

TYPES DENTAIRES ADAPTATIFS CHEZ LES SÉLACIENS ACTUELS ET POST-PALÉOZOIQUES

par
Henri CAPPETTA*

SOMMAIRE

	Page
Résumé, Abstract	58
Introduction	58
L'hétérodontie chez les sélaciens	59
Types dentaires chez les sélaciens	64
1. Type agrippeur	64
2. Type arracheur	65
3. Type coupeur	66
4. Type écraseur	70
5. Type broyeur	70
6. Type agrippeur-broyeur	72
Conclusions	73
Bibliographie	75

*Laboratoire de Paléontologie, UA 327 « Institut des Sciences de l'Évolution », Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Place E. Bataillon, 34060 Montpellier Cedex.

Mots-clés : TYPES DENTAIRES, ADAPTATIONS TROPHIQUES, ÉVOLUTION, SÉLACIENS ACTUELS, SÉLACIENS FOS-
SILES.

Key-words : DENTAL TYPES, TROPHIC ADAPTATIONS, EVOLUTION, RECENT SELACHIANS, FOSSIL SELACHIANS.

RÉSUMÉ

La denture des sélaciens se caractérise par une hétéroodontie souvent très prononcée entraînant une grande diversité morphologique. Malgré cela, les dentures des sélaciens peuvent être regroupées en un nombre assez réduit de types dentaires correspondant à des adaptations trophiques : types agrippeur, arracheur, coupeur, écraseur, broyeur et agrippeur-broyeur. Les nombreux cas de convergence et de parallélisme que l'on observe chez les sélaciens fossiles et entre sélaciens actuels et fossiles résulte de ce nombre réduit de types. Ces spécialisations dentaires permettent de tenter une reconstitution du mode de vie des formes fossiles.

ABSTRACT

The dentition of selachians is characterized by an often very pronounced heterodonty involving a great morphological diversity. Despite this fact, the dentitions of selachians can be grouped in a rather reduced number of dental types corresponding to trophic adaptations : grasping, tearing, cutting, crushing, grinding and grasping-grinding type. The numerous examples of convergence and parallelism that can be observed in fossil selachians and between Recent and fossil ones is the result of this reduced number of dental types. These dental specialisations allow to try a reconstruction of the way of life of fossil forms.

INTRODUCTION

Depuis la première moitié du XIX^e siècle, la denture des sélaciens a suscité l'intérêt des paléontologistes et, dans une moindre mesure, des zoologistes, et a donné lieu à un nombre considérable de publications, le premier travail d'importance sur le sujet étant sans conteste celui de L. Agassiz (1833-44).

Les recherches les plus nombreuses ont été consacrées aux genres et espèces fossiles, en raison de la relative abondance des dents de sélaciens dans les sédiments et de leur intérêt stratigraphique. Par contre, la denture des formes actuelles n'a pas fait l'objet d'une attention particulière de la part des ichthyologistes et rares sont les figurations correctes et utilisables par un paléontologiste, de dents de sélaciens actuels (Bigelow et Schroeder, 1948, 1953; Bass, d'Aubrey et Kistnasamy, 1973-76).

Parmi la somme d'articles décrivant de façon plus ou moins détaillée la morphologie dentaire des genres et espèces de sélaciens, très peu sont axés sur l'aspect fonctionnel de la denture considérée dans son ensemble et sur sa signification adaptative. Certes, quelques zoologistes se sont penchés sur les rapports existant entre la denture des sélaciens et leur régime alimentaire; mais, outre que ces études étaient en général limitées à quelques formes actuelles, les auteurs qui ont abordé ce problème se sont davantage intéressés à la façon dont se nourrissaient les requins et les raies qu'aux liens réels existant entre morphologie dentaire et nutrition. Ainsi Moss (1977) a défini chez les sélaciens un certain nombre de groupes d'après leur façon de s'alimenter :

- suction-grasping (« Rajid like »)
- suction-crushing (Myliobatiformes et Orectolobiformes)
- cutting (Squalomorphii)
- gouging (Carcharhiniformes et Lamniformes)
- crushing (Triakidae)
- filter-feeding (Mobulidae, Cetorhinidae, Rhinodontidae).

On peut immédiatement remarquer, en anticipant sur la suite de l'article, que certains groupes définis par Moss comprennent des types dentaires complètement différents comme les Myliobatiformes et les Orectolobiformes, ou bien les Carcharhiniformes et les Lamniformes; le groupe des Squalomorphii, d'autre part, comprend une grande variété de types dentaires correspondant à des adaptations trophiques différentes et on

ne peut considérer ce super-ordre comme homogène en ce qui concerne le choix et la préhension des proies.

Une étude de Bertolini (1933), bien que nettement plus ancienne, mettait davantage l'accent sur les rapports entre denture et régime alimentaire chez les squales. Cet auteur distinguait :

- les sélaciens prédateurs, regroupant pratiquement tous les requins; il considérait les mangeurs de plancton comme une variété particulière de ce groupe;
- les sélaciens à dents masticatrices, regroupant les raies, les pastenagues et le requin *Mustelus*;
- les sélaciens à denture triturante regroupant les Myliobatidae;
- les torpilles, qu'il considérait comme un groupe à part.

La première catégorie de Bertolini qui comprend une grande diversité de types dentaires est en fait très hétérogène.

En définitive, la distinction de catégories ou de groupes fondés sur le comportement alimentaire des sélaciens et sur leur façon de se nourrir masque totalement la diversité des adaptations dentaires que l'on peut mettre en évidence à différents niveaux taxonomiques (super-ordres, ordres, familles, et même genres).

L'HÉTÉRODONTIE CHEZ LES SÉLACIENS

Avant d'aborder la définition et la description des types dentaires chez les sélaciens, il faut tenir compte d'une des caractéristiques les plus importantes de leur denture, l'hétérodontie, qui est très marquée dans de nombreux genres comme nous le verrons par la suite. Applegate (1965) a été, semble-t-il, le premier à élargir aux sélaciens ce terme déjà en usage chez les mammalogistes, à l'occasion d'une étude de la denture du requin actuel *Synodontaspis taurus* chez lequel il a défini une hétérodontie monognathique et une hétérodontie dignathique. C'est toutefois Compagno qui, en 1970, a clairement exposé les différents types d'hétérodontie que l'on rencontre chez les sélaciens, sans toutefois entrer dans le détail des genres : hétérodontie mono- et dignathique, gynandrique ou sexuelle et ontogénique ; nous allons revenir plus en détail sur ces termes. Ward, en 1983, et Duffin et Ward, la même année, ont redéfini ces différents types d'hétérodontie, sans rien apporter de nouveau toutefois par rapport au travail de Compagno. En fait, dès 1838, Agassiz, dans le chapitre intitulé « Des dents de placoïdes » de son monumental travail sur les sélaciens fossiles (1833-44, p. 73-95) avait déjà mis en évidence, et de façon très explicite, les nombreuses variations dentaires liées à la position des dents sur une même mâchoire (hétérodontie monognathique), celles observables entre dents inférieures et supérieures chez un même individu (hétérodontie dignathique), entre mâles et femelles d'une même espèce (hétérodontie gynandrique ou sexuelle) ou entre jeunes et adultes d'une même espèce (hétérodontie ontogénique), sans toutefois utiliser les termes introduits par Compagno.

Il est d'ailleurs évident que la plupart des auteurs qui ont travaillé sur des faunes de sélaciens fossiles, surtout ceux qui se sont attachés à reconstituer les séries dentaires, ont tenu le plus grand compte de l'hétérodontie même s'ils ne l'ont fait que de façon implicite.

L'hétérodontie est donc largement répandue chez les sélaciens. Il est généralement admis que, chez les formes planctonophages à denture fortement régressée comme *Cetorhinus*, *Rhincodon*, *Megachasma* et les Mobulidae, la denture ne présente pas d'hétérodontie marquée. Il faut cependant nuancer cette affirmation car, même chez ces

poissons planctonophages, on peut observer un certain degré d'hétérodontie : en effet, quel que soit le degré de spécialisation, ou de régression, des dents, l'hétérodontie ontogénique existe toujours ; de plus, sur une mâchoire d'individu adulte des trois genres cités, on peut noter un certain degré d'hétérodontie entre les dents des files les plus antérieures et celles des files les plus latérales, et ceci, sans préjuger d'une éventuelle hétérodontie sexuelle qui pour l'instant n'a fait l'objet d'aucune observation. Chez les Mobulidae, on peut observer en outre chez la plupart des espèces (*Mobula rochebrunei*, *M. hypostoma*, *M. thurstoni*) une hétérodontie sexuelle bien marquée. On ne peut donc pas parler d'absence d'hétérodontie chez ces formes planctonophages ; même si elle est peu marquée au stade adulte chez les requins, on ne peut nier son existence.

HÉTÉRODONTIE MONOGNATHIQUE

L'hétérodontie monognathique affecte les dents d'une seule mâchoire. Elle est particulièrement nette chez les Lamniformes et en particulier chez les Odontaspidae (Fig. 1) chez lesquels on peut distinguer, à la mâchoire inférieure, une file parasymphysaire réduite, trois files antérieures, cinq à six files de dents latérales et plusieurs files de dents postérieures très réduites ; à la mâchoire supérieure, on observe trois files antérieures, une file de dents intermédiaires réduites, sept à huit files latérales et une quinzaine de dents postérieures de très petite taille. Ces différentes catégories de dents sont parfaitement identifiables et le changement de morphologie est assez brutal d'une catégorie à l'autre ; on parle dans ce cas d'hétérodontie disjointe (Compagno, 1970).

