

PERUTHERIUM ALTIPLANENSE, UN NOTONGULÉ DU CRÉTACÉ SUPÉRIEUR DU PÉROU

par

Larry G. MARSHALL*, Christian de MUIZON** et Bernard SIGÉ***

SOMMAIRE

	page
Résumé, Abstract	145
Introduction	146
Statut systématique	147
Description	147
Discussion	150
1. Morphologie comparée des molaires inférieures des Notoungulata	150
2. Paléobiogéographie	153
Bibliographie	154

*Department of Geosciences, The University of Arizona, Tucson, Arizona 85721, U.S.A.

**Institut de Paléontologie (L.A. 12, C.N.R.S.), 8 rue de Buffon, 75005 Paris, France.

***Laboratoire de Paléontologie (L.A. 327, C.N.R.S.), U.S.T.L., Place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cédex, France.

RÉSUMÉ

Perutherium altiplanense THALER, 1967 du Crétacé supérieur du Pérou est resté jusqu'ici le plus ancien placentaire connu d'Amérique du Sud, et a été généralement considéré comme un condylarthre. En nous fondant sur la mise en évidence d'une synapomorphie remarquable des notongulés, nous reconnaissons *Perutherium* comme le membre le plus ancien et le plus généralisé de cet ordre de mammifères. Cette nouvelle détermination, et la grande diversité taxonomique (s'étendant à cinq familles) des notongulés paléocènes d'Argentine et du Brésil, plaident en faveur d'une origine sud-américaine de ce groupe. La présence de notongulés dans le Paléocène supérieur en Asie et en Amérique du Nord peut s'expliquer par la dispersion d'un stock notongulé depuis l'Amérique du Sud vers l'Amérique du Nord et, de là, vers l'Asie.

ABSTRACT

Perutherium altiplanense THALER, 1967 from the Late Cretaceous of Peru has long been recognized as South America's oldest known placental mammal. Since its description *Perutherium* has been generally regarded as having condylarth affinity. Based on our identification of a unique notoungulate synapomorphy we recognize *Perutherium* as the oldest and the most generalized known member of that order. This new determination and the large taxonomic diversity (five families) of notoungulates in rocks of Paleocene age in Argentina and Brazil, favor a South American origin for this group. The occurrence of notoungulates in rocks of Late Paleocene age in Asia and North America is explained by dispersal of a notoungulate stock from South America to North America and from there to Asia.

INTRODUCTION

Perutherium altiplanense THALER, 1967 (in Grambast *et al.* 1967) du Crétacé supérieur du Pérou a été longtemps connu comme le plus ancien placentaire d'Amérique du Sud.

Le fossile provient des affleurements de la Formation Vilquechico de Laguna Umayo, dans la région du Lac Titicaca, Pérou. L'âge crétacé supérieur (Maestrichien) assigné à cette formation et à sa faune locale se fonde sur le contexte stratigraphique et tectonique (Portugal 1974, Audebaud *et al.* 1976), sur la présence de fragments de coquilles d'œufs de dinosauriens (Sigé 1968) et d'une association de charophytes (Grambast *et al. o.c.*).

L'espèce *P. altiplanense* est connue d'après son type, un fragment d'une hémimandibule portant le talonide de M/1 et le trigonide de M/2 (TIT-001, Collections Université de Montpellier), figuré in Grambast *et al. o.c.* fig. A-E, et in Sigé 1972, pl. 3, fig. 4-5.

Un protocone de molaire supérieure de même provenance (LU 31170-1, Collections UM), a été référé au même animal (Sigé *o.c.*, p. 382, fig. 7 et pl. 3, fig. 3).

Initialement, la structure buno-lophodonte de *Perutherium* a été reconnue comme celle d'une forme de régime omnivore-végétarien pouvant appartenir à l'un des groupes de placentaires ou de marsupiaux sud-américains connus pour présenter cette adaptation. Par la suite, *Perutherium* a été généralement admis comme un condylarthre, soit sans présomption de ses affinités familiales (Sigé 1972, Patterson et Pascual 1972, Clemens *et al.* 1979, Kielan-Jaworowska *et al.* 1979), soit rangé parmi les Didodontidae (Tedford 1974, Reig 1981), et en particulier rapproché du genre *Ernestokenia* par le premier de ces auteurs, soit parmi les Pteriptychiidae, sous-famille Perutheriinae (Van Valen 1978). D'éventuelles affinités de *Perutherium* avec l'ordre des placentaires endémiques sud-américains Litopterna (Simpson 1978), ainsi qu'avec la sous-famille des marsupiaux didelphidés Caroloameghiniinae (Hoffstetter 1972) ont également été évoquées.

