

LA MORPHOLOGIE DENTAIRE DES THALATTOSUCHIA (CROCODYLIA, MESOSUCHIA)

par

Patrick VIGNAUD *

SOMMAIRE

	Page
Résumé, Abstract	36
Introduction	36
Matériels et méthodes	37
Les Metriorhynchidae	38
1. <i>Pelagosaurus</i>	38
2. <i>Teleidosaurus</i>	38
3. <i>Metriorhynchus</i>	38
4. <i>Geosaurus</i> et <i>Dakosaurus</i>	42
Les Teleosauridae	42
1. Les Teleosauridae du Lias	42
2. <i>Teleosaurus</i>	43
3. <i>Steneosaurus</i> et <i>Machimosaurus</i>	43
Conclusions: les régimes alimentaires	53
Remerciements	55
Références bibliographiques	55
Légende de la planche	58

* Laboratoire de Géobiologie, Biochronologie et Paléontologie humaine, Université de Poitiers, 40 avenue du Recteur Pineau, 86022 Poitiers Cedex, France.

Mots-clés: Thalattosuchia, Teleosauridae, Metriorhynchidae, Jurassique, Morphologie dentaire, Types dentaires, Systématique, Régime alimentaire.

Key-words: Thalattosuchia, Teleosauridae, Metriorhynchidae, Jurassic, Dental morphology, Dental types, Systematics, Feeding habits.

RESUME

La morphologie dentaire des *Thalattosuchia* (crocodiliens marins connus dans le Jurassique et le Crétacé inférieur) est analysée. La présence, dans le Callovien du Poitou et dans le Kimméridgien du Quercy, de nombreux restes rapportés aux genres *Metriorhynchus*, *Steneosaurus* et *Machimosaurus*, permet d'étudier les variations de cette morphologie en fonction du stade de croissance de la dent, de sa position sur la mâchoire et de l'âge des individus. Différents types de morphologie dentaire peuvent être reconnus chez ces trois genres.

Chez *Metriorhynchus*, les deux types définis dans le Callovien ne correspondent pas strictement aux deux groupes classiquement reconnus (longirostres et brévirostrés) mais reflètent plutôt des différences d'habitudes alimentaires. Par contre, chez *Steneosaurus* et *Machimosaurus*, les cinq types dentaires définis correspondent aux trois principaux groupes reconnus du Bathonien jusqu'à la base du Crétacé: longirostres, mésorostres et brévirostrés.

Cette étude permet de préciser les types de fonctions et les régimes alimentaires des *Thalattosuchia* durant le Jurassique et le Crétacé inférieur.

ABSTRACT

The tooth morphology of the *Thalattosuchia* (marine crocodilians from the Jurassic and the Early Cretaceous) is analysed. The Callovian from Poitou and the Kimmeridgian from Quercy have yielded many remains of *Metriorhynchus*, *Steneosaurus* and *Machimosaurus*. These remains allow us to study the variations of tooth morphology during ontogenetic growth, tooth replacement and the location of the teeth. We have defined different tooth types for these genera.

In *Metriorhynchus* the two tooth types defined do not coincide with the two groups recognized in the Callovian (broad-skulled and narrow-skulled metriorhynchids) but reflect the prey preferences of these forms. In *Steneosaurus* and *Machimosaurus* the five tooth types defined are in agreement with the main taxa known from the Bathonian to the Early Cretaceous.

This study allows to precise the function and the prey preference of the *Thalattosuchia* during the Jurassic and the Early Cretaceous.

INTRODUCTION

Les dents de *Thalattosuchia* sont très fréquentes dans les sédiments marins du Jurassique et du Crétacé inférieur. Leur forme a souvent attiré l'attention des anciens auteurs qui ont créé certaines espèces essentiellement sur des caractères dentaires. *Steneosaurus obtusidens* ANDREWS, 1909 a été créée sur un squelette sub-complet de l'Oxford Clay anglais, en raison notamment des différences observées dans la forme des dents avec l'espèce *S. durobrivensis*. La diagnose différentielle du genre *Machimosaurus* MEYER, 1837 est initialement basée sur des caractères dentaires et ceci bien avant d'avoir pu associer ces dents à des restes squelettiques. Enfin, certaines espèces ont été créées sur des dents isolées, sans qu'aucun élément du squelette n'ait pu leur être rapporté avec certitude; c'est le cas par exemple de *Steneosaurus jugleri* (MEYER, 1845), *Machimosaurus ferox* SAUVAGE, 1874, *M. interruptus* SAUVAGE, 1874 et de *M. bathonicus* SAUVAGE, 1874.

La méconnaissance des mécanismes de la croissance dentaire et de l'amplitude des variations individuelles a favorisé les erreurs d'attribution spécifique des dents isolées. Depuis trente ans, les résultats des études sur le développement dentaire chez les crocodiliens actuels (Edmund, 1960 et 1962, DeMar, 1973, Osborn, 1974 et surtout Westergaard & Fergusson, 1987 et 1990) permettent maintenant d'analyser la morphologie dentaire des *Thalattosuchia* sous un nouvel angle en tenant compte à la fois du stade de développement, de l'usure et de la position de la dent sur la mâchoire. Cette étude permet d'apporter des précisions sur la taxonomie et le régime alimentaire des *Thalattosuchia* au cours du Jurassique et du Crétacé inférieur.

MATERIELS ET METHODES

Le remplacement dentaire des crocodiliens actuels est continu et se déroule durant toute la vie de l'animal selon des modalités qui affectent la morphologie des dents. Le bourgeon dentaire se développe à la base puis à l'intérieur de la cavité pulpaire de la dent de la génération précédente. On définit ainsi des "dents de remplacement" correspondant aux différents stades atteints par le bourgeon avant qu'il ne soit en fonction, et des "dents de fonction". Progressivement, la dent de remplacement envahit la totalité de la cavité pulpaire et entre en fonction quand la dent qui la précède tombe. Ce schéma de "croissance verticale" est maintenant bien connu. Il permet de maintenir le nombre et la qualité des dents malgré leur chute régulière ou accidentelle. Selon Osborn (1974), ce remplacement dentaire est une réponse au changement de régime alimentaire au cours du développement ontogénique. Ce type de dentition a donné lieu à de nombreuses tentatives d'interprétations. La plus récente, proposée par Westergaard & Fergusson (1987 et 1990) est basée sur les observations —réalisées à l'aide d'un scanner— du développement des bourgeons dentaires.

Les bourgeons apparaissent dans un ordre défini qui ne correspond pas à leur position sur la mâchoire. Ainsi par exemple, sur la mâchoire supérieure de *Alligator mississippiensis*, l'ordre d'apparition de la première séquence est: 16, 5, 11, 19, 14, 3, 7, 9, etc. (Westergaard & Fergusson, 1990). Le premier bourgeon de la position 2 (prémaxillaire) est initialisé en même temps que le second bourgeon de la position 16 (maxillaire). Des observations similaires ont été faites sur les mandibules de cette espèce (Westergaard & Fergusson, 1987). Sur une mâchoire, les dents présentes ne sont donc pas toutes au même stade de développement ni au même stade de renouvellement (dents de générations différentes).

Les modalités de la poussée et du remplacement dentaires chez les *Thalattosuchia* peuvent être observées grâce à la présence, dans le Callovien de la région de Poitiers (Vienne, France), de très nombreux spécimens parfaitement conservés (Brunet, 1969, Vignaud, 1993). La richesse de ces gisements permet d'observer les morphologies dentaires d'individus jeunes et vieux, portant des dents à tous les stades de croissance, sur la mâchoire supérieure comme sur la mandibule. Ces observations sont complétées sur des espèces non représentées dans le Poitou et provenant notamment du Jurassique supérieur du Quercy et de Suisse.

Dans un important travail portant sur la morphologie des dents, Massare (1987) recense huit morphotypes dentaires chez les reptiles marins (*sensu lato*) du Mésozoïque. Cet auteur reconnaît deux types de dents chez les Thalattosuchia: la "seconde morphologie dentaire" (dents graciles et comprimées vestibulo-lingualement) et la "quatrième morphologie" qui correspond à des dents robustes, à l'apex émoussé et dont la section basale de la couronne est sub-circulaire. L'analyse détaillée des dents va nous permettre de préciser ces conclusions pour les genres *Metriorhynchus*, *Steneosaurus* et *Machimosaurus*.

LES METRIORHYNCHIDAE

1. *Pelagosaurus*

Les dents de *Pelagosaurus* du Toarcien ouest-européen sont très semblables à celles des *Steneosaurus* contemporains (*S. bollensis* ou *S. gracilirostris*): elles sont peu élevées et la couronne est ornée de côtes longitudinales, fines et régulières. Par contre, sur certains spécimens comme par exemple le crâne BMNH 32599 décrit et figuré par Eudes-Deslongchamps (1867-69, Pl. 12 fig. 9-11), la couronne est nettement comprimée vestibulo-lingualement.

2. *Teleidosaurus*

Ce genre est connu du Bajocien supérieur de Provence (Hua & Atrops, 1995) au Bathonien moyen de Bourgogne et de Normandie (Vignaud, 1995). La plupart des spécimens ont été détruits durant la seconde guerre mondiale et les restes encore disponibles sont rares et très fragmentaires (holotype de *T. gaudryi* et moulage de *T. calvadosi* au British Museum de Londres et crâne de Provence dans les collections de la Faculté des Sciences Claude Bernard de Lyon). Il est par conséquent difficile de préciser la forme exacte des dents. D'après Mercier (1933) la section basale de la couronne est elliptique et l'ornementation se compose de fines côtes longitudinales.

3. *Metriorhynchus*

Ce genre est très fréquent dans le Callovien ouest-européen où il est représenté, d'après Vignaud (1995) par une espèce brévirostre (*M. brachyrhynchus*) et deux longirostres (*M. superciliosus* et *M. leedsi*).

Dans le Callovien inférieur et moyen de la région de Poitiers, une trentaine de crânes et plusieurs dizaines de dents isolées permettent de bien cerner la variabilité de la morphologie dentaire.