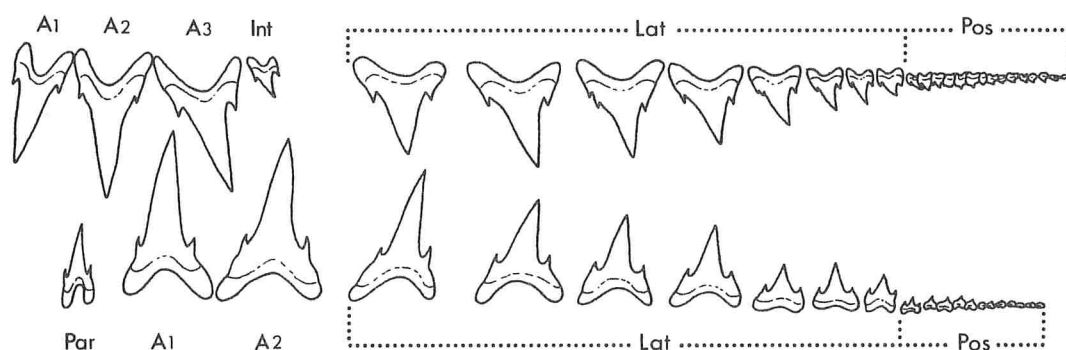


Fig. 1. — Hétérodontie et dénomination des différentes files dentaires chez *Synodontaspis taurus* (redessiné d'après Bigelow et Schroeder, 1948).

Pas : file parasymphysaire
 A1-A3 : files antérieures
 Int : file intermédiaire
 Lat : files latérales
 Pos : files postérieures

Chez la plupart des Carcharhinidae et des Scyliorhinidae, les modifications morphologiques entre files antérieures et files très latérales est progressive et on parle dans ce cas d'hétérodontie graduelle même si, en définitive, les dents très antérieures sont très différentes des postérieures ; chez ces mêmes familles, les dents de la région symphysaire sont en général assez différentes des dents des premières files antérieures, par leur taille et leur morphologie et l'on a affaire alors à une hétérodontie disjointe entre région

parasymphysaire et région antérieure de la mâchoire. Chez certains genres de Carcharhinidae (*Loxodon*, *Rhizoprionodon*, *Scoliodon*, *Physogaleus**) et chez *Leptocharias* (Leptochariidae), l'existence d'un dimorphisme sexuel dentaire bien marqué au niveau des files antérieures inférieures des mâles entraîne une hétéroodontie monognathique disjointe très marquée entre dents antérieures et latérales.

Chez les batoïdes comme les raies (*Raja*), les pastenagues (*Dasyatis*), ou encore chez *Rhinobatos* et *Rhynchobatus*, l'hétéroodontie monognathique est en général graduelle. Il existe toutefois des exceptions comme *Dasyatis kulhii* : chez les femelles en effet, on observe sur chaque demi-mâchoire une file de dents beaucoup plus développées, à couronne nettement cuspidée, rappelant beaucoup les dents des mâles, alors que le reste de la denture est constitué de dents à couronnes arrondies. Chez *Rhina ancylostoma* également, on observe, sur une même mâchoire, des zones déprimées à petites dents voisinant avec des zones bombées à grandes dents, le passage étant brutal d'une zone à l'autre.

Chez les Myliobatidae, l'hétéroodontie monognathique est nettement disjointe alors qu'elle est graduelle chez les Rhinopteridae. Le genre *Aetobatus* qui ne possède qu'une file de dents par mâchoire est en fait le seul sélacien chez lequel on n'observe pas d'hétéroodontie monognathique chez l'adulte (Fig. 12); une telle hétéroodontie existe par contre chez les très jeunes individus, des différences morphologiques existant entre dents antérieures et dents postérieures (Garman, 1913).

HÉTÉRODONTIE DIGNATHIQUE

Dans le cas de l'hétéroodontie dignathique, on peut noter des différences morphologiques importantes entre dents supérieures et dents inférieures. Elle est très répandue chez les requins surtout : Hexanchiformes (Fig. 8B), la plupart des Squaliformes (Fig. 8A), Carcharhinidae (Fig. 9), Hemigaleidae (Fig. 2, 8C). Chez les batoïdes, elle est beaucoup moins marquée, sauf chez les genres *Aetobatus* (Fig. 12C) et *Pseudaetobatus**.

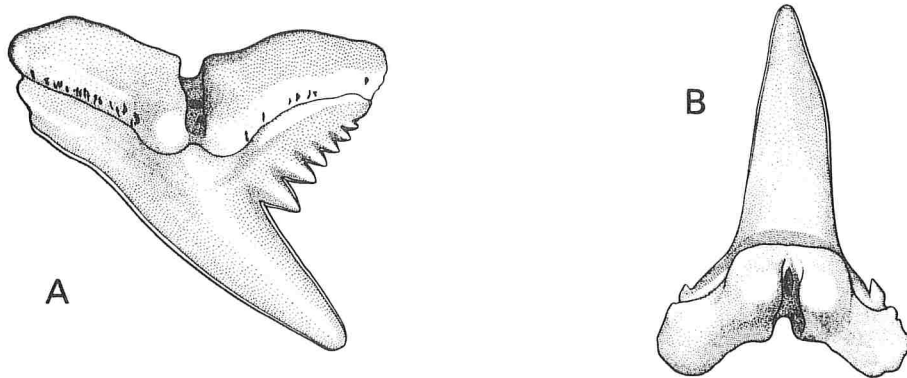


Fig. 2. — Hétéroodontie dignathique chez *Chaenogaleus affinis* (Hemigaleidae); Serravallien supérieur de Cabrières d'Aigues, Vaucluse, France.

A (CAB2) : dent latéro-antérieure supérieure, face linguale

B (CAB3) : dent latéro-antérieure inférieure, face linguale.

× 8,2

*L'astérisque signale les taxons fossiles.

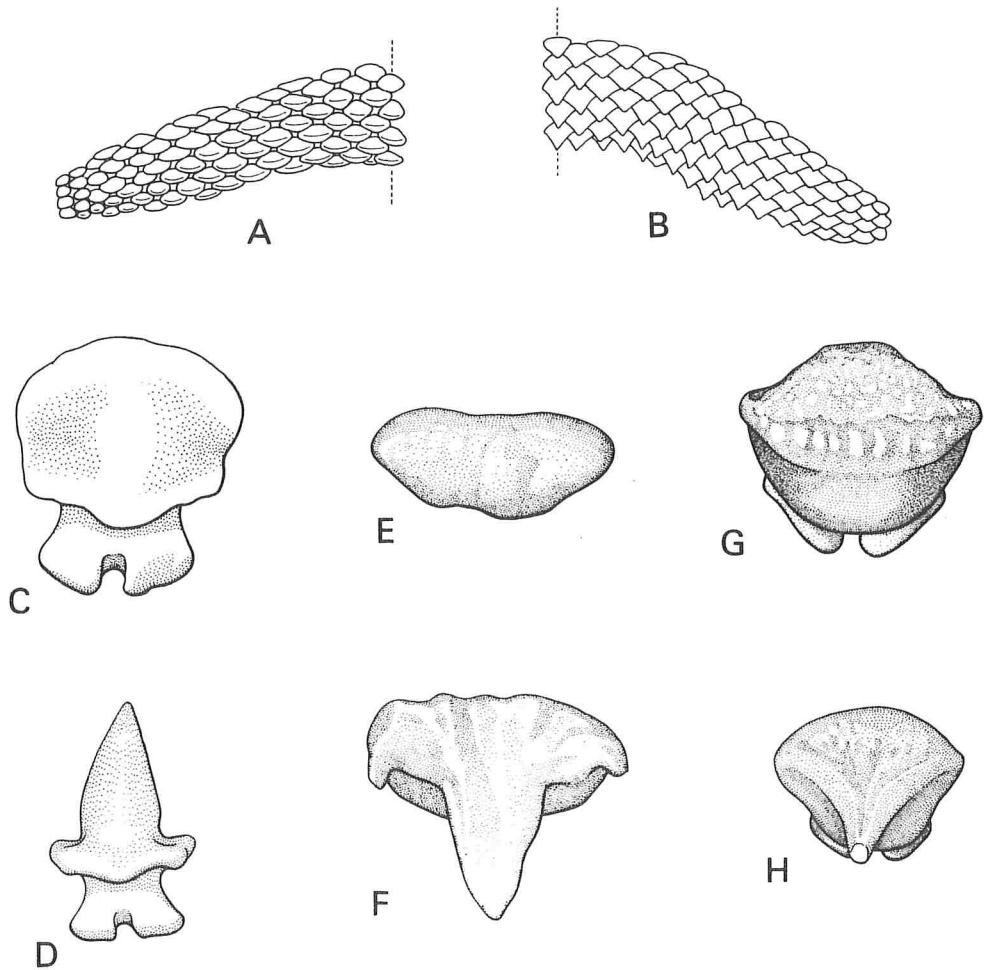


Fig. 3. — Hétérodontie gynandrique ou sexuelle.

A-B : *Dasyatis americana*, Actuel (redessiné d'après Bigelow et Schroeder, 1953)

A : demi-mâchoire de femelle

B : demi-mâchoire de mâle

C-D : dents de *Raja clavata*; Actuel, Atlantique Nord

C (REC26) : dent d'individu femelle (100 cm L.T.), face linguale

D (REC27) : dent d'individu mâle (78 cm L.T.), face linguale $\times 10,5$

E-F : dents de *Mobula hypostoma*; Actuel, Caroline du Nord, U.S.A.

