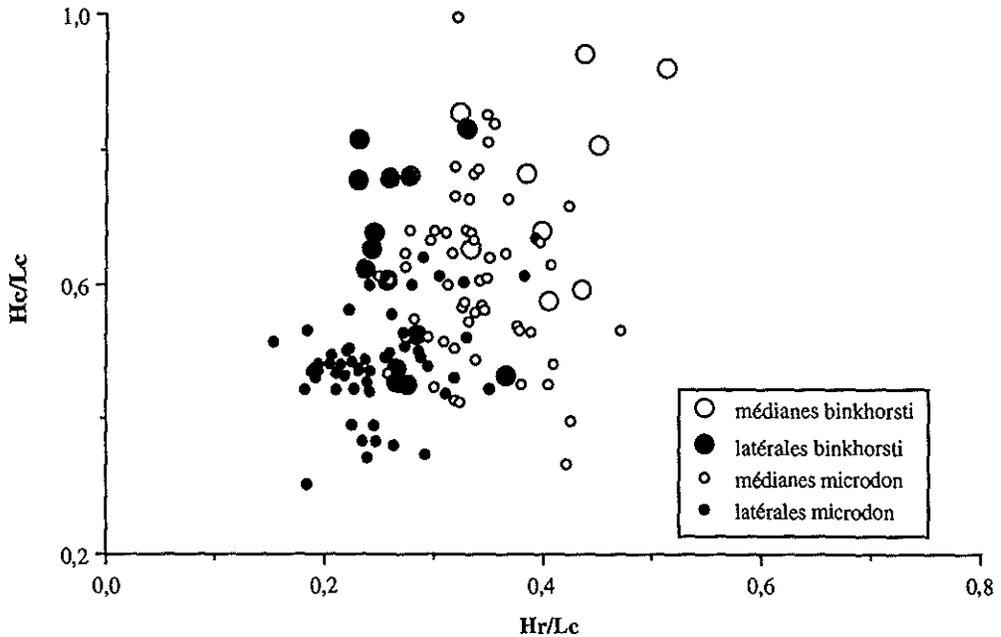


Figure 13.— Diagramme bivarié de l'indice Hc/Lc en fonction de l'indice Hr/Lc pour l'échantillon global de *R. binkhorsti* et *R. microdon*.

comportent de façon identique pour chacun des indices.

L'analyse factorielle des correspondances (AFC) est une des méthodes permettant de mettre en évidence les variations liées à la forme en atténuant l'effet de la taille des individus. Appliquée à l'échantillon global, cette analyse montre une nette séparation des sujets en fonction de la catégorie dentaire à laquelle ils appartiennent. Sur le plan factoriel formé par le premier et le deuxième axe factoriel qui représentent respectivement 53,43% et 37,88% de la variance totale, les dents médianes des deux espèces s'opposent aux dents latérales (fig. 14). Toutefois, la répartition des individus n'est pas la même entre les deux espèces. Les dents de *R. binkhorsti*, tout en étant séparées selon leur catégorie dentaire, forment un nuage de points réduit au centre du plan factoriel. Ceci peut être lié au faible effectif des dents de *R. binkhorsti*. En tout cas, il n'est pas possible de les distinguer nettement des dents de *R. microdon* de position équivalente.

Conclusion

L'étude des populations de *R. binkhorsti* et *R. microdon* a montré que celles-ci ne diffèrent principalement que par la taille de leurs dents. Les différences morphologiques exprimées par les indices et l'AFC sont peu significatives. L'éventualité que *R. microdon* constitue la forme juvénile de *R. binkhorsti* pourrait donc apparaître, du point de vue quantitatif, admissible. Mais, compte-tenu des raisons exposées dans ce qui précède, à savoir la non constance de leur association et l'absence des dents de taille