Selon notre interprétation, *Perutherium* est le membre le plus primitif connu de l'ordre Notoungulata. Cette conclusion est fondée sur notre identification d'une seule et remarquable synapomorphie de la structure du trigonide (*i.e.* la possession d'un prémétastylide et d'un postmétastylide) partagée par *Perutherium* et les autres notongulés. Par la structure du talonide, *Perutherium* est plésiomorphe et ressemble aux condylarthres. La justification de ce point de vue sera exposée après le statut systématique de ce fossile, sa diagnose, et sa description. La terminologie utilisée pour la structure des molaires inférieures est explicitée sur la figure 1.

Simpson (1948, 1967) reconnaît quatre sous-ordres de notongulés (Notioprogonia, Typotheria, Hegetotheria, Toxodonta), celui des Notioprogonia rassemblant selon lui les taxons les plus primitifs. Dans ce sous-ordre il inclut les familles Henricosborniidae et Notostylopidae. Le même auteur considère les Henricosborniidae comme les plus généralisés, représentant le groupe-souche des notongulés, ou s'en rapprochant, et comme des intermédiaires structuraux avec les condylarthres. A maints égards de sa morphologie dentaire, *Perutherium* apparaît plus généralisé qu'aucun henricosborniidé connu et, en conséquence, nous le plaçons dans une famille distincte.

STATUT SYSTÉMATIQUE

Infra-classe EUTHERIA GILL, 1872

Ordre NOTOUNGULATA ROTH, 1903

Sous-ordre NOTIOPROGONIA SIMPSON, 1934

Famille PERUTHERIIDAE (VAN VALEN, 1978)

Genre PERUTHERIUM THALER, 1967

Perutherium altiplanense THALER, 1967

Diagnose (pour la famille, le genre, et l'espèce) : molaires brachyodontes ; paraconide petit mais distinct ; prémétastylide et postmétastylide petits mais distincts, coniques ; antérolophide orienté obliquement, constitué par le protoconide, le métaconide, et le postmétastylide également espacés, alignés, et réunis respectivement par une proto-cristide et une postmétacristide ; postmétastylide lingual et postérieur au métaconide ; talonide non spécialisé, avec une *crista obliqua* et une postcristide peu marquées.

Localité-type : gisement de Laguna Umayo, département de Puno, Pérou. Amérique du Sud.

Age : Formation Vilquechiquo, Maestrichtien, Crétacé supérieur.

DESCRIPTION

Perutherium altiplanense présente des dimensions relativement faibles ; le trigonide des molaires est légèrement plus élevé que le talonide en vue latérale, de surface sub-égale en vue occlusale ; le protoconide et le métaconide sont d'importance équivalente en vue occlusale, le second légèrement plus haut en vue latérale ; un paraconide petit mais distinct se situe à l'extrême bord antérieur de la dent ; le protoconide est bien développé ; un petit prémétastylide antéro-lingual par rapport au métaconide est réuni à ce dernier par une prémétacristide peu accentuée ; un postmétastylide plus important, postéro-lingual par rapport au métaconide, est réuni à ce dernier par une postmétacristide peu accentuée ; les protoconide, métaconide et postmétastylide sont alignés, également distants, et réunis respectivement par la postcristide et la postmétacristide ; ils forment un antérolophide portant une surface d'attrition distincte sur son bord postérieur ; cette structure traverse obliquement la surface de la dent, le postmétastylide placé postéro-lingualement par rapport au métaconide ; le bassin du trigonide, petit et peu profond, est complètement circonscrit par les cuspidés du trigonide ; en position antéro-labiale et antéro-linguale se trouve un léger cingulum basal ; le bassin du talonide, peu profond, s'ouvre lingualement entre le postmétastylide et l'entoconide ; l'hypoconide est la plus forte cuspidé du talonide, avec des crêtes distinctes, basses, orientées en direction antéro-linguale (*crista obliqua*) et postéro-linguale (postcristide) ; l'hypoconulide est petit, distinct, conique, médian sur la crête postérieure du bassin du talonide ; l'entoconide est conique, de grandeur moitié moindre que l'hypoconide ; la *crista obliqua* se fusionne au flanc postéro-basal de l'antérolophide sur le bord labial du métaconide.