3.1 . La taille des dents

La taille des dents varie en fonction de leur position sur la mâchoire, du stade de renouvellement et de l'âge de l'individu. Afin de réduire les risques d'erreurs liés aux

différents stades dentaires, les mesures sont prises sur les alvéoles selon la méthode utilisée par Berg (1966). Les diagrammes obtenus sur les formes du Poitou montrent que les principales variations de taille des alvéoles se situent au niveau des cinq premières dents (Fig. 1). Sur tous les spécimens adultes, les plus grandes dents sont la 3ème supérieure et la 4ème inférieure. Les différences de taille entre les alvéoles des rangées dentaires droites et gauches peuvent atteindre 10% mais aucune régularité n'a pu être mise en évidence.

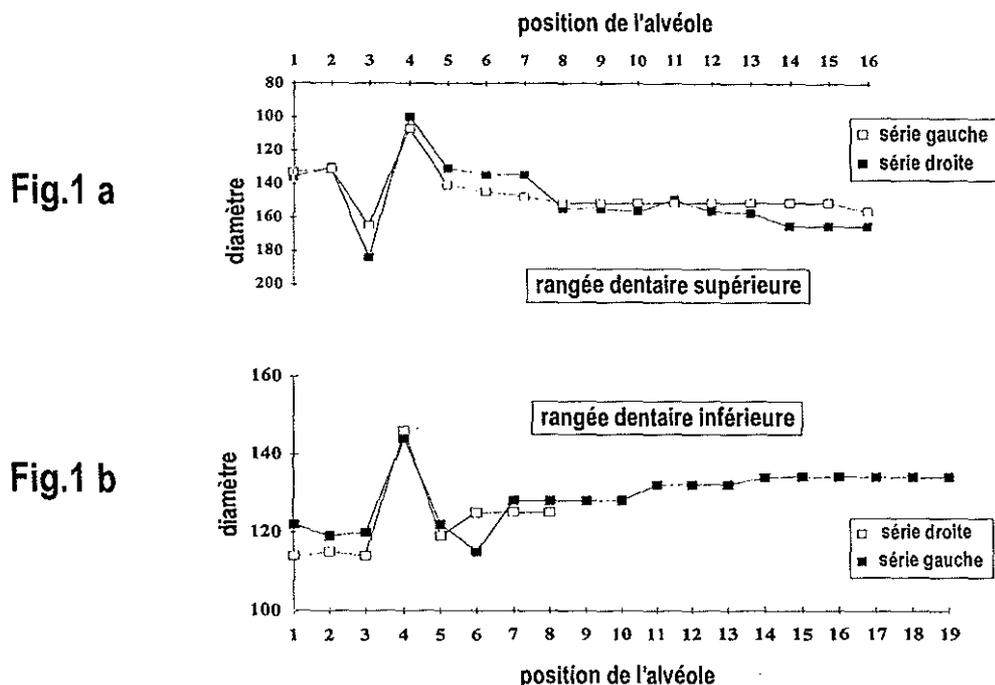


Fig. 1.— a: *Metriorhynchus superciliosus* (LPP.M.13), Callovien moyen, Migné-Auxances (Vienne), diagramme alvéolaire, rangée dentaire supérieure (diamètres en mm.10⁻¹)
 b: *Metriorhynchus* sp. (LPP.M.24), Callovien moyen, Migné-Auxances (Vienne), diagramme alvéolaire, rangée dentaire inférieure (diamètres en mm.10⁻¹).

3.2 . La forme des dents

Les couronnes sont comprimées vestibulo-lingualement, courbes et plus ou moins carénées antérieurement et postérieurement, l'apex est généralement pointu. De nombreuses variations dans l'expression de ces caractères peuvent cependant être observées.

a - La compression

La compression est vestibulo-linguale, la face vestibulaire étant toujours plus comprimée que la face linguale (Fig. 2a). Les analyses bivariées montrent que les diamètres transversal (l) et longitudinal (L) de la base de la couronne augmentent régulièrement avec la hauteur de la couronne (H), sans qu'aucun groupe distinct ne puisse être défini (Fig. 2b et 2c). Le rapport "l / L" est compris entre 0,7 et 0,9. Aucune

variation de la compression de la base de la couronne n'a été mise en relation avec la position de la dent sur la mâchoire. Par contre, la moitié apicale de la couronne est très différente selon les individus: chez les longirostres, la couronne est régulièrement comprimée alors que chez la quasi totalité des brévirostres, la compression de la couronne est plus importante à partir de la moitié sommitale.

b - La courbure

Les racines sont dirigées vers l'arrière de la mâchoire chez tous les *Metriorhynchus* et courbes vers la face linguale chez les brévirostres.

c - Les carènes

Deux côtes (antérieure et postérieure) sont plus accentuées. Certaines constituent ainsi de véritables carènes sur les dents dont la couronne est la plus comprimée (Fig. 3a); le profil de la dent adopte alors une forme lancéolée très acérée. Sur la plupart des dents moins comprimées (*Metriorhynchus* longirostres), les carènes ne sont apparentes que sur le quart supérieur de la couronne.

L'expression de la carène est liée au stade de croissance de la dent: les dents en fonction ont une carène beaucoup moins nette que les dents de remplacement, peut-être en raison de l'usure. De légères variations ont été observées dans l'expression de ce caractère mais aucune rythmicité n'a pu être mise en évidence.

3.3. L'ornementation

L'ornementation se compose de fines côtes longitudinales plus ou moins régulières et plus fortement exprimées sur la face linguale, probablement en raison de la moindre usure de cette face (les deux faces des dents de remplacement sont ornées identiquement). L'ornementation dépasse très rarement le 1/3 supérieur de la couronne (Fig. 3a et 3b), quel que soit le stade atteint par la dent.

Les dents des très vieux individus (LPP.B.3 et 4) sont entièrement lisses sur la face vestibulaire et ne montrent que quelques côtes très atténuées sur la face linguale. Chez les crocodiliens actuels, le remplacement dentaire devient plus lent chez les plus vieux individus (Guibé, 1970). Un phénomène de même nature est probablement à l'origine des observations effectuées sur les *Metriorhynchus* âgés provenant du Poitou.

Sur certaines dents de brévirostres, un ou deux sillons assez nets, larges de un millimètre, parcourent la dent de la partie terminale de la racine jusqu'à la moitié de la couronne (Fig. 3b). En raison de sa position sur la dent, il n'est pas possible de discerner cette structure sur les dents de remplacement. Vers le quart inférieur de la couronne, une légère constriction perpendiculaire à l'allongement de la dent (Fig. 3a et 3b) est parfois visible. Elle se retrouve sur certaines racines de dents isolées et pourrait être due à un phénomène de displasie. Il n'a cependant pas été possible de vérifier cette hypothèse sur une rangée dentaire complète.

L'apex des dents de fonction de *M. superciliosus* (Fig. 3c) est émoussé alors que l'apex des dents de remplacement est très pointu. L'usure est donc en partie responsable de la forme mousse de l'apex des dents de fonction de cette espèce. L'hypothèse formulée par Massare (1987) selon laquelle *M. superciliosus* aurait un régime

Fig.2 a

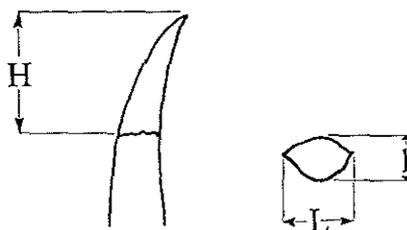


Fig.2 b

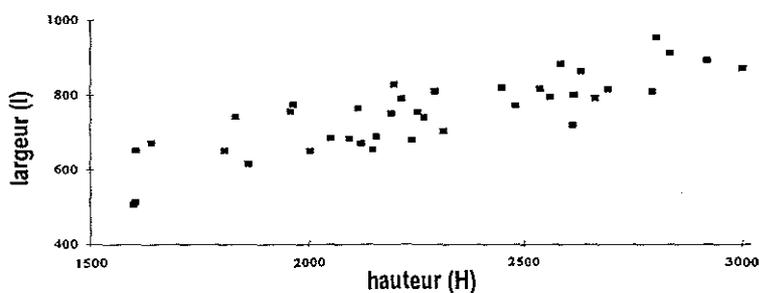


Fig.2 c

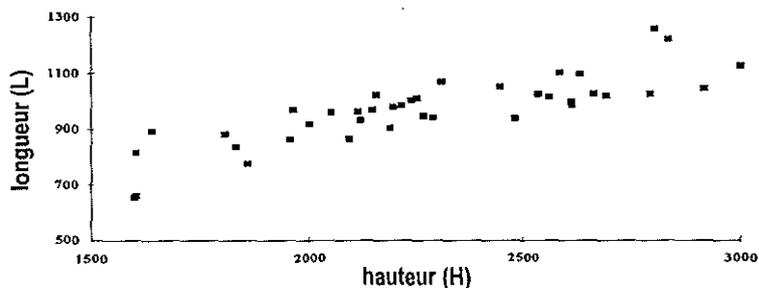


Fig. 2.— a: Schéma de localisation des mesures prises sur une dent (H, l, L)

b: *Metriorhynchus*, Callovien moyen, Migné-Auxances (Vienne), analyse bivariée: hauteur (H) / largeur (l)

c: *Metriorhynchus*, Callovien moyen, Migné-Auxances (Vienne), analyse bivariée: hauteur (H) / longueur (L).

alimentaire plus durophage que les autres espèces, paraît justifiée même si l'expression de ce caractère est également liée au stade de développement atteint par la dent.

3.4. Les morphotypes dentaires du genre *Metriorhynchus*

L'analyse des échantillons rapportés au genre *Metriorhynchus* montre la coexistence de deux types de dents.

- **Type 1** (Fig. 3c): dents trapues, courbées uniquement vers l'arrière de la mâchoire. La compression vestibulo-linguale est régulière sur toute la hauteur de la couronne, l'ornementation se compose de côtes irrégulières et les carènes ne sont apparentes que sur les dents de remplacement et sur le sommet des dents en fonction. L'apex est mousse sur les dents en fonction.