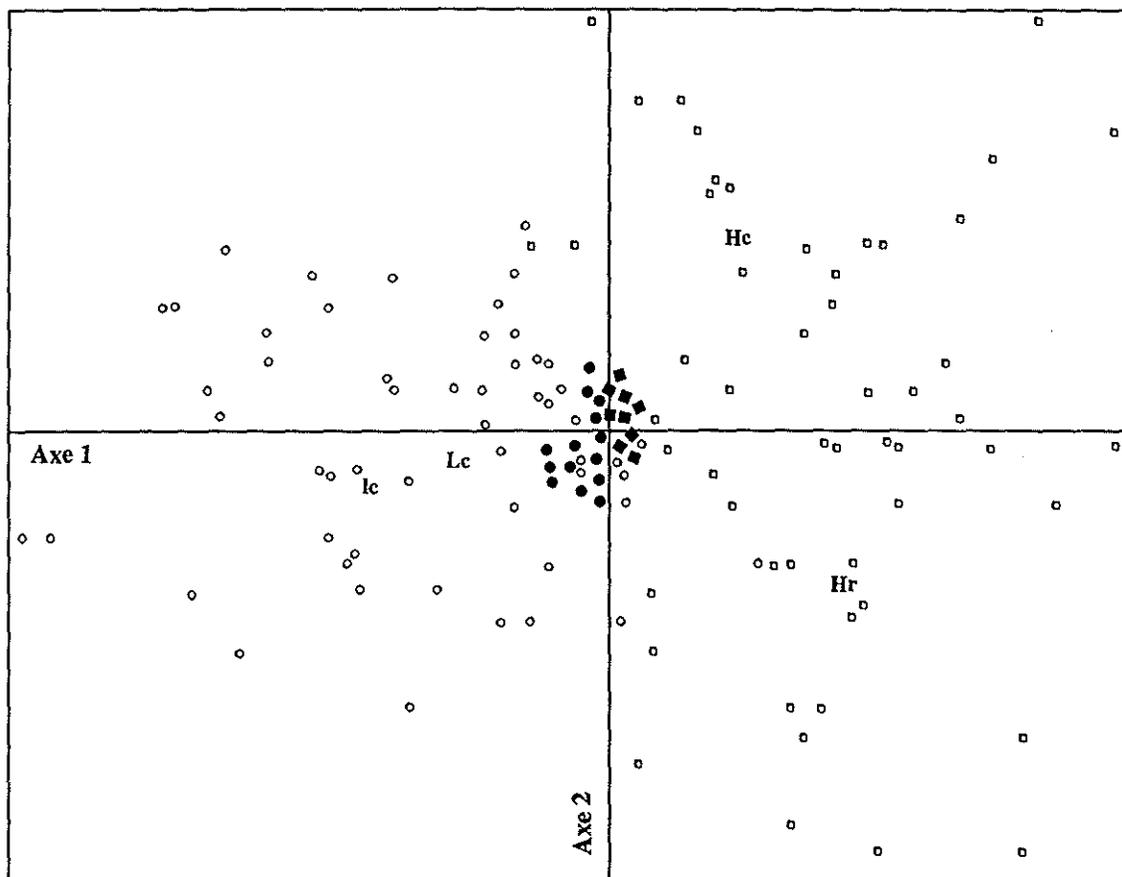


Figure 14.— AFC sur les indices pour l'échantillon global de *R. binkhorsti* et *R. microdon*; mêmes figurés que ceux de la figure 9.

intermédiaire et de dents cuspidées chez *R. binkhorsti*, il est, pour l'instant raisonnable de conclure que ces deux espèces sont distinctes et ne représentent pas des stades ontogéniques d'un taxon unique.

Rhombodus meridionalis ARAMBOURG, 1952

(Pl. 5, fig. 1-6)

1952 *Rhombodus meridionalis* ARAMBOURG, p. 211, fig. 45, pl. 30, fig. 16-32, pl. 29, fig. 57 et fig. 45 dans le texte.

Matériel: plusieurs centaines de dents.

Provenance: tabl. 1.

Age: Maastrichtien inférieur.

Dimensions (longueur x largeur maximum de la couronne en vue occlusale, exprimées en millimètres):

ERG 15	4,14	x	4,68	ERG 18	4,82	x	6,89
ERG 16	3,95	x	4,70	ERG 19	3,71	x	4,68
ERG 17	5,03	x	6,77	ERG 20	3,00	x	3,92

Description

Les dents de cette espèce peuvent atteindre jusqu'à une dizaine de millimètres de largeur maximum. Les dents médianes (pl. 5, fig. 1 et 3) ont une couronne massive, aussi longue que large, plus haute que la racine et de contour nettement losangique en vue occlusale avec des angles plus ou moins émoussés. Séparée des faces marginales par des arêtes non tranchantes, la face occlusale est convexe avec une ornementation réticulée à alvéolée sur les bords. A la base des faces margino-linguales s'individualise un bourrelet très saillant, rectiligne à légèrement convexe médianement et surmonté d'une forte dépression de hauteur et profondeur variables; plus haute et profonde latéralement, elle est très étroite dans sa partie médiane. La crête médio-linguale est assez large et émoussée. De part et d'autre de celle-ci, on note la présence de quelques plis sub-verticaux assez saillants et irrégulièrement disposés. Les faces margino-labiales sont sub-verticales à légèrement déprimées avec une ornementation constituée de fines arêtes flexueuses plus ou moins anastomosées. La visière labiale est bien saillante et à rebord inférieur assez étroit, rectiligne à légèrement convexe médianement en vue labiale et légèrement déprimé latéralement en vue de profil.

La racine est moins large que la couronne et fortement désaxée lingualemment avec des faces marginales très obliques en vue de profil; parfois elle déborde la couronne du côté lingual en vue occlusale. La face basilaire, de contour losangique, est plate à très légèrement convexe. Les deux lobes sont séparés par un large et profond sillon au fond duquel s'ouvrent médianement plusieurs petits foramens irrégulièrement disposés. La face labiale, qui se raccorde insensiblement avec la face basilaire, montre, au contact de la couronne, de nombreux foramens alignés parallèlement à la limite de l'émail.

Les dents latérales (pl. 5, fig. 4) sont, comme chez les autres *Rhombodus*, plus larges que longues. Du fait de la troncature des angles médio-lingual et médio-labial, la couronne acquiert un contour sub-hexagonal. Sur ces dents la crête médio-linguale s'élargit et donne lieu à une véritable face linguale parfois déprimée médianement (pl. 5, fig. 4b). Les plis et sillons des faces margino-linguales sont plus importants que sur les dents médianes. La racine présente la même morphologie que celle des dents médianes sauf qu'elle est plus large que longue.

Les dents très latérales (pl. 5, fig. 5-6) sont aplaties, dissymétriques et plus hautes du côté mésial que du côté distal. La face occlusale de la couronne est très peu convexe, le plus souvent plate. Le bourrelet lingual est très saillant. La dépression qui le surmonte est relativement étroite, davantage du côté distal que du côté mésial. La visière labiale est bien marquée et donne naissance à une arête très saillante en vue occlusale. Les lobes de la racine sont inégaux, le distal étant moins développé que le mésial.

Discussion

Par ses dents ayant une couronne à face occlusale relativement convexe et séparée des faces marginales par des arêtes émoussées et une racine très désaxée lingualement avec des faces marginales obliques, *R. meridionalis* s'éloigne de tous les *Rhombodus* décrits jusqu'à présent.