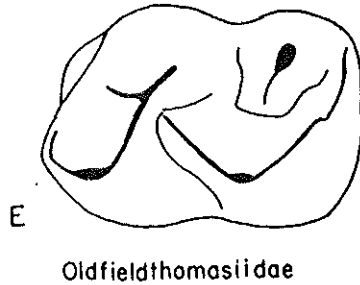
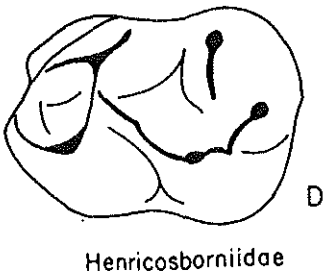
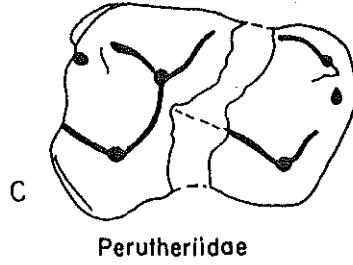
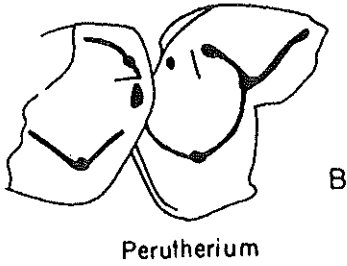
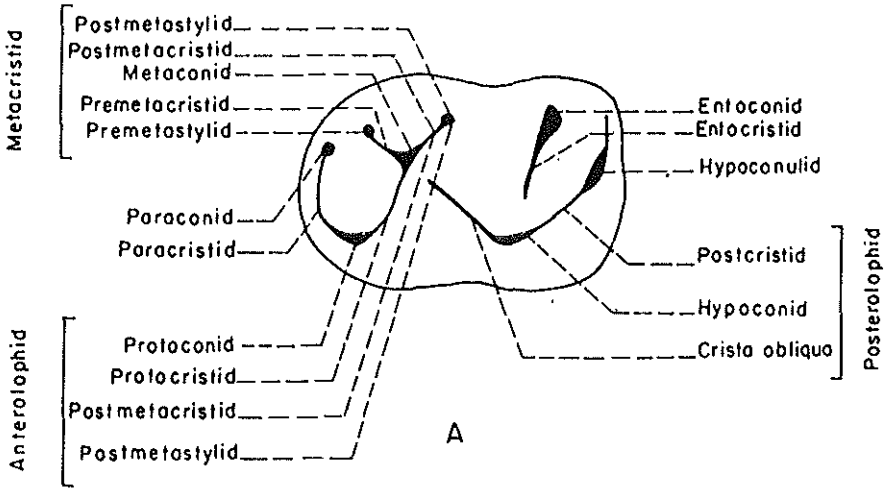
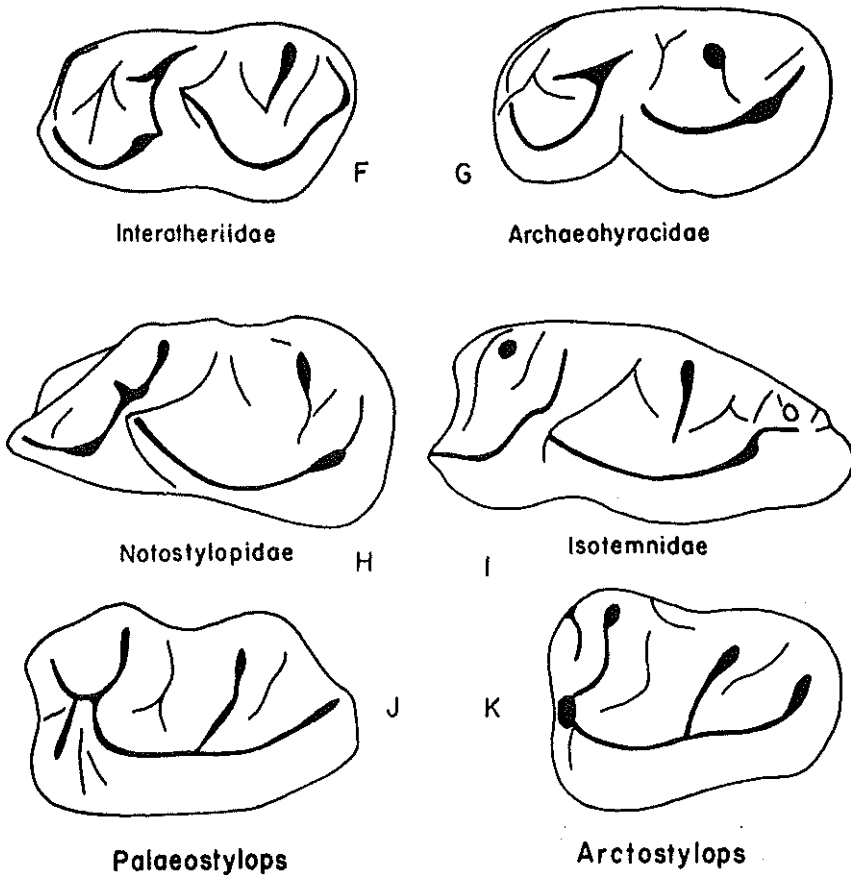