Ce type de dents se retrouve chez *Metriorhynchus superciliosus* (Blainville, 1853); il correspond à la "4^{ème} morphologie dentaire" définie par Massare (1987). Selon cet

auteur, on retrouve des dents sensiblement identiques sur les spécimens de l'Oxford Clay anglais rapportés à l'espèce *Metriorhynchus durobrivensis* (Lydekker, 1870) mise en synonymie avec *M. brachyrhynchus* par Vignaud (1995). Selon Massare, les dents de *M. leedsi* ANDREWS, 1913 (forme longirostre) seraient plus graciles (type 2). En fait, leur moindre compression et la forme plus mousse de l'apex les rapprochent plus du type 1.

- **Type 2** (Fig. 3a et 3b): dents plus graciles, hautes, courbes vers l'arrière de la mâchoire et parfois vers la face linguale. La compression vestibulo-linguale augmente vers le sommet de la couronne, donnant ainsi un profil lancéolé et tranchant à la dent. L'ornementation se compose de fines côtes longitudinales régulières qui disparaissent avec l'âge de la dent. Les carènes sont bien individualisées à tous les stades dentaires et l'apex est constamment acéré.

Ce type de dents correspond à la "seconde morphologie dentaire" définie par Massare; la fonction est plus "piquante". Il est reconnu chez les *Metriorhynchus* brévirostres (*M. brachyrhynchus*). Chez les plus petits spécimens cependant, les dents sont moins comprimées que sur les plus grands.

Selon Massare (1987), ces morphotypes dentaires correspondent très vraisemblablement à des habitudes alimentaires différentes. Les *Metriorhynchus* longirostres (*M. superciliosus* et *M. leedsi*) et les jeunes brévirostres auraient un régime plus durophage que les brévirostres plus âgés. La modification du régime alimentaire au cours du développement ontogénique (telle qu'elle apparaît chez *M. brachyrhynchus*) est un phénomène bien connu chez les crocodiliens actuels (Cott, 1961).

4. *Geosaurus* et *Dakosaurus*

Les deux tendances mises en évidence chez *Metriorhynchus* s'accroissent dans le Jurassique supérieur chez *Geosaurus* et *Dakosaurus*.

Chez *Geosaurus*, la compression de la couronne est faible à la base puis s'accroît à partir du tiers apical (Vignaud, 1995). L'expression de l'ornementation est très variable: elle est nulle chez *Geosaurus giganteus* (PLIENINGER, 1846) du Tithonien européen et irrégulière chez *G. araucanensis* Gasparini & Dellapé, 1976 du Tithonien sud-américain.

Les dents de *Dakosaurus* sont de grande taille et l'apex est constamment acéré. Chez *D. maximus* (SOEMMERING, 1816) du Tithonien d'Europe occidentale, la couronne est très comprimée et l'ornementation est très discrète. Chez *D. andiniensis* VIGNAUD & GASPARINI, 1995 du Tithonien d'Argentine, la couronne est moins comprimée et l'ornementation probablement plus fortement exprimée (Vignaud & Gasparini, sous presse).

LES TELEOSAURIDAE

1. Les Teleosauridae du Lias

La morphologie des dents de *Steneosaurus bollensis*, *S. gracilirostris* et de *Platysuchus multiscrobiculatus* n'est pas significativement différente (les dents de *S.*

brevior ne sont pas connues précisément). Les dents sont courbes vers l'arrière, de forme conique et ornées de côtes longitudinales. Elles sont plus grêles chez *Steneosaurus* que chez *Platysuchus* (Westphal, 1962).

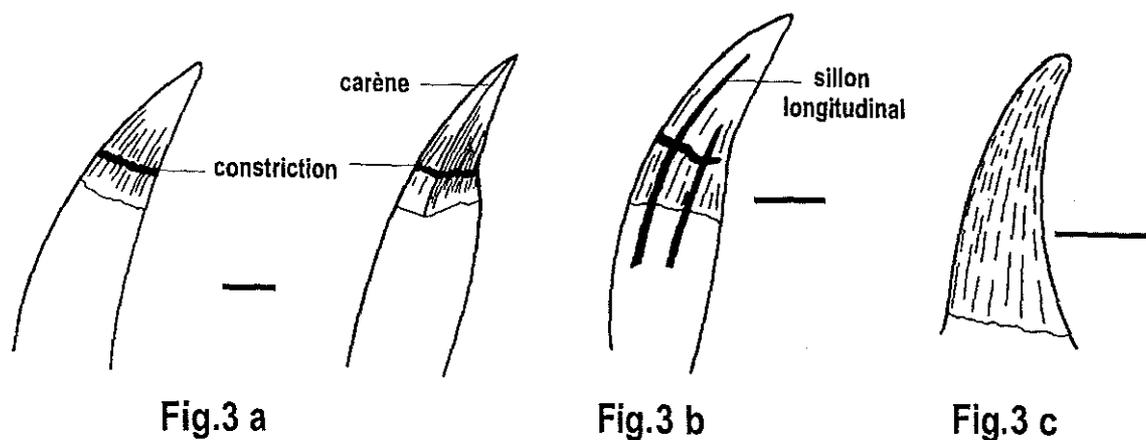


Fig. 3.— a: *Metriorhynchus brachyrhynchus*, Callovien moyen, Migné-Auxances (Vienne), dent, face vestibulaire et face distale. Barre d'échelle: 10 mm

b: *Metriorhynchus brachyrhynchus*, Callovien moyen, Migné-Auxances (Vienne), dent, face vestibulaire. Barre d'échelle: 10 mm

c: *Metriorhynchus superciliosus*, Callovien moyen, Migné-Auxances (Vienne), dent, face vestibulaire. Barre d'échelle: 5 mm.

2. *Teleosaurus*

Les dents de *Teleosaurus* sont caractérisées par leur gracilité: la hauteur de la couronne peut atteindre 4 à 5 fois la longueur de la base. Elles sont courbes et orientées vers l'extérieur et vers l'arrière. La couronne n'est pas carénée, la section basale est circulaire et l'ornementation se compose de fines côtes régulièrement disposées.

3. *Steneosaurus* et *Machimosaurus*

En Europe Occidentale, le genre *Steneosaurus* est subdivisé en trois groupes. Les espèces valides d'après Vignaud (1995) sont indiquées en caractères gras:

- un groupe longirostre: *S. megistorhynchus* (Bathonien), *S. leedsi*, *S. teleosauroides* et *Mycterosuchus nasutus* (Callovien), *S. jugleri* (Oxfordien et Kimméridgien), *S. megarhinus* et *S. morinicus* (Kimméridgien) et *S. priscus* (Tithonien),

- un groupe mésorostre: *S. larteti* et *S. meretrix* (Bathonien), *S. heberti* et *S. depressus* (Callovien),

- un groupe brévirostre: *S. boutilieri* (Bathonien), *S. edwardsi*, *S. durobrivensis* et *S. hulkei* (Callovien), *S. obtusidens* (Callovien et ? Oxfordien), peut-être *S.*

bouchardi (Kimméridgien) et *S. rudis* (Tithonien). L'espèce *S. picteti* doit probablement être rapportée au genre *Machimosaurus* (Buffetaut, 1982a).

Le genre *Machimosaurus* comprend deux espèces valides: *M. hugii*, de l'Oxfordien supérieur au Tithonien inférieur et *M. mosae* du Kimméridgien.

3.1 . Le nombre de dents prémaxillaires

Le prémaxillaire porte 4 dents chez la plupart des *Steneosaurus* et 3 chez *Machimosaurus*. Chez certains sténéosaures longirostres du Kimméridgien et du Tithonien, une cinquième dent prémaxillaire, dirigée très latéralement, apparaît au niveau de la constriction entre le prémaxillaire et le maxillaire (Vignaud *et al.*, 1993).

Sur certains spécimens comme par exemple l'holotype de *Steneosaurus heberti* (MNHN n°13.1890), l'holotype de *S. obtusidens* (BMNH R 3168) ou le crâne de *S. edwardsi* du Callovien du Poitou (LPP.M.21), le prémaxillaire ne porte apparemment que 3 alvéoles (Brunet, 1969). Le premier alvéole est en fait constitué par la fusion des deux alvéoles antérieurs dont la cloison inter-alvéolaire a disparu (Fig. 4, Vignaud, 1991). Eudes-Deslongchamps (1867-69 p.233) mentionne que sur un rostre de *Crocodylus oxonensis* (synonyme de *S. boutilieri*), le prémaxillaire porte 4 alvéoles à droite et 3 à gauche.

3.2 . La taille des dents

Chez *Steneosaurus* et *Machimosaurus*, les plus grandes dents sont la 4^{ème} supérieure et la 3^{ème} ou 4^{ème} inférieure (Fig. 6). Comme chez les Metriorhynchidae, les grandes dents prémaxillaires sont immédiatement suivies par une dent plus petite (la 5^{ème} prémaxillaire ou la 1^{ère} maxillaire). Les dernières dents maxillaires sont généralement plus petites. Sur certains spécimens, on observe une variation du diamètre des alvéoles le long d'une rangée dentaire mais aussi entre les rangées droite et gauche; l'amplitude de ces variations (ne dépassant pas 10 à 15% du diamètre) ne modifie cependant pas le schéma général (Fig. 6).

Sur la mandibule longirostre rapportée à *Steneosaurus* sp. (LPP.M.35, Fig. 5) provenant de la Zone à Coronatum (Callovien moyen) de Migné-Auxances près de Poitiers, la plupart des dents sont conservées (Vignaud, 1993). Sur toute la longueur de la mandibule, on observe une alternance régulière de dents de fonction et de dents de remplacement (Fig. 5b). Sur l'hémi-mandibule droite, la hauteur des dents 15, 17, 19, 21 et 23 décroît vers l'arrière de la mandibule (Pl. 1 fig. 1). En terme de remplacement dentaire, la dent 15 est apparue avant la dent 17, elle-même apparue avant la dent 19 etc. De semblables observations peuvent être faites sur une partie de la série de remplacement 16, 18, 20 et 22, ainsi que sur l'hémi-mandibule gauche. Postérieurement, cette alternance est observable selon les mêmes modalités mais les couronnes sont nettement plus courtes (0,8 cm contre 1,5 à 2 cm pour les dents 15 à 23). Un fragment de museau provenant de la Zone à Autissiodorensis (Kimméridgien supérieur) de Labastide Murat, Lot (coll. M. Dutrieux) montre les mêmes tendances.