Cependant, certaines dents à face occlusale très convexe avec des arêtes marginales très émoussées, se rapprochent des dents de *Dasyrhombodus bondoni* (Arambourg, 1952). Plusieurs caractères morphologiques permettent toutefois, de distinguer ces deux espèces:

Rhombodus meridionalis

- Face occlusale convexe de contour losangique à sub-hexagonal avec des arêtes bien marquées et à ornementation alvéolée à légèrement réticulée.
- Faces marginales hautes et bien individualisées.
- Faces margino-linguales avec des plis et des sillons, un bourrelet basilaire assez saillant et une crête médio-linguale toujours présente et assez large.
- Racine assez large, losangique et peu détachée de la base de la couronne.

Dasyrhombodus bondoni

- Face occlusale bombée de contour arrondi à losangique, très rarement sub-hexagonal, sans arêtes différenciées et à ornementation nettement réticulée.
- Faces marginales très peu différenciées et peu hautes, les margino-labiales étant inexistantes.
- Faces margino-linguales lisses à visière bien développée et de profil oblique vers le bas et à crête médio-linguale réduite.
- Racine assez étroite et nettement détachée de la base de la couronne.

Répartition stratigraphique et géographique

L'espèce *R. meridionalis* n'est connue, avec certitude, au Maroc que dans le bassin des Ganntour et dans le gisement de l'Oued Erguita; sa présence dans le bassin des Ouled Abdoun et dans le gisement d'Imin Tanout signalée par Arambourg (*o.c.*) n'a pas été confirmée par les récoltes récentes. C'est une espèce caractéristique des niveaux inférieurs du Maastrichtien de la série phosphatée du Maroc. A l'Oued Erguita, elle est présente dans la couche A où elle représente l'élément dominant de la faune et devient rare à une centaine de mètres plus haut dans la couche B où elle coexiste avec *R. binkhorsti* de petite taille. Dans le bassin des Ganntour, elle se rencontre dans la couche 6, se raréfie dans les couches sus-jacentes pour disparaître totalement à partir de la couche 2 (voir tabl. 1).

En dehors du Maroc, *R. meridionalis* se rencontre dans le Maastrichtien d'Egypte (Cappetta, 1991): les dents du Maastrichtien inférieur du gisement d'Abu Ahmed (région de Safaga) sont tout à fait comparables aux dents marocaines.

DASYATOIDEA incertae familiae

Genre *DASYRHOMBODUS* nov.

Espèce-type: *Rhombodus bondoni* ARAMBOURG, 1952.

Derivatio nominis: appelé ainsi en raison du mélange de caractères dentaires de *Rhombodus* et de *Dasyatis*.

Diagnose: Genre à denture mixte de type écraseur (au niveau des files antérieures) et broyeur (au niveau des files latérales). Dents à couronne de contour sub-losangique à hexagonal suivant la position, à angles plus ou moins émoussés avec une face occlusale bombée portant un émail très orné et nettement réticulé. Bord lingual caréné, de contour arrondi, parfois légèrement anguleux médianement en vue occlusale. Face linguale peu haute, lisse et à dépression transversale profonde anguleuse en vue de profil et parfois divisée en deux fossettes latérales par une légère crête médiane sur les dents dont le bord lingual de la couronne est médianement anguleux; visière linguale haute et épaisse. Pas de faces margino-labiales différenciées. Visière labiale plus ou moins saillante en vue de profil, de contour arrondi ou médianement anguleux et à rebord inférieur assez large et déprimé latéralement.

Racine peu haute et légèrement désaxée lingualement, étroite sur les dents antérieures et latérales et assez étalée labio-lingualement sur les dents très latérales. Face basilaire losangique, plane à très légèrement convexe. Lobes séparés par un large et profond sillon médian avec un à plusieurs petits foramens en position centrale à labiale. Face labiale oblique, se raccordant insensiblement avec la face basilaire en vue de profil et portant de petits foramens en nombre variable.

Diagnose différentielle: *Dasyrhombodus* se distingue de *Rhombodus* par sa denture de type écraseur-broyeur; il s'écarte de *Dasyatis* par sa couronne à face linguale peu haute, très réduite par rapport à la face labiale et par la racine large et relativement haute et à face basilaire de contour losangique.

Dasyrhombodus bondoni (ARAMBOURG, 1952)

(Pl. 6, fig. 1-4)

1952 *Rhombodus bondoni* ARAMBOURG, p. 210, pl. 30, fig. 50-59.

Matériel: une vingtaine de dents.

Provenance: voir tabl. 1.

Age: Maastrichtien.

Dimensions (longueur x largeur maximum de la couronne en vue occlusale, exprimées en millimètres):

Pl. 6, fig. 1	3,60	x	4,18	Pl. 6, fig. 3	4,00	x	5,48
Pl. 6, fig. 2	3,10	x	3,98	Pl. 6, fig. 4	4,47	x	5,35

Description

Les dents de cette espèce ne dépassent pas 9 mm de largeur totale.

Une dent antérieure (pl. 6, fig. 1) est aussi longue que large. La couronne est de contour sub-losangique en vue occlusale avec des angles marginaux émoussés (pl. 6, fig. 1a). La face occlusale est fortement et régulièrement bombée en vue de profil et porte un émail très orné et nettement réticulé (pl. 6, fig. 1e); en vue occlusale, le bord lingual est caréné et de contour convexe sauf dans sa partie médiane où il est très légèrement anguleux. La face linguale, peu haute, est parcourue transversalement par une dépression profonde de profil anguleux; la base de cette face forme une visière bien marquée, saillante, oblique et surplombant largement la racine en vue de profil. Du côté labial, il n'y a pas de faces marginales différenciées (pl. 6, fig. 1c et 1d) et on passe insensiblement de la face occlusale à la visière peu saillante en vue de profil, avec un rebord inférieur large et déprimé latéralement en vue basilaire.