Fig. 1. — A, terminologie employée pour la morphologie de la molaire inférieure des Notoungulata ; B, *Perutherium* (UM. TIT 001) ; C, Perutheriidae (reconstitution d'après B) ; D, Henricosborniidae (*Henricosbornia*, MNHN CAS 58) ; E, Oldfieldthomasiidae (*Oldfieldthomasia*, MNHN CAS 93) ; F, Interatheriidae (*Notopithecus*, MNHN CAS 72) ; G, Archaeohyracidae (*Eohyrax*, MNHN CAS 56) ; H, Notostylopidae (*Notostylops*, MNHN CAS 37) ; I, Isotemnidae (*Isotemnus*, MNHN CAS 55) ; J, Arctostylopidae (*Palaeostylops*, AMNH 20414 d'après Matthew et Granger 1925, fig. 1) ; K, Arctostylopidae (*Arctostylops*, AMNH 16830 d'après Matthew 1915, fig. 3). Tous les spécimens sont des M/2 sauf C (composite), I (M/3), et J (M/1). Pour I et J, les M/2 disponibles ne montraient pas adéquatement la morphologie du trigonide. J et K correspondent à des spécimens présentant une certaine usure occlusale, et ceci intervient dans la jonction de l'entocristide et du postérolophide, qui n'est pas aussi évidente sur des dents moins usées. Pour la comparaison et en raison de la nature du type de *Perutherium*, tous les dessins représentent des dents droites ; quelques-unes cependant sont gauches et, dans ce cas, leur dessin est inversé.



DISCUSSION

1. — MORPHOLOGIE COMPARÉE DES MOLAIRES INFÉRIEURES DES NOTOUNGULATA

Un schéma de la molaire inférieure du groupe-souche des notongulés devrait comporter : 1. une couronne brachyodonte ; 2. un paraconide réduit ; 3. une protocristide développée ; 4. un léger cingulum antéro-lingual ; 5. une *crista obliqua* se fusionnant au flanc postérieur de la protocristide sur le bord labial du métaconide ; et 6. un pré-métastylide et un postmétastylide.

Le caractère 6 nous apparaît comme la seule synapomorphie des notongulés permettant d'identifier *Perutherium* comme un membre de ce groupe. Les caractères 1 à 5 se rencontrent, isolés ou réunis, chez certains membres des autres groupes de protongulés sud-américains (litopternes, astrapothères, trigonostylopoïdés). Il est donc possible que ce lot de caractères ait été celui d'un ancêtre commun de tous ces groupes, notongulés inclus. Cependant, la question des relations phylogéniques entre ces groupes se trouve discutée, sans consensus acquis à ce jour (Simpson 1948, McKenna 1981). Seuls les premiers notongulés font l'acquisition d'un pré- et d'un postmétastylide, caractère qui soutient leur monophylétisme, et permet leur distinction des autres groupes sud-américains contemporains.

Au cours de leur radiation, les notongulés ont développé plusieurs morphotypes de base de la structure du trigonide, et tous ces types peuvent être considérés avec vraisemblance comme dérivant du schéma à six caractères admis pour le groupe-souche. Ces morphotypes se différencient d'après le degré d'incorporation du prémétastylide et/ou du postmétastylide dans un antérolophide, par le développement d'une prémétacristide et/ou d'une postmétacristide réunissant ces stylides au métaconide. A l'exception de ceux de *Perutherium* et des Arctostylopidae, le spectre de ces morphotypes est illustré ici par des exemples basés sur des spécimens de la Collection Tournouër de l'Institut de Paléontologie (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France). L'identification de ces spécimens est faite conformément aux données de Simpson (1948, 1964, 1967). Des exemples sont ainsi fournis de six familles, représentant les quatre sous-ordres de notongulés. Les détails de la structure du trigonide sont mieux ou même seulement visibles sur des dents non usées, et se trouvent modifiés ou même effacés par les premiers stades de l'usure occlusale. En conséquence nous avons seulement considéré des dents très peu usées ou même vierges, et nous avons retenu et figuré en les schématisant les spécimens estimés les plus appropriés et illustrant au mieux les structures prises en considération. Nous avons relevé l'existence d'une certaine variation entre les dents d'une espèce, ainsi qu'au sein des taxons de rang générique.

