Morphologie dentaire et régime alimentaire des reptiles marins du Mésozoïque: revue critique et réévaluation

Marie-Céline BUCHY¹

¹ Museo del Desierto, Saltillo, Coahuila, Mexique. Present address : 1, Tossen Hat, F-22140 Kermoroc'h. mcbuchy@gmail.com

RÉSUMÉ - Il est proposé une revue commentée et critique des typologies dentaires des reptiles marins du Mésozoïque établies par différents auteurs, afin d'en proposer une synthèse débarrassée de préjugés fonctionnels. L'examen des contenus gastriques fossiles montre que très peu permettent de déduire le régime d'un fossile en relation avec sa morphologie dentaire; en conséquence, seul l'actualisme est susceptible d'éclairer l'éventuelle fonction des morphotypes dentaires fossiles. Une expérience est proposée afin de définir dans quelle mesure la morphologie dentaire de tétrapodes aquatiques actuels est comparable à celle des reptiles marins fossiles. Si certaines morphologies se révèlent similaires entre fossiles et actuels au niveau de l'analyse, l'étude du régime des actuels ne démontre qu'un large opportunisme trophique sans lien évident avec la morphologie dentaire. Il en est conclu que les similarités morphologiques ne peuvent être mises en relation fonctionnelle avec des adaptations trophiques qui seraient partagées entre fossiles et actuels: la seule morphologie dentaire d'un reptile marin fossile ne permet pas de déduire son régime alimentaire.

Mots clés : reptiles marins - Mésozoïque - régime alimentaire - contenus gastriques - actualisme

Tooth morphology and diet of Mesozoic marine reptiles: a critical review and reappraisal - An annotated and critical review of dental typologies of Mesozoic marine reptiles established by several authors is given, in order to present a synthesis free from functional preassumption. A review of fossil gastric contents demonstrates that few allow to determine the diet of a fossil in relation to its tooth type; therefore, actualism only is likely to enlighten a possible function of fossil dental morphotypes. An experiment is presented in order to define to what extent dental morphology of Recent aquatic tetrapods may compare to the fossils'. Some morphologies do appear similar at the level of analysis between fossils and Recent animals, however, a study of the diet of Recent animals merely demonstrates a wide trophic opportunism -with no obvious link to tooth morphology. It is here concluded that the morphological similarities cannot be functionally linked to trophic adaptations shared by fossil and Recent animals : the sole dental morphology of a fossil marine reptile does not allow to deduce its diet.

Key words: marine reptiles - Mesozoic - diet - gastric contents - actualism

INTRODUCTION

L'observation de la morphologie des couronnes dentaires des reptiles marins du Mésozoïque (Jurassique et Crétacé) permit à Massare (1987) de reconnaître 7 morphotypes dentaires. Cet auteur attribue à chaque morphotype une fonction, et, par transposition des données sur la morphologie dentaire et le régime alimentaire de tétrapodes aquatiques actuels, un type de proies préférentiel. Les conclusions à propos du régime alimentaire des fossiles déduites de la morphologie dentaire et de la comparaison avec les actuels sont ensuite validées par les rares contenus gastriques connus, et les fossiles assignés à des guildes désignées chacune par une fonction. Il est à noter que dès 1913, Dollo avait suivi une démarche identique afin de définir le régime alimentaire des mosasaures.

L'équivalence des écosystèmes durant le Mésozoïque et entre le Mésozoïque et l'actuel n'est pas prouvée; le milieu marin cependant semble caractérisé par une grande stabilité structurelle: si les acteurs changent, la structure des chaînes trophiques apparaît stable depuis le Paléozoïque (Campbell & Valentine, 1977; Copper, 1988; Biju-Duval, 1994; Maisey, 1994). Des tétrapodes très divers apparaissent dans les réseaux trophiques marins actuels, avec des tolérances alimentaires larges, surtout en domaine pélagique (Schmidt-Nielsen & Fänge, 1958; Gaskin, 1982; King, 1983; Ridgway & Harrison, 1987; Nybakken, 1988; Watson, 1991; Estes et al., 1998; Kästle, 1993; fig. 1). Cependant, ils n'interviennent en général qu'en fin de chaîne, et s'ils ont des prédateurs, ce sont eux-mêmes des tétrapodes. Ils participent à des réseaux parallèles, qui ne respectent pas la structuration en fonction de la taille des chaînes établies entre animaux marins «primaires» (Collignon, 1991; Nybakken,



Figure 1 - Position schématique des tétrapodes dans les réseaux trophiques marins actuels. Les déjections et produits de décomposition de ces animaux alimentent les chaînes de recyclage (bactérien ou autre) non indiquées ici. F: organismes filtreurs du benthos.
Figure 1 - Sketch of trophic position of tetrapods in Recent marine trophic webs. Excrements and decay products of these animals supply the recycling chains (bacterian or other) not shown here. F: benthic filtering organisms.

1988; Barnabé & Barnabé-Quet, 1997): à proies identiques, un poisson planctonophage et une baleine n'ont pas les mêmes prédateurs (voir par exemple Nybakken, 1988). Ainsi, aucun tétrapode n'occupe une position intermédiaire comparable à celle du maquereau par exemple (Barnabé & Barnabé-Quet, 1997). Même les siréniens qui sont parfois la proie de requins, ne sont jamais la proie de poissons de taille moyenne comme les poissons herbivores au régime similaire (Ridgway & Harrison, 1987; Nybakken, 1988; Barnabé & Barnabé-Quet, 1997). Cette situation pourrait être liée à la taille des tétrapodes marins, en général plus grands que les poissons carnivores, ou à leur répartition géographique. La participation à des chaînes parallèles, greffées sur les chaînes marines primaires auxquelles ils ne semblent pas essentiels, est sans doute à mettre en relation avec leur «histoire écologique»: leurs ancêtres étaient terrestres, et ils restent liés au milieu aérien au moins par la respiration (Gaskin, 1982). Les reptiles marins du Mésozoïque connurent une histoire écologique similaire (Bardet, 1992); la démarche de Dollo (1913), Massare (1987) et d'autres après eux est basée sur l'hypothèse selon laquelle suite à un chemin évolutif similaire, certains tétrapodes aquatiques actuels occupent la même niche écologique que certains fossiles occupaient.

En ce qui concerne les adaptations morphologiques à un environnement, la structure réalisée par un organisme n'est pas nécessairement l'optimum répondant à la fonction, mais résulte aussi de contraintes internes (par exemple Gould & Vrba, 1982; Gould & Lewontin, 1984). L'établissement de catégories morphologiques dentaires repose sur l'analyse de la morphologie fonctionnelle (sensu Gans, 1986): si une même morphologie dentaire observée correspond à un même mode de traitement des aliments, cela suggère une relation entre structure (la morphologie dentaire) et fonction (le mode d'alimentation et par extension le type de proies). Comme l'observation directe du comportement est impossible chez les fossiles, ce sont les actuels qui font le lien entre structure et fonction (actualisme). Encore faut-il prouver à la fois la validité du lien chez les actuels, et l'équivalence des morphologies observées entre actuels et fossiles. L'établissement de catégories dentaires constitue un détournement du quatrième point de l'analyse du système proie-prédateur établie par Gans (1986): si l'on observe que chaque variant comportemental correspond à un variant morphologique, alors la probabilité du lien proposé entre structure et fonction est renforcée. Établir des morphotypes dentaires et attribuer à chacun d'entre eux une fonctionnalité propre, un type de proie et enfin en faire la marque de l'appartenance à une guilde trophique, revient à observer des variants morphologiques et à leur attribuer d'office et obligatoirement des comportements différents. Cette démarche est intimement liée au concept d'adaptation, mais ignore d'une part l'opportunisme trophique (Cadée, 1984) et, d'autre part, l'élasticité des structures biologiques, qui peuvent réaliser une même fonction à partir de matériaux différents - ou des fonctions différentes à partir de mêmes matériaux (Gould & Vrba, 1982). Déduire un ensemble complexe d'interactions et de contraintes comme la prédation (Endler, 1986; Gans, 1986; Boucot, 1990) de la seule morphologie de la couronne dentaire - toujours simple - d'un reptile marin apparaît alors au premier abord un non-sens biologique. Le présent travail revient sur la morphologie dentaire des reptiles marins fossiles afin d'établir une typologie 'neutre', et tente de juger de la pertinence des comparaisons morphologiques et des équivalences fonctionnelles avec les tétrapodes aquatiques actuels.

ANALYSE CRITIQUE DES TYPOLOGIES ÉTABLIES

Les critères considérés par Massare (1987) comme importants afin de réaliser la fonction assignée à chaque type dentaire sont (tabl. 1): la forme de l'apex, le type d'usure, les carènes, la taille relative des dents et la forme de la couronne («tooth shape»), qui sont ici brièvement commentés.

La forme de l'apex constitue un critère évident mais difficile à mettre en catégories. Il existe en effet un continuum depuis les couronnes très pointues jusqu'aux couronnes bulbeuses, et la perception du caractère pointu est liée à la hauteur de la couronne et à sa taille absolue; dans le cas de petits prédateurs - ou de petites proies - la portée de ce caractère évaluée à l'échelle humaine n'est sans doute pas toujours correctement appréhendée. De plus, la forme de l'apex considérée est celle de l'apex de la dent neuve, non usée, donc parfois arbitrairement reconstituée puisque tous les reptiles marins fossiles ne sont pas connus par des couronnes dentaires complètes. Un apex «pointu» est associé à

Tableau 1 - Caractéristiques morphologiques des couronnes dentaires, utilisées pour déterminer l'appartenance des animaux à une guilde, traduit de Massare (1987). Les cases en italique gras indiquent les «traits importants» de chaque type dentaire explicités dans le texte original. La différence entre les guildes perceuse II et générale «pourrait n'être pas significative» (Massare 1987), et aucun trait caractéristique de cette dernière n'est proposé.

 Table 1 - Morphological characteristics of tooth crowns, used to determine the guild the animals belonged to, translated from Massare (1987). In italics bold are the «important features» of each tooth type as explicified in the original text. The difference between Pierce II and General guilds «may not be significant» (Massare, 1987) and no characteristic feature of the latter is given.

Guilde	Forme de l'apex	Type d'usure	Carènes	Taille relative	"Shape of largest tooth"
Coupeuse (cut)	pointu	cassures courantes, arrondies et polies	2 ou plus, parfois crénelées	en général <0,20 mais varie	1,5-2,5
Perceuse II (pierce II)	pointu	apex parfois cassé et poli	en général 2, non crénelées	0,15-0,25	en général 2,0-3,0
Perceuse I (pierce I)	pointu	rare	aucune, ou juste en haut de la couronne	>0,30; en général plus	en général >3,5; jamais <3,0
Générale (general)	assez pointu	apex arrondi	aucune	0,15-0,25	en général 2,0-3,0; atteint rarement 3,5
Fracasseuse (smash)	arrondi mais aigu	apex arrondi et poli	aucune	≤0,15; en général <0,10	2,0-3,0
Écraseuse (crunch)	mousse à surface rugueuse	apex lissé et poli	aucune	≤0,15	1,5-2,5
Broyeuse (crush)	très mousse	abrasion de la surface	aucune	0,10-0,15	<1,0

la pénétration de la proie, et attribue à la dent une fonctionnalité perceuse, alors qu'un apex mousse ne lui permet pas de percer, et la proie serait immobilisée par la force développée lors de l'occlusion de la mandibule.

Il existe deux types d'usure: cassures et abrasion, les cassures étant en général suivies d'abrasion des arêtes si la dent reste en fonction. Les cassures sont associées à des chocs contre des objets durs, tandis que l'abrasion est due au traitement prolongé de proies ou de parties de proies (que les proies soient «molles» - voir plus loin - ou que le contact avec les parties dures soit non traumatique). Pourtant, l'observation de la denture de différents odontocètes et crocodiles actuels indique que ces «cassures» obliques ont parfois pour origine le frottement des dents inférieures et supérieures lors de l'occlusion, qui créent et entretiennent des arêtes aiguës sur des dents coniques au départ «simples». L'interprétation de l'usure est donc délicate, et nécessiterait une étude approfondie des actuels avant de pouvoir conclure sur les quelques dents qui nous parviennent d'un fossile. Les plus significatives des cassures pourraient être les cassures subhorizontales de l'apex, car les apex des dents coniques n'entrent jamais en contact lors de l'occlusion, du moins pour les reptiles marins connus par un matériel assez complet; ces cassures sont donc probablement dues à un objet extérieur dur - ce qui ne signifie pas qu'il a été avalé. Même alors, il est difficile de distinguer entre cassure polie par l'usage subséquent et abrasion intense.

Selon Massare (1987), le trait caractéristique de la guilde coupeuse est la présence d'au moins deux carènes. À l'examen du tableau 1, il apparaît que c'est plus la « forme de la dent» («tooth shape») qui distingue ces dents coupeuses des dents de la guilde perceuse II. Ces dernières peuvent aussi posséder deux carènes, mais sont plus élancées, avec des carènes plus discrètes, avec tout ce que cela implique de subjectivité dans la définition de ces caractères, et donc aussi un continuum et des guildes qui se superposent. La fonction attribuée aux carènes est due à l'analogie avec un couteau. Le mouvement du couteau, qui est efficace s'il y a glissement sur l'objet, est rendu possible par la forme courbe de ces dents, qui glissent contre la proie lors de l'occlusion (Rieppel, 1979). Une coupure n'est donc pas obtenue par les seules carènes, mais en conjonction avec un mouvement. Et en effet, ces dents sont souvent usées le long de la carène convexe (mésiale ou mésiolabiale), plus fortement à l'apex.

Massare (1987) groupe avec ces dents courbes, comprimées, à deux carènes mésiale et distale alignées, les dents à section triangulaire et multiples carènes irrégulières sur tout le pourtour de la couronne, connues chez certains pliosaures (Tarlo, 1960), dans la guilde coupeuse, tout en reconnaissant deux morphotypes. Les carènes sont en effet automatiquement réputées coupeuses, alors qu'une étude fonctionnelle de cette morphologie, difficilement comparable à un couteau, manque. Les carènes sont des plis de l'émail, le tissu le plus dur de la dent (Peyer, 1968), et il est impossible d'écarter un rôle de stabilisation et de renfort de la couronne, en particulier quand les carènes multiples sont plus nombreuses sur la face concave (linguale) de la dent.

La taille relative des dents est la «hauteur de la couronne / largeur du crâne au niveau des carrés» ou «/ largeur maximale du crâne au niveau des fosses temporales ou de la mandibule au niveau de l'articulation», si la conservation du fossile le permet: c'est une estimation de la largeur du gosier du prédateur mise en relation avec la taille maximale des proies (Massare, 1987). Cependant, l'utilisation que fait l'auteur de ce rapport souffre d'incohérence. Déterminé pour quelques mammifères marins, il n'est plus pris en compte par la suite dans l'analyse des fossiles, dont les valeurs ne s'accordent pas avec les conclusions tirées des formes actuelles. Sa validité est donc sujette à caution, et son calcul inaccessible pour de nombreux fossiles écrasés ou incomplets. Il s'agit d'une tentative de quantifier la taille des dents par rapport à celle du crâne et de la proie, mais les catégories retenues comme critères marquent les difficultés d'interprétation : ainsi par exemple, la différence entre «en général <0,20 mais varie» et «entre 0,15 et 0,25» (tabl. 1) n'est pas explicitée.

Enfin, Massare (1987) utilise le rapport «hauteur de la couronne / diamètre de la couronne à la base» («tooth shape»), noté h/d ici, afin de quantifier la robustesse des dents. Dans le cas de dents comprimées, l'auteur considère la moyenne des longueur et largeur, mais n'indique pas le protocole de mesure de la hauteur des dents à courbure marquée. De plus, les dents comprimées dans leur grande majorité sont aussi celles qui possèdent des carènes, et sont déjà placées sur ce seul caractère dans la catégorie coupeuse. Courbure et compression modifient la résistance mécanique des dents, et plus précisément la direction dans laquelle la force est le mieux supportée. Ce rapport n'est donc valide dans ce contexte que pour comparer des couronnes coniques, à section circulaire ou sub-circulaire, droites ou peu courbes, afin d'en quantifier la robustesse.

Les critères utilisés ne concernent donc en pratique que les couronnes dentaires; de même, lors de la comparaison avec les actuels, seule la morphologie de la couronne est prise en compte.

À partir de cette typologie fonctionnelle, d'autres auteurs ont intégré des formes non prises en compte dans l'étude originale, élargi la démarche en tenant compte des capacités locomotrices, au contraire restreint l'ensemble taxinomique étudié, ou encore considéré des ensembles de taxa cooccurrents (au degré de résolution accessible), paléoenvironnements supposés et proies disponibles (Mazin, 1988; Massare, 1988; Lingham-Soliar, 1991; Vignaud, 1997). La typologie originale de Massare (1987) ou du moins des critères très similaires, restent le point de départ de ces études. Aucune ne revient sur la relation supposée entre forme et fonction déduite de l'application du principe d'actualisme aux seules couronnes dentaires. Certains auteurs ont aussi considéré la forme du crâne (Sanz, 1980; Taylor, 1987; Mazin, 1988), voire reconstitué la musculature manducatrice (McGowan, 1973; Kirton, 1983; Vogt, 1983; Rieppel, 1989; Taylor, 1992; Taylor & Cruickshank, 1993; Lingham-Soliar, 1995). Il apparaît pourtant qu'avant de considérer le crâne dans son ensemble, d'autres caractères de la dentition peuvent en théorie influer sur la résistance ou la durée d'utilisation et donc la fonctionnalité des dents: implantation, nombre de générations dentaires, ou encore morphologie de la racine. L'impact de chacun de ces caractères sur la fonctionnalité des dents des actuels et plus encore des fossiles est difficile à juger de façon expérimentale (voir plus loin). Cependant, si actuels et fossiles ont suivi le même chemin évolutif pour aboutir à une même position trophique au sein d'écosystèmes équivalents, l'examen des transformations - ou absence de transformations - affectant ces différents caractères de la denture devrait en théorie éclairer celles qui sont liées à l'adoption d'une nouvelle niche écologique.

MODIFICATIONS DE LA DENTURE LIÉES À UN MODE DE VIE MARIN SECONDAIRE

Le tableau 2 présente les caractères dentaires de quelques exemples de reptiles marins fossiles et mammifères marins actuels, considérés caractéristiques des groupes auxquels ils appartiennent au regard de la problématique abordée dans cette étude. Ces caractères concernent l'implantation, la différenciation de la denture, celle de la couronne, l'occlusion, la racine, le nombre de dents et de générations dentaires, et le mode de remplacement (Buchy, 1998). Sont aussi présentés les morphotypes ancestraux terrestres supposés, d'après les hypothèses d'ascendance proposées dans la littérature. Les références sont données dans le tableau. Si l'occupation d'une niche trophique marine implique des contraintes sur la denture, elles devraient être repérables sur cet échantillon de tétrapodes marins. Or, à l'examen du tableau 2, aucune tendance claire ne se dégage, ni au sein des groupes fossiles ni entre groupes fossiles et actuels.