La racine, pas très haute et nettement moins large que la couronne, est très légèrement désaxée lingualement en vue de profil; sa face basilaire est plate et de contour losangique. Les deux lobes sont séparés par un large et profond sillon médian au fond duquel s'ouvrent en position centrale, plusieurs petits foramens. La face labiale, qui porte également de nombreux petits foramens, est très oblique lingualement et se raccorde insensiblement avec la face basilaire.

Les variations portent essentiellement sur l'importance de la convexité de la face occlusale de la couronne, sur l'importance de son bord lingual et de sa visière labiale et sur la présence ou l'absence de la crête médio-linguale au niveau de la dépression transverse linguale.

Une autre dent antérieure (pl. 6, fig. 2) présente globalement la même morphologie; toutefois le bord lingual de la face occlusale est médianement anguleux et donne naissance à une légère crête médiane qui divise la dépression transverse, un peu plus profonde que sur la dent décrite plus haut, en deux fossettes margino-linguales bien marquées.

Une dent latérale, plus large que longue (pl. 6, fig. 3) et à couronne très bombée, montre en vue occlusale un bord labial très anguleux médianement et un bord lingual nettement arrondi; les angles marginaux sont saillants; labialement, se différencie une dépression juste au-dessus de la visière qui apparaît alors très en relief (pl. 6, fig. 3b).

Les dents très latérales (pl. 6, fig. 4) sont dissymétriques et à couronne basse du fait du faible bombement de sa face occlusale. La visière linguale est bien développée et assez saillante en vue de profil. La racine est très étirée labio-lingualement et aplatie avec des lobes généralement inégaux en vue basilaire (pl. 6, fig. 4b).

Les dents de position latéro-antérieure, comme par exemple l'holotype de l'espèce (Arambourg, 1952, pl. 30, fig. 50), sont plus étalées transversalement. La couronne de l'holotype est de contour sub-hexagonal, mais en général, les dents de position comparable sont de contour losangique. Leur couronne est assez haute, globuleuse, assez arrondie en vue de profil et sans faces margino-linguales différenciées.

Discussion

Les caractères dentaires permettant de séparer *Rhombodus meridionalis* de *Dasyrhombodus bondoni* ont été exposés plus haut.

D'après la morphologie générale de ses dents, *Dasyrhombodus bondoni* devait, à l'opposé des *Rhombodus*, être plus écraseur que broyeur, comme la plupart des *Dasyatis*. D'ailleurs, en s'appuyant sur la forme de ses dents, Arambourg (1952, p. 211) voyait en *D. bondoni* une forme de transition entre les Dasyatidae, généralement à denture du type écraseur, et les Myliobatidae à denture du type broyeur, opinion qui rejoint celles de Leriche (1913, p. 73) et de Dartevelle & Casier (1943, p. 178).

Récemment, Cappetta (1987a, p. 174) a considéré, tout en admettant une origine dasyatoïde des Rhombodontidae, que la succession Dasyatidae–Rhombodontidae–Myliobatidae "seems improbable" et que Rhombodontidae et Myliobatidae "are two different groups having independently acquired grinding-type dentitions from dasyatoid stock".

En raison de ses caractéristiques morphologiques, l'espèce *D. bondoni*, à denture de type écraseur-broyeur, ne peut plus être attribuée à la famille des Rhombodontidae caractérisée par une denture du type broyeur.

Par ces mêmes caractères morphologiques, *D. bondoni* peut être considéré comme un Dasyatoidea sans qu'il soit pour l'instant possible de préciser son statut familial.

Répartition stratigraphique et géographique

D. bondoni se rencontre dans la couche 3 de quelques gisements du bassin des Ouled Abdoun où elle n'est, d'ailleurs, jamais très abondante (tabl. 1); une dent récoltée dans la couche 3 de Gada el Botma (Ganntour) peut être attribuée à cette espèce.

Sa présence dans le Maastrichtien d'Imin Tanout signalée par Arambourg, n'a pas été confirmée dans les récoltes effectuées récemment dans cette région.

A noter, comme l'a fait remarquer Arambourg (1952), que les dents de petite taille à couronne avec des bords arrondis et une face occlusale fortement convexe signalées sans figuration dans le Maastrichtien du Zaïre par Dartevelle & Casier sous le nom de *Rhombodus* sp. (1943, p. 180) pourraient appartenir à *D. bondoni*.

REPARTITION GEOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE DES ESPECES

La présence de niveaux maastrichtiens superposés dans la série phosphatée du Maroc et la multiplicité des localités ont permis de préciser l'extension verticale et horizontale des espèces qui ont fait l'objet de cette étude (fig. 15).