- Chez *Perutherium* (fig. 1B-C), les pré- et postmétastylide sont réunis au métaconide par de faibles pré- et postmétacristide, respectivement, qui constituent une métacristide en forme de V. La postmétacristide est pratiquement alignée sur la protocristide, les deux formant un antérolophide oblique. Par tous les autres aspects de la structure des molaires inférieures, *Perutherium* présente le morphotype généralisé pouvant être attendu chez un notongulé du groupe-souche.

- Chez les *Henricosborniidae* (fig. 1D ; MNHN CAS 57 à 59), la métacristide est droite (*i.e.* le métaconide, les pré- et postmétastylide sont alignés), disposés obliquement par rapport à l'axe de la rangée dentaire, et elle est beaucoup plus forte que chez *Perutherium*. Le bassin du trigonide est plus réduit que chez ce dernier, et il s'ouvre vers l'avant ; le paraconide est absent ou vestigial et la paracristide s'étend de façon pratiquement rectiligne en direction antérieure. La *crista obliqua* rejoint l'antérolophide à la base labiale du métaconide, et une postcristide peu accentuée joint l'hypoconide à l'hypoconulide.

- Chez les *Oldfieldthomasiidae* (fig. 1E ; MNHN CAS 52 à 54 ; 81 à 93), la structure du trigonide est semblable à celle des *Henricosborniidae*, sinon par la métacristide parfois légèrement concave lingualement. La *crista obliqua*, l'hypoconide, la postcristide et l'hypoconulide sont distincts, mais confluent à leur base, formant un postérolophide primitif. Depuis l'entoconide, une légère entocristide s'étend en direction labiale dans le bassin du talonide, orientée vers l'hypoconide.

- Chez les *Interatheriidae* (fig. 1F ; MNHN CAS 32, 38 à 41, 70 à 80), la métacristide est fortement réduite et, chez certains spécimens, elle est représentée seulement par un gonflement du flanc lingual de l'antérolophide. La structure du trigonide est variable et, chez certains spécimens où se trouve seulement une postmétacristide et pas de prémétacristide, elle ressemble à celle des *Notostylopidae*. La *crista obliqua* et la postcristide sont importantes et fusionnées, constituant un postérolophide complet, nettement concave lingualement. L'entocristide est bien développée et s'étend à travers le bassin du talonide, atteignant la base du postérolophide.

- Chez les *Archaeohyracidae* (fig. 1G, MNHN CAS 56, 94, 95), on observe une nette tendance à l'hypsodontie. La métacristide est bien développée. Le bassin du trigonide est très creusé, et se trouve totalement circonscrit à l'exception d'une brève ouverture antéro-linguale. Le postérolophide est développé et rejoint l'antérolophide au niveau du métaconide ou à proximité. Une entocristide réunit les bases de l'entoconide et du postérolophide.

- Chez les *Notostylopidae* (fig. 1H ; MNHN CAS 33 à 37 ; 42 à 51), la prémétacristide est représentée par une crête très réduite ou par un simple gonflement sur le flanc antérieur du métaconide. La postmétacristide est bien développée et alignée sur la protocristide en formant un fort antérolophide orienté obliquement. Un postérolophide bien développé rejoint l'antérolophide en position médiane, pratiquement au niveau du métaconide. Une entocristide importante est présente comme chez les *Interatheriidae*.

- Chez les *Isotemnidae* (fig. 1I ; MNHN CAS 54, 64), la structure du trigonide est virtuellement identique à celle observée chez les *Notostylopidae*. La seule différence notable réside dans la présence d'un énorme prémétastylide conique, isolé, et dans l'absence de prémétacristide.