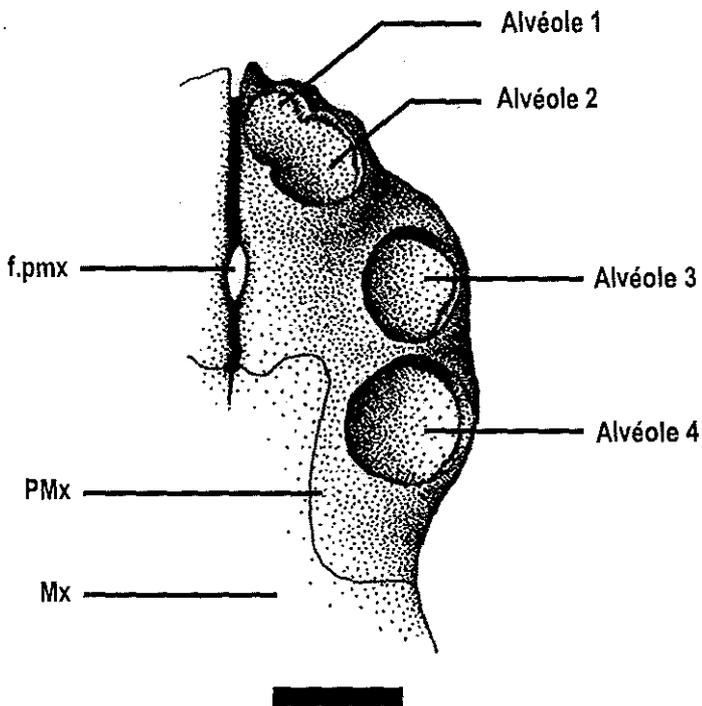


Fig. 4.— *Steneosaurus edwardsi* (LPP.M. 21), Callovien moyen, Migné-Auxances (Vienne), détail de la face ventrale du prémaxillaire. *Pmx*: prémaxillaire; *Mx*: maxillaire; *f.pmx*: foramen prémaxillaire. Barre d'échelle: 20 mm.

Malgré le caractère ponctuel des observations effectuées sur le matériel fossile, le remplacement dentaire de *Steneosaurus* semble être un phénomène identique à celui mis en évidence chez *Alligator mississippiensis* par Westergaard & Fergusson (1987 et 1990).

3.3 . La forme des dents

a - La forme générale et la compression

La compression de la base de la couronne est moindre que chez les métriorhynques. Chez les *Steneosaurus* calloviens du Poitou, le rapport "l/L" (diamètre vestibulo-lingual / diamètre mésio-distal) est compris entre 0,9 et 1,2. La compression est très faible et varie peu sur un même spécimen, la section des dents est elliptique sub-circulaire. Par contre, la forme générale des dents est très variable selon les espèces. Dans le Callovien du Poitou, on relève la présence de deux groupes bien distincts en fonction du rapport "h / L" (hauteur de la couronne / diamètre mésio-distal de la base):

- dents trapues ("h / L" inférieur à 2,5), présentes chez les *Steneosaurus* brévirostrés comme *S. edwardsi* (LPP.M.21). La forme de l'apex est plus ou moins mousse selon les spécimens mais est très peu modifiée par l'usure ou le stade dentaire atteint.

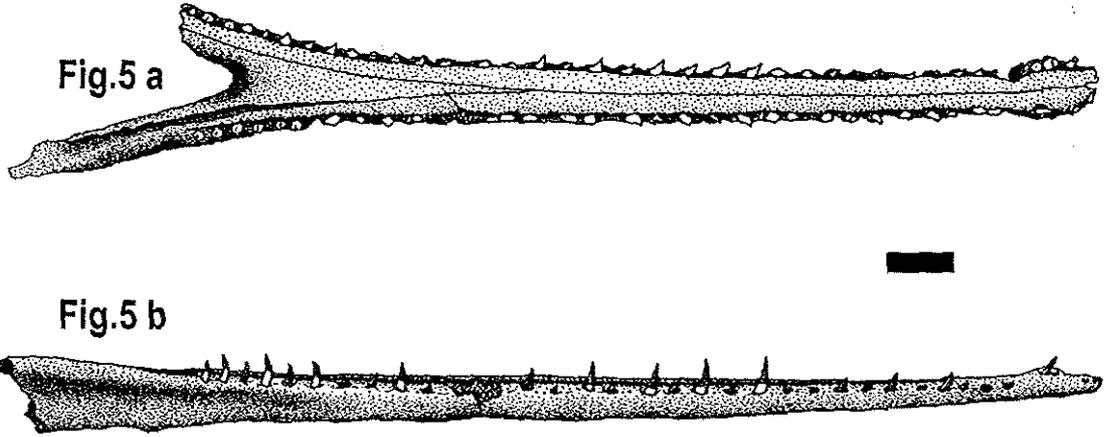


Fig. 5.— *Steneosaurus* sp. (LPP.M.35), Mandibule, Callovien moyen, Migné-Auxances (Vienne), a: face dorsale, b: face vestibulaire droite. Barre d'échelle: 30 mm.

- dents plus graciles ("h/L" supérieur à 2,7) présentes chez les *Steneosaurus* longirostres. On peut rapporter à ce groupe les sténéosaures du Kimméridgien supérieur du Quercy chez qui le rapport "h/L" est très nettement supérieur à 3,5 (Vignaud *et al.*, 1993). L'apex est toujours acéré.

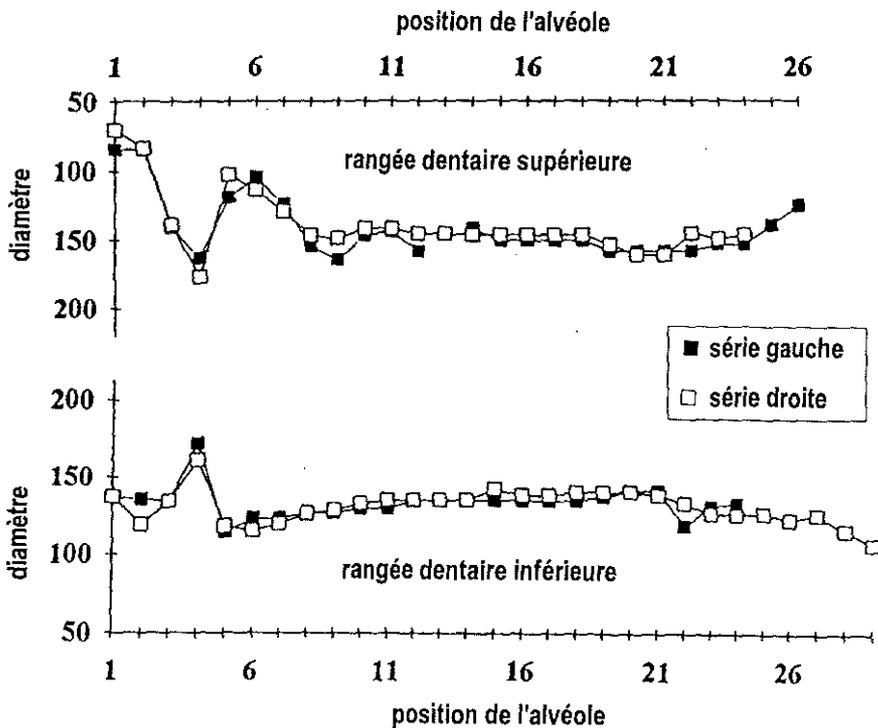


Fig. 6.— *Steneosaurus edwardsi* (LPP.M.21), Callovien moyen, Migné-Auxances (Vienne), diagramme alvéolaire sur rangées dentaires supérieure et inférieure (diamètres en $\text{mm} \cdot 10^{-1}$).

b - La courbure

Les dents des *Steneosaurus* sont légèrement recourbées vers l'arrière de la mâchoire. Elles sont implantées verticalement, sauf sur le prémaxillaire où elles sont nettement dirigées vers l'extérieur. Chez *S. cf. megarhinus* du Kimméridgien supérieur de Francoulès (Vignaud *et al.*, 1993) la cinquième dent prémaxillaire est implantée latéralement et fait un angle de 70 à 80° par rapport à l'orientation des dents maxillaires.

L'espèce *S. jugleri* du Jurassique supérieur d'Europe occidentale est définie par la forme en double courbure de ses dents (Buffetaut *et al.*, 1985). Pourtant, Selenka (1867) décrit un crâne du Kimméridgien du Hanovre portant à la fois des dents à double et à simple courbure. Dans le texte original, il est cependant difficile de préciser si ces deux types sont présents sur le crâne ou sur des dents isolées. En l'absence de nouveau matériel associant crâne et dents en connexion, il est impossible de préciser si cette particularité est un caractère diagnostique ou l'expression d'une variabilité individuelle.

La courbure des dents de *Machimosaurus* est faible ou nulle.

c - les carènes

La diagnose du genre *Steneosaurus*, émodée par Eudes-Deslongchamps (1867-69) fait acte de "deux carènes opposées". Si cette observation est confirmée sur la plupart des spécimens du Poitou, on relève cependant une très forte variation dans l'expression de ce caractère selon les spécimens et le stade dentaire atteint. Sur les crânes du Kimméridgien quercynois de Francoulès (Vignaud *et al.*, 1993) et de Labastide Murat, les dents ne présentent pas de carènes mais seulement deux côtes très légèrement plus prononcées que les autres (Fig. 7a, Pl. 1 fig. 2). De manière générale, sur un même crâne, l'expression des carènes est maximale sur les dents de remplacement.

Chez *Machimosaurus*, il n'existe pas de carènes bien individualisées mais uniquement deux côtes (mésiale et distale) plus fortement exprimées.