E (REC38) : dent inférieure antérieure d'individu femelle (1,10 m de largeur de disque), vue occlusale

F (REC37) : dent inférieure antérieure d'individu mâle (1,20 m de largeur de disque), vue occlusale. $\times 20$

G-H : *Dasyatis rugosa*; Langhien de Loupian, Sud de la France

G (LPN440) : dent latérale d'individu femelle, vue occlusale

H (LPN450) : dent latéro-antérieure d'individu mâle, vue occlusale. $\times 10$

HÉTÉRODONTIE SEXUELLE OU GYNANDRIQUE

L'hétérodontie sexuelle ou gynandrique, seulement marquée chez les individus ayant atteint la maturité sexuelle, est surtout spectaculaire chez batoïdes, en particulier les raies, pastenagues et diables de mer (Fig. 3) : les femelles ont généralement des dents à couronne arrondie alors que les dents des mâles sont fortement cuspidées. Cette règle générale comporte cependant des exceptions ; chez les raies du sous-genre *Dipturus* (par exemple *Raja fullonica*, *R. naevus*), mâles et femelles possèdent des dents à couronne cuspidée et l'hétérodontie sexuelle est dans ce cas moins frappante que chez *Raja clavata* par exemple. Toutefois, même chez ces espèces où la denture des mâles est peu différente de celle des femelles, on peut assez aisément séparer les dents des femelles de celles des mâles qui sont en général plus hautes, plus effilées et plus comprimées mésio-distalement. Chez *Rhynchobatus* et *Rhina*, il ne semble pas y avoir de dimorphisme sexuel dentaire.

Chez les requins, l'hétérodontie gynandrique est souvent beaucoup moins marquée que chez les batoïdes. Chez les Lamniformes, Orectolobiformes, Hétérodontiformes, si elle existe, elle n'a pas encore été mise en évidence. Elle existe par contre chez les Hexanchiformes et les Squaliformes chez lesquels la cuspidé des dents inférieures des mâles est en général plus forte et plus redressée que chez les femelles.

Chez les Carcharhiniformes, elle est surtout bien marquée chez des formes généralisées comme les Scyliorhinidae et les Leptochariidae. Chez ces derniers, les dents antérieures inférieures des mâles sont hypertrophiées et très différentes des dents correspondantes des femelles. Le même phénomène s'observe, à des degrés divers, chez des Carcharhinidae comme *Loxodon*, *Rhizoprionodon*, *Scoliodon*, *Physogaleus** ; dans le genre *Carcharhinus* par contre, le dimorphisme sexuel dentaire est très peu marqué.

HÉTÉRODONTIE ONTOGÉNIQUE

L'hétérodontie ontogénique est générale dans le groupe des sélaciens et on observe toujours des différences morphologiques parfois importantes entre dents d'individus jeunes et adultes chez une même espèce. Chez les Lamniformes par exemple, les juvéniles ont des dents beaucoup plus grêles et élancées ; chez les Hexanchiformes le nombre de cônes accessoires des dents inférieures est beaucoup plus réduit ; chez les Scyliorhinidae (par ex. *Scyliorhinus stellaris*) les dents antérieures possèdent des denticules latéraux plus nombreux et un émail plus plissé. Cette hétérodontie est particulièrement marquée chez les formes à forte hétérodontie sexuelle : dans ce cas les dents des juvéniles sont très différentes de celles des adultes, par exemple chez la plupart des Dasyatidae, ou chez de nombreux Rajidae.

Dans le genre *Heterodontus*, on observe d'importantes modifications ontogéniques au niveau des files des régions antérieure et latéro-antérieures (Reif, 1976 ; Fig. 4).

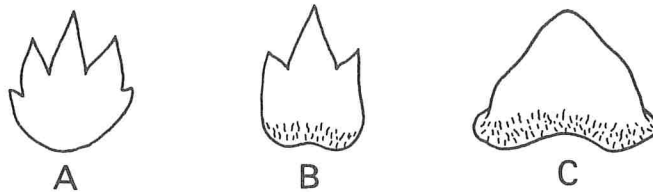


Fig. 4. — Modifications morphologiques de la dent symphysaire liées à l'âge chez *Heterodontus portus-jacksoni*. A : dent d'un individu de 200 mm L.T. $\times 16$; B : dent d'un individu de 500 mm L.T. $\times 9$; C : dent d'un individu de 1000 mm L.T. $\times 5$. (Redessiné d'après Reif, 1976).

L'existence de différences morphologiques parfois très accentuées au sein d'une même espèce permet d'expliquer la profusion de « espèces » fossiles qui encombrant la littérature.

Toutefois, malgré leur grande diversité morphologique, les dentures des sélaciens actuels et fossiles post-paléozoïques peuvent être regroupées en un nombre assez réduit de types dentaires correspondant à autant d'adaptations trophiques. La définition de ces types s'appuie sur l'étude directe de tous les genres fossiles reconnus depuis le Trias et surtout de la presque totalité des genres actuels.

TYPES DENTAIRE CHEZ LES SÉLACIENS

1. Type agrippeur (Fig. 5)

La denture de ce type est en général peu différenciée, avec une hétéroodontie dignathique très peu marquée et une hétéroodontie monognathique graduelle, en dehors de certaines familles comme les Scyliorhinidae ou les Chlamydoselachidae où les dents de la région symphysaire sont, par leur taille et leur morphologie, très différentes des dents des files antérieures. Les dents sont en général de petite taille, disposées en plusieurs rangées fonctionnelles; leur couronne peut être lisse ou au contraire plissée, les plis jouant soit le rôle de tranchants supplémentaires lorsqu'ils sont saillants, soit, plus vraisemblablement, le rôle de renfort. Les dents peuvent être pourvues de denticules latéraux ou non. Ce type se rencontre, chez les requins, dans d'assez nombreux ordres ou familles dont les représentants vivent sur le fond ou au-dessus du fond : Chlamydoselachidae, *Aculeola* et *Centroscyllium* chez les Squalidae, Squatiniformes, la majeure partie des Orectolobiformes, les Scyliorhinidae (Fig. 5), Proscylliidae, Pseudotriakidae, Lep-tochariidae chez les Carcharhiniformes.

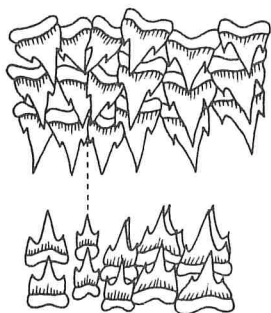


Fig. 5. — Type agrippeur. *Scyliorhinus retifer*, Actuel (redessiné d'après Bigelow et Schroeder, 1948).

Il faut remarquer que ce type agrippeur peut être réalisé avec des dents de morphologies très différentes; chez *Aculeola* par exemple les dents sont aciculaires, sans denticules latéraux, alors que chez *Centroscyllium*, elles sont nettement denticulées; les Orectolobidae et les Squatinidae présentent une convergence très poussée sur le plan dentaire, avec des dents dépourvues de denticules latéraux alors que chez d'autres Orectolobiformes, le nombre de denticules peut se multiplier (*Ginglymostoma*, *Nebrius*).

Chez les batoïdes, d'assez nombreux genres se répartissent, suivant leur sexe, soit dans le type écraseur, soit dans le type agrippeur : il s'agit dans ce dernier cas essentielle-

ment d'individus mâles appartenant aux Rajidae (par ex. *Raja clavata*) et aux Dasyatidae (*Dasyatis pastinaca*, *Taeniura grabata*). La signification de ce dimorphisme a donné lieu à discussion : pour certains (Feduccia et Slaughter, 1974) de telles différences dentaires diminueraient la compétition intraspécifique au niveau de la prédation. Pour d'autres, la denture des mâles ne sert qu'à retenir la femelle par les pectorales au moment de l'accouplement, comme cela a pu être observé (McEachran, 1977; McCourt & Kerstitch 1980); à l'appui de cette deuxième interprétation, on peut remarquer que la différenciation dentaire chez les mâles n'apparaît qu'à la maturité sexuelle. D'un autre côté, il semble assez évident que, dans ces groupes à hétérodontie sexuelle, les mâles à dents pointues ne se nourrissent pas tout à fait des mêmes proies que les femelles qui ont des dents arrondies; on ne peut donc rejeter totalement l'hypothèse de Feduccia et Slaughter.

L'hétérodontie sexuelle des batoïdes, bien que très répandue, n'est cependant pas une règle générale; nous avons déjà vu le cas des Raies du sous-genre *Dipturus* dans l'introduction. Chez *Dasyatis violacea*, qui est la seule espèce pélagique de Dasyatoidea, les femelles possèdent des dents pointues comme les mâles; une telle identité dentaire entre mâles et femelles résulte d'une adaptation à la prédation en pleine eau, sur des poissons ou des céphalopodes qui sont des proies très mobiles; l'intérêt d'une denture de type agrippeur se passe d'explication dans ce cas. Chez les Torpédiniformes, qui tuent ou immobilisent leurs proies par décharge électrique, l'hétérodontie sexuelle n'est pratiquement pas marquée et mâles et femelles présentent une denture de type agrippeur servant seulement à retenir la proie (poisson généralement), déjà inerte.