• Chez les *Arctostylopidae* (d'Asie et d'Amérique du Nord), le trigonide est très spécialisé. Chez *Palaeostylops* (fig. 1J), le trigonide est très réduit et, en presumant que le métaconide est situé à proximité de la jonction de l'antérolophide et du postérolophide comme chez les notongulés sud-américains considérés, une énorme métacristide en forme de V peut être observée. Chez *P. iturus* le protoconide est réduit et réuni au métaconide par une faible protocristide. Chez *P. macrodon* (Matthew *et al.* 1929), la prémétacristide semble absente, et le protoconide est une petite cuspidé accolée au métaconide et antérieure à lui. *Arctostylops steini* (Matthew et Granger 1925) (fig. 1K) apparaît plus spécialisé que *Palaeostylops* du fait que la jonction de l'antérolophide et du postérolophide (*i.e.* l'emplacement du métaconide) se trouve en position extrêmement labiale, et que le protoconide semble manquer. La métacristide est réduite à une grande postmétacristide qui, avec le métaconide et le postmétastylide, constitue l'antérolophide.

Par la possession d'une pré- et d'une postmétacristide, *Perutherium* apparaît dérivé par rapport à la condition ancestrale, où les stylides sont présumés avoir été isolés. On ne peut cependant négliger la possibilité que *Perutherium* représente lui-même la condition ancestrale, et que la présence d'un grand prémétastylide conique et isolé chez les *Isotemnidae* corresponde à une condition dérivée. Le point important reste que, par la structure du trigonide, *Perutherium* possède une synapomorphie remarquable des notongulés. Par la structure du talonide, il est généralisé et ne montre pas de structures révélatrices d'affinités avec ce groupe. Par tous ces aspects, *Perutherium* possède une morphologie pouvant être attendue d'un notongulé ancestral ou d'une forme proche.

Dans l'analyse qui précède, quatre morphotypes de base de la structure du trigonide ont été reconnus :

1. Métacristide complète, formant une petite crête sur le flanc lingual du métaconide (*Perutheriidae*, *Henricosborniidae*, *Oldfieldthomasiidae*, *Archaeohyracidae*, *Interatheriidae p.p.*).

2. Postmétacristide en ligne avec la protocristide ; prémétacristide absente ; prémétastylide puissant, isolé, conique (*Isotemnidae*).

3. Prémétacristide très réduite ou disparue ; postmétacristide bien développée et dans le prolongement de la protocristide ; métaconide situé au milieu de l'antérolophide (*Notostylopidae*, *Interatheriidae p.p.*).

4. Trigonide très réduit par le resserrement de la partie antérieure. Un stade de transition entre le trigonide ancestral et celui d'*Arctostylops* peut être observé chez *Palaeostylops*, où le paraconide manque, où le protoconide est très réduit, et la métacristide développée. La réduction du trigonide chez *Arctostylops* est engendrée par la perte du protoconide, des protocristide et prémétacristide ; l'antérolophide est réduit au métaconide, à une énorme postmétacristide, et au postmétastylide (*Arctostylopidae*).

Le premier morphotype est également présenté par certains litopternes du Tertiaire moyen. Chez *Theosodon*, le métaconide est renforcé par un métastylide, et ses flancs antérieur et postérieur portent des petites carènes verticales qui ressemblent à la métacristide observée chez les *Oldfieldthomasiidae* et quelques *Interatheriidae*. Nous

n'avons observé cette structure, ni une structure voisine, chez aucun spécimen de litopterne du Tertiaire ancien, et c'est pourquoi nous considérons la morphologie de *Theosodon* comme l'analogue et non l'homologue de celle des notongulés.

2. — PALÉOBIOGÉOGRAPHIE

En Amérique du Sud, les notongulés sont taxonomiquement diversifiés dans les terrains d'âge riochiquien, conventionnellement attribués au Paléocène supérieur (Patterson et Pascual 1972), en Argentine où cinq familles sont attestées (Henricosborniidae, Notostylopididae, Oldfieldthomasiidae, Interatheriidae, Isotemnidae) (Simpson 1948, 1967), et au Brésil avec deux familles représentées (Notostylopididae et Oldfieldthomasiidae) (Simpson 1967, de Paula Couto 1978). Les cinq familles connues du Riochiquien sont réparties dans les trois sous-ordres Notioprogonia, Typotheria et Toxodonta (Simpson 1967). Cette diversité attestée indique une large radiation des notongulés très vraisemblablement antérieure à leur âge riochiquien.

De récentes études géochronologiques en Argentine montrent que le Riochiquien implique, là tout au moins, le Paléocène moyen et supérieur (Marshall *et al.* 1981). Les remplissages de fissures riochiquiens d'Itaborai, au Brésil, pourraient être d'âge paléocène inférieur (Rodrigues Francisco et de Souza Cunha 1978). Par suite, une origine des notongulés pendant le Crétacé supérieur apparaît cohérente avec leur diversité connue au Paléocène.