3.4 . L'ornementation

L'ornementation se compose de côtes plus ou moins fines et régulières. La variation en fonction de la position de la dent sur la mâchoire et du stade dentaire atteint est très faible. Comme chez les *Metriorhynchus*, la face linguale est toujours plus ornée que la face vestibulaire.

a - L'ornementation des dents graciles

- le type le plus fréquent est caractérisé par des côtes très fines, parallèles entre elles sur les faces vestibulaire et linguale et légèrement recourbées à proximité des carènes (Fig. 7b, Pl. 1 fig. 3).

- le second type de côtes est présent sur le crâne LPP.M.37 et la mandibule LPP.M.35 (Fig. 7c, Pl. 1 fig. 4). Ces côtes sont fortes, de section elliptique et au nombre de 13 à 17 seulement par dent; ce nombre varie très peu selon la position ou le stade

dentaire. La face vestibulaire porte de 5 à 7 côtes, la face linguale de 8 à 10. Ce type d'ornementation n'avait jamais encore été signalé.

b - L'ornementation des dents robustes

- Le premier type est présent chez *Machimosaurus* et certains *Steneosaurus* brévirostrés. Les deux tiers inférieurs de la couronne sont ornés de côtes longitudinales à section anguleuse (Fig. 7d, Pl. 1 fig. 5). L'ornementation du tiers apical est très irrégulière et se compose de côtes plus fines, sinueuses, ramifiées, très interrompues et ressemblant par endroit à des ponctuations. Deux côtes plus fortes sont individualisées sur la partie basale; elles sont légèrement sinueuses et de section elliptique sur le tiers apical, elles atteignent le sommet de la dent. Sur une dent provenant de La-Motte-Cassel, Lot (Pl. 1 fig. 5) et sur un crâne du Kimméridgien de l'Ain (rapporté à *M. hugii* par Buffetaut, 1982a), les côtes sont plus régulières et moins nombreuses (40 contre environ une centaine sur *Machimosaurus hugii* selon Krebs, 1968).

De nombreuses dents isolées de ce type, provenant du Kimméridgien et Tithonien suisse, sont conservées au Naturmuseum de Solothurn (Suisse). L'étude montre que la variabilité est forte, notamment en ce qui concerne le nombre des côtes et l'intensité de leur expression.

- Le second type d'ornementation est observable sur les dents associées au crâne de *S. edwardsi* du Callovien moyen du Poitou (Fig. 7e, Pl. 1 fig. 6). Les côtes sont plus régulières, plus fines et atteignent presque le sommet de la couronne.

L'ornementation de l'extrémité apicale est cependant légèrement plus irrégulière que sur la base de la couronne, surtout sur les dents de remplacement. L'apex est constamment plus acéré que sur les dents du type précédent.

3.5 . Les morphotypes dentaires

La variabilité de la forme des dents d'un individu est globalement assez faible si l'on excepte les modifications liées à l'ontogénie, au stade dentaire et à la position de la dent sur la rangée dentaire. Sur la plupart des spécimens portant à la fois des dents de fonction et des dents de remplacement, les mêmes tendances peuvent être observées:

- l'apex devient plus mousse,
- l'expression de l'ornementation se réduit,
- la hauteur de la dent au dessus du plateau alvéolaire augmente, essentiellement en raison de la croissance de la racine.

Par contre, la hauteur, la forme (mesurée par le rapport "hauteur de la couronne / longueur de la base") et la compression de la couronne ne sont pas modifiées.

Parallèlement à ces tendances liées à la croissance de la dent, chez les individus âgés, les dents de fonction sont plus intensément usées et plus hautes au dessus du plateau alvéolaire. Ce phénomène est probablement à mettre en relation avec les observations de Westergaard & Fergusson (1990) selon lesquelles le remplacement dentaire est ralenti chez les vieux individus.

Chez *Machimosaurus* et *Steneosaurus* du Jurassique moyen et supérieur, l'analyse de la variabilité permet de définir cinq morphotypes dentaires regroupés en deux types principaux (Tab.1):

- **Type A:** Le rapport "h / L" est supérieur à 2,7, l'apex est pointu, l'ornementation n'atteint jamais le sommet de la couronne, même sur les dents de remplacement. Ce type se rencontre surtout chez les *Steneosaurus* longirostres.

- **Type B:** Les dents sont fortes, la valeur du rapport "h / L" est nettement inférieure à 2,5. L'apex est plus ou moins mousse même sur les dents de remplacement, l'ornementation est nettement exprimée et se prolonge sur la totalité de la couronne, y compris sur le sommet. Ce type se rencontre chez les *Steneosaurus* brévirostrés et "moyens" (*sensu* Buffetaut, 1982b) et chez *Machimosaurus*.

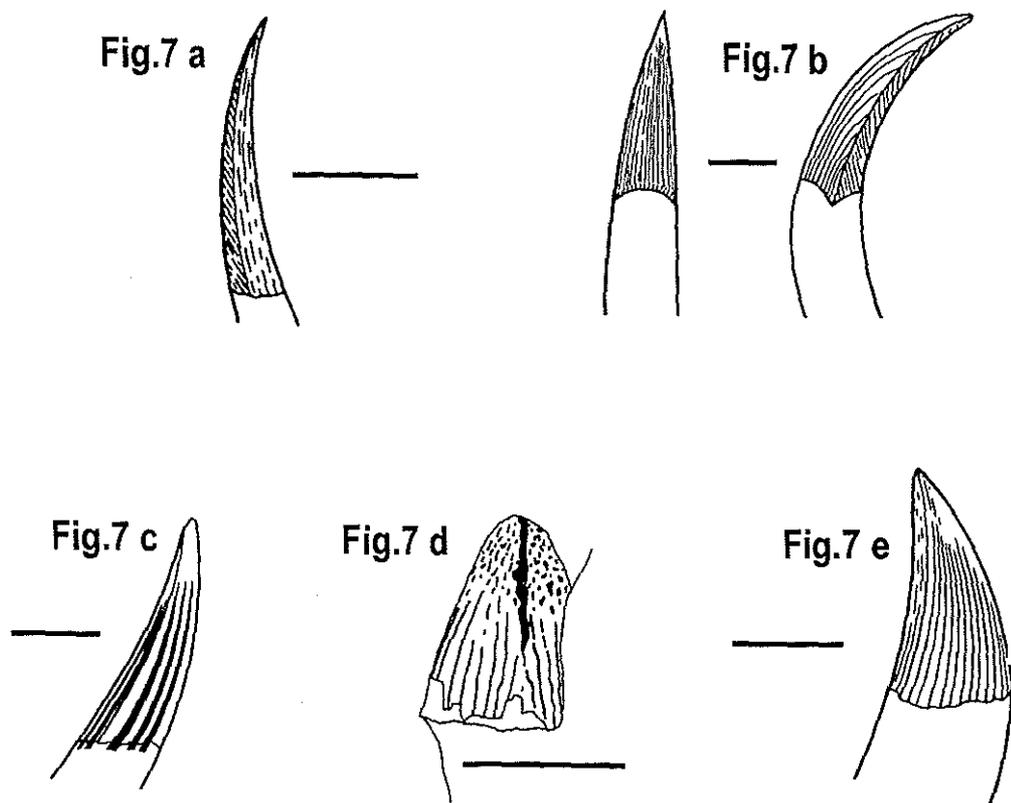


Fig. 7.— a: *Steneosaurus* sp. dent type A3, face linguale, Kimméridgien supérieur, Labastide Murat (Lot), Coll. Dutrieux. Barre d'échelle: 10 mm

b: *Steneosaurus* sp. dent type A1, Callovien moyen, Migné-Auxances (Vienne), face linguale et face vestibulaire. Barre d'échelle: 10 mm

c: *Steneosaurus* sp. (LPP.M.35), dent type A2, face linguale, Callovien moyen, Migné-Auxances (Vienne). Barre d'échelle: 10 mm

d: *Machimosaurus* sp., dent type B2, face vestibulaire, Kimméridgien supérieur, La Motte-Cassel (Lot), Coll. Maury. Barre d'échelle: 10 mm

e: *Steneosaurus edwardsi* (LPP.M.21), Callovien moyen, Migné-Auxances (Vienne), dent type B1, face vestibulaire. Barre d'échelle: 10 mm.

Ces deux types principaux sont relativement aisés à discriminer. Cependant, les modifications de la morphologie dentaire sont à l'origine de controverses au sujet de la validité des espèces calloviennes *Steneosaurus obtusidens* et *S. durobrivensis*. Selon Andrews (1909 et 1913), les dents de remplacement en connexion sur le crâne type de *S. durobrivensis* (BMNH R 3701) sont fortes et plus ou moins mousses (type B, Pl. 1 fig. 7). Il mentionne la présence de dents isolées, "said to be associated to the type", beaucoup plus grêles et pointues (type A). Les dents de *S. obtusidens* sont très trapues et l'apex est arrondi (type B, Pl. 1 fig. 8). Massare (1987) réinterprète ces observations et attribue des dents "grêles et pointues" à *S. durobrivensis*. Adams-Tresman (1987) montre par contre la grande similitude de forme entre certaines dents de *S. durobrivensis* et celles de *S. obtusidens*. Après examen détaillé des spécimens à l'origine de la controverse (City Museum de Peterborough et British Museum of Natural History de Londres), il apparaît en fait que les différences entre les dents de remplacement de ces deux espèces sont parfois ténues mais l'apex est cependant toujours plus mousse chez *S. obtusidens*.

Ces différences sont plus importantes sur les dents en fonction: ainsi, à un stade dentaire donné, les dents de *S. obtusidens* sont trapues et mousses alors que celles de *S. durobrivensis* restent relativement élancées. En aucun cas cependant, les dents de ces espèces n'atteignent la forme (gracile et apex pointu) des dents des formes longirostres comme le suggère Massare (1987).

Le type A peut être subdivisé en trois morphotypes:

- **Type A1:** (Fig. 7b). "h / L" voisin de 3. Les dents sont hautes, peu comprimées et ornées de fines côtes. La dent est très recourbée mais la couronne est sub-verticale au dessus du plateau alvéolaire.