Les batoïdes qui se rattachent à ce type sont de mœurs benthiques (à l'exception de *Dasyatis violacea* qui vit en domaine épipélagique, entre 0 et 100 m de profondeur).

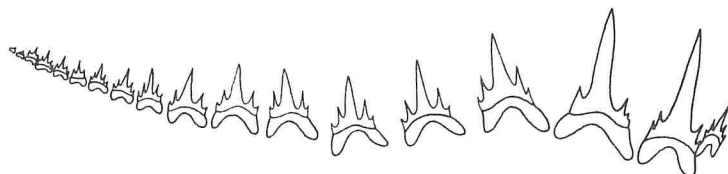
2. Type arracheur (Fig. 6)

Ce type présente une hétérodontie monognathique disjointe bien marquée. Il se caractérise par des dents à cuspide effilée dans les files antérieures et peu étalée dans les files latérales; les rangées fonctionnelles sont assez nombreuses (jusqu'à 4) dans la région antérieure des mâchoires.

Les dents possèdent en général des tranchants bien développés et souvent une à plusieurs paires de denticules latéraux acérés (*Odontaspis*, *Synodontaspis*, *Lamna*); chez certains genres toutefois, ces denticules s'estompent ou peuvent même disparaître (*Anomotodon**); l'émail de la face linguale de la couronne peut être lisse (*Odontaspis*) ou au contraire fortement plissé (*Scapanorhynchus**, *Mitsukurina*).



Fig. 6. — Type arracheur.
Odontaspis ferox, Actuel
(redessiné d'après Leriche,
1905).



Ce type se rencontre dès le Trias chez certains *Hybodus**, il est bien représenté au Jurassique et au Crétacé inférieur par *Sphenodus** et actuellement la plupart des Lamni-formes peuvent s'y rattacher. Dans plusieurs lignées fossiles appartenant à ce groupe, on note une tendance vers la réalisation d'un type coupeur par élargissement des dents latérales comme chez *Synodontaspis koerti**. Le genre *Isogomphodon* (Carcharhinidae) peut se ranger dans ce type et présente une convergence morphologique dentaire très poussée avec le Lamniforme *Anomotodon plicatus**, du Maestrichtien.

Les poissons possédant ce type dentaire se rencontrent dans des milieux variés : près du littoral (*Synodontaspis*), en eau profonde soit près du fond (*Mitsukurina*, *Odontaspis*), soit dans le domaine pélagique (*Pseudocarcharias*) ou encore dans le domaine épipélagique (*Isurus*). A noter que ce type n'est pas représenté chez les batoïdes.

3. Type coupeur

Ce type, beaucoup plus élaboré que les précédents, peut être en réalité scindé en deux sous-types.

◀ Sous-type coupeur *sensu stricto* (Fig. 7)

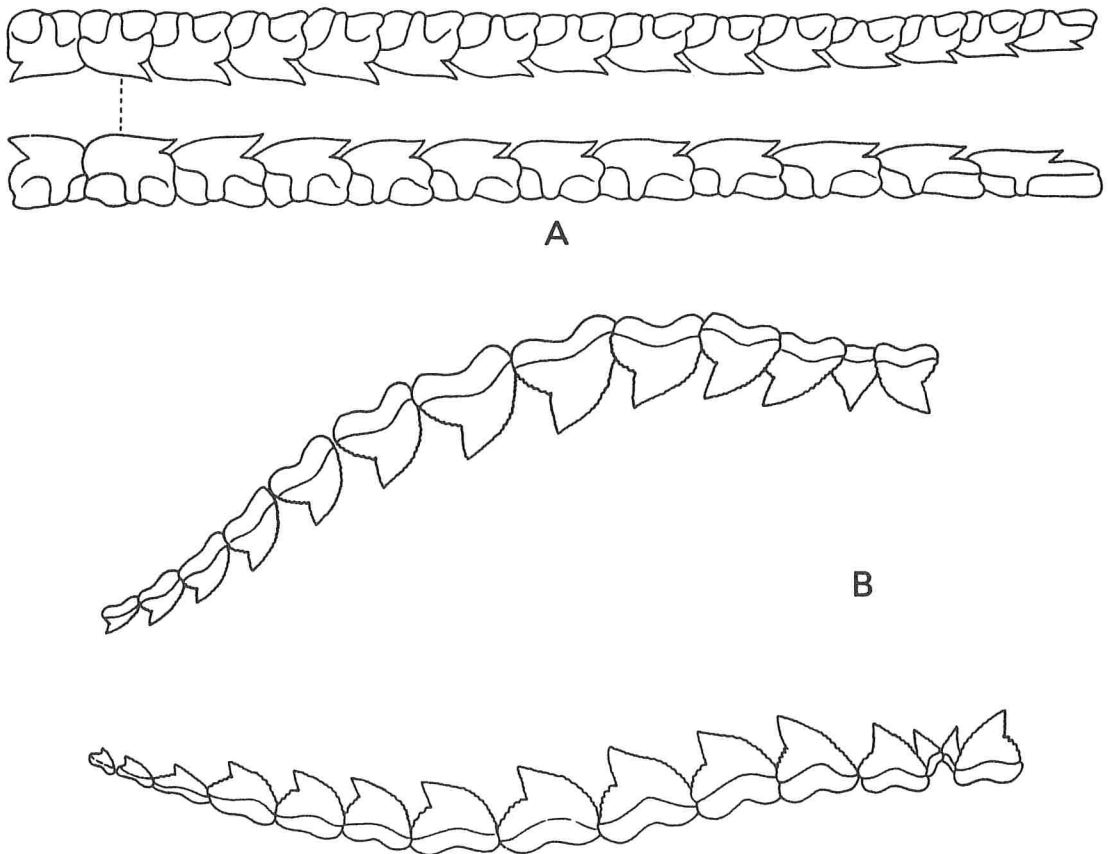


Fig. 7. — Type coupeur; sous-type coupeur *s. s.*

A : *Squalus acanthias*, Actuel (redessiné d'après Bigelow et Schroeder, 1948)

B : *Galeocerdo cuvier*, Actuel (redessiné d'après Leriche, 1926).

L'hétérodonomie monognathique est très graduelle au niveau des dents latérales (elle est par contre très marquée entre dents de la région symphysaire et dents antérieures chez *Galeocерdo* et *Squalicorax**) et l'hétérodonomie dignathique est très peu marquée.

Dans ce sous-type, les dents, inférieures et supérieures, s'élargissent et s'aplatissent labio-lingualement, aussi bien au niveau de la couronne que de la racine dont la face basilaire devient très importante; la cuspide s'incline en général vers la commissure des files antérieures (*Carcharhinidae*: *Galeocерdo*; *Anacoracidae**: *Squalicorax**) mais chez *Carcharodon* (*Lamnidae*), les dents restent larges, à couronne haute, dressée et assez plate. En raison de l'important aplatissement labio-lingual des dents, et ceci pour des raisons purement mécaniques, on n'a plus qu'une rangée fonctionnelle formant une lame tranchante plus ou moins continue, sauf chez *Carcharodon* et *Carcharocles** où les dents sont largement séparées les unes des autres.

Ce sous-type se rencontre également chez les *Squalidae* les moins évolués sur le plan dentaire: *Protosqualus**, *Megasqualus**, *Squalus* (Fig. 7A), *Cirrhigaleus*.

L'efficacité de ce sous-type dentaire s'est considérablement accrue par l'acquisition de tranchants dentelés que l'on rencontre pratiquement chez toutes les formes qui s'y rattachent, exception faite des espèces les plus primitives comme *Otodus obliquus** (*Lamniformes*) ou bien les premiers *Squalicorax** de l'Albien. La dentelure peut être simple, comme chez *Carcharodon*, ou au contraire complexe, les dentelures principales, assez fortes et larges étant elles-mêmes secondairement découpées comme chez *Squalicorax yangaensis** ou *Galeocерdo cuvier* (Fig. 7B) qui présentent, bien qu'éloignés phylétiquement, une convergence remarquable sur le plan de la morphologie dentaire. Chez les *Squalidae*, certaines espèces, comme *Squalus crenatidens**, du Paléocène et de l'Eocène inférieur nord-africain, possèdent des dents à tranchants fortement découpés.

Ce sous-type dentaire se rencontre aussi bien chez des formes pélagiques (*Carcharodon*, *Galeocерdo*) que chez des formes vivant près du fond (*Squalus*).

◀ *Sous-type coupeur-agrippeur* (Fig. 8, 9)

Ce second sous-type est caractérisé par une très forte hétérodonomie dignathique et par une hétérodonomie monognathique graduelle dans l'ensemble, mais souvent disjointe entre dents de la région symphysaire et dents antérieures, ou entre dents antérieures et dents latérales chez les *Hexanchidae*.

Sur une des mâchoires, les dents s'élargissent et s'aplatissent dans le sens labio-lingual, alors que sur l'autre mâchoire, elles conservent une cuspide assez haute et étroite, au moins dans les files antérieures et latéro-antérieures. Ce sous-type s'est d'ailleurs réalisé de façon différente suivant les familles. Chez les *Carcharhinidae* (Fig. 9) et les *Hemigaleidae* (Fig. 8C), les dents aplaties à couronne large se trouvent à la mâchoire supérieure, alors que chez les *Squalidae* (Fig. 8A) et les *Hexanchidae* (Fig. 8B), ces mêmes dents se rencontrent sur la mâchoire inférieure.