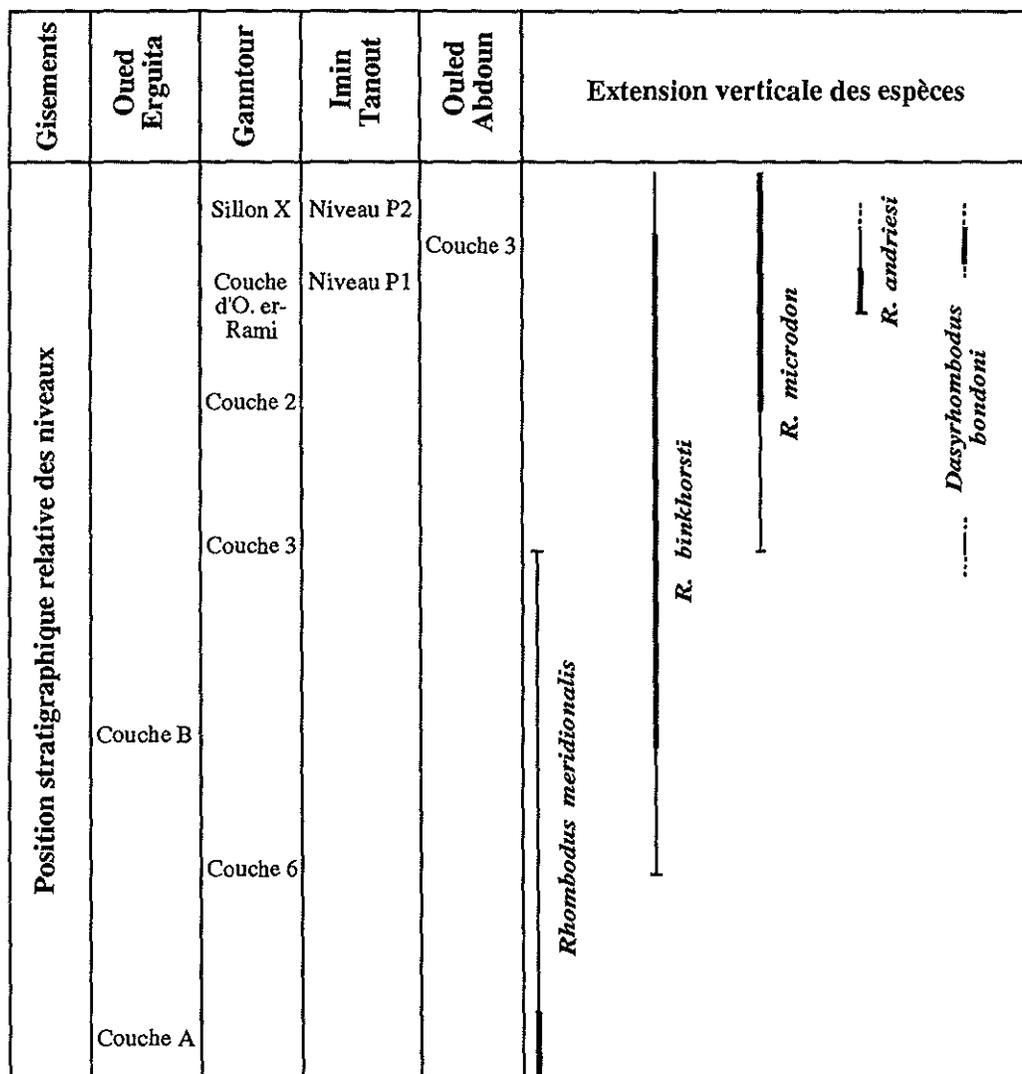


Figure 15.— Extension verticale des taxons étudiés avec en trait épais la zone d'abondance.

Au Maastrichtien tout à fait basal (couche A de l'Oued Erguita), une seule espèce de *Rhombodus* est présente: *R. meridionalis*. Plus haut dans la série, celle-ci a coexisté pendant un certain temps avec *R. binkhorsti* dans la couche 6 de Ben Guerir dans le bassin des Ganntour où cette dernière espèce fait sa première apparition et dans la couche B de l'Oued Erguita. Alors que *R. binkhorsti* persiste dans l'ensemble des bassins jusqu'à l'extrême sommet du Maastrichtien (sillon X, niveau P2 d'Imin Tanout) où elle atteint une grande taille, *R. meridionalis* a commencé à se raréfier dans la couche B de l'Oued Erguita pour disparaître totalement à partir de la couche 2 dans le bassin des Ganntour; son absence dans le bassin des Ouled Abdoun et celui des Meskala n'est peut être qu'apparente et liée au fait que les niveaux inférieurs du Maastrichtien ne sont pas accessibles ou non représentés.

Au moment où *R. meridionalis* déclinait (couche 3 de Gada el Botma, bassin des Ganntour), une autre espèce très proche de *R. binkhorsti* a fait son apparition: *R. microdon* qui a également connu une grande répartition géographique et a persisté jusqu'au sommet du Maastrichtien (sillon X). Un peu plus haut dans la série, *R. andriesi* a fait une brève apparition puisque cette espèce ne semble pas avoir atteint le sommet du Maastrichtien.

Dasyrhombodus bondoni, espèce jamais très abondante, est surtout représentée dans le bassin des Ouled Abdoun où elle est cantonnée dans la couche 3; elle n'est connue dans les Ganntour que par une seule dent dans la couche 3. Elle n'atteint pas l'extrême sommet du Maastrichtien (sillon X). Son extension vers le bas reste pour l'instant inconnue du fait que la couche 3 des Ouled Abdoun pourrait représenter, par suite de la condensation de la série phosphatée, l'équivalent de certaines couches maastrichtiennes des Ganntour (voir plus haut).

CONCLUSIONS

La révision des espèces du genre *Rhombodus* de la série phosphatée du Maroc nous a conduit à la création d'une nouvelle espèce, *R. andriesi* et au changement du statut générique de *Rhombodus bondoni* ARAMBOURG, 1952 qui, par sa morphologie dentaire très différente de celle des autres *Rhombodus*, a nécessité la création d'un nouveau genre: *Dasyrhombodus*. La denture de cette espèce, de type écraseur-broyeur, l'exclut de la famille des Rhombodontidae, à denture de type broyeur; elle est attribuée aux Dasyatoidea sans qu'il soit toutefois possible, pour l'instant, de l'assigner à l'une des familles de ce groupe.

L'étude quantitative des populations de *R. binkhorsti* provenant de quatre niveaux maastrichtiens superposés, déjà distingués par leurs associations fauniques, a permis de mettre en évidence une augmentation de la taille des dents de cette espèce au cours du temps.

