



HAL
open science

Emergence des requins néosélaciens et impact sur la paléoécologie des requins hybodontes

Gilles Cuny

► **To cite this version:**

Gilles Cuny. Emergence des requins néosélaciens et impact sur la paléoécologie des requins hybodontes. Paléontologie. Université Claude Bernard Lyon I, 2006. tel-01403356

HAL Id: tel-01403356

<https://hal.science/tel-01403356v1>

Submitted on 25 Nov 2016

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Année 2006

DOCUMENT DE SYNTHÈSE

présenté à l'Université Claude Bernard Lyon-1
pour obtenir l'habilitation à diriger des recherches
(HDR)

Par Gilles Cuny

**Emergence des requins néosélaciens et impact sur la paléoécologie des
requins hybodontes**

Présenté le 6 juin 2006 devant le Jury :

Eric BUFFETAUT - Directeur de Recherche, CNRS UMR 5125, France,
Examineur.

Jürgen KRIWET - Researcher, Humboldt-Universität zu Berlin, Museum für
Naturkunde, Allemagne, Rapporteur.

Christophe LECUYER - Professeur, Université Claude Bernard Lyon-1, France,
Examineur.

François MEUNIER - Professeur, Muséum national d'Histoire naturelle, France,
Rapporteur.

Charles UNDERWOOD - Lecturer, Birbeck College, Angleterre, Rapporteur.

SOMMAIRE

Résumé.....	5
Abstract.....	7
Introduction.....	9
1 ^{ère} Partie : Emergence des chondrichthyens de type moderne.....	11
1.1. La microstructure de l'émailloïde comme outil de reconnaissance des néosélaciens primitifs.....	11
1.2. Formes intermédiaires.....	13
1.3. Les dents de <i>Pseudocetorhinus pickfordi</i> et celles de « <i>Polyacrodus</i> » <i>holwellensis</i> appartiennent-elles au même requin ?.....	16
1.4. Formes aux relations phylogénétiques obscures et raies primitives.....	19
1.5. Les premières chimères de type moderne.....	22
1.6. Conclusions.....	25
2 ^{ème} partie : Influence de la radiation adaptative des requins néosélaciens sur l'évolution des hybodontes.....	27
2.1. Apparition d'un nouveau type dentaire chez les hybodontes.....	27
2.2. Les faunes du Crétacé inférieur de Thaïlande.....	29
2.3. Les faunes du Crétacé inférieur de Tunisie.....	32
2.4. Conclusions.....	34
3 ^{ème} partie : Microstructure fonctionnelle et évolution de l'émailloïde des dents de requins.....	35
3.1. Ornementation des dents de néosélaciens.....	35
3.2. Evolution de l'émailloïde à trois couches au cours de l'évolution des néosélaciens.....	38
3.3. Microstructure de l'émailloïde et apparition d'une dentition de type coupeur chez les hybodontes.....	42
3.4. Microstructure de l'émailloïde des dents de raies.....	44
3.5. Conclusions.....	45
Conclusions générales et perspectives.....	47
Remerciements.....	51
Bibliographie.....	53
Annexe 1 : articles relatifs à la partie "Emergence des requins de type moderne »	

Annexe 2 : articles relatifs à la partie « Influence de la radiation adaptative des requins néosélaciens sur l'évolution des hybodontes »

Annexe 3 : articles relatifs à la partie « Microstructure fonctionnelle et évolution de l'émailloïde des dents de requins »

Annexe 4 : CV du candidat

RESUME

Le présent travail résume 10 ans de recherche consacrés à l'étude des dents isolées de requins. Il se divise en trois parties, consacrées successivement à l'émergence des néosélaciens au Trias, aux relations entre hybodontes et néosélaciens, plus particulièrement durant le Crétacé inférieur, et enfin à l'évolution de l'émailloïde dentaire des élasmobranches.