Tous les *Squalidae* toutefois ne se rattachent pas à ce sous-type; en effet les genres *Protosqualus**, *Centrophoroides**, *Centrosqualus**, *Megasqualus**, *Squalus* et *Cirrhigaleus*, c'est-à-dire les genres les moins évolués, se rattachent au sous-type précédent.

Chez les *Carcharhinidae* et les *Hemigaleidae*, les dents supérieures élargies sont simplement juxtaposées d'une file à l'autre alors que chez les *Squalidae* évolués, la lame tranchante formée par les dents inférieures se trouve renforcée par un recouvrement plus ou moins important des dents d'une file sur l'autre; d'un point de vue purement fonctionnel, l'imbrication des dents assure un meilleur maintien de la lame tranchante en rendant les files solidaires et en empêchant une dent de la rangée de se rabattre vers l'avant. Cette disposition ne s'observe que chez les *Squalidae* et au sein de ceux-ci, le

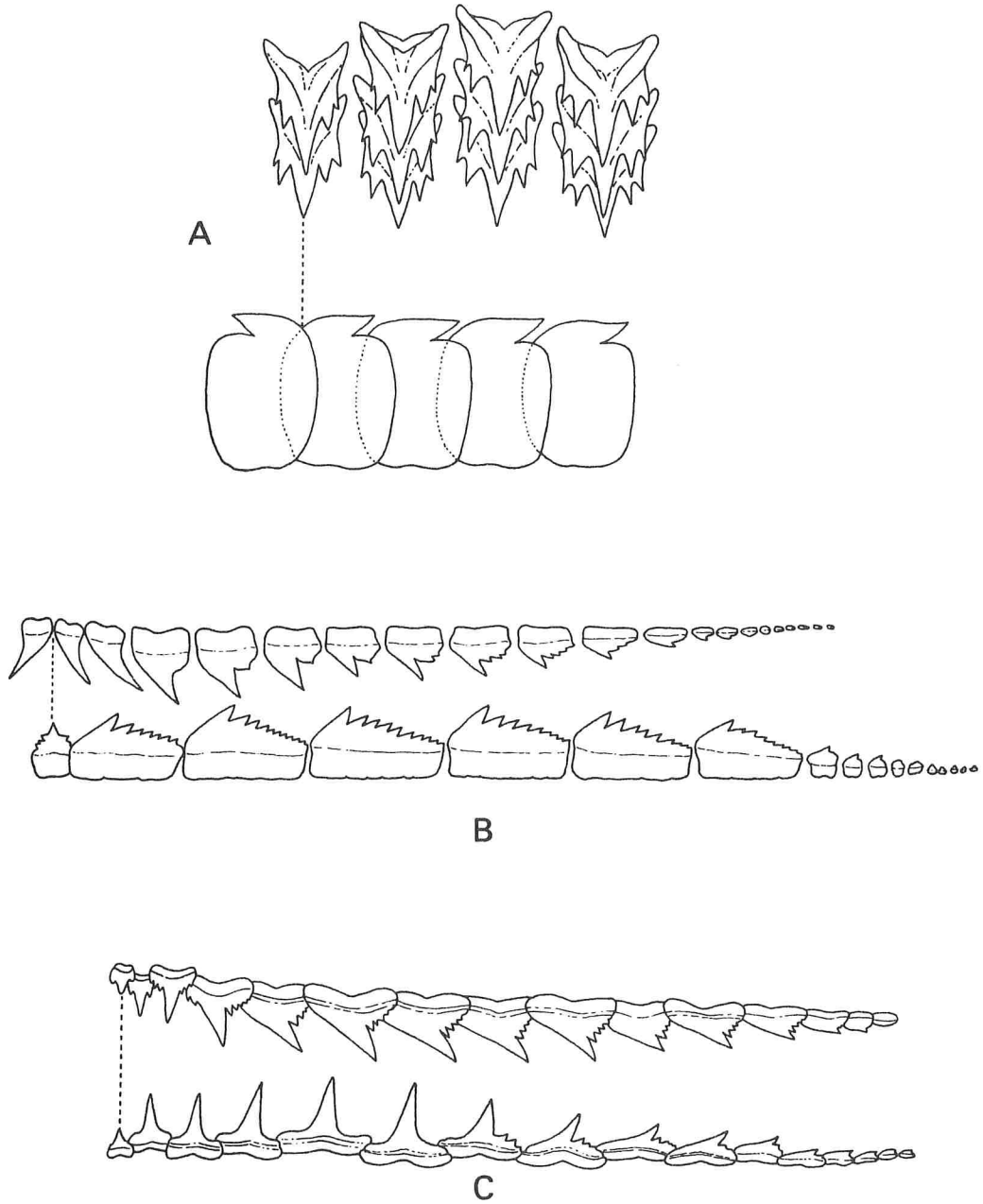


Fig. 8. — Type coupeur; sous-type coupeur-agrippeur.

A : *Etmopterus hillianus*, Actuel

B : *Hexanchus griseus*, Actuel

C : *Paragaleus pectoralis*, Actuel

(redessiné d'après Bigelow et Schroeder, 1948).

recouvrement dentaire d'une file sur l'autre, qui s'accompagne d'un fort aplatissement labio-lingual des dents et d'une augmentation de hauteur de la racine, est d'autant plus important que le genre est plus évolué : à peine marqué chez *Protosqualus** de l'Albien, plus marqué chez *Centrophoroides** du Santonien et très prononcé chez les *Scymnodon* ou les *Centroscymnus* actuels. Chez les Squalidae, on passe du sous-type coupeur *s. s.* au sous-type coupeur-agrippeur par une série de formes chez lesquelles la différenciation des dents supérieures est de plus en plus poussée : *Centrophorus*, *Deania*, puis *Centroscymnus* et *Scymnodon*.

De même que dans le sous-type précédent, l'efficacité de ce type dentaire s'est trouvée améliorée par le développement de dentelures sur les franchants, en particulier sur les dents élargies, soit supérieures, soit inférieures. Ce caractère s'est développé indépendamment dans différentes familles et, au sein de ces familles, on ne le rencontre que chez les formes les plus évoluées : *Scymnorhinus*, *Scymnodon*, *Oxyotus* chez les Squalidae; *Prionace*, *Carcharhinus*, *Pterolamiops* (Fig. 9) chez les Carcharhinidae; certaines espèces de *Sphyrna* comme *S. mokarram* chez les Sphyrnidae.

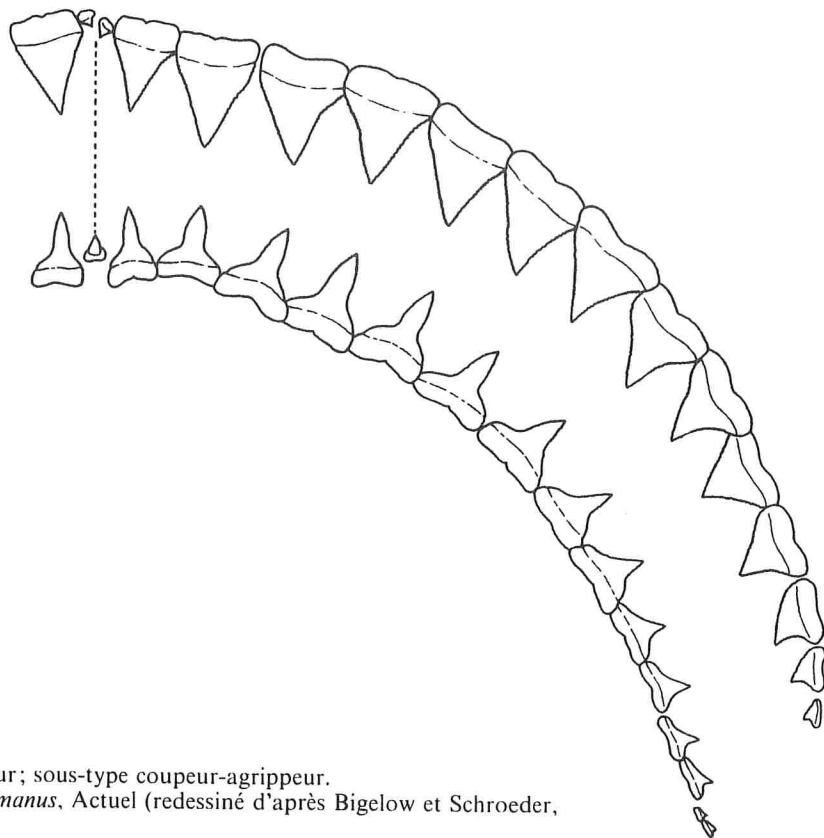


Fig. 9. — Type coupeur; sous-type coupeur-agrippeur.
Pterolamiops longimanus, Actuel (redessiné d'après Bigelow et Schroeder, 1948).

Ce sous-type coupeur-agrippeur semble présenter un progrès par rapport au coupeur *s. s.*; en effet, les dents cuspidées permettent de retenir la proie, alors que les dents aplaties de l'autre mâchoire sectionnent à la manière d'un massicot.

En s'appuyant sur l'évolution de la denture des Squalidae, qui montre un passage du sous-type coupeur *s. s.* (*Squalus*) au sous-type coupeur-agrippeur (*Etmopterus*, *Scymno-*

rhinus), on peut penser que ce dernier est le plus évolué. Il est d'ailleurs intéressant de noter qu'il est déjà réalisé dès le Rhétien, chez le genre *Pseudodalatias**, d'affinités incertaines, mais présentant une convergence morphologique très poussée avec certains Squaliformes cénozoïques et actuels.