Par ailleurs, l'examen quantitatif et qualitatif des populations de *R. binkhorsti* et de *R. microdon* a montré que l'hypothèse que ces deux espèces représentaient deux stades ontogéniques différents de la même espèce était peu vraisemblable.

Enfin, la répartition stratigraphique et géographique des différentes espèces de *Rhombodus* ainsi que celle de *Dasyrhombodus bondoni* a pu être précisée.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement la Direction Générale de l'Office Chérifien des Phosphates, à Casablanca, qui nous a accordé toutes facilités pour effectuer des prélèvements dans l'ensemble des bassins à phosphates. Au cours de la première mission, l'un de nous (H. C.) a bénéficié sur le terrain de l'aide efficace de Messieurs A. Dakka, J.-J. Jaeger, M. Sabatier, B. Sigé, J. Sudre, M. Vianey-Liaud, P. Zennaro et R. Larive, ingénieur. Au cours de la dernière mission, Monsieur M. Dahmani, Directeur du Service

Géologique du Maroc, nous a permis de travailler dans d'excellentes conditions. Monsieur D. Andries nous a fourni de précieux renseignements sur certaines coupes. Nous remercions également Messieurs L. Ginsburg et D. Goujet qui nous ont permis d'examiner en détail le matériel étudié par C. Arambourg. Les clichés de Microscopie Electronique à Balayage ont été réalisés par Monsieur L. Datas et l'un de nous (H. C.) sur le JEOL JSM 6300F de l'Université de Montpellier II. Les tirages photographiques sont de Monsieur J. Martin. Les auteurs remercient également Messieurs M. T. Antunes (Lisbonne) et C. Patterson (Londres) pour leurs suggestions et leurs critiques constructives ainsi que Monsieur J.-C. Auffray pour ses commentaires sur la partie statistique.

Contribution n° 93-032 de l'Institut des Sciences de l'Evolution.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALBERS, H. & WEILER, W., 1964. — Eine Fischfauna aus der oberen Kreide von Aachen und neuere Funde von Fischresten aus dem Maestricht des angrenzenden belgish-holländischen Raumes. *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, 120: 1-33, 51 fig.
- AMBROGGI, R., 1963. — Etude géologique du versant méridional du Haut-Atlas occidental et de la plaine du Souss. *Serv. Géol. Maroc, Notes et Mém.*, 157: 1-322, 181 fig.
- ANTUNES, M.T., 1964. — O Neocretacico e o Cenozoico do litoral de Angola. Junta Investig. Ultramar, 254 [+5] p., 27 pl., 25 fig.
- ARAMBOURG, C., 1952. — Les vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc-Algérie-Tunisie). *Serv. Géol. Maroc, Notes et Mém.*, 92: 1-372, 62 fig., 44 pl.
- BOUJO, A., 1976. — Contribution à l'étude géologique du gisement de phosphate crétacé-éocène des Ganntour (Maroc occidental). *Serv. Géol. Maroc, Notes et Mém.*, 262: 1-227, 74 fig., 7 pl.
- CAPPETTA, H., 1975. — Sur quelques sélaciens nouveaux du Crétacé supérieur de Bolivie (Amérique du Sud). *Géobios*, 8 (1): 5-24, 8 fig.
- CAPPETTA, H., 1980. — Les Sélaciens du Crétacé supérieur du Liban. II. Batoïdes. *Palaeontographica* Abt. A, 168 (5-6): 149-229, 26 fig., 21 pl.
- CAPPETTA, H., 1981. — Additions à la faune de sélaciens fossiles du Maroc. 1: Sur la présence des genres *Heptranchias*, *Alopias* et *Odontorhynchus* dans l'Yprésien des Ouled Abdoun. *Géobios*, 14 (5): 563-575, 3 fig., 1 pl.
- CAPPETTA, H., 1987a. — Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii, Chondrichthyes II. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 193 p., 148 fig.
- CAPPETTA, H., 1987b. — Extinctions et renouvellements fauniques chez les Sélaciens post-jurassiques. *Mém. Soc. géol. France, N.S.*, 150: 113-131, 11 fig., 2 tabl.
- CAPPETTA, H., 1988. — Les Torpéidiniformes (Neoselachii, Batomorphii) des phosphates du Maroc. Observations sur la denture des genres actuels. *Tertiary Res.*, 10 (1): 21-52, 7 fig., 7 pl.
- CAPPETTA, H., 1991. — Découverte de nouvelles faunes de sélaciens (Neoselachii) dans les phosphates maastrichtiens de la Mer Rouge, Egypte. *Münchner Geowiss. Abh.*, (A), 19: 17-56, 2 fig., 10 pl.
- CAPPETTA, H., 1992. — Nouveaux Rhinobatoïdes (Neoselachii, Rajiformes) à denture spécialisée du Maastrichtien du Maroc. Remarques sur l'évolution dentaire des Rajiformes et des Myliobatiformes. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 187 (1): 31-52, 20 fig.
- CAPPETTA, H. & CASE, G.R., 1975. — Contribution à l'étude des Sélaciens du groupe Monmouth (Campanien-Maastrichtien) du New Jersey. *Palaeontographica*, Abt. A, 151 (1-3): 1-46, 11 fig., 9 pl.