Implantation

Tous les pinnipèdes et siréniens conservent la thécodontie initiale. En revanche, celle-ci s'altère chez les odontocètes, qui présentent à différents degrés une implantation tendant vers l'aulacodontie, complètement réalisée chez *Delphinus*. Cette altération par rapport au schéma ancestral hypothétique au sein du groupe fréquentant le plus la haute mer est en contradiction avec les données observées chez les fossiles. En effet, les groupes réputés les meilleurs nageurs acquièrent une thécodontie secondaire (sauroptérygiens; la condition des mosasaures est débatue: voir Lee [1997], Zaher & Rieppel [1999], Caldwell [2007]) ou conservent la thécodontie initiale (thalattosuchiens), à l'exception notée par Mazin (1983) de certains ichthyosaures aulacodontes.

Différenciation de la denture

Seuls quelques fossiles peuvent être considérés hétérodontes (*Placodus*, *Grippia*, *Carinodens*), certains présentent une anisodontie poussée (*Simosaurus*, *Liopleurodon*). Pour les actuels, les cas sont variés, et si les dentures sont toutes dédifférenciées et simples par rapport au type mammalien, certaines sont hétérodontes, que ce soit sur une même mâchoire ou entre mâchoires supérieure et inférieure.

Différenciation de la couronne, occlusion

Toutes les couronnes fossiles sont haplodontes et l'occlusion est croisée, sauf chez les placodontes (Vogt, 1983). Mais il est difficile de conclure à ce propos, car certaines mandibules sont inconnues, et même dans les cas de préservation en volume, la fossilisation peut avoir modifié l'occlusion originelle. Tous les odontocètes sont haplodontes, mais l'occlusion est parfois opposée (chez *Delphinapterus*). De nombreux pinnipèdes sont haplodontes, ou plexodontes mais différemment du type mammalien classique (*Lobodon*, dont les postcanines sont dentelées); l'occlusion est toujours croisée. Morses et siréniens conservent des molaires plexodontes dont les reliefs sont rapidement usés (occlusion opposée).

Racines

Sauf dans le cas des siréniens, les racines des actuels tendent à devenir simples, et celles des fossiles le restent.

Nombre de dents

Deux tendances inverses se dégagent chez les cétacés: soit, la réduction du nombre de dents, extrême chez les mysticètes, soit la polyodontie. En revanche, pinnipèdes et siréniens restent tous oligodontes. Le nombre de dents est clairement réduit chez les placodontes, alors que tous les autres fossiles restent, sur la base du matériel disponible, polyodontes.

Générations dentaires

Tous les fossiles considérés ici restent polyphyodontes, alors que les odontocètes actuels perdent leur seconde génération dentaire. Les pinnipèdes restent diphyodontes, même si les dents de lait sont en général perdues tôt. Les siréniens ont des molaires remplacées sur un mode similaire à celui des éléphants auxquels ils seraient apparentés (Fischer & Tassy, 1993).

Conclusions

Les mammifères marins montrent donc une tendance à la dédifférenciation des couronnes et des racines, en plus de la dédifférenciation de la denture. Il en résulte ainsi une forme similaire à celle des dents des fossiles, pour lesquels cette morphologie n'est pas liée au milieu marin, mais plésiomorphe. L'évolution de ces derniers ne modifie en effet pas la forme «simple» des dents, mais d'autres caractères de la denture (implantation surtout). Comme il a été souligné plus haut, l'importance fonctionnelle de ces caractères de la denture est inconnue. Cependant l'absence de remplacement des dents des odontocètes est le trait le plus énigmatique, et surtout qui fait le plus douter de la validité d'une comparaison fonctionnelle avec des reptiles aux dents remplacées tout au long de leur vie (voir plus loin).

Il apparaît donc que le point de départ de la démarche de Dollo (1913) ou Massare (1987) est justifié:

Tableau 2 - Caractères dentaires de quelques reptiles et mammifères marins représentatifs de leur groupe et du morphotype ancestral supposé de chaque groupe. L'implantation dentaire des mossaures est sujète à débat: subthécodonte (Lee, 1997), subpleurodonte (Zaher & Rieppel, 1999) ou thécodonte (Caldwell, 2007).
 Table 2 - Dental characters of some marine reptiles and mammals representative of their group, and of the supposed ancestral morphotype for each group. Tooth implantation in mossaurs in debate: subthecodont (Lee, 1997), subpleurodont (Zaher & Rieppel, 1999) or thecodont (Caldwell, 2007).

	Taxon et référence(s)	Implantation	Denture	Couronne et occlusion	Racine	Nombre de dents	Générations dentaires et remplacement
Placodontes, ichthyo ancestral supposé (M	saures et sauropterygiens: morphotype (azin, 1988; Storrs, 1991)	?subthécodonte	homodonte (?anisodonte)	halodonte, occlusion croisée	simple	polyodonte	polyphyodonte
Placodontes	Placodus gigas Agassiz, 1833 (Rieppel, 1995)	thécodonte, molariformes ankylosées	hétérodonte	haplodonte, occlusion opposée	simple	réduit, quasi constant	polyphyodonte, remplacement vertical
	<i>Psephoderma alpinum</i> v. Meyer, 1858 (Pinna & Nosotti, 1989; Mazin & Pinna, 1993)	thécodonte ankylosé	anisodonte	haplodonte, mandibule incomue	simple	réduit, quasi constant	polyphyodonte, remplacement vertical
Ichthyosaures	<i>Grippia longirostris</i> Wiman, 1928 (Motani, 1997)	subthécodonte	hétérodonte	haplodonte, occlusion croisée	simple	polyodonte	polyphyodonte, remplacement postérointerne
	Himalayasaurus tibetensis Dong, 1972 (Mazin, 1988)	?thécodonte	homodonte	haplodonte, occlusion croisée	simple	polyodonte	polyphyodonte, remplacement inconnu
	Ophthalmosaurus icenicus Seeley, 1874 (McGowan & Motani, 2003)	aulacodonte	homodonte	haplodonte, occlusion croisée	simple	polyodonte	polyphyodonte, remplacement postérointerne
Sauropterygiens	Lariosaurus balsami Curioni, 1847 (Tschanz, 1989)	thécodonte	anisodonte	haplodonte, occlusion croisée	simple	polyodonte	polyphyodonte, remplacement postérointerne
	<i>Kimmerosaurus langhami</i> Brown, 1981 (Brown <i>et al.</i> , 1986)	thécodonte	isodonte	haplodonte, occlusion croisée	simple	polyodonte	polyphyodonte, remplacement postérointerne
	Liopleurodon ferox Sauvage, 1873 (Noè, 2001)	thécodonte	anisodonte	haplodonte, occlusion croisée	simple	polyodonte	polyphyodonte, remplacement postérointerne
Thalattosuchiens: m 1982; Vignaud, 1995	orphotype ancestral supposé (Buffetaut,	thécodonte	homodonte (?anisodonte)	haplodonte, occlusion croisée	simple	polyodonte	polyphyodonte, remplacement vertical
Thalattosuchiens	Steneosaurus Geoffroy Saint Hilaire, 1825 (Vignaud, 1997)	thécodonte	homodonte éventuellement anisodonte	haplodonte, occlusion croisée	simple	polyodonte	polyphyodonte, remplacement vertical
Mosasaures: morphc (DeBraga & Carroll, 1998)	type ancestral supposé varanoïde terrestre , 1993) / pythonomorphe basal (e.g. Lee,	pleurodonte	homodonte (?anisodonte)	haplodonte, occlusion croisée	simple	polyodonte	polyphyodonte

Générations dentaires et remplacement	polyphyodonte, remplacement postérointerne	polyphodonte, remplacement postérointerne	diphyodonte	monophyodonte	monophyodonte	monophyodonte	monophyodonte	monophyodonte	diphyodonte	diphyodonte	diphyodonte (perte des dents de lait tôt)	diphyodonte (perte des dents de lait tôt)	diphyodonte (perte des dents de lait tôt)	?diphyodonte	remplacement horizontal quasi illimité
Nombre de dents	polyodonte	polyodonte	oligodonte	polyodonte	polyodonte	réduit	réduit	réduit	oligodonte	oligodonte	oligodonte	oligodonte	oligodonte	oligodonte	oligodonte
Racine	simple	simple	complexe	simple	simple	simple	simple	simple	complexe	simple	simple	complexe	simple	complexe	complexe
Couronne et occlusion	haplodonte, occlusion croisée	haplodonte, mandibule inconnue	plexodonte (molaires tricuspides)	haplodonte, occlusion croisée	haplodonte, occlusion croisée	haplodonte	haplodonte, occlusion opposée	haplodonte	plexodonte, occlusion opposée	"plexodonte", occlusion opposée	haplodonte, occlusion croisée	plexodonte, occlusion croisée	haplodonte, occlusion croisée	plexodonte, molaires bunolophodontes bilophodontes, occlusion opposée	"plexodonte", occlusion opposée
Denture	anisodonte	anisodonte	hétérodonte, complète (4,1,4,3)	homodonte, légère anisodontie	hétérodonte secondaire	hétérodonte secondaire (dignathique)	homodonte		hétérodonte	hétérodonte	anisodonte	hétérodonte	anisodonte	hétérodonte, complète (4,1,4,3)	hétérodonte altérée (molaires seules sur la mandibule)
Implantation	"thécodonte"	"thécodonte"	thécodonte	aulacodonte	thécodonte (altérée sur la mâchoire supérieure)	thécodonte (altérée)	mâchoire supérieure aulacodonte, mandibule thécodonte	thécodonte	thécodonte	thécodonte	thécodonte	thécodonte	thécodonte	thécodonte	thécodonte
Taxon et référence(s)	Clidastes propython Cope, 1869 (Russell, 1967)	Globidens dakotaensis Russell, 1975	ancestral supposé (Gingerich et al., 1983)	Delphinus delphis Linnaeus, 1758	Platanista gangetica (Roxburgh, 1801)	Kogia breviceps (de Blainville, 1838)	Delphinapterus leucas (Pallas, 1776)	Mesoplodon bidens (Sowerby, 1804)	otype ancestral supposé (Szalay et al.,	Odobenus rosmarus (Linnaeus, 1758)	Otaria flavescens (Shaw, 1800)	<i>Lobodon carcinophaga</i> (Hombron & Jacquinot, 1842)	Halichoerus grypus (Fabricius, 1791)	e ancestral supposé (Szalay <i>et al.</i> , 1993)	Trichechus manatus Linnaeus, 1758
	Mosasaures		Cétacés: morphotype	Cétacés (Gaskin, 1982; Ridgway &	Harrison, 1987; Watson, 1991; obs. pers.)	<u> </u>			"Pinnipèdes" morphe 1993)	"Pinnipèdes" (King, 1983;	Ridgway & Harrison, 1987;	008. pers.)	<u> </u>	Siréniens: morphotyp	Sirénien (Ridgway & Harrison, 1987)

l'acquisition d'un mode de vie marin secondaire s'accompagne d'une simplification de la forme des dents des mammifères marins, qui miment alors la condition plésiomorphe des dents des reptiles fossiles, tandis qu'aucun autre caractère de la denture ne présente de convergence claire qui pourrait s'expliquer par les contraintes liées à une réadaptation au milieu marin. La morphologie des couronnes dentaires semble donc bien avoir une influence importante sur la capacité à occuper une niche trophique. Notons quand même que, puisque seule semble compter la forme de la couronne, les poissons ne devraient pas être écartés de ces études.

SYNTHÈSE TYPOLOGIQUE

Validée, la même démarche typologique a été suivie afin de grouper les couronnes dentaires des reptiles marins du Mésozoïque dans des sous-ensembles morphologiquement cohérents, l'ensemble de départ étant l'ensemble des dents connues des espèces de reptiles marins, observées pour la plupart personnellement en collection ou d'après la littérature (Bardet, 1992, 1995 et Vignaud, 1995 constituant une liste de base des taxons valides ; pour les taxons plus récents il est renvoyé aux descriptions originales). Correspondant à une synthèse des typologies précédemment établies, la typologie présentée ici est très proche des typologies antérieures (tabl. 3); l'ensemble des critiques émises à leur propos est aussi valable pour celle-ci, à l'exception des critiques concernant l'extrapolation de la fonction à partir de la forme. Il ne s'agit ici que de morphotypes.

En pratique, des moulages de dents (chaque couronne isolée même si provenant d'un même animal), des photos et des illustrations ont été observées comme un ensemble d'objets à trier selon leur seule forme (par l'auteur et trois autres expérimentateurs). À partir de cette classification 'neutre', l'auteur est revenu sur la taxonomie des dents, la morphologie de la denture et du crâne, afin d'afiner les types de façon à intégrer hétédontie et anidodontie éventuelles, orientation originelle des couronnes, etc.

Le tri apparaît dichotomique (fig. 2): Les premières couronnes discriminées sont toujours les couronnes plates ou bulbeuses; il est reconnu que toutes les autres couronnes sont coniques. Le type A est donc défini par un rapport h/d proche de 1 et comprend par exemple Placodus, Globidens ou Carinodens. Cependant, des couronnes appartenant aux mêmes taxons se trouvent ensuite classées dans des catégories différentes, ce qui marque une réelle hétérodontie; il est donc nécessaire dans ce cas de distinguer des sous-types de dentures. Dans le sous-type A1, les dents les plus rostrales sont proclives et le crâne massif (comme par exemple chez *Placodus* et le mosasaure *Globidens*, sous-type A1); dans le sous-type A2, les dents rostrales sont aiguës, élancées et/ou verticales et le crâne plus longirostre (certains ichthyosaures du Trias et par exemple le mosasaure Carinodens, sous-type A2).

Parmi les dents reconnues coniques, viennent ensuite les dents très massives (h/d<1,8, type B), en dôme,

ornementées de rides irrégulières; l'apex est constamment mousse, vermiculé, y compris sur les dents neuves, et les facettes d'usure rapportées (chez Machimosaurus, Krebs, 1968) sont extrêmement ténues. On les rencontre chez les thalattosuchiens du genre Machimosaurus, ou Steneosaurus edwardsi (Krebs, 1968; Vignaud, 1995; 1997) et peutêtre les thalattosaures du genre mal connu Agkistrognathus (Nicholls & Brinkmann, 1993). Certains mosasaures (Prognathodon giganteus, P. currii, P. saturator, Igdamanosaurus) possèdent des dents assez similaires, mais avec deux fortes carènes, crénelées, renforcées par une constriction nette de la couronne sur l'une des faces : la section a la forme de deux demi ellipses accolées, de diamètres différents. De plus, une facette d'usure semble marquée sur le haut de la couronne, et non en position latérale comme chez Machimosaurus (Krebs, 1968). Ils représentent le sous-type B1.

Les autres dents sont coniques avec un rapport h/d «moyen à élevé» (supérieur à 1,8); certaines ont une section circulaire ou sub-circulaire, d'autres non.

Parmi les premières, un rapport h/d modéré (h/ $d\sim2$) et une couronne en général droite, parfois légèrement courbe, définissent le type C. L'apex n'est jamais pointu, mais en dôme. Les dents sont régulièrement espacées, éventuellement légèrement plus hautes au milieu de la rangée. L'ornementation de l'apex et de la couronne permet éventuellement de distinguer deux sous-types. Au sein du soustype C1, l'apex est lisse, arrondi, même sur les dents neuves. L'usure s'exprime parfois, sous forme d'une cupule circulaire au sommet de la couronne. L'ornementation est très marquée, la couronne est parcourue sur ses 2/3 inférieurs de rides régulières à section arrondies, profondes, qui peuvent affecter également la dentine (Owen, 1840-45): le sous-type C1 caractérise par exemple les formes «classiques» d'ichthyosaures. En revanche, chez certains thalattosuchiens du genre Steneosaurus, les dents sont ornées de rides irrégulières, moins profondes, qui serpentent de la base à l'apex et donnent à celui-ci un aspect vermiculé, rugueux. Elles présentent donc une ornementation proche du type B, mais restent moins massives, et sont parfois courbes, ce qui semble justifier leur position au sein du sous-type C2 (Vignaud, 1997).

Une couronne en toupie inversée ou courbe mais laissant l'apex à la verticale de la base établit le type D, extrêmement marginal. Il correspond au nothosaure *Simosaurus gaillardoti*, dont les dents ont la forme d'une toupie inversée, à section cordiforme, resserrée au collet, et très fortement ornée de côtes régulières. Les côtes montent à l'apex, aigu sur les dents neuves, parfois cassé horizontalement, ce qui sépare ce type à la fois du précédent et du type E. De plus, l'animal présente des crocs, plus élancés mais de forme comparable, au niveau de la suture maxillaire-prémaxillaire, et sa musculature manducatrice est différente de celle qui peut être reconstituée pour les autres nothosaures (Rieppel, 1989).

Entre les dents coniques sans carène qui restent, le type E présente une couronne peu ornementée et peu courbe, au contraire du type F.

Tableau 3 - Tableau récapitulatif des typologies établies ici et par Massare (1987), Mazin (1988) et Vignaud (1997), et conclusions de ces auteurs à propos du régime alimentaire des animaux.

Table 3 - Summary table of typologies established here and by Massare (1987), Mazin (1988) and Vignaud (1997), including the conclusions of these authors about the animals diets.