4. Type *écraseur* (Fig. 10)

Ce type ne se rencontre que chez des poissons à mode de vie benthique ou vivant très près du fond. Chez les sélaciens actuels il est très répandu parmi les batoïdes et les seuls requins qui s'y rattachent sont les genres *Scylliogaleus*, *Mustelus* et certains *Triakis* (Triakidae); la convergence dentaire de ce dernier avec certains rhinobates est d'ailleurs frappante et avait été signalée par Bertolini dès 1933. Chez les sélaciens fossiles, il est également représenté par des requins dont les affinités sont encore l'objet de discussions : *Protospinax** (Protospinacidae*), *Squalogaleus** (Squalidae?), ainsi que *Lissodus** (Polyacrodontidae*). Les dents sont disposées en quinconce et assez étroitement imbriquées; le nombre de files dentaires est important, de même que celui des rangées fonctionnelles. La couronne est en général assez bombée, carénée transversalement, soit lisse, soit le plus souvent à émail plissé ou alvéolé; l'ensemble des couronnes ne constitue pas une surface plane mais bosselée.

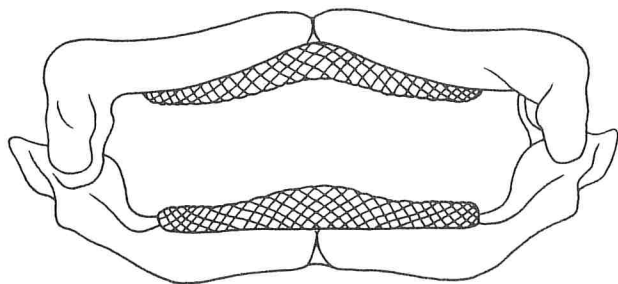


Fig. 10. — Type *écraseur*.
Raja clavata, Actuel (redessiné d'après Bertin et Arambourg in Grassé, 1958).

Ce type renferme en fait une grande diversité morphologique, depuis des formes à dents totalement lisses (*Raja*) à des formes à dents très ornées (*Rhynchobatus*, *Dasyatis*). Le genre *Rhina* est celui qui présente la denture la plus spécialisée, montrant une hétérodontie monognathique nettement disjointe alors qu'elle est très graduelle à l'intérieur de ce type; la denture de *Rhina* se rapproche beaucoup du type broyeur, et rappelle beaucoup au niveau de la couronne celle de certains *Ptychotrygon** comme *P. triangularis**.

5. Type *broyeur* (Fig. 11, 12)

Ce type est présent chez des genres de mœurs benthiques pouvant se nourrir de proies dures, à enveloppe résistante : mollusques gastéropodes ou lamellibranches, crustacés. Les dents sont à couronne haute, de contour polygonal (tétra- ou hexagonal), très étroitement imbriquées, formant une véritable plaque dentaire à surface à peu près plane chez les formes actuelles et de nombreuses formes fossiles.

Chez certains genres fossiles de Myliobatidae (*Leidybatis**, *Lophobatis**) ou de Rhinobatoidei du Crétacé supérieur (genres inédits du Maestrichtien du Maroc), la surface de la couronne peut ne pas être plane mais carénée transversalement ou bombée médianement. Le nombre de files dentaires, important chez les genres primitifs holaula-

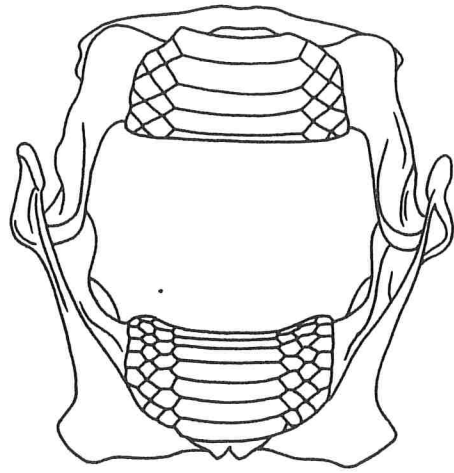


Fig. 11. — Type broyeur.
Myliobatis aquila, Actuel (redessiné d'après Bertin et
 Arambourg in Grassé, 1958).

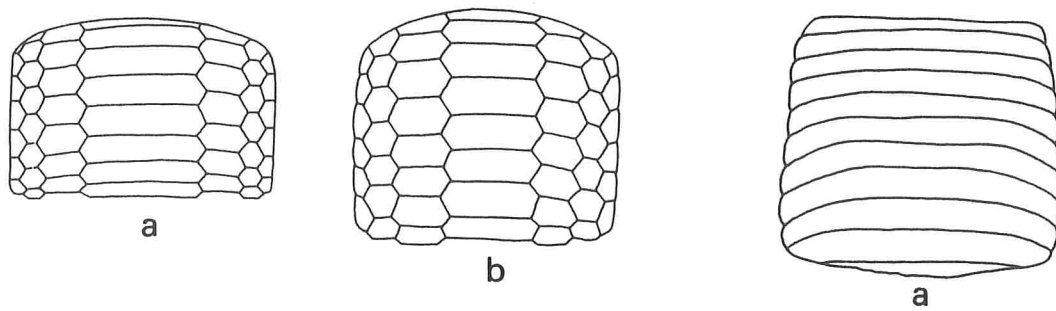
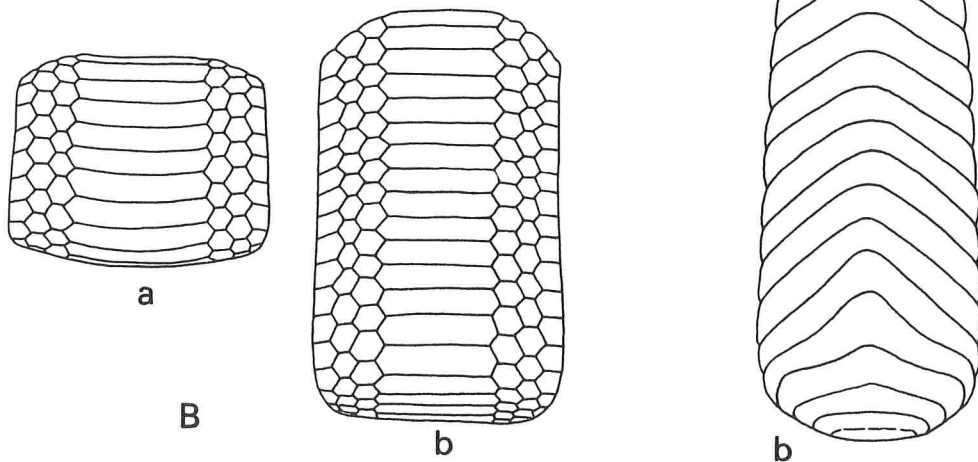


Fig. 12. — Type broyeur
 A : hétérodonie monognathique graduelle chez *Rhinoptera lalandii*, Actuel
 B : hétérodonie monognathique disjointe chez *Myliobatis californicus*, Actuel
 C : hétérodonie dignathique chez *Aetobatus narinari*, Actuel (redessiné d'après
 Garman, 1913)
 a : plaque dentaire supérieure; b : plaque dentaire inférieure.



corhizes (*Rhombodus**, *Hypolophites**, *Parapalaeobates**) qui présentent une hétérodon-
tie monognathique très peu marquée, diminue progressivement chez les formes évoluées
polyaulacorhizes (*Brachyrhizodus**, *Rhinoptera*, *Myliobatis*, *Aetomylaeus*, *Pteromy-*
laeus), à hétérodon-
tie monognathique bien marquée, graduelle (*Rhinoptera*, Fig. 12A) à
disjointe (*Myliobatis*, Fig. 11, 12B). Chez *Aetobatus* (Fig. 12C) qui, sur le plan dentaire,
présente le genre le plus évolué du type broyeur, chaque plaque dentaire se limite à une
seule file. Les plaques dentaires de ces poissons forment de véritables meules pouvant
broyer des coquilles épaisses.

Ce type broyeur est déjà présent chez les Hybodontes (*Palaeobates**, *Asteracanthus**,
*Acrodus**, *Ptychodus**), du Trias au Crétacé supérieur.

L'émail est en général épais chez les formes primitives comme les Hybodontes alors
qu'il est pratiquement inexistant chez les formes les plus évoluées comme les Myliobati-
dae, à l'exception toutefois de quelques espèces éocènes à émail épais et granuleux
comme *Leidybatis jugosus** et *L. granulosis**.

Chez les formes broyeuses à dents holaulacorhizes, la couche d'émail est peu épaisse,
lisse (*Pseudohypolophus**) ou non (*Hypolophites**, *Rhombodus**) et l'usure fonctionnelle
la fait rapidement disparaître; en général, elle est toutefois beaucoup plus épaisse chez
les genres appartenant aux Rajiformes (*Parapalaeobates**) que chez ceux faisant partie
des Myliobatiformes (*Rhombodus**).