- CODE INTERNATIONAL DE NOMENCLATURE ZOOLOGIQUE, 1985. — 3ème Edition, Londres, 338 p.
- COMPAGNO, L.J.V., 1973. — Interrelationships of living elasmobranchs. In: P.H. GREENWOOD, R.S. MILES & C. PATTERSON (Eds.), Interrelationships of fishes, Suppl. 1. *Zool. J. Linn. Soc.*, 53: 15-61, 5 fig., 2 pl.
- COMPAGNO, L.J.V., 1977. — Phyletic relationships of living sharks and rays. *Amer. Zool.*, 17: 303-322, 15 fig.
- DAMES, W., 1881. — Ueber Zähne von *Rhombodus* aus der obersenenen Tuffkreide von Maastricht. *Sitz.-Ber. Ges. naturforsch. Fr. Berlin*, 1: 1-3, 1fig.
- DARTEVELLE, E. & CASIER, E., 1943. — Les poissons fossiles du Bas-Congo et des régions voisines. *Ann. Mus. Roy. Congo Belge*, Sér. A, 3, 2 (1): 1-200, 60 fig., 16 pl.
- DARTEVELLE, E. & CASIER, E., 1959. — Les poissons fossiles du Bas-Congo et des régions voisines. *Ann. Mus. Roy. Congo Belge*, Sér. A, 3, 2 (3): 257-568, 16 pl.
- DELCAMP, A., MARTONO, T. & HOLMES, S.L., 1987. — Logiciel LEAS. Unité Biométrie ENSAM, INRA, Université Montpellier II, 255 p.
- FORSKÅL, P., 1775. — Descriptiones animalium; avium, amphibiorum, piscium, insectorum, vermium, quae, in itinere orientali observavit. *Haunia*, 20 (34): 1-164, 1 carte.
- GEYN, W.v.d., 1937. — Les élastobranches du Crétacé marin du Limbourg Hollandais. *Natuurhist. Maandbl.*, 26: 16-21, 28-33, 42-53, 56-60, 66-69, 2 pl.
- HERMAN, J., 1977. — Les sélaciens des terrains néocrétacés et paléocènes de Belgique et des contrées limitrophes. Eléments d'une biostratigraphie intercontinentale. *Mém. Expl. Cartes géol. et min. Belgique*, 1975 (paru 1977), 15: 401 p., 25 fig., 21 pl.
- ITCF, 1987. — Logiciel Statitcf. Institut Technique des Céréales et des Fourrages, Paris.
- JAEKEL, O., 1894. — Die eocänen Selachier vom Monte Bolca. Springer, Berlin, 176 p., 39 fig., 8 pl.
- LEBRETON, J.-D., ROUX, M., BACOU, A.M. & BANCO, G., 1990. — Logiciel BIOMEKO 3.93. Unité Biométrie, CEFÉ, CNRS.
- LERICHE, M., 1913. — Les poissons paléocènes du Landana (Congo). Les gisements de poissons paléocènes et éocènes de la côte occidentale d'Afrique. *Ann. Mus. Congo Belge (Geol.)*, sér. 3 (1): 67-91, pl. 8-10.
- LERICHE, M., 1929. — Les poissons du Crétacé marin de la Belgique et du Limbourg hollandais (note préliminaire). Les résultats stratigraphiques de leur étude. *Bull. Soc. Belge Géol.*, 37 (3): 199-299, fig. 1-19.
- LEWY, Z. & CAPPETTA, H., 1989. — Senonian elasmobranch teeth from Israel. Biostratigraphic and paleoenvironmental implications. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 1989 (4): 212-222.
- LÖFGREN, A. & OLIVEIRA, P.E. de, 1943. — Fosseis Cretaceos de Aracaju Sergipe (Sondagem em Ponta da Atalaia). *Brasil Div. Geol. Min.*, 106: 1-54, 6 pl.
- NOUBHANI, A. & CAPPETTA, H., 1992. — Evolution de la taille et de la morphologie des dents dans deux lignées de sélaciens: application biostratigraphique. *Tertiary Res.*, 14 (1): 1-18, 9 fig., 8 tabl., 1 pl.
- NOUBHANI, A. & CAPPETTA, H., à paraître. — Les Orectolobiformes, Carcharhiniformes et Dasyatoidea (Elasmobranchii, Neoselachii) des bassins à phosphate du Maroc (Maastrichtien-Lutétien basal). *PalaeoIchthyologica*.
- REBOUÇAS, J.C. & SANTOS, S.R. da, 1956. — Fauna ictiologica do fosfato de Pernambuco. *Div. Geol. Min. Brasil, Bol.*, 162: 1-29, 4 pl.
- SIGNEUX, J., 1959a. — Contributions à la stratigraphie et la paléontologie du Crétacé et du Nummulitique de la marge NW de la Péninsule Arabique. a: Poissons et reptiles marins. In: C.

- ARAMBOURG, L. DUBERTRET, J. SIGNEUX & J. SORNAY. *Notes et Mém. Moyen-Orient*, 7: 223-228, pl. 7.
- SIGNEUX, J., 1959b. — Contributions à la stratigraphie et la paléontologie du Crétacé et du Nummulitique de la marge NW de la Péninsule Arabique. b: Poissons et reptiles du Maëstrichtien et de l'Eocène inférieur des environs de Rutbah (Irak). In: C. ARAMBOURG, L. DUBERTRET, J. SIGNEUX & J. SORNAY. *Notes et Mém. Moyen-Orient*, 7: 235-241, pl. 7-11.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1969. — *Biometry*. W.H. Freeman & Co., San Francisco, 776 p.
- TESSIER, F., 1952. — Contribution à la stratigraphie et à la paléontologie de la partie Ouest du Sénégal (Crétacé et Tertiaire). *Bull. Dir. Mines AOF*, 14 (1-2): 1-571.
- UMBROGROVE, J.H.F., 1926. — Ueber die obersenone Gattung *Rhombodus*, eine durophagen Stachelbrochen. *Leidische geol. Mededeel.*, 2 (1): 15-22, 5 fig.
- WEILER, W., 1930. — Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. VI. Beschreibung von Wirbeltier-Resten aus dem nubischen Sandsteine Oberägyptens und aus ägyptischen Phosphaten nebst Bemerkungen über die Geologie der Umgegend von Mahamid in Oberägypten. *Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Abt., N.F.*, 7: 1-42, 4 pl.
- WETZEL, W., 1930. — Die Quiriquina-Schichten als Sediment und paläontologischen Archiv. *Palaeontographica*, Abt. A, 73: 49-106, 5 fig., 6 pl.