Ce travail	Massare, 1987 (formes du Jurassique et du Crétacé)	Mazin, 1988 (formes du Trias)	Vignaud, 1997 (Thalattosuchia)
A	8° type, "crush" coquillages, mollusques à revêtement dur	broyage	/
A1	/	prélèvement-broyage-ingestion de proies peu mobiles à revêtement externe dur	/
A2	/	capture-maintien-broyage-ingestion de proies mobiles	/
В	4 ^e type, "crunch" poissons écailleux, crustacés, peut- être ammonites à coquille mince	capture-maintien-écrasement-ingestion de poissons écailleux, céphalopodes encoquillés	B2 poissons écailleux, ammonites
B1	/	/	/
C1	3° type, "smash" bélemnoïdes et céphalopodes mous	capture-maintien-ingestion (type émoussé) de céphalopodes, rares poissons	/
C2	?4 ^{ème} type, "crunch" poissons écailleux, crustacés, peut- être ammonites à coquille mince	/	B1 opportuniste, poissons, céphalopodes, reptiles
D	/	capture-maintien-écrasement-ingestion de poissons écailleux, céphalopodes encoquillés	/
E1	l ^{er} type, "pierce I" proies molles, poissons et céphalopodes	capture-maintien-ingestion (type acéré) de poissons mous	A3/A1 proies molles, céphalopodes et poissons
E2	/	/	A2 régime généraliste
F1	5° type, "general" régime généraliste	capture-maintien-ingestion généraliste	/
F2	?5° type, "general" régime généraliste	/	/
G1	7° type, "cut II" régime opportuniste, dont grands vertébrés marins	lacération-ingestion de grands vertébrés marins	type 1 proies mobiles molles, poissons et céphalopodes
G2	2 ^e type, "pierce II" proies mobiles moyennement résistantes	/	type 2 reptiles, poissons et gros céphalopodes
G3	6 ^e type, "cut I" régime opportuniste, dont grands vertébrés marins	/	
Н	/	/	/

Les couronnes de type E sont aiguës, élancées, à section circulaire ou sub-circulaire. L'examen des fossiles semble encore justifier la séparation de deux sous-types. Le sous-type E1 correspond au type «pierce» de Massare (1987). Les couronnes à l'apex aigu, élancées et graciles (h/ d>3), présentent peu de traces d'usure; le nombre de dents par mâchoire est réduit, le crâne brévirostre, et les dents grandes par rapport à la taille du crâne. Entrent par exemple

dans cette catégorie les cryptoclidides. Le sous-type E2 correspond à des dents petites par rapport à la taille du crâne, assez pointues, parfois cassées, droites, de taille égale le long de la mâchoire, souvent allongée. Dans cette catégorie entrent *Steneosaurus pictaviensis*, dont l'ornementation est très marquée, comme certains nothosaures (*Corosaurus*) dont la denture ne possède pas de crocs, et quelques ichthyosaures (*Ichthyosaurus*).



Figure 2 - Clé dichotomique de détermination et schémas des morphotypes dentaires des reptiles marins du Mésozoïque. **Figure 2** - Dichotomic key for determination of dental morphotypes of Mesozoic marine reptiles.

Au sein du type F sont groupés deux sous-types différents. Le sous-type F1 est présent chez de nombreux nothosaures et plésiosaures. Ce sont des dents assez élancées mais solides, dont l'apex est toujours rond et poli, à la couronne fortement ornementée de côtes sur les 2/3 inférieurs. Contrairement aux dents de type C1 dont l'ornementation et l'apex sont proches, elles sont courbes, dans leur 1/3 inférieur, et sont implantées in vivo de façon à pointer verticalement : la gueule fermée, les dents inférieures et supérieures croisent décalées par rapport à l'axe des rami. Le sous-type F2 est différemment ornementé, de côtes à section sub-triangulaire, irrégulières, qui peuvent former un apex aigu. La forme générale est équivalente à celle des dents du sous-type précédent, de même que l'implantation «croisée décalée». Ces dents sont généralement de grande taille, elles présentent parfois de grosses cassures repolies, même si le plus souvent l'apex est usé par abrasion. On les trouve par exemple chez les pliosaures du Callovien et du Crétacé (Tarlo, 1960; Cruickshank et al., 1996; Bardet com. pers.).

Le type G regroupe les dents à carènes bien individualisées. Le nombre et la position des carènes définissent trois sous-types. Le sous-type G1 correspond aux dents simples, à deux carènes alignées mésiale et distale, à section comprimée, les faces labiale et linguale étant similaires; elles sont éventuellement courbes distalement. L'apex est formé par la rencontre des carènes. Sur les dents en fonction de mosasaures et de thalattosuchiens, on observe parfois une facette d'usure, qui descend de l'apex le long de la carène mésiale. Le sous-type G2 regroupe deux cas distincts. Les dents sont bicarénées, mais les carènes ne sont pas alignées, mésiolabiale et distolabiale : la dent présente une section en «U», avec une face labiale plate, et une face linguale arrondie. L'apex est plus pointu que dans le sous-type précédent, et il s'use en biais vers la face linguale. Ces dents sont de même type sur toute la rangée dentaire, dans le cas d'élasmosaures, et peuvent pointer comme celles de type F, verticalement mais décalées; ou restreintes à l'avant de la mâchoire, parfois proclives, les dents situées caudalement étant de type G1, d'où la difficulté d'attribution en cas de matériel fragmentaire : c'est le cas de certains mosasaures.

Les dents du sous-type G3 présentent une section triangulaire : la face labiale est plate, comme dans le sous-type précédent, et relativement lisse ; la face linguale est arrondie, et ornée de fortes côtes à section triangulaire, irrégulières, en nombre variable (souvent quatre ou cinq), qui n'atteignent pas l'apex. Les deux faces sont très nettement séparées par deux côtes, topographiquement équivalentes aux carènes du sous-type G2, qui forment un apex aigu mais fréquemment brisé et secondairement poli. Ces dents se rencontrent chez certains pliosaures du Jurassique supérieur (Tarlo, 1960).

Enfin, l'absence de dents définit le type H, édenté. C'est très certainement le type qui pourrait se révéler le moins homogène avec une meilleure connaissance des animaux concernés. Sa composition même n'est pas claire. Il devrait regrouper les fossiles dont la dentition est dite «réduite», les dents n'étant pas supposées fonctionnelles (dans le cas de certains ichthyosaures) ou simplement absentes, sans qu'un lien avec l'âge puisse être mis en évidence (hupehsuchiens). Pourtant, les ichthyosaures des genres *Ophthalmosaurus* et *Baptanodon*, ou *Platypterygius*, qui sont sensés perdre leurs dents, peut-être avec l'âge (Godefroit, 1994), ou ne pas en avoir (voir Bardet, 1995 pour une discussion), ne sont pas placés dans ce type, car sur les spécimens qui possèdent des dents, elles sont sans conteste de type C1. Dans ces conditions, et comme les tortues sont écartées de cette étude de la morphologie dentaire, le type H ne contient provisoirement qu'*Hupehsuchus* (Carroll & Dong, 1991).

Types de contenus gastriques et morphotypes dentaires

L'étape suivante dans la tentative de détermination de la relation entre morphotype dentaire et régime alimentaire est l'examen des contenus gastriques fossiles (Dollo, 1913; Massare, 1987). Ceux-ci ne sont pas tous de même niveau informatif. En particulier, le problème est ici de faire le lien entre une proie et un type dentaire. Dans cette optique les contenus gastriques se répartissent dans trois catégories selon leur degré informatif.

Contenus de nature discutable (tabl. 4)

Dans cette première catégorie la position de la proie supposée laisse suspecter une cofossilisation par hasard. Quel que soit alors l'état de préservation du prédateur, l'existence d'une relation trophique n'est pas prouvée. Ces quelques cas ne peuvent être pris en compte dans l'analyse du régime des animaux concernés. Ils sont indiqués ici (tabl. 4) parce qu'apparaissant parfois dans la littérature. Ils sont finalement assez rares, et les auteurs soulignent tous qu'il ne s'agit pas de données sures, en particulier Dollo (1913), qui se sert pourtant des deux spécimens cités lorsqu'il tente de déterminer les régimes alimentaires des mosasaures.

Contenus associés à un prédateur insuffisamment identifié (tabl. 5)

Ce sont les contenus avérés, mais pour lesquels l'attribution taxinomique du prédateur est imprécise (tabl. 5). La relation trophique entre cet individu prédateur et cette (ou ces) proie(s) est prouvée, mais le prédateur n'est pas identifiable avec assez de certitude pour qu'un lien fonctionnel puisse être proposé. Il est attribué à une famille ou un genre, ou rapproché d'une espèce par des caractères peu diagnostiques. Il s'agit souvent de spécimens sans matériel crânien ou dont celui-ci est fragmentaire. Il est alors très délicat de rapporter le contenu à un type dentaire. En effet, même au sein d'un taxon dont la morphologie dentaire est homogène, l'hypothèse d'un taxon proche encore inconnu, à la morphologie dentaire différente, ne peut être écartée. De plus, pour certains groupes abondamment représentés, et surtout les ichthyosaures, le matériel en collection n'est pas toujours étudié et identifié au niveau spécifique, l'attribution proposée dépendant du lieu de collecte et de l'âge du spécimen (voir Keller, 1976).

Tableau 4 - «Contenus gastriques» de nature douteuse, pour lesquels il est impossible de prouver qu'il ne s'agit pas d'une cofossilisation par hasard.

Attribution taxinomique	Référence	Nature du "contenu"
Temnodontosaurus eurycephalus	Godefroit, 1994	basisphénoïde d'un petit ichthyosaure dans la gueule
Plioplatecarpus sp.	Dollo, 1913	deux bélemnites entre les mandibules et les vertèbres cervicales
Carinodens fraasi (C. belgicus)	Dollo, 1913	un oursin (<i>Hemipneustes striatoradiatus</i>) broyé entre les dents
élasmosaure indet.	Cope, 1872; Cicimurri & Everhart, 2001; Everhart com. pers.	restes de mosasaure (Clidastes juvénile) et de tortue

Table 4 - «Gastric contents» of dubious nature, for which it is impossible to prove that it is no cofossilisation due to chance.

Tableau 5 - Contenus gastriques avérés, mais pour lesquels le prédateur n'est pas suffisamment identifiable. Le type dentaire éventuellement indiqué correspond à celui de l'attribution taxinomique supposée et est donc sujet à caution.

Table 5 - Recognized gastric contents, though involving a predator insufficiently identifiable. The possibly given tooth type corresponds to the one of the supposed taxonomical attribution, and is therefore open to doubt.

Attribution systématique	Référence(s)	Contenu gastrique	Problème d'identification	Type dentaire
Plesiosaurus cf. P. dolichodeirus	Storrs, 1995	os et écailles de poissons	spécimen fragmentaire, juvénile	E1
Styxosaurus browni	Brown, 1904; Massare, 1987; Cicimurri & Everhart, 2001	vertèbres de poisson, os de ptérosaures, scaphites	spécimen fragmentaire	G2
élasmosaure indet.	McHenry <i>et al.</i> , 2005; obs. pers.	gastéropodes, bivalves, crinoïdes, bélemnites, os de poisson	dans le contenu gastrique de <i>Kronosaurus</i> (voir tableau 6), spécimens fragmentaires, en cours d'étude	?G2
élasmosaure indet.	McHenry et al., 2005	restes de crustacés dont décapode, de poissons	spécimen fragmentaire	/
Polycotylidae indet.	Sato & Tanabe, 1998	becs d'ammonites	spécimen fragmentaire	/
Dolichorhynchops osborni / Trinacromerum sp. (Adams, 1997)	Nicholls, 1988; Cicimurri & Everhart, 2001	restes de poissons (Apateodus)	spécimen fragmentaire	/
Tatenectes laramiensis	Wahl, 1998; Cicimurri & Everhart, 2001; O'Keefe & Wahl, 2003	crochets de céphalopodes, restes de requin hybodonte	spécimen fragmentaire	E1
cf. <i>Liopleurodon</i> sp. / <i>Simolestes vorax</i> (Noè com. pers. à Cicimurri & Everhart, 2001)	Martill, 1992	crochets de céphalopodes, os et dents de poissons, dent indéterminée de reptile	spécimen fragmentaire, juvénile	F2
?Peloneustes, BMNH R4758 et R3317	Andrews, 1910; obs. pers.	os et dents de poissons, crochets de céphalopodes	spécimens fragmentaires	/
cf. Merriamosaurus hulkei	Buchy <i>et al.</i> , 2004	crochets de céphalopodes, ? paragnathes d'annélides	spécimen fragmentaire	/
<i>"Mixosaurus</i> sp.", BMNH R5597	obs. pers.	crochets de céphalopodes	systématique à préciser (suggérée par l'âge et le lieu de collecte)	A2
"Ichthyosaurus sp.", BMNH R4550, 32689	obs. pers.	os de poissons, crochets de céphalopodes	systématique à préciser (suggérée par l'âge et le lieu de collecte)	E1

Attribution systématique	Référence(s)	Contenu gastrique	Problème d'identification	Type dentaire
<i>Ichthyosaurus</i> indet. différents spécimens	Keller, 1976; Martin <i>et al.</i> , 1986; Massare, 1987	crochets de céphalopodes	spécimens fragmentaires et/ou systématique à préciser (suggérée par l'âge et le lieu de collecte)	E2
cf. Ichthyosaurus communis	Pollard, 1968	crochets de céphalopodes	attribué à l'espèce sur la forme similaire des dents	C1
Stenopterygius sp. différents spécimens	Keller, 1976; Massare, 1987	crochets de céphalopodes, rostres de bélemnites, rares morceaux de bois	spécimens fragmentaires et/ou systématique à préciser (suggérée par l'âge et le lieu de collecte)	E2
Hainosaurus sp.	Dollo, 1887	os de tortue	spécimen fragmentaire	/
Platecarpus sp.,	Stewart, 1993	vertèbres et écailles de poissons	spécimen encore non illustré, type dentaire non décrit	/
?Plotosaurus tuckeri	Camp, 1942	restes de poissons	spécimen rapporté à l'espèce mais à partir de matériel peu comparable	G1
Globidens sp.	Martin & Fox, 2004	coquilles de bivalves de type inoceramide	spécimen encore non illustré, type dentaire non décrit	A2
mosasaures indéterminés	Massare, 1987	restes de poissons	spécimens fragmentaires	/
Teleosaurus sp.	Moore, 1856	poisson Leptolepis	localisation inconnue, citation oubliée (Martill, com. pers.)	/
Metriorhynchus sp.	Martill, 1986	crochets de céphalopodes, rostres de bélemnites, os de ?ptérosaure	spécimen fragmentaire	/

Contenus associés à un prédateur identifié (tabl. 6)

Ce sont les preuves d'une relation trophique effective, anecdotique (voir Schindel et al. 1982; Gans, 1986; Boucot, 1990; Martill et al., 1994), dont le prédateur est identifié sûrement, au niveau de résolution accessible en paléontologie, ce qui ne signifie pas toujours qu'un type dentaire lui soit attribué aujourd'hui, faute de matériel. Après prédation, digestion et diagenèse, les proies ne sont pas, elles, identifiables avec la même certitude que le prédateur. Dans la majorité des cas, la résolution taxinomique est mauvaise. C'est-à-dire que si l'on descend d'un niveau dans le réseau trophique, les proies de la proie présente dans le contenu ne sont en général pas présentes (Buchy et al., 2004). Ainsi, la quantité d'informations livrées par ces contenus pourtant avérés (tabl. 6) est en fin de compte faible dans une optique paléoécologique. Dans le cadre de l'identification de la relation entre un morphotype dentaire et un régime alimentaire, pourtant, ces contenus gastriques peuvent se révéler informatifs, à condition souvent d'établir une typologie parallèle : celle des proies (voir plus loin).

Autres restes alimentaires impliquant des reptiles marins du Mésozoïque (tabl. 7)

Les difficultés d'interprétation et d'attribution de ces restes, marques de morsure, coprolithes, et pelotes de régurgitation (par exemple Schmitz, 1991) font que ne sont présentés ici (tabl. 7) que les exemples les mieux justifiés de la littérature, rapportés aux reptiles marins. Bien entendu, certains restes attribués à d'autres prédateurs (requins et autres poissons, crabes, etc., voir Boucot, 1990 pour une revue) pourraient aussi avoir été produits par des reptiles marins, et la liste ne saurait être exhaustive.

Discussion

Par rapport à l'ensemble des spécimens ou même des seules espèces de reptiles marins (Bardet, 1992, 1995; Vignaud, 1995), très peu présentent un contenu gastrique reporté ou sont concernés par les autres types de preuves de prédation. Sauf pour les ichthyosaures du Lias (Keller, 1976; Böttcher, 1989), il est impossible de généraliser ces contenus individuels au niveau spécifique, faute de spécimens. C'est-à-dire que la multiplication des observations (transposée avec réserves aux fossiles par l'augmentation du nombre de spécimens) nécessaire à l'établissement d'une relation trophique (Pimm *et al.*, 1991) n'est pas respectée. De plus, ce sont toujours des restes anecdotiques c'est-à-dire qui ne concernent qu'un individu prédateur, à un moment de sa vie plus ou moins proche de sa mort.

Composition des contenus: proies représentées

La fossilisation dans un contenu gastrique reste une fossilisation; tous les biais associés à ce phénomène (faible probabilité de conservation des tissus mous etc.) sont encore agravés par le passage dans un environnement acide (l'estomac) destiné à dissoudre les tissus. De nombreuses proies sont donc clairement absentes des contenus sans que cette absence les écarte a priori du régime alimentaire du prédateur.

La majorité des restes présents dans les contenus (tous types confondus) sont des crochets attribués à des céphalopodes dibranchiaux. Ceux-ci constituent même sou**Tableau 6** - Contenus gastriques pour lesquels le prédateur est identifié au niveau spécifique, et type dentaire éventuellement associé.

 Table 6 - Gastric contents for which the predator is identified at species level, and tooth type possibly associated.

Attribution systématique	Référence(s)	Nature du contenu	Type dentaire
Brancasaurus brancai	Wegner, 1914	petits os indéterminés (poissons?)	/
Elasmosaurus platyurus	Massare, 1987	vertèbres, écailles et dents de poissons	/
Thalassomedon hanningtoni	Welles, 1970; Cicimurri & Everhart, 2001	coquilles d'ammonites	G2
Kronosaurus queenslandicus	McHenry, en prép.; obs. pers.	élasmosaure	F2
Pliosaurus brachyspondylus	Tarlo, 1959; Taylor & Cruickshank, 1993	plaques dermiques d'un dinosaure ornithischien, ?crochets de céphalopodes	G3
Silvestrosaurus buzzi	Tschanz, 1989	os et dents d'un Cyamodus hildegardis juvénile	F1
Temnodontosaurus burgundiae	Böttcher, 1989	vertèbres de <i>Stenopterygius</i> juvéniles, crochets de céphalopodes	G1
Stenopterygius quadriscissus	Pollard, 1968	crochets de céphalopodes, os de poissons	E2
Stenopterygius hauffianus, différents spécimens	Pollard, 1968; Massare, 1987	crochets de céphalopodes, rares morceaux de bois	E2
Stenopterygius longifrons	Pollard, 1968	crochets de céphalopodes	E2
Shonisaurus popularis	Camp, 1980	vertèbres de petits ichthyosaures, os indéterminés, quelques fragments de coquilles d'ammonites	?C1
Cymbospondylus buchseri	Rieber, 1970; Sander, 1989	crochets de céphalopodes	C1
Plutoniosaurus bedengensis	Efimov, 1997	crochets de céphalopodes	C1
Ichthyosaurus communis, différents spécimens	Pollard, 1968; Massare, 1987	crochets de céphalopodes, rares os de poissons	C1
Ichthyosaurus conybeari	Pollard, 1968; Massare, 1987	crochets de céphalopodes	E2
Ichthyosaurus breviceps	Pollard, 1968; Massare, 1987	crochets de céphalopodes	C1
Tylosaurus proriger	Massare, 1987; Martin & Bjork, 1987	restes de requin (qui pourrait correspondre à un charognard), téléostéen, petit mosasaure et <i>Hesperornis</i>	G2
Pachyrhachis problematicus	Haas, 1979	dents de pycnodonte	E2

vent la totalité du contenu. Dans plusieurs cas ils sont accompagnés de restes de poissons ou de tétrapodes. Compte tenu de la résistance différente de ces différents éléments à l'attaque acide (donc à la digestion partielle; voir par exemple Bocherens, 1992), il est probable que les poissons sont sousreprésentés dans les contenus qui nous parviennent.