6. Type agrippeur-broyeur (Fig. 13)

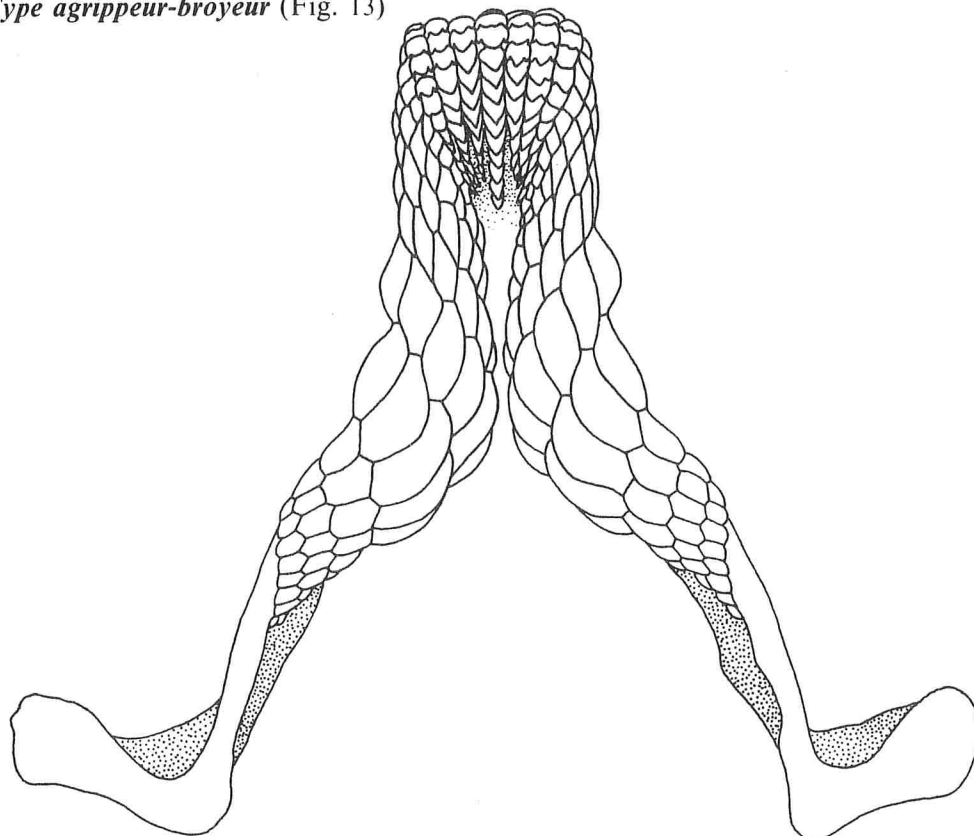


Fig. 13. — Type agrippeur-broyeur.
Heterodontus portusjacksoni, Actuel; mâchoire inférieure (redessiné d'après Agassiz, 1833-44).

Ce type mixte n'est représenté que par les Heterodontidae chez lesquels les dents antérieures cuspidées et généralement pourvues de denticules latéraux sont de type agrippeur alors que les dents latérales, étalées et à couronne massive et plus ou moins bombée sont de type broyeur. A la forte hétérodonie monognathique qui caractérise ce genre, s'ajoute une importante hétérodonie ontogénique; chez les jeunes en effet la denture est de type essentiellement agrippeur, les dents latérales broyeuses ne devenant prépondérantes que chez les adultes, aux mâchoires et aux muscles plus puissants, qui peuvent alors s'attaquer à des proies résistantes. Les dents, surtout latérales, sont recouvertes d'un émail épais et alvéolé. Les Heterodontidae sont de mœurs benthiques et vivent essentiellement sur les fonds durs où ils consomment des lamellibranches, des gastéropodes, des oursins et accessoirement des poissons.

Certaines espèces d'*Asteracanthus** du Jurassique présentent une différenciation morphologique importante entre dents antérieures et dents latérales, et rappellent de ce fait la denture du genre *Heterodontus*; leurs dents antérieures toutefois ne sont jamais cuspidées comme chez ce dernier et leur denture reste de type broyeur.

CONCLUSIONS

Les types dentaires qui viennent d'être définis permettent d'aborder l'étude de la denture des sélaciens indépendamment de leur cadre systématique et de mieux connaître le mode de vie des genres fossiles, des dentures analogues chez des formes actuelles et fossiles, même sans liens phylétiques, traduisant des habitudes alimentaires et donc un mode de vie comparable. Le nombre relativement réduit de types dentaires permet en outre d'expliquer les nombreux cas de convergence morphologique que l'on rencontre à l'état fossile surtout, aussi bien chez les requins que chez les batoides.

Il est intéressant de remarquer que les différents types dentaires n'ont pas toujours coexisté au sein des faunes qui se sont succédées dans le temps. Ainsi, au Trias, si les types agrippeur, broyeur, arracheur sont assez bien représentés, les autres sont absents, en dehors d'un représentant déjà très évolué sur le plan dentaire du type coupeur-agrippeur (*Pseudodalatias**). Le sous-type coupeur s. s. à dents découpées n'apparaît qu'au Jurassique supérieur avec *Priohybodus**; il est largement représenté au Crétacé supérieur avec *Squalicorax** et connaît une éclipse entre la fin du Crétacé et le Danomontien, époque à laquelle apparaissent les *Palaeocarcharodon**. Actuellement, le type coupeur est très largement représenté parmi les requins.

Ces différents types ne correspondent pas tous à des ensembles systématiques homogènes; cependant, au niveau des groupes actuels, le type broyeur caractérise la seule super-famille des Myliobatoidea et le type agrippeur-broyeur l'ordre des Hétérodoniformes; les autres types dentaires se trouvent répartis dans les différents ordres; chez les Rajiformes actuels, on ne rencontre que les types agrippeur et écraseur, avec prédominance de ce dernier; chez les Rajiformes du Crétacé supérieur, existent par contre des genres à denture de type broyeur (*Pseudohypolophus**, *Parapalaeobates**, plus quelques genres inédits du Maestrichtien du Maroc).

Les Lamniformes possèdent des dentures de type arracheur ou coupeur, les Carcharhiniformes des dentures de types agrippeur, coupeur et exceptionnellement écraseur chez certains Triakidae (*Scylliogaleus*, *Mustelus* et certains *Triakis*); la denture des Orectolobiformes est de type agrippeur, avec différents stades de spécialisation, depuis des formes peu évoluées à dents de petite taille, généralement pourvues d'une paire de denticules latéraux (*Stegostoma*, *Brachaelurus*, *Chiloscyllium*...) jusqu'à des formes

beaucoup plus spécialisées, à dents d'assez grande taille présentant un grand nombre de denticules latéraux formant des tranchants fortement découpés (*Nebrius*, *Ginglymostoma*); on a donc dans ce groupe toute une gamme allant d'un type vraiment agrippeur à un type à tendance coupeur, voire écraseur.

Il existe naturellement un rapport direct entre type dentaire et mode de vie :

— le type agrippeur est présent chez la plupart des formes benthiques et démersales qui vivent aussi bien dans la zone néritique que dans la zone bathyale. Les requins planctonophages pélagiques possèdent également une denture de ce type mais elle leur sert en fait assez peu pour se nourrir ;

— le type coupeur *s. s.* est représenté par des requins de taille petite (*Squalus*) à grande (*Carcharodon*) vivant près du fond ou en pleine eau, en domaine néritique, bathyal et pélagique. Le sous-type coupeur-agrippeur caractérise aussi bien des formes littorales démersales (Hemigaleidae), que bathyales (*Scymnorhinus*, *Oxynotus*, *Scymnodon*), ou encore épipélagiques (*Isistius*);

— le type arracheur est plus particulièrement cantonné à l'ordre des Lamniformes où on le trouve aussi bien chez des espèces littorales (*Synodontaspis taurus*), bathyales (*Odontaspis ferox*, *Mitsukurina*), épibathyales (Pseudocarchariidae) que pélagiques (*Isurus*);

— les types écraseur, broyeur et agrippeur-broyeur se limitent aux formes benthiques et épibenthiques de la zone néritique essentiellement.

Les sélaciens benthiques ou démersaux de la zone néritique ont la possibilité de capturer des groupes zoologiques variés en raison de la grande richesse faunique du plateau continental : mollusques (lamellibranches, gastéropodes, céphalopodes), crustacés, échinodermes, annélides, sipunculien, poissons. C'est parmi ces sélaciens d'ailleurs que l'on rencontre un éventail complet des adaptations dentaires du groupe. Seule, l'adaptation dentaire peut présenter un obstacle à la prédation de certains animaux : si, par exemple, un *Myliobatis* à la denture très spécialisée de type broyeur peut très facilement avaler des poissons, une raie comme *Raja fullonica* ou un requin comme *Scyliorhinus stellaris*, tous deux à denture plus généralisée de type agrippeur, sont dans l'incapacité de venir à bout d'une huître. L'hyperspécialisation dentaire ne constitue donc pas, contrairement à ce que l'on pourrait croire *a priori*, un obstacle à l'exploitation d'un large spectre trophique.

En milieu océanique, épipélagique ou bathyal, où la nourriture est plus rare, plus dispersée et moins variée (essentiellement poissons et céphalopodes), les adaptations dentaires se limitent à deux types : arracheur (prédation sur des poissons et des céphalopodes) et coupeur-agrippeur (avec prédation « semi-parasite » comme *Isistius* qui s'attaque à des poissons ou des cétacés beaucoup plus gros que lui; voir Compagno, 1984). C'est dans ce milieu pélagique que l'on trouve les grands sélaciens planctonophages à denture régressée (*Cetorhinus*, *Rhincodon*, Mobulidae) qui se nourrissent en filtrant d'énormes quantités d'eau; la prédation de *Megachasma*, genre récemment découvert dans le Pacifique (Taylor, Compagno & Struksaker, 1983), est plus originale : ce grand sélacien planctonophage, qui vit à la limite de la zone photique pauvre en nourriture, semble se nourrir en attirant les proies dans sa gueule grâce à des cellules luminescentes de la muqueuse buccale (Diamond, 1985).