En Amérique du Nord, les notongulés du genre *Arctostylops* sont connus d'après un petit nombre de spécimens provenant de quelques localités du Wyoming d'âge soit paléocène supérieur (McKenna 1981, Rose 1981) soit éocène inférieur (Matthew et Granger 1925, Gingerich et Rose 1977). En Asie, les notongulés sont plus fréquents, dans des terrains du Paléocène supérieur et de l'Eocène inférieur (Szalay et McKenna 1971, Dashzeveg 1982), en Chine avec *Sinostylops* (Tang et Yan 1976) et en Mongolie avec *Palaeostylops* (Matthew et Granger 1925). Pour Dashzeveg (*o.c.*), les formes nord-américaine et mongole sont congénériques.

Quatre modèles sont envisageables pour une histoire biogéographique des notongulés :

1. Les notongulés sont originaires d'Asie et, de là, se sont répandus en Amérique du Nord et ensuite en Amérique du Sud (Matthew et Granger 1925, Patterson et Pascual 1972).

2. Ils ont leur origine en Amérique du Nord tropicale (actuellement l'Amérique Centrale en grande partie) et, de là, se sont dispersés vers l'Asie et vers l'Amérique du Sud (Gingerich et Rose 1977, *p.p.* Simpson 1978).

3. Ils ont leur origine en Amérique du Sud et, de là, se sont répandus vers l'Amérique du Nord et vers l'Asie (Hoffstetter 1971, Gingerich et Rose *o.c.*, *p.p.* Simpson 1978).

4. Les taxons asiatiques et nord-américain sont reliés entre eux, mais ne sont pas de vrais notongulés (Simpson 1978), et représentent un exemple frappant de convergence évolutive (Matthew 1915).

Le consensus actuel est que les taxons asiatiques, nord-américain, et sud-américains sont tous des notongulés (Simpson 1978, McKenna 1981), ceci impliquant qu'ils ont un ancêtre commun possédant des caractères de notongulé. En acceptant ce point de vue et en tenant compte des affinités de notongulé de *Perutherium*, nous croyons que le troisième modèle est le plus parcimonieux, et c'est celui que nous privilégions : les notongulés ont pris origine au Crétacé supérieur en Amérique du Sud et, depuis là, une partie d'entre eux s'est répandue en Amérique du Nord et, de là, en Asie.