LEGENDES DES PLANCHES

PLANCHE 1

Rhombodus andriesi nov. sp. x 6,75, sauf fig. 4b: x 35. (Dents de plus en plus latérales.)

Fig. 1.— ORA 1; a: vue occlusale; b: vue linguale.

Fig. 2.— ORA 2; a: vue occlusale; b: vue labiale.

Fig. 3.— ORA 3; a: vue linguale; b: vue basilaire; c: profil.

Fig. 4.— ORA 4: Holotype; a: vue occlusale; b: détail de la face occlusale; c: vue linguale; d: vue basilaire.

Fig. 5.— ORA 5; a: vue occlusale; b: vue labiale.

Fig. 6.— ORA 6; a: vue occlusale; b: vue basilaire.

Fig. 7.— ORA 7; a: vue occlusale; b: profil.

Fig. 8.— ORA 8; a: vue occlusale; b: vue basilaire.

PLANCHE 2

Fig. 1-5: *Rhombodus binkhorsti*. x 6, sauf fig. 3a: x 8,75 et fig. 5c: x 25. (Dents de plus en plus latérales.)

Fig. 1.— ORA 9; a: vue occlusale; b: profil.

Fig. 2.— ORA 10; a: vue linguale; b: profil.

Fig. 3.— ERT 1; a: vue occlusale; b: vue labiale.

Fig. 4.— ERT 2; a: vue occlusale; b: vue labiale.

Fig. 5.— ERT 3; a: vue occlusale; b: vue linguale; c: détail montrant la face occlusale et le haut de la face linguale.

Fig. 6-7: *Rhombodus microdon*. x 18, sauf fig. 7c: x 60.

Fig. 6.— YOU 4; dent très antérieure; a: vue occlusale; b: profil.

Fig. 7.— YOU 5; dent antérieure; a: vue occlusale; b: vue linguale; c: détail de la face occlusale.

PLANCHE 3

Rhombodus microdon. (Dents de plus en plus latérales.)

Fig. 1.— YOU 6; a: vue occlusale; b: profil; c: vue labiale. x 18.

Fig. 2.— YOU 7; a: vue occlusale; b: vue linguale. x 16,5.

Fig. 3.— YOU 8; a: vue occlusale; b: vue basilaire. x 18.

Fig. 4.— YOU 9; a: profil; b: vue occlusale. x 10.

Fig. 5.— YOU 10; a: vue linguale; b: vue labiale. x 10.

Fig. 6.— YOU 11; a: vue occlusale, b: vue linguale, x 10; c: détail de la face linguale, x 36.

PLANCHE 4

Rhombodus microdon. (Dents de plus en plus latérales, sauf fig. 7: dent très antérieure.)

Fig. 1.— YOU 12; a: vue basilaire; b: vue linguale. x 10.

Fig. 2.— YOU 13; a: vue occlusale; b: vue linguale. x 12.

Fig. 3.— YOU 14; a: vue occlusale; b: vue basilaire. x 10.

Fig. 4.— YOU 15; a: vue occlusale; b: vue basilaire. x 12.

Fig. 5.— YOU 16; a: vue occlusale; b: profil. x 12.

Fig. 6.— YOU 17; a: vue occlusale; b: vue linguale. x 10.

Fig. 7.— YOU 18; a: vue occlusale; b: profil. x 18.

Fig. 8.— YOU 19; a: vue occlusale; b: vue linguale; c: profil. x 18.

Fig. 9.— YOU 20; a: vue occlusale; b: vue basilaire. x 18.

Fig. 10.— YOU 21; a: vue occlusale; b: vue basilaire. x 18.

PLANCHE 5

Rhombodus meridionalis. x 8,5, sauf fig. 4d: x 25. (Dents de plus en plus latérales.)

Fig. 1.— ERG 15; a: vue occlusale; b: vue basilaire; c: vue linguale.

Fig. 2.— ERG 16; a: vue occlusale; b: vue linguale.

Fig. 3.— ERG 17; a: profil; b: vue basilaire.

Fig. 4.— ERG 18; a: vue occlusale; b: vue linguale; c: vue basilaire; d: détail de la face occlusale.

Fig. 5.— ERG 19; a: vue occlusale; b: vue labiale; c: vue basilaire.

Fig. 6.— ERG 20; a: vue occlusale; b: vue linguale.

PLANCHE 6

Dasyrhombodus bondoni. x 9,75, sauf fig. 1e: x 32,5. (Dents de plus en plus latérales. Partie de la série-type figurée par Arambourg, 1952.)

Fig. 1.— Pl. 30, fig. 58 *in* Arambourg; a: vue occlusale; b: vue linguale; c: profil; d: vue labiale; e: détail de la vue occlusale.

Fig. 2.— Pl. 30, fig. 59 *in* Arambourg; a: vue occlusale; b: vue basilaire.

Fig. 3.— Pl. 30, fig. 55 *in* Arambourg; a: vue occlusale; b: vue labiale.

Fig. 4.— Pl. 30, fig. 54 *in* Arambourg; a: vue occlusale; b: vue basilaire.

Les planches ont été imprimées par Verlag Friedrich Pfeil, Munich.