Il ne faut pas oublier enfin que les sélaciens sont des prédateurs très opportunistes qui peuvent s'attaquer à un large éventail de proies en l'absence du groupe zoologique leur servant de nourriture habituelle.

Les spécialisations dentaires réalisées chez les sélaciens, couplées à un renouvellement constant de leurs dents et à leur possibilité, pour la plupart d'entre eux, de s'attaquer à un large spectre de proies est certainement une des clés du succès de ce groupe qui a pu conquérir pratiquement tous les biotopes du domaine marin.

BIBLIOGRAPHIE

- AGASSIZ L., 1833-44. — Recherches sur les poissons fossiles. Vol. III, 390 + 32 p., 83 pl., Neuchâtel.
- AGASSIZ L., 1874. — Three different modes of teething among selachians. *The Amer. Natur.*, 8 : 129-135.
- APPLEGATE S.P., 1965. — Tooth terminology and variation in sharks with special reference to the sand shark, *Carcharias taurus* RAFINESQUE. *Cont. in Sci.*, Los Angeles Co., Mus., 86 : 3-18, 5 fig.
- BALKWILL F.H., 1875. — Teeth of sharks. *The Zoologist*, 10 : 4344-4345.
- BASS A.J., D'AUBREY H.D. & KISTNASAMY N., 1973. — Sharks of the east coast of Southern Africa. I. The genus *Carcharhinus* (Carcharhinidae). *Invest. Report Oceanogr. Res. Inst.*, 33 : 1-168, 32 fig., pl. 151-168.
- BASS A.J., D'AUBREY H.D. & KISTNASAMY N., 1975. — Sharks of the east coast of Southern Africa. II. The families Scylliorhinidae and Pseudotriakidae. *Invest. Report Oceanogr. Res. Inst.*, 37 : 1-64, 21 fig.
- BASS A.J., D'AUBREY H.D. & KISTNASAMY N., 1975. — Sharks of the east coast of Southern Africa. III. The families Carcharhinidae (excluding *Mustelus* and *Carcharhinus*) and Sphyrnidae. *Invest. Report Oceanogr. Res. Inst.*, 38 : 1-100, 26 fig., pl. 89-100.
- BASS A.J., D'AUBREY H.D. & KISTNASAMY N., 1975. — Sharks of the east coast of Southern Africa. IV. The families Odontaspidae, Scapanorhynchidae, Isuridae, Cetorhinidae, Alopiidae, Orectolobidae and Rhinodontidae. *Invest. Report Oceanogr. Res. Inst.*, 39 : 1-102, 24 fig., pl. 88-102.
- BASS A.J., D'AUBREY H.D. & KISTNASAMY N., 1975. — Sharks of the east coast of Southern Africa. V. The families Hexanchidae, Chlamydoselachidae, Heterodontidae, Pristiophoridae and Squatinidae. *Invest. Report Oceanogr. Res. Inst.*, 43 : 1-50, 12 fig., pl. 42-50.
- BASS A.J., D'AUBREY H.D. & KISTNASAMY N., 1976. — Sharks of the east coast of Southern Africa. VI. The families Oxynotidae, Squalidae, Dalatiidae and Echinorhinidae. *Invest. Report Oceanogr. Res. Inst.*, 45 : 1-103, 36 fig., pl. 93-103.
- BERTOLINI F., 1933. — Dentura dei selaci in rapporto con la nutrizione. *Rend. Acad. Lincei*, 18 (6) : 234-237.
- BERTOLINI F., 1934. — Ricerche sui selaci mangiatori di plancton. *Boll. Soc. Ital. Biol. Sperina.*, 9 (10) : 1296-1271, 2 fig.
- BIGELOW H.B. & SCHROEDER W.C., 1948. — Fishes of the Western North Atlantic. 1 : Lancelets, Cyclostomes and sharks. *Mem. Sears Found. Mar. Res.*, 1 : 1-576, 106 fig.
- BIGELOW H.B. & SCHROEDER W.C., 1953. — Fishes of the Western North Atlantic. 2 : Sawfishes, Guitarfishes, Skates, Rays and Chimaeroids. *Mem. Sears Found. Mar. Res.*, 2 : 1-588, 127 fig.
- CAPPETTA H., 1978. — Les sélaciens crétacés et tertiaires de la Méditerranée occidentale. Thèse Doc. d'Etat, Univ. Montpellier; article de synthèse, 83 p., 6 fig., 2 tabl., pl. A-J (Ronéotypé).
- CAPPETTA H. — Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. *Handbook of Palaeoichthyology* (H.-P. Schultze Edit.), Chondrichthyes II, Vol. 3B. Gustav Fischer Verlag (sous presse).
- COCCO L., 1896. — Studi sui denti dei Plagiostomi con note paleontologiche. *Atti e Rend. dell'Accad. Sci. Lett. e Arti di Accirole*, N.S., 7 : 3-25.
- COMPAGNO L.J.V., 1970. — Systematics of the genus *Hemirhamphus* (Selachii: Carcharhinidae), and related genera. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, 38 (4) : 63-98, 8 fig.
- COMPAGNO L.J.V., 1973. — Interrelationships of living elasmobranchs. *Zool. Jour. Linnean Soc.*, 53 : 15-61, 5 fig., 2 pl.
- COMPAGNO L.J.V., 1981-82. — Legend versus reality : the jaws image and shark diversity. *Oceanus*, 24 (4) : 5-16.
- COMPAGNO L.J.V., 1984. — FAO species catalogue. Vol. 4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. *FAO Fish. Synop.*, 125, vol. 4 (1-2) : 1-655.
- DIAMOND J.M., 1985. — Filter-feeding on a grand scale. *Nature*, 316 : 679-680.
- DUFFIN C. & WARD D.J., 1983. — Teeth of a new neoselachian shark from the British lower Jurassic. *Palaeontology*, 26 (4) : 839-844, 3 fig.
- FEDUCCIA A. & SLAUGHTER B.H., 1974. — Sexual dimorphism in skates (Rajidae) and its possible role in differential niche utilization. *Evolution*, 28 (1) : 164-168, 2 fig.
- GARMAN S., 1913. — The Plagiostomia (Sharks, Skates and Rays). *Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard*, 36, 528 p., 77 pl.
- LEDoux J.-C., 1970. — Les dents des squalidés de la Méditerranée occidentale et de l'Atlantique Nord-Ouest africain. *Vie et Milieu*, Sér. A, Biol. Mar., 21 (2A) : 309-362, 21 fig.
- LERICHE M., 1905. — Les poissons éocènes de la Belgique. *Mém. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique*, 3 : 51-228, fig. 9-64, pl. 4-12.
- LERICHE M., 1926. — Les poissons néogènes de la Belgique. *Mém. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique*, 32 : 367-472, fig. 157-228, pl. 28-41.
- LUTKEN C., 1984. — Sur les différences dans la dentition que présentent, selon le sexe, les raies (*Raja*) qui habitent les côtes du Danemark. *Jour. Zool.*, 3 : 318-321.

- McCOURT R.M. & KERSTITCH, 1980. — Mating behavior and sexual dimorphism in dentition in the stingray *Urolophus concentricus* from the Gulf of California. *Copèta*, 4 : 900-901, 2 fig.
- McEACHRAN J.D., 1977. — Reply to «sexual dimorphism in skates (Rajidae)». *Evolution*, 31 : 218-220.
- MOSS S.A., 1972. — The feeding mechanism of sharks of the family Carcharhinidae. *Jour. Zool.*, 167 : 423-436, 4 fig., 1 pl.
- MOSS S.A., 1977. — Feeding mechanism in sharks. *Amer. Zool.*, 17 : 355-364, 5 fig.
- NOTARBARTOLO di SCIARA G., 1985. — A revisionary study of the genus *Mobula* RAFINESQUE, 1810, with the description of a new species, and natural history notes on East Pacific Mobulids. PhD., Univ. of Calif., San Diego, 346 p., 43 fig.
- PELLEGRIN J., 1912. — Sur la dentition des diables de mer. *Bull. Soc. Philom. Paris*, sér. 10, 4 (1-2) : 91-98, 3 fig.
- REIF W.-E., 1976. — Morphogenesis, pattern formation and function of the dentition of *Heterodontus* (selachii). *Zoomorphologie*, 83 : 1-47, 39 fig.
- RIDEWOOD W.G., 1896. — The teeth of fishes. *Nat. Sci.*, 8 (2) : 380-391, 16 fig. *
- TAYLOR L.R., COMPAGNO L.J.V., & STRUHSAKER P.J., 1983. — Megamouth, a new species, genus and family of Lamnoid shark (*Megachasma pelagios*, family Megachasmidae) from the Hawaiian islands. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, 43 (8) : 97-110, 15 fig.
- TOMES C.S., 1876. — On the development of the teeth of fishes (Elasmobranchii and Teleostei). *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, 166 (10) : 257-267, pl. 31.
- WARD J., 1983. — Additions to the fish fauna of the English Palaeogene. 4. A new batoid genus from the Bracklesham Group of Selsea, Sussex. *Tertiary Res.*, 5 (2) : 105-114, 2 pl.
- WOODWARD A.S., 1889. — Catalogue of fossil fishes in the British Museum. Part. I, 1-474, pl. 1-17.
- WOODWARD A.S., 1892. — The evolution of shark's teeth. *Nat. Sci.*, 1 (3) : 671-675, 12 fig.