De même, la part des ammonites est faible dans les contenus gastriques, mais l'abondance des coquilles présentant des marques de morsures peut-être laissées par des reptiles marins laisse soupçonner un biais similaire (Kauffman & Kesling, 1960; Kauffman, 1990; en notant qu'une ammonite dont la coquille présente des marques de morsure n'a pas nécessairemment été ingérée). Les incertitudes à propos de l'identification des céphalopodes bélemnoïdes à partir des crochets s'étendent en général aussi aux poissons. Leurs os sont d'autant plus altérés qu'ils sont petits (Páramo Fonseca, 1997), et donc difficilement déterminables. Même quand ils le seraient éventuellement, la description du contenu intervenant souvent comme une partie de la description d'un nouveau reptile, l'auteur ne s'attache pas toujours à le faire (voir par exemple Wegner, 1914 ou Camp, 1942). L'absence de description détaillée du 'contenu gastrique' doit rendre celui-ci suspect *a priori* : ainsi, Calligaris (1988) avait mentionné comme contenu gastrique du mosasauroïde basal *Carsosaurus marchesettii* des restes de petits reptiles, peutêtre du genre *Adriosaurus*. La description par Caldwell & Lee (2001) du spécimen a révélé que les restes représentent en fait des embryons.

Enfin, sur l'ensemble des proies potentielles (documentées dans le registre fossile ou dont la présence est suggérée par l'étude des actuels), manquent les brachiopodes, tous les groupes de microorganismes du plancton et les macrophytes; gastéropodes, crustacés décapodes, bivalves et annélides (ceux-ci correspondant peut-être au contenu gastrique de la proie elle-même) sont représentés par des occurrences rares voire uniques (tabl. 5-8). L'absence d'or**Tableau 7** - Autres types de restes alimentaires impliquant des reptiles marins du Mésozoïque, et type dentaire du prédateur éventuellement associé.

Proie	Type de reste	Prédateur supposé	Référence	Type dentaire
ammonite Placenticeras	marques de morsures	Platecarpus sp. ou Prognathodon overtoni	Kauffman & Kesling, 1960	G2
ammonite Placenticeras	marques de morsures	Mosasaurus sp.	Kauffman, 1990	/
différentes ammonites	marques de morsures	/	Massare, 1987; Kauffman, 1990	/
seiche Tusoteuthis longa	marque de morsure	mosasaure, peut-être <i>Tylosaurus proriger</i>	Stewart & Carpenter, 1990	/
poissons	coprolithe	Lariosaurus valceresii	Tintori & Renesto, 1990	F1
poisson Leedsichthys sp.	une dent plantée dans le frontal	Metriorhynchus sp.	Martill, 1986	G2
tortue Allopleuron hoffmanni	marque de morsure sur une plaque dermique	Mosasaurus hoffmanni	Lingham-Soliar, 1991; 1995	G3
sauroptérygiens	marque de morsures et/ou de cassures sur les membres	pliosaures, dont peut-être Liopleurodon ferox	Clarke & Etches, 1992; Buchy, 2005; Forrest, en prép.	F2, G2, G3
cf. Stenopterygius quadriscissus	possible pelote de régurgitation	/	Keller, 1977	/
os d'ichthyosaure indéterminé	coprolithe	/	Keller, 1977	/

Table 7 - Other types of dietary remains implying Mesozoic marine reptiles, and tooth type of the possibly associated predator.

ganismes du plancton peut s'expliquer par leur petite taille et la possibilité d'une digestion rapide des parties dures peu épaisses et donc peu résistantes à l'attaque acide. Par rapport a leur abondance supposée dans les écosystemes marins passés, les organismes benthiques sont sous-représentés. Or, ces animaux présentent des parties dures fossilisables, et sont aujourd'hui la proie de certains tétrapodes marins. Mais ceux-ci n'ingèrent en général pas les parties dures, et différents mécanismes sont mis en œuvre pour ne prélever que les parties molles (voir plus loin). Au moins deux biais peuvent expliquer leur absence ici: des comportements similaires visant à rejeter les coquilles et tests, ou un biais de description de ces organismes comme contenus gastriques possibles. Des accumulations de coquilles brisées existent mais sont attribuées à des crabes ou des poissons, jamais à des reptiles marins (voir par exemple Keller, 1977; Boucot, 1990).

Association proie-type dentaire

Le nombre de spécimens se réduit encore si l'on cherche à associer un type dentaire à un type de proies. Certains types dentaires (B, B1, D, C2, H) ne sont associés sûrement ni à un contenu gastrique ni à un autre type de restes. L'examen des types de proies en fonction du type dentaire du prédateur (tabl. 8) ne livre que peu d'informations, surtout parce que peu de contenus gastriques sont associés surement à un type dentaire (tabl. 5-7). Ces quelques individus étaient pour la plupart opportunistes. Ils ont ingéré surtout les proies les plus abondantes en milieu marin, céphalopodes et poissons (Amaratunga, 1983). Certains ont eu l'occasion d'ingérer un tétrapode (peut-être à l'état de carcasse). Ce sont les seules conclusions positives que l'on peut tirer avec certitude. Aucun type de proie au niveau de résolution taxinomique accessible n'est associé à un type dentaire particulier. Et *vice versa*, aucun type dentaire ne semble réellement spécialisé vis-à-vis d'un type de proie particulier, vue la rareté des restes concernés.

L'apparente variété de proies associées au type G2 est due a deux contenus gastriques brièvement décrits par McHenry *et al.* (2005). Dans les deux cas, il n'existe pas de matériel dentaire associé aux prédateurs, des élasmosaures indéterminés, et l'attribution d'un possible type G2 repose sur l'observation personnelle d'autres élasmosaures plus complets.

Les informations livrées par le registre fossile sur le régime alimentaire des reptiles marins du Mésozoïque sont donc peu abondantes, et surtout anecdotiques et fragmentaires. Ce qui explique le recours à l'actualisme.

VALIDITÉ DE LA COMPARAISON AVEC D'ÉVENTUELS MORPHOTYPES ACTUELS

Suivant toujours la démarche de Massare (1987), il s'agit ensuite de déterminer si des tétrapodes aquatiques actuels entrent dans les morphotypes définis pour les reptiles **Tableau 8** - Composition des contenus gastriques en fonction du type dentaire du prédateur. Les points d'interrogations marquent une incertitude sur le type dentaire du prédateur (tabl. 5-7).

Table 8 - Gastric contents composition according to the predator's tooth type. Question marks mark a doubt about the predator's tooth type (tabl. 5-7).

	A2	C1	E1	E2	F1	F2	G1	G2	G3
crochets	х	х	х	х		х	х		х
bélemnites				х					
ammonites		[?] x				х		Х	
lamellibranches	х							[?] X	
gastéropodes								? X	
décapodes								[?] X	
échinodermes								? X	
poissons		х	х	х	х	х	х	Х	
tétrapodes		? X			х	х	х	х	х

marins fossiles (puiqu'aucun autre caractère de la denture ne semble impliqué dans la réadaptation au milieu marin). Or, la définition des morphotypes fossiles intègre de façon prépondérante l'ornementation (tabl. 1; fig. 2), alors que la majorité des couronnes dentaires des mammifères aquatiques actuels ne sont pas ou très peu ornementées. De plus l'absence de remplacement dentaire - ou un remplacement unique tôt dans la vie de l'animal - implique que la dentition définitive supporte l'usure de toute une vie d'alimentation. Intuitivement, il apparaît que même à morphologie dentaire identique, les reptiles marins avaient potentiellement accès à des proies plus dures, plus susceptibles de briser des dents qui seraient remplacées de toutes façons, que les mammifères marins actuels. Ainsi, un orque (Orcinus orca) passe d'une dentition de type F (voire G3 sans carènes vraies) au type B, puis A au fur et à mesure que ses dents s'usent - ce qui correspond dans le cadre de la typologie établie à une diminution progressive du rapport h/d avec abrasion de l'ornementation. Si une usure équivalente se produisait chez un pliosaure (ce qui n'a pas été observé à ma connaissance), elle ne concernerait de façon temporaire que quelques dents sur l'ensemble de la dentition. Il semble donc au premier abord impossible d'élargir la typologie établie pour les reptiles marins aux mammifères actuels en la conservant dans sa dimension taxinomique: si la typologie est applicable aux actuels, certains taxa passeront avec l'âge d'une catégorie à une autre; si la morphologie dentaire conditionne le régime alimentaire, le passage d'un morphotype à un autre devrait s'accompagner d'un changement de régime. Il est proposé ici une approche expérimentale simple afin d'évaluer d'abord l'importance fonctionnelle de l'ornementation de la couronne; d'autre part de comparer les effets des différents types dentaires.

APPROCHE EXPÉRIMENTALE

Face à des proies actuelles, afin de mener une expérience mécanique physiquement valide, il faudrait disposer des dents dans leur état originel, non recristallisées et avec les tissus vivants (F. Buchy, comm. pers.). C'est donc impossible pour les fossiles, et inenvisageable pour les actuels (les espèces sont rares, protégées, et la plupart difficiles à élever en captivité). Même en admettant un biais dû à la mort des tissus et à la diagenèse, hors fractures et déformations, peu d'espèces fossiles présentent assez de spécimens pour que l'on dispose de matériel à sacrifier. Car, pour évaluer l'importance de l'ornementation, il faut comparer une dent avec et une dent sans, c'est-à-dire la même (puisqu'elle doit être dans le même état de préservation) dont l'ornementation a été abrasée. Et l'expérience n'est alors pas reproductible. De plus, la structure mécanique de proies fossiles n'est pas toujours évaluable (dans le cas des ammonites par exemple).

Ainsi, aucune donnée absolue n'est accessible, concernant la résistance des dents, l'importance de l'ornementation, la forme de l'apex, ni son effet sur une proie réelle. En revanche, les moulages constituent un matériel d'étude reproductible, homogène et modifiable, susceptible de livrer des informations relatives - par rapport à des proies elles-mêmes modélisées.

Dispositif expérimental (tabl. 9, figs 3-5)

Une «mandibule» modèle a été construite (fig. 3), un levier en bois tournant librement autour d'une charnière correspondant à l'articulation mandibulaire (voir McGowan, 1973; Greaves, 1983; 1995; Gans & De Vree, 1987; Taylor, 1987).

Une «proie» artificielle peut être placée sous ce levier, en position variable. Les «dents» sont fixées sur la mandibule par de la colle à chaud. Toutes les expériences sur un moulage sont menées à la suite : les moulages sont identiques, mais une différence d'épaisseur de la colle ne peut être écartée, d'autant que le niveau de précision significatif ici est inconnu. De légères différences dans l'orientation lors de la fixation sont donc possibles, et seront prises en compte dans l'analyse des résultats entre moulages différents. En revanche, pour un même moulage, comme tous les tests sont

Numéro	Morphotype original et attribution	Modifications éventuelles
1a	B1, cf. Prognathodon saturator	original
1b	دد	carènes abrasées (diamètre inférieur à l'original)
1c	دد	rides polies
1d	دد	carènes comblées (diamètre supérieur à l'original)
1e		apex usé en cupule
5a	G1, Mosasaurus sp.	original
5b	دد	carènes abrasées
5c		facettes abrasées
5d	دد	apex reconstitué
22a	G1, Clidastes sp.	original
22b	دد	carènes abrasées
62-1a	D, Simosaurus gaillardoti	original
62-1b	دد	apex usé à plat
62-2a	D, Simosaurus gaillardoti	original
62-2b	دد	ornementation mi-abrasée mi-comblée (même diamètre que l'original)
101a	G3, Pliosaurus	original (partie apicale seule)
101b	دد	carènes abrasées (partie apicale seule)
137a	C1, Platypterygius campylodon	original
137b	دد	ornementation comblée
138a	E1, Steneosaurus sp.	original
138b	دد	apex arrondi
191a	G2, cf. Dakosaurus maximus	original
191b	"	carènes abrasées

Tableau 9 - Morphotype des moulages utilisés dans l'expérience présentée, et modifications apportées à l'original.**Table 9** - Morphotype of the casts used in the experiment, and modifications brought to the original.

effectués sans le décoller, les résultats correspondent exactement aux mêmes conditions d'orientation. Les «dents» sont placées selon l'orientation du vivant, sauf dans le cas de la «dent» 138 (tabl. 9, figs 4, 5): la face convexe de celle-ci est normalement labiale, mais la «dent» sert ici à tester l'effet d'une courbure mésiale. Un récipient en plastique fixé à l'aplomb de la «dent» permet de charger la «mandibule» avec de la poudre de fer préalablement pesée.

«Dents» (tabl. 9)

Ce sont des moulages de dents réelles en reloporcelline, un matériau proche du plâtre mais moins friable. Une expérience préliminaire (non reportée) a permis de démontrer qu'il n'existe pas de différences au niveau de l'analyse entre la pénétration dans un bloc de mousse pique-fleurs d'une dent originale (dent isolée de mosasaure indéterminé), d'un moulage de cette dent en résine, et d'un moulage en reloporcelline. Ce dernier matériau a été choisi parce qu'il est facile d'utilisation.

Les «dents» servent à tester l'importance de l'ornementation et de la forme de l'apex. C'est-à-dire que les expériences comparent la conséquence sur la «proie» des modifications de forme normales durant la vie d'un animal:



Figure 3 - Dispositif expérimental modélisant une mandibule. A, vue de profil; B, vue de dessus; C, en mouvement, une «dent» fixée et la «proie» mise en place.

Figure 3 - Experimental device modeling a mandible. A, side view; B, top view; C, in movement, a «tooth» being fixed and the «prey» in position.

l'apex s'use, les carènes et autres ornementations s'abrasent. La forme originale sera donc comparée à des séries, à apex usé, ornementation abrasée ou comblée, etc. (tabl. 9).

Les dents sélectionnées pour l'expérience ont une couronne complète, elles sont disponibles isolées, et présentent l'un des types d'ornementation définis et/ou un apex intact qui peut être abrasé (il est en pratique difficile de reconstituer un apex incomplet sans introduire dans la reloporcelline une discontinuité de structure). Cette usure apicale artificielle tient compte de l'usure naturelle observée sur des spécimens comparables.

«Proies»: problèmes de dureté

Appliquée à un matériau, la dureté est une notion relative correspondant à la résistance de ce matériau à la pénétration - et donc dépendant de la dureté du matériau pénétrant lui-même. La dureté d'une dent correspond à deux types de paramètres : la dureté du matériau la constituant, et celle de la structure réalisée à l'aide de ce matériau. Ces deux aspects sont implicitement considérés lors de l'établissement d'une typologie dentaire. En effet, les dents de tétrapodes sont toutes des structures anatomiquement proches par leur mode de développement et leurs matériaux constitutifs. Dans les typologies basées sur la morphologie des couronnes présentées plus haut, lier des formes de dents à des types de proies (une couronne basse à des proies encoquillées et à l'inverse une couronne haute et pointue à des proies molles, par exemple, Dollo, 1913; Massare, 1987; Mazin, 1988) est en fait suggérer une résistance différente de structures construites à partir des mêmes matériaux.

Ainsi, si la résistance de l'émail, la dentine et les tissus de la cavité pulpaire peut être évaluée grâce aux actuels, en revanche on ne peut pas construire avec ces matériaux une dent de reptile fossile de la forme à étudier. La dureté originale de l'ultrastructure ne peut donc être testée, d'où le choix pour les dents d'un matériau facile à manipuler, qui ne cherche pas à représenter la dureté originale des matériaux, mais à rendre comparables des structures (alors homogènes, ce qu'une dent réelle n'est pas).

Le problème le plus délicat est alors de choisir le modèle de proie en fonction de la dureté relative de la proie et de la dent originales. Si toutes les dents de reptiles marins peuvent être considérées de construction similaire au niveau de l'analyse, en revanche les proies disponibles sont très différentes dans cette optique. Les typologies dentaires proposées s'accompagnent ainsi toutes d'une typologie parallèle plus ou moins explicitée : une typologie des proies. Deux critères sont considérés : la dureté de la proie et sa mobilité par rapport aux capacités locomotrices supposées du prédateur. En fonction de la dureté, Massare (1987) et Mazin (1988) distinguent ainsi :

- des proies «dures» (c'est-à-dire toujours implicitement par rapport à la dent), possédant un revêtement externe plus ou moins résistant, mollusques lamellibranches, brachiopodes, crustacés de type crabes, céphalopodes encoquillés, certains poissons; - des proies «molles», poissons, certains céphalopodes dibranchiaux, crustacés de type crevettes;

- des proies «osseuses», dont les parties dures sont internes, surtout les tétrapodes.

Du point de vue de la fonctionnalité de la dent, ces deux derniers cas correspondent à un même premier contact avec la proie: la couche externe considérée molle (éventuellement élastique) de celle-ci doit d'abord être percée. Ensuite, la dent rencontre éventuellement une partie dure et pénètre plus ou moins profondément. La blessure infligée dépend entre autres de l'épaisseur de muscles et de tissus conjonctifs et adipeux couvrant la partie dure (voir Franzen & Frey, 1993). En revanche, une proie dite «dure» doit être écrasée ou broyée d'abord. Le premier contact avec la proie est la rupture de la partie dure externe, et non la pénétration.

Cette dichotomie se reflète dans la classification des types dentaires : dans le cas d'une proie à broyer ou écraser, la dent est réputée basse et bulbeuse, et c'est toujours le premier type dentaire discriminé (type A). Mais on la retrouve aussi dans la définition de la dureté : les proies dures résistent à la pénétration, et ne deviennent donc des proies qu'après rupture du revêtement externe, c'est-à-dire broyage et/ou écrasement. Il y a donc un aspect circulaire dans la définition de la durophagie : si une proie est dure elle doit être broyée, si une proie doit être broyée alors elle est dure.