BIBLIOGRAPHIE

- AUDEBAUD E., LAUBACHER G. et MAROCCO R., 1976. — Coupe géologique des Andes du Sud du Pérou de l'Océan Pacifique au Bouclier Brésilien. *Geol. Rundschau*, 65 (1) : 223-264.
- CLEMENS W.A., LILLEGRAVEN J.A., LINDSAY E.H. et SIMPSON G.G., 1979. — Where, when, and what - a survey of known mesozoic mammal distribution. 7-58 in *Mesozoic mammals: the first two-thirds of mammalian history*. J.A. Lillegraven, Z. Kielan-Jaworowska, W.A. Clemens eds., Berkeley, Univ. California Press.
- DASHZEVG D., 1982. — La faune de Mammifères du Paléogène inférieur de Naran Bulak (Asie centrale) et ses corrélations avec l'Europe et l'Amérique du Nord. *Bull. Soc. géol. France*, (7) 24 (2) : 275-281.
- GILL T., 1872. — Arrangement of the families of mammals with analytical tables. *Smiths. Misc. Coll.*, 11 (1) : I-VI, 1-98.
- GINGERICH Ph. D. et ROSE K.D., 1977. — Preliminary report on the American Clark Fork mammal fauna, and its correlation with similar faunas in Europe and Asia. *Geobios*, Mém. spéc. 1 : 39-45.
- GRAMBAST L., MARTINEZ M., MATTAUER M. et THALER L., 1967. — *Perutherium altiplanense* nov. gen., nov. sp., premier mammifère mésozoïque d'Amérique du Sud. *C.R. Acad. Sc. Paris*, (D) 264 : 707-710.
- HOFFSTETTER R., 1972. — Le peuplement mammalien de l'Amérique du Sud. Rôle des continents austraux comme centre d'origine de diversification et de dispersion pour certains groupes mammaliens. *An. Acad. Brasil. Ciênc.*, 43 (suppl.) : 125-144.
- KIELAN-JAWOROWSKA Z., BOWN Th.M. et LILLEGRAVEN J.A., 1979. — Eutheria. 221-258 in *Mesozoic mammals: the first two-thirds of mammalian history*. J.A. Lillegraven, Z. Kielan-Jaworowska, W.A. Clemens eds., Berkeley, Univ. California Press.
- McKENNA M.C., 1981. — Early History and Biogeography of South America's Extinct Land Mammals. 43-77 in *Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental Drift*. R.L. Ciochon and A.E. Chiarelli eds., Plenum Press, New York and London.
- MARSHALL L.G., BUTLER R.F., DRAKE R.E. et CURTIS G.H., 1981. — Calibration of the beginning of the Age of Mammals in Patagonia. *Science*, 212 : 43-45.
- MATTHEW W.D., 1915. — A revision of the lower Eocene Wasatch and Wind River faunas. part. 4. — Entelonychia, Primates, Insectivora (part.). *Amer. Mus. Nat. Hist.*, 34 : 429-483.
- MATTHEW W.D. et GRANGER W., 1925. — Fauna and correlation of the Gashato Formation of Mongolia. *Am. Mus. Novit.*, 189 : 1-12.
- MATTHEW W.D., GRANGER W. et SIMPSON G.G., 1929. — Additions to the fauna of the Gashato Formation of Mongolia. *Am. Mus. Novit.*, 376 : 1-12.
- PATTERSON B. et PASCUAL R., 1972. — The fossil mammal fauna of South America. 247-309 in *Evolution, Mammals and Southern Continents*. A. Keast, F.C. Erk and B. Glass eds., State Univ. New York Press, Albany.
- PAULA COUTO C. de, 1978. — Ungulados Fósseis do Riochiquense de Itaboraí, Estados de Rio de Janeiro, Brasil, III - Notoungulata e Trigonostylopoidea. *An. Acad. Brasil. Ciênc.*, 50 (2) : 220-226.
- PORTUGAL J.A., 1974. — Mesozoic and Cenozoic stratigraphy and tectonic events of Puno - Santa Lucia area, Department of Puno, Peru. *Bull. Am. Assoc. Petrol. Geol.*, 58 (6) : 982-999.
- REIG O., 1981. — Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. *Monographiae Naturae*, 1 : 5-162.
- RODRIGUES FRANCISCO B.H. et SOUZA CUNHA F.L. de, 1978. — Geología e Estratigrafia da Bacia de Sao José, Município de Itaboraí. *An. Acad. Brasil. Ciênc.*, 50 (3) : 381-416.
- ROSE K.D., 1981. — The Clarkforkian land-mammal age and mammalian faunal composition across the Paleocene-Eocene boundary. *Univ. Michigan Pap. Paleont.*, 26 : 1-190.
- ROTH S., 1903. — Los ungulados sudamericanos. *An. Mus. La Plata, Paleont. Argentina*, 5 : 1-36.
- SIGÉ B., 1968. — Dents de micromammifères et fragments de coquilles d'œufs de dinosauriens dans la faune de Vertébrés du Crétacé supérieur de Laguna Umayo (Andes péruviennes). *C.R. Acad. Sc. Paris*, (D) 267 : 1495-1498.

- SIGÉ B., 1972. — La faunule de mammifères du Crétacé supérieur de Laguna Umayo (Andes péruviennes). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, (3) 99 (Sc. Terre 19) : 375-405.
- SIMPSON G.G., 1934. — Provisional classification of extinct South American mammals. *Amer. Mus. Novit.*, 750 : 1-21.
- SIMPSON G.G., 1948. — The beginning of the age of mammals in South America. Part. 1. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 91 (1) : 1-232.
- SIMPSON G.G., 1964. — Los mamíferos casamayorenses de la Coleccion Tournouër. *Rev. Mus. Arg. Cien. Nat. «Bernardino Rivadavia»*, Paleont., 1 (1) : 1-21.
- SIMPSON G.G., 1967. — The beginning of the age of mammals in South America. Part II. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 137 : 1-259.
- SIMPSON G.G., 1978. — Early mammals in South America: fact, controversy, and mystery. *Proc. Amer. Phil. Soc.*, 122 (5) : 318-328.
- SZALAY F.S. et MCKENNA M.C., 1971. — Beginning of the age of mammals in Asia: the late Paleocene Gashato fauna, Mongolia. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 114 : 271-317.
- TANG Y. et YAN D., 1976. — Mammifères paléocènes de Xiuchan et Qianshan dans la Province de Anhui. *Vertebrata Palasiatica*, 14 : 91-99.
- TEDFORD R.H., 1974. — Marsupials and the new paleogeography. 109-126 in *Paleogeographic provinces and provinciality*. Ch. Ross ed., Soc. Econ. Pal. & Min., spec. pub. 21.