Ce type est présent dans le Bathonien chez *S. megistorhynchus* et dans le Callovien chez *S. leedsi*, *S. teleosauroides*, *Mycterosuchus nasutus* et *S. depressus*.

- **Type A2:** (Fig. 7c). "h / L" compris entre 2,7 et 3, les dents sont ornées de très fortes côtes régulières (13 à 17 par dent).

Ce morphotype ne se rencontre, à notre connaissance, que dans le Callovien moyen du Poitou où il est présent sur la mandibule LPP.M.35 et sur le crâne LPP.M.37 rapportés à *Steneosaurus* sp.

- **Type A3:** (Fig. 7a). "h / L" supérieur à 3,5. La couronne est très haute au dessus du plateau alvéolaire, elle est peu comprimée, ornée de fines côtes longitudinales et régulières. La dent est sub-verticale.

Ce type de dents est reconnu chez les formes longirostres du Malm telles que *S. cf. megarhinus* du Kimméridgien du Quercy (Vignaud *et al.*, 1993) et de nombreuses dents isolées provenant du Kimméridgien de Suisse. Les dents de *S. jugleri* de l'Oxfordien de Normandie (Buffetaut *et al.*, 1985) et du Kimméridgien du Hannovre (Selenka, 1867) et de *S. priscus* (Soemmering, 1814) du Tithonien de Bavière (Zeiss, 1968) et de Canjuers, Var (Buffetaut, 1980; Atrops, 1994) appartiennent aussi vraisemblablement à ce type, de même que celles de *S. morinicus* du Kimméridgien supérieur du Boulonnais (Vignaud, 1995).

Huene (1926) décrit dans le Kimméridgien inférieur (Arkell, 1956) de Solothurn

(Suisse), des dents de type A3 qu'il rapporte à *S. picteti* (TRIBOLLET, 1873). Or, selon Tribollet (1873), les dents de cette espèce sont semblables à celles de *Machimosaurus hugii* (donc de type B2). Les dents de type A, conservées au Naturmuseum de Solothurn, et partiellement décrites par Huene, appartiennent au type A3. La plupart d'entre elles ne montrent qu'une seule courbure. De même, Huene décrit et représente des dents qu'il rapporte à *S. bouchardi* SAUVAGE, 1872. Or, aucune dent n'a été décrite en connexion avec le crâne type et la description des dents isolées (Sauvage, 1874 p. 30) ne permet pas de les rapporter à un morphotype précis.

On peut distinguer deux morphotypes dentaires de type B essentiellement sur la valeur "h / L" et la forme de l'ornementation et de l'apex.

- **Type B1:** (Fig. 7e). L'ornementation se compose de côtes longitudinales régulières qui peuvent s'anastomoser sur la partie apicale. L'apex est généralement moins émoussé que sur le type B2, quel que soit le stade atteint par la dent. La valeur du rapport "h / L" est comprise entre 2,0 et 2,3.

Ce type est très fréquent dans le Bathonien (*Steneosaurus larteti*, *S. boutillieri* et *S. meretrix*) et le Callovien (*S. durobrivensis* et *S. heberti*). D'après les descriptions originelles de Eudes-Deslongchamps (1867-69), les dents de *S. edwardsi* (Oxfordien inférieur) seraient aussi de ce type. De même, les dents de *Steneosaurus* sp. du Kimméridgien du Canton de Vaud (Suisse) décrites par Guignard & Weidmann, 1977 (MGCL 40484) ainsi que celles de *S. rudis* du Tithonien du Boulonnais (Sauvage, 1874) montrent de nombreuses affinités avec ce type dentaire (robustesse, nature et forme de l'ornementation). A défaut de matériel plus complet, il est difficile de préciser le type (B1 ou B2) des dents de *S. hulkei* de l'Oxford-Clay anglais (Andrews, 1913); les dents présentes sur l'holotype (BMNH R 2074) sont très fragmentaires.

- **Type B2:** (Fig. 7d). L'ornementation se compose de côtes à section anguleuse, bien exprimées et plus ou moins régulières sur les deux tiers inférieurs de la couronne; leur nombre est variable (entre 40 et une centaine). L'ornementation du tiers apical de la couronne est très irrégulière, la forme de l'apex est toujours mousse et le rapport "h / L" est inférieur à 1,8. Sur le lectotype de *Machimosaurus hugii* (Naturmuseum Solothurn, Suisse n°8343) la valeur "h / L" est très légèrement supérieure à 1,1. L'apex est toujours mousse et l'usure se manifeste essentiellement par une petite surface de contact sur le côté de l'apex (Krebs, 1968).

Les caractéristiques de ce type de dents sont à l'origine de la création du genre *Machimosaurus* MEYER, 1837, dont la diagnose originelle était uniquement basée sur des dents isolées. L'espèce *M. hugii* est ainsi essentiellement connue par des dents isolées et par quelques restes osseux. Elle est connue de l'Oxfordien supérieur de Lorraine (Maubeuge, 1963) au Kimméridgien et Tithonien de France (Ain, Buffetaut, 1982a; Bourgogne, Sauvage, 1879; Quercy, Sauvage, 1902; Indre, Sauvage, 1900 et Vignaud *et al.*, 1994; Normandie, Buffetaut, 1982c et Boulonnais, Sauvage, 1874), de Suisse (Huene, 1926), d'Allemagne (Selenka, 1867) et du Portugal (Sauvage, 1896 et Krebs, 1968). Les espèces *M. interruptus* et *M. ferox* (Sauvage, 1888), créées à partir de dents isolées, ont été mises en synonymie avec l'espèce précédente (Krebs, 1968 et Buffetaut, 1982a). Les dents de *Machimosaurus bathonicus* et de *M. rigauxi* ne présentent pas les caractères dentaires du genre et doivent plutôt être rapportées à des

dents de *Steneosaurus* ou de *Teleosaurus* (Krebs, 1968).

L'espèce *M. mosae* a été originellement décrite en Lorraine (Sauvage & Liénard, 1879). Les dents sont en tout point semblables à celles décrites chez *M. hugii*. Récemment, Hua *et al.* (1993) ont rapporté à *M. mosae* un superbe squelette provenant du Kimméridgien du Boulonnais. La mandibule du Kimméridgien supérieur de Gigouzac (Quercy) rapportée à *Steneosaurus* sp. par Hantzpergue *et al.* (1982), doit être rapprochée de *M. mosae* avec qui elle partage notamment le nombre et la forme des dents ainsi que la forme de la symphyse.

Les dents de *Steneosaurus obtusidens* ANDREWS, 1909 sont identiques à celles de *Machimosaurus hugii* et *M. mosae* (Hua *et al.*, 1994). Cette espèce est connue dans le Callovien moyen et supérieur d'Angleterre (Andrews, 1909 et 1913), de Normandie (Hua *et al.*, 1994) et dans l'Oxfordien de Lorraine (Basse de Ménorval, 1963 attribue le crâne décrit par Maubeuge, 1963 à *S. obtusidens*).

Le seul spécimen rapporté à l'espèce *S. recurvirostris* LENNIER, 1887 a disparu lors du bombardement du Havre en 1944 (Cousin & Breton, 1994). Selon Buffetaut (1982a), cette espèce pourrait représenter un synonyme plus récent de *Machimosaurus hugii*. Enfin, sur la base des descriptions et des figurations originales, les dents de *S. rudis* SAUVAGE, 1874 (Tithonien du Boulonnais) et de *S. picteti* (TRIBOLLET, 1873) du Tithonien du Jura neuchâtelois, appartiennent aussi probablement au type B2. Comme le souligne Buffetaut (1982a), c'est donc à tort que Huene (1926) rapporte à cette espèce des fragments de crânes portant des dents grêles du Kimméridgien de Solothurn (Suisse).

Enfin, le fragment de mâchoire du Valanginien supérieur du Massif d'Allauch (Sud-Est de la France), décrit par Cornée & Buffetaut (1979) et rapporté à *Steneosaurus* sp. porte des dents dont il est difficile de préciser si elles appartiennent au type B1 ou B2.

3.6 . Répartition stratigraphique des morphotypes

Dans le Lias, les trois groupes de *Steneosaurus* sont déjà individualisés: *S. brevior* (forme brévirostre), *S. bollensis* (forme mésorostre) et *S. gracilirostris* (forme longirostre). Les dents sont par contre très peu différenciées.

A partir du Bathonien (Tab.1), les deux types principaux A et B sont bien individualisés: le type A est présent chez les *Steneosaurus* longirostres (*S. megistorhynchus*) et le type B chez les formes plus brévirostres (*S. larteti*, *S. boutillieri* et *S. meretrix*).

A partir du Callovien, les dents se spécialisent vers une plus grande robustesse (types B1 et B2 chez les formes mésorostres et brévirostres) et vers une gracilité plus importante chez les formes longirostres.

Le morphotype A2 est décrit uniquement dans le Callovien moyen du Poitou où il coexiste avec le type A1 ce qui rend improbable l'hypothèse d'une variation géographique. L'étude détaillée du crâne et de la mandibule portant le type A2 permettra de préciser s'il est associé à d'autres différences dans l'anatomie crânienne.

Au moins à partir du Kimméridgien, le type A n'est plus représenté que par sa forme A3 (plus "piquante") présente chez tous les *Steneosaurus* longirostres. Le type B1 persiste au moins jusqu'à la base du Kimméridgien et peut-être dans le Tithonien. Le type B2 (plus "robuste") se retrouve sur toutes les formes brévirostres décrites: *Machimosaurus hugii* du Kimméridgien et Tithonien, *M. mosae* du Kimméridgien, et *Steneosaurus* sp. du Valanginien inférieur du Massif d'Allauch (Cornée & Buffetaut, 1979).

CONCLUSION : LES REGIMES ALIMENTAIRES

La typologie dentaire établie chez les Thalattosuchia permet de formuler des hypothèses sur le régime alimentaire et son évolution durant le Jurassique et le Crétacé inférieur. La forme générale des dents des Thalattosuchia est toujours conique mais les disparités existant au sein des familles des Metriorhynchidae et des Teleosauridae peuvent être corrélées à des types de fonction et à des régimes alimentaires différents.