Ici, la dureté de la proie ne peut être extrapolée face au modèle de dent. D'une part elle dépend de l'épaisseur du revêtement, de sa nature et de son organisation (coquille plus ou moins plate, etc.). Et d'autre part, la dureté absolue de la dent dans son état originel n'est pas évaluable. Il serait possible de modéliser une palourde afin de la rendre dure par rapport à une dent de placodonte en reloporcelline, mais cela ne renseignerait au mieux que sur la capacité durophage d'un placodonte aux couronnes dentaires de reloporcelline face à cette proie-modèle. Quant à utiliser une vraie palourde actuelle afin de tester le modèle de dent, cela n'aurait aucun sens, puisque les placodontes ne possédaient pas des dents en reloporcelline (voir pourtant Schulp, 2005).

En résumé, pour cette expérience, la proie doit être modélisée de façon à ce qu'elle soit toujours molle par rapport à la dent de reloporcelline, puisque l'on ne cherche pas à définir ici le point de rupture de ce matériau, ni de l'ultrastructure réalisée dans ce matériau (la «dent»). De plus, toutes les parties de la proie-modèle doivent être homogènes afin que les résultats soient comparables. Deux types ont été choisis :

- un bloc de mousse de polyuréthane pique-fleurs, homogène car produit industriellement, et modélisant une proie sans revêtement externe;

- une saucisse de type Lyoner, constituée d'une «peau» en plastique (optane) protégeant une chair homogène. Elle modélise un corps turgescent cylindrique (diamètre 10 cm, longueur 20 cm) couvert d'un revêtement élastique.

Paramètres mesurés, tests (figs 4-6)

Le paramètre choisi pour comparer l'effet des modifications est la profondeur de pénétration dans la «proie». Cette profondeur est marquée sur le moulage alors qu'il est encore dans la «proie» puis reportée sur un schéma de la couronne (figs 4-6).

Pour chaque moulage, correspondant à la dent originale ou modifiée, trois tests sont effectués à la suite; le premier est la pénétration initiale, c'est-à-dire le moulage posé sur la «proie» uniquement soumise à la pression développée par la «mandibule» (340 g). Celle-ci est ensuite chargée d'une masse variable, et la profondeur de pénétration statique sous cette seconde pression notée. Enfin, la mandibule chargée ou non est lâchée d'une hauteur de 10 cm, et on mesure la profondeur de pénétration après cet impact.

Au point de contact initial la couronne transmet alors à la «proie» une force égale à (les frottements sont négligés):

- dans le premier cas, P = m*g, où m est la masse de la mandibule et de la dent;

- dans le second, P' = (m+m')*g, où m' est la masse ajoutée ;

- dans le troisième, $F = m^*a$ sans charge et $F = (m+m')^*a$ en charge, où a est l'accélération atteinte à la fin de la course.

Masse ajoutée et hauteur de chute ont été choisies arbitrairement après quelques essais, afin d'obtenir des forces d'intensité croissante. On ne cherche pas à définir la valeur absolue de ces forces puisqu'encore une fois elle ne concernerait que le système couronne-proie modèles et ne renseignerait en aucun cas sur la valeur réelle des forces transmises ou subies par les animaux vivants.

Résultats des expériences

Pénétration dans la mousse pique-fleurs (fig. 4)

La couronne pénètre logiquement plus profondément dans ce matériau homogène lorsque la force appliquée augmente. L'ornementation n'a pas de conséquence notable sur la profondeur de pénétration dans ce type de proie-modèle, pour aucun des types dentaires testés (fig. 4); l'usure de l'apex freine très légèrement la pénétration.

Sous charge nulle statique, les dents de type A ne pénètrent jamais la mousse (non illustré).

Les cicatrices laissées dans la mousse (non présentées) correspondent à la section de la couronne et à sa forme générale. Ce sont des cupules plus ou moins profondes, avec éventuellement un sillon produit par les carènes.

Pénétration dans la saucisse (fig. 5, tabl. 10)

La pénétration dans cet objet constitué de l'assemblage de deux matériaux homogènes est un événement plus complexe que la pénétration dans la mousse. Il n'y a pas de pénétration initiale statique à charge nulle. La couronne doit d'abord rompre la peau pour pouvoir pénétrer dans la chair, et on observe des phénomènes de rebond, voire des cassures lorsqu'il n'y a pas pénétration (tabl. 10). Il a de plus été nécessaire d'ajuster les charges en fonction du volume de la couronne. En effet, avec une charge de 1 kg, les petites dents (fig. 5) pénètrent toutes complètement.

Les profondeurs de pénétration sont présentées dans la figure 5, et les événements éventuellement observés lors des expériences dans le tableau 10.

Le point crucial est la rupture de la peau lors du contact initial. Les dents des types A (non illustré) et B («dent» 1) ne pénètrent jamais car elles ne rompent jamais la peau (alors que les dents de type B pénétraient bien la mousse).

La capacité d'une dent à rompre la peau ne dépend pas que de sa forme, puisque pour les moulages 62-2a et 138b par exemple, la pénétration est soit complète, soit nulle. Celle-ci apparaît dépendante surtout de paramètres extrinsèques, comme l'orientation de la couronne par rapport à la proie. Ici, puisque les tests sont réalisés à la suite sans enlever le moulage, les variations peuvent être liées à la charnière. Notons que le mouvement naturel d'une mandibule est sans doute aussi sujet à des variations de faible amplitude de ce type. De même, la position de la «proie» modifiée à chaque expérience n'est pas toujours exactement tangente à la «dent» au point de contact, mais c'est aussi le cas pour une proie vivante en mouvement. L'importance de la charge ne joue pas systématiquement: dans le cas du moulage 62-2a sous 300 g par exemple, la pénétration est soit complète soit nulle.

Lorsqu'il y a pénétration, sa profondeur augmente avec l'intensité de la charge. À charge égale et pour un même moulage, elle est plus profonde que dans la mousse. Pour la reloporcelline, la chair de la saucisse est donc un matériau plus mou que la mousse.

Les moulages 191c, 22c et 5a, dont l'apex est rond, pénètrent moins profondément que leurs copies à l'apex aigu. Mais pour les moulages 62-1b et 138b, s'il y a pénétration elle est plus importante que celle des moulages à l'apex aigu. Encore une fois, l'impact initial apparaît comme le facteur important.

En dehors des carènes, l'ornementation n'a aucune influence sur la profondeur de pénétration (moulages 191a et d, 62-2a et b, 137a et b, 5a et c). Lorsque l'abrasion des carènes joue sur le piquant de l'apex (191b), la pénétration est moindre : le résultat est le même pour les « dents » 191b sans carènes et 191c avec carènes mais à apex arrondi. Si l'abrasion laisse l'apex piquant (101b, 22b et 5b) la profondeur de pénétration n'est pas modifiée. Dans cette expérience, les carènes semblent donc simplement aider la pénétration initiale en rendant la « dent » plus piquante.

Marques de morsures sur la saucisse (fig. 6)

La peau de la saucisse a été prélevée et les marques laissées par les moulages scannées et redessinées (fig. 6). Pour un même moulage dans les mêmes conditions, les marques laissées ne sont pas exactement les mêmes (191c, 138a), il existe des variations de forme et d'orientation qui peuvent être attribuées aux facteurs discutés plus haut.



Figure 4 - Résultats des trois expériences de morsure de la mousse pique-fleurs, profondeurs de pénétration des couronnes dans la mousse. L'ornementation de la dent 1 abrasée sur le moulage 1c n'est pas figurée par souci de clarté (voir fig. 2). Après une course avec ou sans charge, les couronnes 62-1a, 62-1b, 22a, 138a et 138b pénètrent complètement.

Figure 4 - Results of the three experiments of flower holding foam biting, depth of penetration of the crowns in the foam. Ornamentation of tooth 1 abraded on cast 1c is not shown for clarity (see fig. 2). After a run with or without a load, the crowns 62-1a, 62-1b, 22a, 138a and 138b penetrate completely.



Figure 5 - Résultats de l'expérience de morsure de la saucisse, profondeurs de pénétration des couronnes après une course. Sauf indication contraire, la charge est de 1 kg. Les dents 62-1b, 62-2a et 62-2b pénètrent complètement ou pas du tout; les dents 1 a-e ne pénètrent jamais (voir aussi tabl. 10). L'astérisque suivant le numéro de la dent se réfère à un évènement relaté dans le tableau 10.

Figure 5 - Results of the experiment of saussage biting, depth of penetration of the crowns after a run. Except where otherwise stated, the load is 1 kg. The teeth 62-1b, 62-2a and 62-2b penetrate either completely or not at all; the teeth 1 a-e never penetrate (see also table 10). A star following the tooth number refers to an event reported in table 10.

Figure 6 - Marques de morsures laissées sur la saucisse par les différents moulages lors de l'expérience dont les résultats sont présentés dans la figure 5. Pour chaque série, une flèche indique la face labiale de la dent. Sauf indication contraire, la charge est de 1 kg. Figure 6 - Bite marks left on the saussage after the experiment whose results are depicted in figure 5. For each series, arrow points towards labially. Except where otherwise stated, the load is 1 kg.

Tableau 10 - Expérience de morsure de la saucisse, événements observés lors des essais de chargement. Une « pénétration complète » est stoppée par le contact « mandibule »- »proie ». Comme certains des moulages comprennent une partie de la racine (voir figs 4, 5), il ne s'agit pas d'une situation naturelle puisqu'alors la racine pénètre parfois aussi.

Table 10 - Saussage biting experiment, observed events occurring during loading trials. A «complete penetration» is arrested by «mandible»-»prey» contact. Some of the casts comprising part of the tooth root (see figs 4, 5), it does not correspond to a natural situation as then the root also penetrates.

Numéro	Charge	Observations
1 a-e	nulle à 4 kg	pas de pénétration, rebond
5 a-d	plus de 300 g	pénétration toujours complète
22a	plus de 200 g	pénétration complète
62-1a	charge nulle	pas de pénétration, rebond
62-1b	charge nulle à 600 g	pas de pénétration, rebond
	plus de 700 g	pénétration complète
62-2a	charge nulle à 200 g	pas de pénétration, rebond
	300 g	pénétration soit complète soit nulle
	500 g	pénétration complète
62-2b	charge nulle	pas de pénétration, rebond
	250 et 300 g	pénétration complète
	200 g	rupture de la colle à la base
101a	1 kg	sur trois essais, un cas sans pénétration, rebond
101b	1 kg	sur trois essais, un cas sans pénétration, rebond
137 a-b	200 et 500 g	pas de pénétration, rebonds
138a	1 kg	pénétration complète
138b	1 kg	pénétration complète
	nulle	pas de pénétration, rebond
	nulle	pas de pénétration, rebond et cassure de l'apex
191c	1 kg	sur trois essais, un cas sans pénétration, rebond

Si l'on fait abstraction de ces variations, pour une même dent et ses copies modifiées, les profils apparaissent similaires, la découpe première formant un «U» dont le fond est occupé par le point d'impact initial. La pression induit éventuellement une coupure supplémentaire distale et le profil est alors en «Y» (surtout pour les dents carénées : 191a, c et d, 101a et b, 22a-c). Quand une coupure n'est pas ouverte, on observe parfois une ligne de déformation au même endroit dans la même direction (comparaison des deux marques laissées dans les mêmes conditions par le moulage 191c par exemple).

Les profils sont aussi semblables si l'on compare les différents types de dents, et se rapprochent de plus des cicatrices laissées sur des membres humains par des morsures de crocodiles (Webb & Manolis, 1989). La «peau» de la saucisse réagit donc comme la peau humaine au niveau d'analyse accessible, et le choix du modèle s'en trouve validé *a posteriori*.

À partir du schéma initial en «U», les coupures s'étendent plus ou moins en fonction de la massivité de la dent et/ou de la charge, parfois plus loin que la dent ne pénètre. Les moulages de la dent 1 ne pénètrent pas la peau (jusqu'à 5 kg de charge) mais infligent à la saucisse une blessure ovale plus ou moins profonde selon la charge.

Conclusions

Ces expériences ne concernent que les dents isolées. Afin de modéliser précisément l'impact de la morsure sur une proie, il faudrait tester une rangée dentaire. En particulier, dans le cas des dents comprimées et bicarénées, il serait intéressant d'étudier le profil de découpe.

Dans les conditions d'expérimentation et avec les matériaux considérés, l'ornementation (hors carènes) joue très peu ou pas du tout sur l'efficacité de la morsure (mesurée par la profondeur de pénétration); elle la freine parfois légèrement. La fonction de l'ornementation, s'il y en a une, n'est pas mise en évidence ici. Elle est peut-être à chercher dans un renforcement de la couronne face aux composantes horizontales des tensions créées par la proie (Mazin, com. pers.; Lingham-Soliar, 1999). Une autre hypothèse que le présent modèle ne peut tester est que l'ornementation joue un rôle de contrefort, renforcant une structure creuse (la cavité pulpaire étant emplie de tissus mous par rapport à l'émail et à la dentine) en diffusant latéralement les forces verticales subies majoritairement à l'apex. Les carènes contribuent surtout à rendre l'apex piquant et l'aident à percer la peau (pour des couronnes testées isolées). Un apex usé rend la pénétration plus difficile, mais peut être contrebalancé par une augmentation de la pression exercée lors de l'occlusion.

La pénétration dépend de l'orientation de la dent par rapport à la proie, mais à un niveau d'ajustement qui semble inaccessible au prédateur vivant face à une proie vivante.

La force développée par la mandibule lors de l'occlusion (modélisée par la charge) est un paramètre essentiel mais dont l'impact est difficilement évaluable (un problème effleuré par Buchy *et al.*, 1999). Par rapport à la pression que la mandibule d'un crocodile peut exercer, les forces mises en œuvre ici sont très faibles (Grenard, 1991).

L'étendue des blessures infligées par les dents varie enfin selon la massivité de la couronne. Pourtant, il est intéressant de constater que dans les conditions de l'expérience, les profondeurs absolues de pénétration aussi bien dans la mousse que dans la saucisse sont du même ordre de grandeur, quelle que soit la taille absolue de la «dent», et surtout sa forme, sauf pour la «dent» l qui ne pénètre pas la saucisse (figs 4, 5). À hauteur équivalente de couronne, les «dents» 22a (type G1) et 137a (type C1), pénètrent sur la même profondeur; il semble même que du point de vue du prédateur, la dent 137a soit plus efficace, puisqu'elle inflige une blessure plus marquée (fig. 6). Il n'apparaît donc pas de différence notable d'effet des morphotypes à l'échelle de l'expérience, à l'exception des types A et B, et la validité fonctionnelle de la typologie s'en trouve grandement mise en doute.

Elle l'est d'autant plus que l'impact faible ou nul de l'ornementation dans les expériences réalisées ici permet d'admettre que la forme générale pourrait être plus importante face à la proie que l'intensité de l'ornementation, alors que la typologie est établie en partie sur l'ornementation (fig. 2). Hors considérations fonctionnelles, la comparaison des morphotypes fossiles (ornementés) avec les actuels (peu ou pas ornementés) est alors cependant permise.

En revanche, l'usure pose toujours un problème, qui nécessite de distinguer différents cas. Une simple abrasion légère de l'apex ou des carènes influence peu la pénétration dans la proie, qui est alors surtout dépendante de la force à l'occlusion. Les différences créées par ces types d'usure entre fossile et actuel pourront donc être ignorées au profit de la comparaison de la forme générale de la couronne.

Mais, comme la morsure et ses conséquences sur la proie dépendent de la massivité de la couronne, les dents présentant une abrasion intense au point d'appartenir à un morphotype différent de celui de la dent neuve, comme chez *Orcinus* par exemple, devront être examinées avec circonspection, en fonction des cas. Les « dents » 191 et 101 (morphotypes F2 et G3, proches des dents neuves - non-ornementées - de l'orque) percent toujours la peau de la saucisse, alors que la « dent » 1 (morphotype B, proche d'une dent d'orque très usée) ne la perce jamais. Dans le cadre de l'expérience réalisée, il semble que les morphotypes A et B n'aient pas les mêmes fonctionnalités que les autres couronnes, côniques, dont le rapport h/d est supérieur à 1,8 (contrairement à dichotomie première établissant la typologie), ce qui impliquerait que la denture de l'orque passe, comme il a été suggéré plus haut, d'un type à un autre au cours de son existence. Le lien entre morphotype dentaire et régime dans ce cas ne pourra donc être confirmé que si l'étude du régime alimentaire de l'orque révèle une modification du régime alimentaire au fur et à mesure de l'usure dentaire.

MORPHOLOGIE DENTAIRE ET RÉGIME DE TÉTRAPODES MARINS ACTUELS

Une typologie dentaire des mammifères marins actuels serait différente de la typologie établie pour les reptiles marins du Mésozoïque puisque classant des objets différents; le problème ici est de tenter de corréler les types observés sur les fossiles avec un régime alimentaire déduit de l'actuel. Et pour cela, il convient d'abord de déterminer si certaines morphologies actuelles entrent dans la typologie établie à partir des fossiles. On recherche donc ici des tétrapodes marins actuels dont les couronnes dentaires correspondent aux types fossiles, hors ornementation.

Or, les données actuelles sont relativement abondantes, par rapport aux données fossiles : les animaux sont complets et parfois vivants. Ils permettent, au moins en théorie, des observations directes de la prédation, et l'identification de variations individuelles, de la morphologie dentaire d'une part, et du régime d'autre part.

Les types fossiles en revanche sont figés. La comparaison avec les actuels oblige à considérer la possibilité de variations au sein des types fossiles, en général disparues (faute de spécimens, etc.), et à accorder plus ou moins d'importance à ces variations, sans en connaître le poids réel.

La classification d'actuels dans la typologie fossile présente ainsi nécessairement une part de subjectivité, l'image de l'actuel vivant finissant par se substituer à l'image incomplète du fossile. Quelques fossiles assez complets ont permis l'établissement des types, et en deviennent les stéréotypes. Dans cette typologie s'insèrent des fossiles incomplets, sur la base du matériel disponible éventuellement comparable. Les actuels apportent une image complète, depuis leur milieu de vie et leur silhouette jusqu'à leur morphologie dentaire. La comparaison intègre cette image complète face à celle des stéréotypes, donc consciemment ou non, jamais uniquement la morphologie des couronnes dentaires. La recherche et le choix des équivalents actuels se font ainsi en fonction de critères plus restrictifs que la seule comparaison de la morphologie dentaire. Il y a alors un glissement de l'étude de la fonctionnalité d'une morphologie dentaire à celle d'un morphotype plus complet.