La première partie met en évidence l'importance de l'étude de la microstructure dentaire pour la reconnaissance des néosélaciens primitifs, tout en remarquant les limites d'une telle méthode, notamment en ce qui concerne la reconnaissance des batoïdes primitifs. Les dents isolées des requins néosélaciens peuvent être reconnues aisément sur la base de la possession d'un émailloïde complexe à trois couches, et ils montrent une diversification importante au Trias terminal. Cette diversification est cependant de courte durée car tous ses représentants s'éteignent sans laisser de descendance à la fin du Trias, à l'exception de quelques Synchodontiformes. Ces requins triasiques montrent un émailloïde dentaire dont la microstructure apparaît plus variée que chez les formes modernes. Les batoïdes étant dépourvus de cet émailloïde complexe, leurs dents isolées sont plus difficiles à identifier en tant que telles, mais il est possible que des formes du Trias supérieur européen, telles *Vallisia* et *Doratodus*, appartiennent à ce clade.

Les chimères sont également présentes dès le Trias supérieur, mais contrairement aux néosélaciens, leur diversité est très faible à cette époque. En tous cas, la transgression rhétienne sur l'Europe à la fin du Trias semble avoir joué un rôle important dans la diversification de ces faunes de requins en leur fournissant un environnement adéquat.

La deuxième partie traite des relations entre hybodontes et néosélaciens. Des travaux récents dans le Crétacé inférieur de Thaïlande et de Tunisie indiquent la présence de nouveaux genres d'hybodontes. Le développement de ce clade à cette époque est également indiqué par l'apparition d'un nouveau type de dentition, le type coupeur. On assiste donc à un ré-équilibre des faunes entre hybodontes et néosélaciens sans entraîner un déclin des hybodontes, même si ces derniers semblent particulièrement abondants dans les milieux d'eau douce. Contrairement à une idée reçue, le déclin des hybodontes au Crétacé supérieur ne saurait donc être imputé uniquement à des phénomènes de compétition entre ces deux clades.

Enfin la troisième partie traite de l'évolution de l'émailloïde dentaire chez les élasmobranches, étudiant notamment la complexification de la microstructure de l'émailloïde chez les requins néosélaciens qui s'oppose à la simplification de ce tissu chez les raies. Ce travail met également en évidence l'importance de la réduction des sites de minéralisations précoces dans le processus d'ornementation de la couronne. Il étudie enfin les ré-arrangements de l'émailloïde dentaire des hybodontes nécessaires à l'acquisition d'une dentition de type coupeur.

ABSTRACT

This work summarizes 10 years spent studying isolated shark teeth. It is divided into three parts, which respectively cover the initial radiation of neoselachian sharks during the Triassic, the impact of this radiation onto hybodont sharks evolution, and finally the evolution of the tooth enameloid in elasmobranches.

The first part highlights the use of the study of enameloid microstructure to identify primitive neoselachians, but shows as well the limitations of such a method, more particularly concerning the identification of primitive batoids. Isolated teeth of neoselachian sharks can be easily identified because they possess a complex, triple-layered enameloid, and these sharks diversified greatly in the Late Triassic. However, this radiation was short-lived, as most of them disappeared, except for some *Synechodontiformes*, at the end of the Triassic. These Triassic neoselachian sharks show an enameloid microstructure more variable than that of modern representatives of this clade. Because batoid teeth do not possess a complex enameloid, their teeth are more difficult to identify with certainty in the Triassic. However, it is possible that some unusual teeth like those of *Vallisia* and *Doratodus* belong in fact to a primitive batoid.

Chimaeras were also present in the Late Triassic, but contrary to the neoselachian, they showed a low diversity. Anyway, the Rhaetian transgression at the end of the Triassic in Europe provided an ideal environment for this first radiation event of modern-looking Chondrichthyes to occur.

The second part explores the relationships between hybodont and neoselachian sharks during the Lower Cretaceous. New fieldworks in Thailand and Tunisia have revealed many new hybodont taxa, and the success of this clade at this time is also indicated by the appearance of a new kind of dentition: the cutting type. There is thus at this time a new ecological balancing between hybodonts and neoselachians, without a decline of the hybodonts, even if the latter appear more diverse in freshwater environments. That would mean that the decline of the hybodonts during the upper Cretaceous, contrary to a generally accepted idea, cannot be attributed solely to competition between them and the neoselachians.