Les Metriorhynchidae

Le type dentaire des Metriorhynchidae liasiques (*Pelagosaurus*) est très proche de celui des Teleosauridae contemporains (*Steneosaurus*). Ce type dentaire correspond à un type de fonction "capture et maintien" de proies mobiles mais peu résistantes comme des céphalopodes ou des poissons (Mazin, 1988). Ce régime se rencontre dans le Jurassique moyen chez *Metriorhynchus superciliosus* et *M. leedsi* (dents de type 1) puis dans le Jurassique supérieur chez *Geosaurus*.

Chez les *Metriorhynchus* brévirostres du Callovien et Oxfordien (*M. brachyrhynchus*) puis chez les *Dakosaurus* du Jurassique supérieur, l'hétérodonomie est plus importante, les dents plus comprimées et les carènes plus accentuées. La fonction privilégiée est la lacération (Massare, 1987) et la prédation s'applique sur des proies de taille plus importante telles que des céphalopodes, des poissons ou des reptiles. Le contenu stomacal d'un *Metriorhynchus* provenant du Lower Oxford-Clay du Cambridgeshire a été analysé par Martill (1986). Il a révélé la présence de restes de céphalopodes (ammonites et bélemnites) et de ptérosaures (*Rhamphorhynchus* sp.).

D'autre part, comme il est mentionné plus haut, les dents des jeunes individus sont toujours peu comprimées et les carènes mal individualisées (type généraliste, régime opportuniste). Cette modification de la morphologie dentaire au cours de la croissance des *Metriorhynchus* s'accorde bien avec les variations du régime alimentaire observées chez les crocodiliens actuels par Cott (1961).

Les Teleosauridae

Les dents des Teleosauridae liasiques sont très semblables à celles des *Steneosaurus* longirostres du Bathonien et du Callovien (type A1, Tab.1). Elles correspondent à un type de fonction "capture et maintien" selon la terminologie employée par Massare (1987) et Mazin (1988). Le régime alimentaire se compose de

morphotypes dentaires	A 3 	A 2 	A 1 	B 1 	B 2 
caractéristiques	côtes fines et irrégulières apex pointu $h/L > 3,5$	côtes fortes et régulières apex pointu $2,7 < h/L < 3,0$	côtes fines et régulières apex pointu $h/L \# 3,0$	ornementation irrégulière apex moyen $2,0 < h/L < 2,3$	ornementation très irrégulière apex mousse $h/L < 1,8$
VALANGINIEN					S. sp. (Cornée & Buffetaut, 1979)
BERRIASIEN					
TITHONIEN	<i>S. priscus</i>			<i>S. rudis</i> ?	<i>M. hugii</i> <i>S. picteti</i>
KIMMERIDGIEN	<i>S. cf. megarhinus</i> (Vignaud et al., 1993) <i>S. jugleri</i> ? <i>S. megarhinus</i> <i>S. bouchardi</i> ?			S. sp. (MGCL 40484)	<i>M. hugii</i> <i>M. mosae</i> <i>S. recurvirostris</i>
OXFORDIEN	<i>S. jugleri</i> ? (Buffetaut et al., 1985)			<i>S. edwardsi</i>	<i>S. obtusidens</i> ou <i>M. hugii</i> (Basse de Ménorval, 1963 et Maubeuge, 1963)
CALLOVIEN		S. sp. (LPP.M.35 et LPP.M.37) (Vignaud, 1993)	<i>S. leedsii</i> <i>M. nasutus</i> <i>S. intermedius</i> ? <i>S. depressus</i> ?	<i>S. heberti</i> <i>S. durobrivensis</i>	<i>S. obtusidens</i>
BATHONIEN			<i>S. megistorhynchus</i>	<i>S. meretrix</i> <i>S. larteti</i> ? <i>S. boutillieri</i>	

céphalopodes et de poissons.

Tableau 1.— Répartition stratigraphique des différents morphotypes dentaires de *Steneosaurus* et *Machimosaurus* dans le Jurassique moyen et supérieur.

Le type de dents des *Teleosaurus* du Bathonien se rapproche de celui des *Steneosaurus* longirostres du Jurassique supérieur (type A3, Tab.1). Le type de fonction est basé sur le perçage de proies molles ou peu ossifiées telles que des céphalopodes sans coquilles ou des poissons. Comme chez *Gavialis* et *Tomistoma*, l'hétérodonomie est faible ou nulle. Selon Frey (1982), ces caractéristiques sont significatives d'un régime piscivore en milieu ouvert.

Le type B1, rencontré chez les *Steneosaurus* mésorostres du Jurassique moyen et supérieur, indique un régime alimentaire opportuniste composé selon Mazin (1988) de céphalopodes, de poissons et de reptiles.

A partir du Callovien, s'individualise le type B2 correspondant à un mode de fonction "capture-écrasement" de proies résistantes telles que des ammonites ou des poissons à revêtement épais.

Chez *Steneosaurus* et *Machimosaurus*, on assiste donc, à partir du Callovo-Oxfordien à une double spécialisation des types dentaires:

- le type "perçage" de proies molles (type déjà présent au Bathonien chez *Teleosaurus*),

- le type "capture-écrasement" de proies dures.

Les types plus généralistes présents depuis le début du Jurassique disparaissent (types A1 et A2) ou se raréfient (type B1) à partir de l'Oxfordien.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier les conservateurs des Musées de Solothurn et Lausanne (Suisse), Peterborough et British Museum (Grande Bretagne) pour l'aide précieuse qu'ils m'ont apportée lors de l'étude du matériel conservé dans ces musées, MM. Dutrieux, Maury et Lafaurie pour le prêt de leurs collections du Quercy et MM. M.J. Benton et E. Buffetaut pour avoir bien voulu corriger le manuscrit.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADAMS-TRESMAN S., 1987.— The callovian teleosaurid marine crocodiles from Central England. *Palaeontology*, 30(1): 195-206.
- ANDREWS C. W., 1909.— On some new steneosaurs from the Oxford Clay of Peterborough. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, London, 3(15): 299-308.
- ANDREWS C. W., 1913.— A descriptive catalogue of the marine reptiles from the Oxford Clay. British Museum (Natural History), London: 1-206.
- ARKELL, W. J., 1970.— The Jurassic system in Great Britain. Oxford University Press, Oxford: 1-681.
- ATROPS F., 1994.— Présence d'ammonites du Tithonique inférieur dans les calcaires lithographiques de Canjuers (Var, France). Table ronde Intern. Calc. Litho., Lyon, 1991, *Geobios*, Lyon, M.S.n°16: 137-146.
- BASSE DE MÉNORVAL, E., 1963.— Présence d'un crocodylien *Steneosaurus* cf. *obtusidens*

- ANDREWS dans le Rauracien sup. (couches à *Trigonia clavelatta*) des environs de Verdun (Meuse). *C. R. Soc. Géol. Fr.*, Paris, 3: 86-87.
- BERG, D.E., 1966.— Die Krokodile, insbesondere *Asiatosuchus* und aff. *Sebecus?*, aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt/Hessen. *Abh. hess. L.-Amt. Bodenforsch.*, 52: 1-105.
- BRUNET, M., 1969.— Note préliminaire sur une faune de vertébrés du Callovien des environs de Poitiers. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 268: 2667-2670.
- BUFFETAUT, E., 1980.— Le crocodilien *Steneosaurus priscus* dans les calcaires lithographiques de Canjuers. 8ème réunion ann. Sci. Terre (Marseille), Paris: 74.
- BUFFETAUT, E., 1982a.— Le crocodilien *Machimosaurus* Von Meyer (Mesosuchia, Teleosauridae) dans le Kimméridgien de l'Ain. *Bull. trim. Soc. Géol. Normandie et amis du Muséum du Havre*, 69 (1/2): 17-27.
- BUFFETAUT, E., 1982b.— Radiation évolutive, paléoécologie et biogéographie des crocodiliens méso-suchiens. *Mém. Soc. Géol. Fr.*, Paris, n°142: 1-88.
- BUFFETAUT, E., 1982c.— Présence du crocodilien *Machimosaurus hugii* (Mesosuchia, Teleosauridae) dans le Kimméridgien de Normandie. *Bull. trim. Soc. Géol. Norm. et amis Muséum du Havre*, 69, 4: 19-22.
- BUFFETAUT, E., BÜLOW, M., GHEERBRANT, E., JAEGER, J.J., MARTIN, M., MAZIN, J.M., MILSENT, C. & RIOU, M., 1985.— Zonation biostratigraphique et nouveaux restes de vertébrés dans les "Sables de Glos" (Oxfordien supérieur, Normandie). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, (2), 300: 929-932.
- CORNEE, J.J. & BUFFETAUT, E., 1979.— Découverte d'un Téléosauridé (Crocodylia, Mesosuchia) dans le Valanginien supérieur du massif d'Allauch (Sud-Est de la France). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 288: 1151-1154.
- COTT, H.B., 1961.— Scientific results of an enquiry into the ecology and economic status of the Nile Crocodile in Uganda and Northern Rhodesia. *Trans. Zool. Soc. London*, 29: 211-356.
- COUSIN, R & BRETON, G., 1994.— Inventaire des spécimens de vertébrés fossiles conservés au Muséum d'Histoire Naturelle du Havre et détruits lors des bombardements du 5 septembre 1944. *Ann. Musée du Havre*, Le Havre, 48: 1-10.
- DEMAR, R., 1973.— The functional implications of the geometrical organization of dentitions. *J. Paleont.*, 47: 452-461.
- EDMUND, A.G., 1960.— Tooth replacement phenomena in the lower vertebrates. *Contrib. Life Sci. Div., R. Ont. Mus.*, 52: 1-90.
- EDMUND, A.G., 1962.— Sequence and rate of tooth replacement in the Crocodylia. *Contrib. Life Sci. Div., R. Ont. Mus.*, 56: 1-42.
- EUDES-DESLONGCHAMPS, E., 1867-69.— Prodrôme des Téléosauriens du Calvados. Notes paléontologiques. Caen: 1-354.
- FREY, E., 1982.— Ecology, locomotion and tail muscle anatomy of crocodiles. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, Stuttgart, 164: 194-199.
- GUIBE, J., 1970.— L'appareil digestif. In: P.P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*. Masson, Paris, 14(2): 521-548.
- GUIGNARD, J.P. & WEIDMANN, M., 1977.— Nouveaux gisements de crocodiliens dans le Malm du Jura. *Bull. Soc. vaud. Sci. nat.*, Lausanne, 351(73): 297-304.
- HANTZPERGUE, P., LAFAURIE, G. & LANGE-BADRÉ, B., 1982.— Un crocodilien du Jurassique supérieur dans les environs de Cahors. *Bull. Soc. études Lot*, Cahors, 102(4): 375-385.
- HUA, S. & ATROPS, F., sous presse.— Un crâne de *Teleidosaurus* cf. *gaudryi* Collot, 1905 (Crocodylia, Metriorhynchidae) dans le Bajocien supérieur des environs de Castellane (Sud-Est de la France). *Bull. Soc. Géol. Fr.*, Paris.