D'un point de vue pratique, cette position se justifie par l'abondance des espèces actuelles possédant des dents, et l'impossibilité de les étudier toutes. Les actuels considérés ici ne sont donc que des exemples à partir desquels il s'agit de déterminer l'impact de la forme sur la fonction, s'il existe dans le cadre de cette étude. La diversité des espèces implique aussi le recours à des ouvrages généraux, mais dont les données sont comparées dans la mesure du possible (surtout Gaskin, 1982; King, 1983; Ridgway & Harrison, 1987; Ross, 1989; Webb & Manolis, 1989; Grenard, 1991; Watson, 1991; tabl. 2; les autres références sont données dans le texte), tandis que la morphologie dentaire des espèces citées a été examinée en collections. La nature exacte des poissons collectés dans les contenus gastriques n'est en général pas précisée, sauf quand il s'agit de chondrichthyiens. Mais tous les autres poissons actuels peuvent être considérés comme des proies «molles», et cet aspect suffit pour une étude du lien éventuel entre morphologie dentaire et type de proies. Les équivalences morphologiques supposées et les régimes alimentaires des actuels considérés sont résumés dans le tableau 11.

Type A

Sous-type A1

Le morse (*Odobenus rosmarus*) et la loutre marine (*Enhydra lutris*) ont des molaires et prémolaires basses, dont les reliefs ne sont observables que sur les juvéniles. Ils sont hétérodontes, avec des incisives et éventuellement des canines bien développées. Parce que de plus leur crâne est massif, ils ressemblent au stéréotype du sous-type A1, *Placodus*.

Le morse s'alimente préférentiellement de bivalves, clams, palourdes, coques et moules, détectés par ses vibrisses et éventuellement déterrés par le museau ou en pulvérisant un jet d'eau sur le sable. Il force l'ouverture des coquilles par succion, sans doute de façon systématique, les contenus stomacaux rapportés ne contenant que de très rares fragments de coquilles. Crabes, crevettes, gastéropodes, annélides, harengs, oiseaux marins voire jeunes phoques ne sont pas dédaignés à l'occasion, ni même les cadavres échoués de mammifères marins.

La loutre marine se nourrit surtout d'oursins ramassés sur le fond, de 5 à 10 m de profondeur. Elle en collecte une dizaine à la fois, maintenus par les bras dans des dépressions formées de replis de la peau des flancs. Puis elle remonte à la surface, extrait un oursin de ses poches thoraciques, le tourne entre ses pattes avant pour casser les piquants. Elle presse ensuite la lanterne d'Aristote à l'intérieur de l'animal, et agrandit progressivement le trou ainsi formé avec ses dents, à la manière d'un œuf à la coque. La chair est léchée ou extraite à l'aide des pattes avant. Le demi-test vide est jeté (Herter, 1993). Elle ramène parfois de ses plongées des bivalves, des gastéropodes, des chitons, des crustacés décapodes. Une prédation sur des pieuvres et des étoiles de mer a aussi été signalée, des algues ont été retrouvées dans des contenus stomacaux (Jacobi, 1938; Harris, 1968; Herter, 1993). Des poissons, morue surtout, représentent une part des proies, plus importante en été qu'en hiver. Les coquilles des proies sont brisés en les tapant sur une pierre posée en équilibre sur sa poitrine alors qu'elle flotte sur le dos. Si les coquilles des gastéropodes sont trop dures et ne se brisent pas, elle déroule l'animal hors de sa coquille avec ses dents. En captivité, les loutres préfèrent la morue, mais ingèrent aussi éventuellement de la viande de mammifères ou d'oiseaux marins selon les apports (Herter 1993).

Bien que possédant des molaires dites «broyeuses», aucun de ces animaux en conditions normales ne broie donc ses proies à l'aide de celles-ci. Le sable et les graviers sont sans doute responsables de l'usure intense des molaires du morse, et non les coquilles des proies.

Sous-type A2

Le sous-type A2, défini par des dents plus ou moins hautes («préhensiles» selon Mazin, 1988) à l'avant et basses en arrière, n'a comme équivalents actuels parmi les tétrapodes marins que les platanistes (Platanista gangetica et P. minor). Ce sont bien des mammifères aquatiques mais qui fréquentent peu le milieu marin, préférant les estuaires. Ils possèdent des dents très hautes à l'avant (qui seraient classées dans la catégorie E1 si elles étaient isolées), et basses à l'arrière, sans être aussi hémisphériques que les précédentes. L'ensemble est porté par un rostre allongé et très étroit. Ces deux espèces vivent dans des rivières où l'observation est difficile, car l'eau y est boueuse. Les animaux sont d'ailleurs presque aveugles. Leur régime naturel est ainsi mal connu, souvent considéré comme constitué en majorité de poissons (Massare, 1987; Watson, 1991). Mais en captivité, ils fouillent les fonds meubles à la recherche de nourriture, et les proies rapportées dans des contenus stomacaux d'individus en liberté semblent confirmer ce comportement : poissons, crustacés et bivalves de fond. Des individus ont été vus chassant des poissons en pleine eau, et même des canards, tandis qu'une attaque infructueuse à l'encontre d'une oie domestique a été signalée. Les modes de capture et de traitement des proies dures ne sont pas connus.

Isolées, certaines dents très usées (cassées et repolies) d'un vieil orque entreraient aussi dans le type A. Mais ce sont en général les dents les plus antérieures qui sont usées à ce point, à l'inverse de la définition du morphotype, et les dents postérieures restent alors coniques. L'animal n'est pas considéré dans ce type, mais notons que le mosasaure *Globidens dakotaensis*, dont la mandibule est inconnue, a aussi les dents antérieures plus usées que les dents postérieures, toutes restant pourtant bulbeuses (Russell, 1975).

Type B

Examinée dans son ensemble, la dentition de *Crocodylus porosus* entre assez bien dans le type B, y compris en ce qui concerne l'ornementation des couronnes, mais avec des apex moins mousses. Plus en détail, certaines dents sont plus élancées et proches du type C2, et les plus postérieures sont légèrement lancéolées, proches du type D. La dentition présente une anisodontie poussée, à l'inverse de celle des fossiles placés dans le sous-type C2. Les dents les plus grosses sont souvent cassées verticalement, et ces cassures parfois repolies, alors que sur les fossiles connus elles semblent plutôt usées par abrasion à l'apex (Krebs, 1968). Les juvéniles ont des dents plus petites, et ainsi plus aiguës à l'échelle de l'observateur, mais la forme générale reste similaire. C'est donc avec réserves que *Crocodylus porosus* est comparé au type B.

La proximité de cette espèce avec l'homme fait que d'assez nombreuses informations sur ses comportements alimentaires en eau douce ou saumâtre sont disponibles, mais peu en milieu marin. Les juvéniles se nourrissent d'insectes, de crevettes et de crabes d'eau douce, la proportion de ces proies variant selon la saison et le lieu de capture. En fait, ces juvéniles sont attirés par le mouvement et s'attaquent à toutes les proies mobiles dont la taille leur paraît raisonnable. Au fur et à mesure que le prédateur grandit, d'autres proies sont capturées, oiseaux, rongeurs, amphibiens, serpents et dans une moindre mesure poissons. Crabes et crevettes restent pourtant les proies les plus capturés par les individus mesurant jusqu'à deux mètres. Les plus gros individus s'attaquent à tout ce qui bouge, y compris des juvéniles et des nageurs, toujours dans une classe de taille qui dépend de celle du prédateur. Ils sont aussi charognards, attirés par l'odeur des carcasses. En mer le long du rivage ou dans les estuaires, ces grands individus semblent se nourrir surtout de crabes, mais attaquent aussi des tortues, et reviennent sur le rivage s'ils y repèrent une carcasse. Dans l'eau, les stratégies d'attaque sont mixtes, parfois en embuscade, parfois active. Les juvéniles semblent plutôt attendre qu'une proie passe à proximité de leurs mâchoires, alors que les adultes l'approchent lentement en nageant et bondissent dessus.

Les cachalots (Physeter catodon) ont des dents en dôme massif non ornementé, seulement sur la mandibule, dont la forme générale rappelle aussi celle des dents de type B. Une chasse intensive a fourni de nombreux contenus gastriques, mais pas d'observation directe de la prédation. La majorité des contenus gastriques est constituée de calamars dont la longueur du manteau varie de 20 cm à plus de 1 m. Des poissons démersaux divers, raies, requins, morues, merlans, etc. constituent en général une part mineure mais régulière du régime, qui peut devenir majeure selon le lieu de capture et le sexe du prédateur. Des crustacés mésopélagiques (mysidacés) et benthiques (crabes) ont aussi été rapportés, comme des objets divers, pierres, coquilles de mollusques, sacs en plastique, etc. La prédation elle-même est inconnue; elle a probablement lieu la nuit, et différentes hypothèses ont été proposées en ce qui concerne le repérage des proies (voir Ridgway & Harrison 1987 pour une revue). Les dents émergent tard lors de l'ontogénie, et les jeunes animaux se nourrissent sans dents fonctionnelles pendant plusieurs années. De plus, des calamars sans marques de morsures sont souvent rapportés dans les contenus gastriques. Il semble bien que des dents ne soient pas essentielles aux cachalots pour capturer leurs proies - ce qui rapprocherait alors ce taxon plutôt du type H.

Type C

Privées d'ornementation, les dents de type C sont des cônes droits ou peu courbes, modérément massifs, à l'apex rond. Les sous-types ne peuvent plus être distingués. Elles sont différentes des dents de type E par leur massivité et leur apex. Bien que plus brévirostres que les fossiles, et ayant une symphyse courte, les bélougas (*Delphinapterus leucas*) ont une morphologie dentaire similaire. Ils se nourrissent en fonction de la saison, en eaux arctiques peu profondes, et sont extrêmement opportunistes. De 50 à 100 espèces différentes de proies ont été rapportées pour une population, parmi lesquelles mollusques, annélides, poissons, décapodes, zooplancton macroscopique. Les juvéniles capturent des poissons plus petits que les adultes, et plus souvent crustacés et annélides.

Type D

Les dents de l'actuel odontocète *Steno bredanensis* (dauphin à long bec) ont des rides discrètes par rapport aux fortes carènes de celles de *Simosaurus gaillardoti*. Hors ornementation, la forme générale est la même, en toupie inversée, c'est-à-dire resserrée au collet, enflée plus haut, avec un apex aigu, et une légère courbure vers l'intérieur.

Peu chassé, ce dauphin est connu par quelques spécimens échoués seulement, et la prédation n'a jamais été observée directement. Les contenus stomacaux rapportés sont constitués de poissons et calamars, parfois associés à des pieuvres.

Type E

Sous-type E1

Les cachalots pygmée et nain (*Kogia breviceps* et *K. simus*) possèdent des dents très hautes et fines, aiguës, espacées, en général seulement sur la mandibule. En dehors de cette hétérodontie dignathique inconnue jusqu'ici chez les fossiles, les couronnes elles-mêmes sont de type E1.

Leurs modes de capture sont inconnus, mais les estomacs de spécimens échoués contenaient des calamars et des poissons d'eau profonde. Ceux de plusieurs spécimens de *Kogia breviceps* contenaient aussi des crabes aussi bien d'eau profonde que littoraux.

Sous-type E2

Gavial (Gavialis gangeticus), faux gavial (Tomistoma schlegelii), crocodile d'eau douce australien (Crocodylus johnstoni), baiji (Lipotes vexillifer), franciscana (Pontoporia blainvillei) et plusieurs dauphins (Delphinus delphis, Stenella longirostris, S. attenuata, S. coeruloalba), semblent de bons équivalents morphologiques du soustype E2, avec leurs nombreuses dents acérées, légèrement courbes, implantées serrées sur un museau allongé. L'organe du spermaceti, qui réduit considérablement la longirostrie apparente des cétacés, n'est pas pris en compte ici, et les ressemblances invoquées ne concernent que les os.

Seuls les dauphins sont réellement marins, le franciscana se répartit le long des côtes atlantiques et dans les estuaires sud-américains, le baiji fréquente les rivières chinoises et n'a jamais été vu en eau salée. Gavial, faux gavial et crocodile australien sont exclusivement dulçaquicoles. Tous sont principalement ichthyophages, mais non stricts. Le gavial complète son régime par des grenouilles, et profite peut-être aussi des cadavres humains, car des bijoux ont été retrouvés dans l'estomac de certains spécimens. Le faux gavial capture parfois des primates et autres petits mammifères. Le régime du crocodile d'eau douce australien est assez bien connu. Il change selon le lieu de capture et la saison. Les insectes (terrestres ou aquatiques) sont les proies les plus courantes, avec poissons, crevettes et écrevisses, grenouilles, lézards, oiseaux, rongeurs et chauves souris, quelle que soit la taille du prédateur, et même si en moyenne les individus plus grands capturent des proies plus grandes. Certains attaquent et mangent des wallabies. Bien qu'inconnues dans les contenus stomacaux, des tortues aquatiques portent des marques de dents de crocodiles d'eau douce.

Le mal connu baiji semble très majoritairement ichthyophage, mais fouille peut-être la vase à la recherche de crevettes. Le franciscana chasse surtout poissons et calamars, mais doit aussi fouiller le fond et les creux de roches, car des crevettes et des pieuvres ont été découverts dans certains estomacs. D'assez nombreux spécimens échoués de dauphins communs (Delphinus delphis) ont livré des poissons mésopélagiques, des calamars, mais aussi des crabes capturés sur le fond. Ils chassent parfois en surface, des poissons volants (voir Desportes, 1985 pour une étude précise des variations du régime de cette espèce dans l'Atlantique nord). Les différentes espèces du genre Stenella pour lesquelles des informations sont disponibles s'alimentent de poissons et de calamars. S. coeruloalba complète parfois avec des crevettes, tandis que S. attenuata se nourrit surtout de poissons en surface.

Type F

Les dents de type F sont courbes et fortement ornementées. Le sous-type F1 est souvent plus élancé et a un apex souvent abrasé que l'ornementation n'atteint pas, alors que l'apex du sous-type F2 est formé par la réunion des côtes, et souvent cassé verticalement, les dents sont plus massives. Sans ornementation la distinction des sous-types devient difficile.

Les dents de l'orque (*Orcinus orca*) et du faux orque (*Pseudorca crassidens*) ressemblent au type F non ornementé, plus massives que le sous-type F1 en général. Elles présentent souvent d'importantes cassures verticales.

Le faux orque se nourrit de calamars et de poissons de taille moyenne (thons, bonites, coryphènes), mais leur faible importance économique fait que peu d'informations sont disponibles.

Le régime des orques est varié et opportuniste. Calamars, poissons y compris raies et requins, oiseaux marins, phoques, otaries, morses, autres odontocètes (voir par exemple Ott & Danilewicz, 1998) ont été retrouvés dans des contenus stomacaux. Des attaques ont été rapportées sur des baleines (*Eschrichtus* et *Balaenoptera*), voire à terre, sur un chien, des ours polaires ou des phoques (Estes *et al.*, 1998). Les petites proies sont sans doute avalées directement et en entier, alors que les grandes sont démembrées par les dents et/ou projetées en l'air. Il n'apparaît pas à l'examen de la littérature de modification du régime avec l'âge.

Type G

Même sans tenir compte des carènes, aucun tétrapode aquatique actuel n'a de dents très comprimées latéralement comme celles du sous-type G1, ni à section en «U» ou en «V» comme celles des sous-types G2 et G3. Il a déjà été signalé que la forme générale et surtout l'apex des dents du sous-type G3 une fois privées d'ornementation, deviennent assez proches de ceux du sous-type F2, et des dents neuves des orques.

Certains requins ont des dents comprimées et bicarénées, et un remplacement dentaire permanent (Cappetta, 1986). Mais en dehors d'une similarité superficielle due aux carènes (qui sont crénelées chez les seuls requins) elles sont de formes différentes. Comme les requins sont plus brévirostres que les reptiles marins fossiles concernés, à la mandibule non symphysée, les dents sont aussi orientées différemment, et donc aussi l'orientation d'attaque des carènes sur la proie. À un niveau plus général que la morphologie dentaire, les constructions ne sont pas comparables.

Type H

Les difficultés liées à l'identification de l'anatomie réelle du type H ont déjà été discutées. Collin & Janis (1997) suggèrent que parmi les tétrapodes se nourrissant entièrement immergés seuls des mammifères peuvent être filtreurs, car une structure fermant la cavité buccale en arrière lors de la prise de nourriture est nécessaire, celle-ci étant une néoformation mammalienne. Si cette vue est justifiée, alors le type H fossile aurait pour équivalent les odontocètes à dentition réduite, qui sont majoritairement teuthophages, non stricts. Il a cependant été suggéré que la denture de certains élasmosaures pourrait aussi constituer un appareil filtreur (Buchy, 2005, 2006; McHenry *et al.*, 2005; Noè, 2006).

Conclusions

Les données sur le régime des actuels sont surtout des contenus gastriques; les modes de capture et de traitement des proies sont peu ou pas connus, en particulier en milieu marin. Il manque donc les observations directes pourtant essentielles à l'élucidation de la fonction d'une structure (Gans, 1986). Et tous les biais (à l'exception des biais de fossilisation) affectant probablement les contenus gastriques fossiles affectent aussi les contenus actuels : variations anecdotiques, individuelles, saisonnières, géographiques, etc.

Certains morphotypes dentaires n'ont pas d'équivalent actuel aquatique; les actuels sont observés à un instant à l'échelle géologique, alors que les reptiles marins fossiles sont examinés sur l'ensemble du Mésozoïque. À un niveau local, il est possible que des écosystèmes n'aient pas d'équivalent actuel (Boucot, 1990).

La diversité soupçonnée de la composition des contenus gastriques fossiles est observable ici: aucun des animaux considérés ne se nourrit exclusivement d'un type de proies (tabl. 11, 12). Ils sont tous plus ou moins opportu-

Tableau 11 - Équivalents morphologiques actuels proposés des types dentaires fossiles. Milieu d'alimentation et régimes sont détaillés et discutés dans le texte. Les proies sont indiquées dans l'ordre de leur abondance dans le régime.

 Table 11 - Recent morphological equivalents suggested for the fossil tooth types. Feeding environment and diet are discussed in detail in the text. Prey are given in order of their abundance in the diet.