- HUA, S., VASSE, D., BUFFETAUT, E., MARTIN, M., MAZIN, J.M. & VADET, A., 1993.— Un squelette de *Machimosaurus mosae* SAUVAGE & LIENARD 1879 (Crocodylia, Thalattosuchia) dans le Kimméridgien du Boulonnais. *C. R. Acad. Sci., Paris*, (2), 317: 851-856.
- HUA, S., VIGNAUD, P., PENNETIER, E. & PENNETIER, G., 1994.— Un squelette de *Steneosaurus obtusidens* Andrews, 1909 dans le Callovien de Villers-sur-mer (Calvados, France) et le problème de la définition des Teleosauridae à dents obtuses. *C. R. Acad. Sci., Paris*, (2), 318: 1557-1562.
- HUENE, F. von, 1926.— Die Saurierfauna des Portlandkalkes von Solothurn. *Eclog. geol. Helv.*, 19, 3: 584-603.
- KREBS, B., 1968.— Le crocodylien *Machimosaurus*. Contribuição para o conhecimento da fauna do Kimeridgiano da mina de lignito Guimarães (Leiria, Portugal). *Mem. Serv. geol. Portugal*, Lisbonne, n.s., 1, 14: 1-53.
- MARTILL, D.M., 1986.— The diet of *Metriorhynchus*, a Mesozoic marine crocodile. *N. Jb. Geol. Paläont., Mh.*, Stuttgart, 10: 621-625.
- MASSARE, J.A., 1987.— Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles. *J. Vert. Paleont.*, 7(2): 121-137.
- MAUBEUGE, P.L., 1963.— Découverte de restes importants de *Machimosaurus hugii* H. von Meyer dans l'Oxfordien de la Meuse. *C. R. Soc. géol. Fr.*, Paris, 3: 104-105.
- MAZIN, J.M., 1988.— Paléogéographie des reptiles marins du Trias. Phylogénie, systématique, écologie et implications paléobiogéographiques. Mém. Sc. Terre n°08-88, Univ. P.et M. Curie, Paris: 1-313.
- MERCIER, J., 1933.— Contribution à l'étude des Métriorhynchidés (Crocodyliens). *Ann. Paléont.*, Paris, 22: 99-119.
- OSBORN, J.W., 1974.— On the control of tooth replacement in reptiles and its relationship to growth. *J. Theor. Biol.*, 46: 509-527.
- SAUVAGE, H.E., 1874.— Mémoire sur les Dinosauriens et les Crocodyliens des terrains jurassiques de Boulogne-sur-Mer. *Mém. Soc. Géol. Fr.*, Paris, (2), 10, 2: 1-50.
- SAUVAGE, H.E., 1879.— Etude sur les poissons et les reptiles des terrains crétacés et jurassiques supérieurs de l'Yonne. *Bull. Soc. des Sci. Hist. et Nat. de l'Yonne*, 3(1): 20-84.
- SAUVAGE, H.E., 1888.— Sur les reptiles trouvés dans le Portlandien supérieur de Boulogne-sur-mer. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 3(16): 623-632.
- SAUVAGE, H.E., 1896.— Les crocodyliens et les dinosauriens des terrains mésozoïques du Portugal. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, Paris, 24: 46-48.
- SAUVAGE, H.E., 1900.— Note sur les poissons et les reptiles du Jurassique inférieur du département de l'Indre. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, Paris, 28: 500-504.
- SAUVAGE, H.E., 1902.— Recherches sur les Vertébrés du Kimméridgien supérieur de Fumel (Lot-et-Garonne). *Mém. Soc. Géol. Fr.*, Paris, 9(4), 25: 1-32.
- SAUVAGE, H.E. & LIÉNARD, F., 1879.— Mémoire sur le genre *Machimosaurus*. *Mém. Soc. Géol. Fr.*, Paris, 3(1), 4: 1-31.
- SELENKA, E., 1867.— Die fossilen Krokodilinen des Kimmeridge von Hannover. *Palaeontographica*, 16, 5: 137-144.
- TRIBOLLET, M. de, 1873.— Recherches géologiques et paléontologiques dans le Jura neuchâtelois. *Mém. Soc. Sci. nat. Neuchâtel*, Neuchâtel, 5: 40-144.
- VIGNAUD, P., 1991.— Les thalattosuchiens calloviens du Poitou: anatomie, systématique, phylogénie, biochronologie et paléoenvironnement. Mémoire de D.E.A., Universités de Montpellier et Poitiers: 1-80. (Inédit).
- VIGNAUD, P., 1993.— Thalattosuchians from the Callovian of Poitou (Vienne, France). *Rev.*

Paleobiol., n.s. n°7, Second G. Cuvier Symposium, Montbéliard 1992: 251-261.

- VIGNAUD, P., 1995.— Les Thalattosuchia, crocodiles marins du Mésozoïque: systématique phylogénétique, paléoécologie, biochronologie et implications paléogéographiques. Thèse Doctorat, Univ. Poitiers: 1-271. (Inédit).
- VIGNAUD, P., BROIN, F. de, BRUNET, M., CARIOU, E., HANTZPERGUE, P. & LANGE-BADRÉ, B., 1994.— Les faunes de vertébrés jurassiques de la bordure nord-orientale du Bassin d'Aquitaine (France): biochronologie et environnement. *in*: E. CARIOU & P. HANTZPERGUE (eds.): 3rd Intern. Symp. on Jurassic Stratigraphy, Poitiers 1991. *Geobios*, Lyon, Mém. spéc. 17: 493-503.
- VIGNAUD, P. & GASPARINI, Z. de, (1996).— *New Dakosaurus* (Crocodylomorpha, Thalattosuchia) in the Upper Jurassic of Argentina. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, (2), 322: 245-250.
- VIGNAUD, P., LANGE-BADRÉ, B., HANTZPERGUE, P., DUTRIEUX, M. & MAURY, G., 1993.— Découverte d'un crâne de Teleosauridae dans la Zone à Eudoxus du Kimméridgien quercynois (France). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, (2), 317: 1509-1514.
- WESTERGAARD, B. & FERGUSON, M.W.J., 1987.— Development of the dentition in *Alligator mississippiensis*. Later development in the lower jaws of embryos, hatchlings and young juveniles. *J. Zool.*, 212: 191-222.
- WESTERGAARD, B. & FERGUSON, M.W.J., 1990.— Development of the dentition in *Alligator mississippiensis*: upper jaw dental and craniofacial development in embryos, hatchlings, and young juveniles, with a comparison to lower jaw development. *Am. J. of anat.*, 187: 393-421.
- WESTPHAL, F., 1962.— Die Krokodilier des deutschen und englischen oberen Lias. *Palaeontographica*, Stuttgart, A, 118: 1-96.
- ZEISS, A., 1968.— Untersuchungen zur Paläontologie der Cephalopoden des Unter Tithon der Südlichen Frankenalb. *Abh. Bayer Akad. Wiss., math. naturw.*, 132: 1-190.

ABREVIATIONS UTILISEES: BMNH: British Museum of Natural History, Londres (Angleterre), CMP: City Museum, Peterborough (Angleterre), LPP: Laboratoire de Géobiologie, Biochronologie et Paléontologie humaine, Université de Poitiers, MGCL: Musée Géologique Cantonal, Lausanne (Suisse), MNHN: Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

LEGENDE DE LA PLANCHE

- Fig. 1: *Steneosaurus* sp. (LPP.M.35), Callovien moyen, Migné les Lourdines (Vienne), détail de la rangée dentaire inférieure droite, de la dent 14 à la dent 22. Barre d'échelle: 3cm
- Fig. 2: *Steneosaurus* sp., Kimméridgien supérieur, La Bastide Murat (Lot), détail d'une dent type A3, Coll. M. Dutrieux. Barre d'échelle: 1 cm
- Fig. 3: *Steneosaurus* sp. Callovien moyen, Migné-Auxances (Vienne), dent isolée type A1. Barre d'échelle: 1 cm
- Fig. 4: *Steneosaurus* sp. (LPP.M.35), Callovien moyen, Migné-Auxances (Vienne),

détail d'une dent type A2. Barre d'échelle: 1 cm

Fig. 5: *Machimosaurus* sp., Kimméridgien supérieur, La Motte-Cassel (Lot), dent isolée type B2, Coll. G. Maury. Barre d'échelle: 0,5 cm

Fig. 6: *Steneosaurus edwardsi* (LPP.M.21), Callovien moyen, Migné-Auxances (Vienne), détail d'une dent type B1. Barre d'échelle: 1 cm

Fig. 7: *Steneosaurus durobrivensis* (BMNH R 2865), dent de remplacement, Lower ou Middle Oxford Clay, région de Peterborough (Angleterre). Barre d'échelle: 1 cm

Fig. 8: *Steneosaurus obtusidens* (CMP R 20), dent de remplacement, Lower ou Middle Oxford Clay, région de Peterborough (Angleterre). Barre d'échelle: 1 cm