Туре	Équivalent actuel	Milieu d'alimentation	Régime		
A1	Morse (Odobenus rosmarus)	littoral	bivalves, crustacés, gastéropodes, annélides, poissons, oiseaux marins, jeunes phoques et cadavres de tétrapodes		
	Loutre de mer (<i>Enhydra lutris</i>)	littoral	oursins, bivalves, gastéropodes, crustacés, poissons, pieuvres, étoiles de mer, ?algues		
A2	Platanistes (Platanista gangetica et Platanista minor)	estuaires	poissons, crustacés, bivalves, oiseaux		
В	Crocodile d'estuaires (Crocodylus porosus)	rivières et leurs berges, estuaires, mer ouverte	à peu près toute proie mouvante jusqu'à une taille limite qui est fonction de celle du prédateur, carcasses		
	Cachalot (<i>Physeter catodon</i>)	mer ouverte profonde	calamars, poissons démersaux, crustacés		
C	Belouga (Delphinapterus leucas)	côtes et rivières	très opportuniste, mollusques, annélides, poissons, crustacés, zooplancton macroscopique		
D	Dauphin à long bec (Steno bredanensis)	mer ouverte	poissons, calamars, pieuvres		
E1	Cachalots pygmée (<i>Kogia breviceps</i>) et nain (<i>Kogia simus</i>)	mer ouverte peut-être profonde	calamars, poissons, crabes (K. breviceps)		
E2	Gavial (Gavialis gangeticus)	rivières	poissons, grenouilles, ?cadavres		
	Faux gavial (Tomistoma schlegelii)	rivières	poissons, primates		
	Crocodile d'eau douce australien (Crocodylus johnstoni)	rivières et leurs berges	insectes, poissons, crustacés, grenouilles, lézards, oiseaux, petits mammifères		
	Baiji (Lipotes vexillifer)	rivières	poissons, ?crevettes		
	Franciscana (Pontporia blainvillei)	côtes et rivières	poissons, calamars, crevettes, pieuvres		
	Dauphin commun (Delphinus delphis)	mer ouverte	poissons, calamars, crabes		
	Stenella longirostris, S. attenuata, S. coeruloalba	mer ouverte	poissons, calamars, crevettes éventuellement		
F	Faux orque (Pseudorca crassidens)	mer ouverte	calamars, poissons		
	Orque (Orcinus orca)	mer ouverte	calamars, poissons, oiseaux marins, phoques, morses, odontocètes, ours polaires, baleines		

nistes en ce qui concerne la taxinomie des proies collectées. Les régimes varient selon le lieu de collecte et la saison, l'âge du prédateur, son sexe et ses préférences individuelles. Cet opportunisme trophique est d'ailleurs l'une des marques des écosystèmes marins par rapport aux écosystèmes terrestres (Cadée, 1984). L'âge semble surtout influencer la taille des proies accessibles, sans qu'une modification du régime s'accompagne d'un changement de morphotype dentaire (par exemple dans le cas des crocodiles), ou qu'une modification de la morphologie dentaire soit liée à une modification du régime (pour le cachalot ou l'orque).

Une sélection des proies par consistance (schématiquement «molles», «dures» ou «osseuses») en fonction du type dentaire n'apparaît pas à l'examen du tableau 12. Les proies «molles», céphalopodes et poissons, sont les plus abondantes en milieu marin et les plus consommées par les prédateurs aux dents coniques (Amaratunga, 1983). Mais ceux-ci consomment aussi des proies «dures» (crabes, bivalves). L'ichthyophagie stricte souvent invoquée est en fait une capture préférentielle de proies «molles» pélagiques : poissons et céphalopodes (grenouilles dans le cas du gavial). L'apparente spécialisation des types coniques face à des proies «molles» pourrait ainsi refléter des lieux de collecte différents (colonne d'eau plus que benthos par exemple) et donc des capacités locomotrices et/ou physiologiques différentes (aptitude à la plongée, etc.), plutôt qu'une résistance mécanique moindre de la denture. En l'absence aujourd'hui de proies «dures» pélagiques abondantes (de

 Tableau 12 - Types de proies disponibles en milieu marin associées à chaque type dentaire de prédateur actuel.

 Table 12 - Available prey types in marine environment associated to each Recent predator tooth type.

	A1	A2	В	С	D	E1	E2	F
macrophytes	?							
annélides	Х			Х				
gastéropodes	Х							
échinodermes	х							
bivalves	Х	х		Х				
crustacés "mous"	х	х	Х	Х			Х	
crustacés "durs"	Х		Х	Х		Х	Х	
céphalopodes "mous"	Х		Х		х	X	Х	х
poissons	Х	х	Х	Х	х	Х	Х	х
tétrapodes vivants	х	х					х	х
cadavres de tétrapodes	Х		Х					

type ammonites, ou poissons à fort revêtement écailleux), on ne peut pas conclure que ces prédateurs (et par extension ces types dentaires) seraient incapables de les capturer, traiter et digérer.

De plus, la soi-disant spécialisation durophage des morses et des loutres ne résiste pas à l'examen des modes de rupture des proies «dures». Si ces animaux ont bien des molaires basses, celles-ci ne servent pas à broyer les proies, et elles n'empêchent pas la capture régulière de proies «molles». Les actuels de type «durophage» apparaissent en fait comme les plus généralistes des animaux considérés (tabl. 12). Cappetta (1986) a lui aussi souligné la largeur du spectre alimentaire accessible aux sélaciens à denture «broyeuse» (selon sa classification), et qu'une «hyperspécialisation» n'est pas un confinement à un type de proies; le seul lien entre une morphologie dentaire et une fonction positivement mis en évidence ici est en fait que les dents dites «broveuses» donnent accès à tous les types de proies (tabl. 12). Comme celles des sélaciens (Cappetta, 1986), les dents basses des reptiles sont aussi les plus modifiées par rapport aux morphotypes ancestraux, puisque le schéma conique de base est altéré (fig. 2). En ce sens, apparaît ici une réelle spécialisation évolutive, l'acquisition d'un régime potentiellement absolument généraliste.

Les conclusions suivantes sont négatives: une morphologie dentaire particulière n'interdit pas clairement l'accès à un type de proie. Ou alors, il faut admettre que la typologie dentaire considérée (déjà mise à mal par les expériences menées) n'est pas valide d'un point de vue fonctionnel, ou peut-être la typologie des proies. Ce qui apparaît le plus clairement, c'est que le régime est lié aux proies disponibles et accessibles. C'est-à-dire, du point de vue du prédateur, d'abord au milieu fréquenté ou fréquentable. Les animaux littoraux aux dents basses qui sont les plus généralistes sont aussi ceux qui ont accès au plus grand nombre de types de proies, pélagiques ou benthiques, sans avoir ni à plonger profondément, ni à nager beaucoup, ce qui impliquerait d'autres types de contraintes anatomiques et physiologiques.

CONCLUSIONS

L'observation de la morphologie des couronnes dentaires des reptiles marins du Mésozoïque autorise donc l'établissement d'une typologie proche de celle de Massare (1987). Pourtant celle-ci est basée sur des caractères intuitifs dont la signification échappe à l'expérimentation, ou pire, dont l'expérimentation tend à nier l'importance fonctionnelle. Exemptée de toute considération fonctionnelle présupposée, cette typologie est applicable, en partie au moins, à certains tétrapodes aquatiques actuels. Lors du retour à une vie aquatique, ceux-ci semblent acquérir une morphologie dentaire proche de celle des reptiles marins : les couronnes et racines complexes tendent à se simplifier et miment la condition plésiomorphe des reptiles. L'apport informatif des contenus gastriques fossiles étant limité, ce sont les similarités morphologiques des couronnes dentaires entre actuels et fossiles qui devraient permettre de faire le lien entre structure et fonction. Mais l'examen du régime alimentaire des actuels ne met en évidence qu'un très large opportunisme général, en particulier des morphotypes les plus déviants par rapport au type plésiomorphe, à savoir les dents dites «broyeuses». L'apparente convergence morphologique pourrait ne refléter, pour les mammifères aquatiques, que la conséquence de l'absence de mastication en milieu aquatique (Taylor, 1987).

Il n'y a donc pas de lien entre structure (morphotype dentaire) et fonction (régime alimentaire) transposable des actuels aux fossiles, lorsque les données sont analysées objectivement. Il apparaît que les actuels vivent aux dépends de leur environnement, au sens large d'exploitation de toute ressource rendue accessible par leurs capacités locomotrices et physiologiques. Transposé aux fossiles, cela signifie que la seule morphologie dentaire n'autorise aucune conclusion sur le régime d'un reptile marin fossile sans connaissance du milieu fréquenté et des proies accessibles, donc sans études sédimentologiques, taphonomiques, de l'assemblage cooccurrent, etc. mais aussi des capacités locomotrices du prédateur et des proies, toutes études qui interdisent d'abord une généralisation.

REMERCIEMENTS

Ce travail fait partie d'un volume de thèse jamais soumis qui doit beaucoup à J.-M. Mazin (Lyon), à toute l'équipe du Laboratoire de Paléobiologie de l'Université de Poitiers, mais aussi à E. Frey, F. Métayer et R. Benischke (Karlsruhe) qui ont participé à l'élaboration du dispositif expérimental décrit. Merci aux responsables et collègues qui ont aidé lors des visites de collections, B. Battail, N. Bardet, P. Janvier (Paris), R. Böttcher, R. Schoch, R. Wild (Stuttgart), S. Chapman (Londres), M. Brunet, P. Vignaud (Poitiers). Cette étude a bénéficié de discussions nombreuses avec ces derniers ainsi qu'avec F. Buchy (Corbeville), M. Everhart (Hays), S. Hua (Paris), D.M. Martill (Portsmouth), F. Métayer (Strasbourg), K.T. Smith (New Haven), S.W. Salisbury (Brisbane). La version finale de ce travail doit beaucoup aux commentaires et suggestions bienveillants de N. Bardet et L.Cavin (Genève).

LITTÉRATURE

- Adams, D. A. 1997. *Trinacromerum bonneri*, new species. Last and fastest pliosaur of the Western Interior Seaway. *Texas Journal of Science*, 49(3): 179-198.
- Agassiz, L. 1833. *Recherche sur les poissons fossiles*. Petitpierre, Neuchâtel.
- Amaratunga, T. 1983. The role of cephalopods in the marine ecosystem. *FAO fishing Technical Papers*, 231: 379-415.
- Andrews, C. W. 1910. *A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay, Part I.* British Museum (Natural History), London.
- Bardet, N. 1992. Évolution et extinction des reptiles marins au cours du Mésozoïque. Thèse de Doctorat de l'Université Paris VI (inédite).
- Bardet, N. 1995. Évolution et extinction des reptiles marins au cours du Mésozoïque. *Palaeovertebrata*, 24(3-4): 177-283.
- Barnabé, G. & Barnabé-Quet, R. 1997. *Écologie et aménagement des eaux côtières*. Lavoisier Tec & Doc, Paris.
- Biju-Duval, B. 1994. Océanologie. Dunod, Paris.
- Blainville, H. M. D. de. 1838. Sur les Cachalots. *Annales Françaises et Étrangères d'Anatomie et de Physiologie*, 2:335-337.
- Bocherens, H. 1992. Biogéochimie isotopique (¹³C, ¹⁵N, ¹⁸0) et paléontologie des vertébrés : applications à l'étude des réseaux trophiques révolus et des paléoenvironnements.

Thèse de Doctorat de l'Université Paris VI, Mémoires en Sciences de la Terre, 92(6): 1-317.

- Boucot, A. J. 1990. *Evolutionary paleobiology of behavior and coevolution*. Elsevier Press.
- Böttcher, R. 1989. Über die Nahrung eines *Leptopterygius* (Ichthyosauria, Reptilia) aus dem süddeutschen Posidonienschiefer (Unterer Jura) mit Bemerkungen über den Magen der Ichthyosaurier. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, B155: 1-19.
- Brown, B. 1904. Stomach stones and food of Plesiosaurs. *Science*, n.s. 20(501): 184-185.
- Brown, D. S. 1981. The English Upper Jurassic Plesiosauroidea (Reptilia) and a review of the phylogeny and classification of the Plesiosauria. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, 35(4): 253-347.
- Brown, D. S., Milner, A. C. & Taylor, M. A. 1986. New material of the plesiosaur *Kimmerosaurus langhami* Brown from the Kimmeridge Clay of Dorset. *Bulletin* of the British Museum (Natural History), Geology, 40(5): 225-234.
- Buchy, M.-C. 1998. Dédifférenciation et spécialisation dentaires chez les tétrapodes réadaptés au milieu marin. Symposium international Paléodiversifications, Terres et mers comparées, Lyon (France), 6-8 juillet 1998, Livre de résumés.
- Buchy, M.-C. 2005. An elasmosaur (Reptilia: Sauropterygia) from the Turonian (Upper Cretaceous) of Morocco. *Carolinea*, 63: 5-28.
- Buchy, M.-C. 2006. *Libonectes atlasense*, an elasmosaur (Reptilia: Sauropterygia) from the Turonian (Upper Cretaceous) of Morocco why such teeth and such a neck? *Hantkeniana*, 5: 78.
- Buchy, M.-C., Métayer, F. & Frey, E. 1999. Vector models as a physical method for reconstructing jaw mechanism in non-kinetic diapsid fossil marine reptiles. 4th European Workshop on Vertebrate Palaeontology, Albarracin (Spain), 8-12 June 1999, Abstract Book.
- Buchy, M.-C., Taugourdeau, P. & Janvier, P. 2004. Stomach contents of a Lower Triassic ichthyosaur from Spitzbergen. *Oryctos* 5 : 47-55.
- Buffetaut, E. 1982. Radiation évolutive, paléoécologie et biogéographie des crocodiliens mésosuchiens. *Mémoires de la Société géologique de France*, 60: 435-447.
- Cadée, G. C. 1984. «Opportunistic feeding», a serious pitfall in trophic structure analysis of (paleo)faunas. *Lethaia*, 17: 289-292.
- Caldwell, M. W. 2007. Ontogeny, anatomy and attachment of the dentition in mosasaurs (Mosasauridae: Squamata). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 149: 687-700.
- Caldwell, M. W. & Lee, M. S. Y. 2001. Live birth in Cretaceous marine lizards (mosasauroids). *Proceedings* of the Royal Society of London, B, 268: 2397-2401.
- Calligaris, R. 1988. I Rettili fossili degli «strati calcarei ittiolitici di Comeno» e dell'isola di Lesina. Atti di

Museo Civico di Storia Naturale di Trieste, 41(1): 85-125.

- Camp, C. L. 1942. California mosasaurs. *Memoirs of the University of California*, 13: 1-68.
- Camp, C. L. 1980. Large ichthyosaurs from the Upper Triassic of Nevada. *Palaeontographica*, A170(4-6): 139-200.
- Campbell, C. A. & Valentine, J. W. 1977. Comparability of modern and ancient marine faunal provinces. *Paleobiology*, 3: 48-57.
- Cappetta, H. 1986 Types dentaires adaptatifs chez les sélaciens actuels et post-paléozoïques. *Palaeovertebrata*, 16(2): 57-76.
- Carroll, R. L. & Dong, Z. M. 1991. *Hupehsuchus*, an enigmatic aquatic reptile from the Triassic of China, and the problem of establishing relationships. *Philosophical Transactions, Royal Society of London*, B331: 131-153.
- Cicimurri, D. J. & Everhart, M. J. 2001. An elasmosaur with stomach contents and gastroliths from the Pierre Shale (Late Cretaceous) of Kansas. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 104(3-4): 129-143.
- Clarke, J. & Etches, S. 1992. Predation amongst Jurassic marine reptiles. *Proceedings of the Dorset Natural History Society*, 113 : 202-205.
- Collin, R. & Janis, C. M. 1997. Morphological constraints on tetrapod feeding mechanisms: why where there no suspension-feeding marine reptiles? pp. 451-466. *In* Callaway, J. M. & Nicholls, E. L. (eds) *Ancient Marine Reptiles*. Academic Press, San Diego.
- Collignon, J. 1991. Écologie et biologie marines introduction à l'halieutique. Masson, Paris.
- Cope, E. D. 1869. [Remarks on fossil reptiles, *Clidastes* propython, *Polycotylus latipinnis*, *Ornithotarsus immanis*]. *Proceedings of the American Philosophical Society*, xi: 117.
- Cope, E. D. 1872. [Remarks on a species of Clidastes and on *Plesiosaurus gulo* Cope]. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 24: 127-129.
- Copper, P. 1988. Paleoecology: paleoecosystems, paleocommunities. *Geoscience Canada*, 15(3): 199-208.
- Cruickshank, A. R. I., Martill, D. M. & Noè, L. F. 1996. A pliosaur (Reptilia, Sauropterygia) exhibiting pachyostosis from the Middle Jurassic of England. *Journal of the Geological Society of London*, 153: 873-879.
- Curioni, G. 1847. Cenni sopra un nuovo saurio fossile dei monti di Lerledo sul Lario e sul Terrano che la racchiude. *Giornale J. r. Instituto Lombardo delle Science, lettre ed arti*, 16: 159-170.
- DeBraga, M. & Carroll, R. L. 1993. The origin of mosasaurs as a model of macroevolutionary patterns and processes. *Evolutionary Biology*, 27: 245-322.
- Desportes, G. 1985. La nutrition des odontocètes en Atlantique nord-est (côtes françaises - îles Feroë). Thèse de Doctorat de l'Université de Poitiers (inédite).

- Dollo, L. 1887. Le hainosaure et les nouveaux vertébrés fossiles du Musée de Bruxelles. *Revue de questions Scientifiques*, série 1, 22: 70-112.
- Dollo, L. 1913. *Globidens fraasi*, mosasaurien mylodonte nouveau du Maastrichtien (Crétacé supérieur) du Limbourg, et l'éthologie de la nutrition chez les mosasaures. *Archives de Biologie*, 28: 609-626.
- Dong, Z.-M. 1972. [An ichthyosaur fossil from the Qomolangma Feng region]; pp. 7-10. In Young, C. C. & Dong, Z.-M. (eds.) [Aquatic reptiles from the Triassic of China]. Academia Sinica, Institute of Vertebrate Paleontology and Palaeoanthropology, Memoir 9, Peking [in Chinese].
- Efimov, V. M. 1997. A new genus of ichthyosaurs from the Late Cretaceous of the Ulyanovsk Volga Region. *Paleontological Journal*, 31(4): 422-426.
- Endler, J. A. 1986. Defense against predators; pp. 109-134. In Feder, M. E. & Lauder, G. V. (eds) *Predator-prey relationships*. University of Chicago Press, Chicago.
- Estes, J. A., Tinker, M. T., Williams, T. M. & Doak, D. F. 1998. Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science*, 282: 473-476.
- *Fabricius, 1791. Skrivter Naturhist. Selskabet Copenhagen,* 1(2): 167.
- Fischer, M. S. & Tassy, P. 1993. The interrelation between Proboscidea, Sirenia, Hyracoidea, and Mesaxonia: the morphological evidence; pp. 217–234. *In* Szalay, F. S., Novacek, M. J. & McKenna, M. C. (eds) *Mammal phylogeny, Placentals*. Vol. 2. Springer-Verlag, New York.
- Franzen, J. L. & Frey, E. 1993. *Europolemur* completed. *Kaupia*, 3: 113-130.
- Gans, C. 1986. Functional morphology of predator-prey relationships; pp. 7-23. *In* Feder, M. E. & Lauder, G.
 V. (eds) *Predator-prey relationships*. University of Chicago Press, Chicago.
- Gans, C. & De Vree, F. 1987. Functional bases of fiber length and angulation in muscle. *Journal of Morphology*, 192: 63-85.
- Gaskin, D. E. 1982. *The ecology of whales and dolphins*. Heinemann Press, London.
- Geoffroy Saint-Hilaire, E. 1825. Recherches sur l'organisation des gavials. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 12: 97-155.
- Gingerich, P. D., Wells, N. A., Russell, D. E. & Shah, I. 1983. Origin of whales in epicontinental remnant seas: new evidence from the early Eocene of Pakistan. *Science*, 220: 403-405.
- Godefroit, P. 1994. Les reptiles marins du Jurassique inférieur en Lorraine Belgo-Luxembourgeoise. Thèse de Doctorat de l'Université Catholique de Louvain (inédite).
- Gould, S. J. & Lewontin, R. C. 1984. The spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A critique of the adaptationist programme; pp. 252-270. *In Sober, E. (ed.) Conceptual Issues in Evolutionary Biology: An*

Anthology. MIT Press: Bradford Books, Cambridge, USA.

- Gould, S. J. & Vrba, E. 1982. Exaptation : A Missing Term in the Science of Form. *Paleobiology*, 8: 4-15.
- Greaves, W. S. 1983. A functional analysis of carnassial biting. *Biological Journal of the Linnean Society*, 20: 353-363.
- Greaves, W. S. 1995. Functional predictions from theoretical models of the skull and jaws in reptiles and mammals; pp. 99-115. In Thomason, J. J. (ed.) Functional morphology in vertebrate paleontology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Grenard, S. 1991. *Handbook of alligators and crocodiles*. Krieger Publishing Company, Melbourne, Forida.
- Haas, G. 1979. On a new snakelike reptile from the Lower Cenomanian of Ein Jabrud, near Jerusalem. *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris*, C 1(1): 51-64.
- Harris, C. J. 1968. *Otters. A study of recent Lutrinae*. Weidenfeld & Nicolson, London.
- Herter, K. 1993. Die Marder; pp. 35-89. *In* Grzimek, B. (ed.) *Grzimeks Tierleben*. Deutscher Taschenbuch Verlag, 3, München.
- Hombron, J. B. & Jacquinot, H. 1842-1853. Voyage au Pole Sud et dans l'Océanie sur les corvettes l'Astrolabe et la Zélée pendant les années 1837-1838-1839-1840 sous le commandement de M. Dumont-d'Urville capitaine de vaisseau publié par ordre du gouvernement et sous la direction supérieure de M. Jacquinot, capitaine de Vaisseau, commandant de la Zélée. Gide & J. Baudry, Paris.
- Jacobi, A. 1938. Der Seeotter. *Monographien der Wildsäugetiere*, 6:1-93.
- Kästle, W. 1993. Die Leguane; pp. 181-206. In Grzimek,B. (ed.) Grzimeks Tierleben. Deutscher TaschenbuchVerlag, 6, München.
- Kauffman, E. G. 1990. Mosasaur predation on ammonites during the Cretaceous - an evolutionnary history; pp. 184-189. In Boucot, A. J. (ed.) Evolutionary Paleobiology of behavior and coevolution, Elsevier Press.
- Kauffman, E. G. & Kesling, R. V. 1960. An Upper Cretaceous Ammonite bitten by a Mosasaur. *Contributions, Museum of Paleontology, the University of Michigan,* 15: 193-248.
- Keller, T. 1976. Magen- und Darminhalte von Ichthyosauriern des süddeutschen Posidonienschiefers. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte, 5: 266-283.
- Keller, T. 1977. Fraßreste im süddeutschen Posidonienschiefer. Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde Württemberg, 132: 117-134.
- King, J. E. 1983. *Seals of the world*. 2^{eme} édition, Oxford University Press, Oxford.
- Kirton, A. 1983. *A review of British Upper Jurassic ichthyosaurs*. Philosophical Doctoral Thesis, University of Newcastle-upon-Tyne (inédite).

- Krebs, B. 1968. Le crocodilien Machimosaurus. Contribução para o conhecimento da fauna do Kimeridgiano da mina de lignito Guimarota (Leiria, Portugal). Serviço geologico Portugal, n.s. 14: 1-53.
- Lee, M. S. Y. 1997. On snake-like dentition in mosasaurian lizards. *Journal of Natural History*, 31: 303-314.
- Lee, M. S. Y. 1998. Convergent evolution and character correlation in burrowing reptiles: towards a resolution of squamate relationships. *Biological Journal of the Linnean Society*, 65: 369-453.
- Lingham-Soliar, T. 1991. Predation in mosasaurs a functional approach; pp. 169-177. In Natural structures. Principles, strategies, and models in architecture and nature. Proceedings of the 2nd international symposium of the Sonderforschungsbereich, 230.
- Lingham-Soliar, T. 1995. Anatomy and functional morphology of the largest marine reptile known, *Mosasaurus hoffmanni* (Mosasauridae, Reptilia) from the Upper Cretaceous, Upper Maastrichtian of the Netherlands. *Philosophical Transactions, Royal Society of London*, B347: 155-180.
- Lingham-Soliar, T. 1999. The durophagous mosasaurs (Lepidosauromorpha, Squamata) *Globidens* and *Carinodens* from the Upper Cretaceous of Belgium and The Netherlands. *Paleontological Journal*, **33**: 638-647.
- Linnaeus, C. 1758. Systema Naturae, sive regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio Decima, reformata, Holmiae.
- Maisey, J. G. 1994. Predator-prey relationships and trophic level reconstruction in a fossil fish community. *Environmental Biology of Fishes*, 40: 1-22.
- Martill, D. M. 1986. The diet of *Metriorhynchus*, a Mesozoic marine crocodile. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 10: 621-625.
- Martill, D. M. 1992. Pliosaur stomach contents from the Oxford Clay. *Mercian Geologist*, 13(1): 37-42.
- Martill, D. M., Taylor, M. A., Duff, K. L., Riding, J. B. & Bown, P. R. 1994. The trophic structure of the biota of the Peterborough Member, Oxford Clay Formation (Jurassic), UK. *Journal of the Geological Society of London*, 151: 173-194.
- Martin, J., Frey, E. & Riess, J. 1986. Soft tissue preservation in Ichthyosaurs and a stratigraphic review of the Lower Hettangian of Barrow-Upon-Soar, Leicestershire. *Transactions of the Leicestershire Literary and Philosophical Society*, 80: 58-72.
- Martin, J. E. & Bjork, P. R. 1987. Gastric residues associated with the mosasaur *Tylosaurus* from the Late Cretaceous (Campanian) Pierre Shale, South Dakota. *Dakoterra*, 3: 68-70.
- Martin, J. E. & Fox, J. E. 2004. Molluscs in the stomach contents of *Globidens*, a shell-crushing mosasaur, from the Late Cretaceous Pierre Shale, Big Bend area of the Missouri River, Central South Dakota. *Rocky Mountain*

and Cordilleran Joint Meeting, Geological Society of America, Abstracts with programs, 36(4): 80.

- Massare, J. A. 1987. Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 7(2): 121-137.
- Massare, J. A. 1988. Swimming capabilities of Mesozoic marine reptiles: implications for method of predation. *Paleobiology*, 14(2): 187-205.
- Mazin, J.-M. 1983. L'implantation dentaire chez les Ichthyopterygia (Reptilia). Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte, 7: 406-418.
- Mazin, J.-M. 1988. Paléobiogéographie des reptiles marins du Trias. Phylogénie, systématique, écologie et implications paléobiogéographiques. Thèse de Doctorat de l'Université Paris VI, Mémoires en Sciences de la Terre (inédit).
- Mazin, J.-M. & Pinna, G. 1993. Paleoecology of the armoured placodonts. *Paleontologia Lombarda*, n.s. 2: 83-91.
- McGowan, C. 1973. The cranial morphology of the Lower Triassic Latipinnate Ichthyosaurs of England. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology,* 24(1): 1-109.
- McGowan, C. & Motani, R. 2003. *Ichthyopterygia: Handbook of Paleoherpetology, part 8*. Pfeil Verlag, München.
- McHenry, C. R., Cook, A. G. & Wroe, S. 2005. Bottomfeeding plesiosaurs. *Science*, 310: 75.
- Meyer, v. H. 1858. *Psephoderma alpinum* aus dem Dachsteinkalke der Alpen. *Palaeontographica*, 6: 246-252.
- Moore, C. 1856. On the skin and food of Ichthyosauri and Teleosauri. *Report of the 36th meeting of the British Association for the Advancement of Science*, 69-70.
- Motani, R. 1997. Redescription of the dentition of *Grippia longirostris* (Ichthyosauria) with a comparison with *Utatsusaurus hataii*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17(1): 39-44.
- Nicholls, E. L. 1988. Marine vertebrates of the Pembina Member of the Pierre Shale (Campanian, Upper Cretaceous) of Manitoba and their significance to the biogeography of the Western Interior Seaway. Doctoral Dissertation, University of Calgary (inédite).
- Nicholls, E. L. & Brinkman, D. 1993. New thalattosaurs (Reptilia: Diapsida) from the Triassic Sulphur Mountain Formation of Wapiti Lake, British Columbia. *Journal of Paleontology*, 67(2): 263-278.
- Noè, L. F. 2001. A taxonomic and functional study of the Callovian (Middle Jurassic) Pliosauroidea (Reptilia, Sauropterygia). PhD thesis, University of Derby, England (inédite).
- Noè, L. F. 2006. The role of the plesiosaurian long neck a new model. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(3): 105A.
- Nybakken, J. W. 1988. *Marine biology an ecological approach*. Harper & Row, New York.

- O'Keefe, F. R. & Wahl, W. 2003. Preliminary report on the osteology and relationships of a new aberrant cryptocleidoid plesiosaur from the Sundance Formation, Wyoming. *Paludicola*, 4(2): 48-68.
- Ott, P. H. & Danilewicz, D. 1998. Presence of franciscana dolphins (*Pontoporia blainvillei*) in the stomach of a killer whale (*Orcinus orca*) stranded in southern Brazil. *Mammalia*, 62(4): 605-609.
- Owen, R. 1840-45. *Odontography, or a treatise on comparative anatomy of teeth.* H. Baillière, London.
- Pallas, P. S. 1776. *Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs*. St. Petersburg.
- Páramo Fonseca, M. E. 1997. Les vertébrés marins du Turonien de la vallée supérieure du Magdalena, Colombie. Systématique, paléoécologie et paléobiogéographie. Thèse de Doctorat de l'Université de Poitiers (inédite).
- Peyer, B. 1968. *Comparative odontology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Pimm, S. L., Lawton, J. H. & Cohen, J. E. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature*, 350: 669-674.
- Pinna, G. & Nosotti, S. 1989. Anatomie, morfologia funzionale e paleoecologia del rettile placodonte *Psephoderma alpinun* Meyer, 1858. *Memorie della Societd Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, 25 : 1-50.
- Pollard, J. E. 1968. The gastric contents of an Ichthyosaur from the lower Lias of Lyme Regis, Dorset. *Palaeontology*, 11(3): 376-388.
- Ridgway S. H. & Harrison R. J. 1987. *Handbook of marine mammals*. Academic Press, San Diego.
- Rieber, H. 1970. Phragmoteuthis? ticinensis n. sp., ein Coleoidea-Rest aus der Grenzbitumenzone (Mittlere Trias) des Monte San Giorgio (Kt. Tessin, Schweiz). Paläontologische Zeitschrift, 44(1-2): 32-40.
- Rieppel, O. 1979. A functional interpretation of the Varanid Dentition (Reptilia, Lacertilia, Varanidae). *Gegenbaurs morphologisches Jahrbuch*, 125(6): 797-817.
- Rieppel, O. 1989. A new pachypleurosaur (Reptilia : Sauropterygia) from the Middle Triassic of Monte San Giorgio. *Philosophical Transactions, Royal Society of London*, B323: 1-73.
- Rieppel, O. 1995. The genus *Placodus*: systematics, morphology, paleobiogeography and paleobiology. *Fieldiana (Geology)*, n.s., 31: 1-44.
- Ross, C. A. 1989. *Crocodiles and alligators*. Merehurst Press, London.
- Roxburgh, D. 1801. An Account of a new Species of *Delphinus*, an Inhabitant of the Ganges. *Transactions of the Society for Asiatic Research*, 7(4):170-174.
- Russell, D. A. 1967. Systematics and morphology of american Mosasaurs (Reptilia, Sauria). *Bulletin of the Peabody Museum*, 23: 1-236.
- Russell, D. A. 1975. A new species of *Globidens* from South Dakota, and a review of Globidentine mosasaurs. *Fieldiana, Geology*, 33(13): 235-256.
- Sander, P. M. 1989. The large ichthyosaur Cymbospondylus

buchseri, sp. nov., from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland), with a survey of the genus in Europe. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 9(2): 163-173.

- Sanz, J. L. 1980. Algunas precisiones morfofuncionales en nothosauria y pachypleurosauria (Sauropterygia, Reptilia). *Estudios geologicos*, 36: 421-426.
- Sato, T. & Tanabe, K. 1998. Cretaceous plesiosaurs ate ammonites. *Nature*, 394: 629-630.
- Sauvage, H.-E. 1873. Note sur les reptiles fossiles. *Bulletin de la Société géologique de France, Série 3*, 1: 365-386.
- Schindel, D. E., Vermeij, G. J. & Zipser, E. 1982. Frequencies of repaired shell fractures among the Pennsylvanian gastropods of North-Central Texas. *Journal of Paleontology*, 56(3): 729-740.
- Schmidt-Nielsen, K. & Fänge, R. 1958. Salt glands in marine reptiles. *Nature*, 182: 783-785.
- Schmitz, M. 1991. Die Koprolithen mitteleozäner Vertebraten aus der Grube Messel bei Darmstadt. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 137: 1-199.
- Schulp, A. S. 2005. Feeding the mechanical mosasaur: what did *Carinodens* eat? *Netherlands Journal of Geosciences*, 84(3): 345-357.
- Seeley, H. G. 1874. On the pectoral arch and fore limb of *Ophthalmosaurus*, a new ichthyosaurian genus from the Oxford Clay. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 36: 635-646.
- Shaw, G. 1800. *General zoology or systematic natural history*. G. Kearsley, London.
- Sowerby, J. 1804. [Note on *Physeter bidens*]. Transactions of the Linnean Society, 7: 310.
- Stewart, J. D. 1993. A skeleton of *Platecarpus* sp. (Lacertilia, Mosasauridae) with stomach contents and extensive integument. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13(3): 58A.
- Stewart, J. D. & Carpenter, K. 1990. Examples of vertebrate predation on cephalopods in the Late Cretaceous of the Western Interior; pp. 203-207. *In* Boucot, A. J. (ed.) *Evolutionary Paleobiology of behavior and coevolution*, Elsevier Press.
- Stewart, J. D. 1991. Anatomy and relationships of *Corosaurus alcovensis* (Diapsida : Sauropterygia) and the Triassic Alcova Limestone of Wyoming. *Bulletin of the Peabody Museum*, 44 : 1-151.
- Stewart, J. D. 1995. A juvenile specimen of *Plesiosaurus* sp. from the Lias (Lower Jurassic, Pliensbachian) near Charmouth, Dorset, England. *Proceedings of the Dorset Natural History and Archaeological Society*, 116: 71-76.
- Szalay, F. S., Novacek, M. J. & Mckenna, M. C. 1993. *Mammal Phylogeny*. Springer Verlag, New York.
- Tarlo, L. B. 1959. *Pliosaurus brachyspondylus* (Owen) from the Kimmeridge Clay. *Palaeontology*, 1: 283-291.
- Tarlo, L. B. 1960. A review of Upper Jurassic Pliosaurs. Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology, 4(5): 145-189.

- Taylor, M. A. 1987. How tetrapods feed in water: a functional analysis by a paradigm. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 91: 171-195.
- Taylor, M. A. 1992. Functional anatomy of the head of the large aquatic predator *Rhomaleosaurus zetlandicus* (Plesiosauria, Reptilia) from the Toarcian (Lower Jurassic of Yorkshire, England). *Philosophical Transactions, Royal Society of London*, B335: 247-280.
- Taylor, M. A. & Cruickshank, A. R. I. 1993. Cranial anatomy and functional morphology of *Pliosaurus* brachyspondylus (Reptilia: Plesiosauria) from the Upper Jurassic of Westbury, Wiltshire. *Philosophical Transactions, Royal Society of London*, B341: 399-418.
- Tintori, A. & Renesto, S. 1990. A new *Lariosaurus* from the Kalkschieferzone (Uppermost Ladinian) of Valceresio (Varese, N. Italy). *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 29(3): 309-319.
- Tschanz, K. 1989. *Lariosaurus buzii* n. sp. from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland) with comments on the classification of nothosaurs. *Palaeontographica*, A 208(4-6): 153-179.
- Vignaud, P. 1995. Les Thalattosuchia, crocodiles marins du Mésozoïque: systématique phylogénétique, paléoécologie, biochronologie et implications paléogéographiques. Thèse de Doctorat de l'Université de Poitiers (inédite).
- Vignaud, P. 1997. La morphologie dentaire des Thalattosuchia (Crocodylia, Mesosuchia). *Palaeovertebrata*, 26(1-4): 35-59.
- Vogt, C. 1983. Evolutive Palökologie der Placodontier (Placodus, Henodus; Euryapsida, Trias). Dissertation, Geowissenschaftliche Fakultät der Universität Tübingen (inédite).
- Wahl, W. 1998. Plesiosaur gastric contents from the Upper Redwater Shale (lower Oxfordian) of the Sundance Formation (Jurassic) of Wyoming. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18(supplement to No. 3): 84A.
- Watson, L. 1991. *Whales of the world*. 3^e édition, Hutchinson, London.
- Webb, G. J. W. & Manolis, S. C. 1989. Crocodiles of Australia. Reed Books, Sydney.
- Wegner, T. 1914. *Brancasaurus brancai* n. g. n. sp. ein Elasmosauride aus dem Wealden Westfalens. *Brancafestschrift*, 235-305.
- Welles, S. P. 1970. The longest neck in the ocean. Museum Notes, University of Nebraska State Museum, 43:1-2
- Wiman, C. 1928. Eine neue Reptilien-Ordnung aus der Trias Spitzbergens. *Bulletin of the geological Institute of the University of Upsala*, 22: 183-196.
- Zaher, H. & Rieppel, O. 1999. Tooth implantation and replacement in Squamates, with special reference to mosasaur lizards and snakes. *American Museum Novitates*, 3271: 1–19.