Finally, the third part deals with the evolution of tooth enameloid in elasmobranches, studying how the neoselachian shark enameloid became more and more complex, while that of the batoid became simpler and simpler. This work also highlights the reduction of early mineralisation sites as a mechanism to explain the general tendency to a reduction of the ornamentation of the crown in the teeth of neoselachian sharks. Finally, it studies the rearrangement of the enameloid necessary for the hybodonts to develop a cutting dentition.

INTRODUCTION

Après une thèse sur les mécanismes de la crise biologique à la limite Trias-Jurassique qui m'a conduit à m'intéresser à un grand nombre de groupes de tétrapodes (Chondrichthyens, Osteichthyens, amphibiens, reptiles et mammifères), j'ai recentré mes travaux sur l'étude des dents de requins, tout en restant partie prenante d'études portant sur d'autres groupes de vertébrés, et même d'invertébrés, comme en témoigne ma liste de publications rappelée en annexe du présent travail. Ce recentrage de mes activités de recherche est dû en grande partie à la découverte fortuite que les dents d'«*Hybodus*» *minor* du Rhétien européen, considéré comme appartenant à un hybodonte typique durant plus d'un siècle, appartenaient en fait à un néosélacien primitif, *Rhomphaiodon*. Cette découverte fût l'un des premiers résultats de mon post-doctorat à l'Université de Bristol qui visait à utiliser la microstructure de l'émailloïde dentaire afin de mieux identifier les microrestes de vertébrés trouvés autour de la limite Trias-Jurassique. Les néosélaciens étaient à l'époque fort rare dans le Trias supérieur et je décidais donc de m'intéresser à la radiation de ce groupe au cours du Trias, essentiellement en Europe (Cuny, 1997a,b, 1998 ; Cuny *et al.*, 1998 ; Godefroit *et al.*, 1998 ; Cuny & Benton, 1999 ; Cuny *et al.*, 2000), mais j'ai eu l'occasion d'étendre ces travaux à l'Amérique du Nord (Cuny *et al.*, 2001), et plus récemment à la Chine (Chen & Cuny, 2003). Ce travail m'a également permis d'accumuler un certain nombre de données sur la microstructure de l'émailloïde des dents des poissons cartilagineux (Cuny & Risnes, 2005), données que j'ai complété en étudiant de nombreux taxa, aussi bien fossiles qu'actuels. La plupart de ces données n'ont pas encore été publiées.

L'étude de la radiation des premiers néosélaciens oblige automatiquement à se poser la question des relations, compétitives ou non, entre les néosélaciens, un groupe de requins qui émerge au Mésozoïque, et les hybodontes, le groupe de requins dominant dans la partie inférieure du Mésozoïque. Mes collaborations avec Eric Buffetaut m'ont permis de prendre part à des projets de recherches dans le Crétacé inférieur de Thaïlande et de Tunisie qui m'ont permis d'approfondir la question et d'étudier les adaptations des hybodontes au milieu d'eau douce (Cuny *et al.*, 2003, 2004a,b, 2005a,b, sous presse).

C'est l'ensemble de ces résultats que je me propose de synthétiser ci-dessous. Les articles qui détaillent ce travail se trouvent dans les annexes 1 (émergence des requins de type moderne), 2 (influence de la radiation adaptative des néosélaciens sur l'évolution des hybodontes) et 3 (microstructure fonctionnelle et évolution de l'émailloïde des dents de requins).

Avant de commencer cette revue, il me faut cependant faire une petite mise au point concernant la systématique employé dans ce travail. Lorsque j'ai commencé mes travaux, les résultats de Shirai (1996) étaient largement admis et les raies étaient donc considérés comme des membres très spécialisée du superordre des Squalea. Cependant, de récentes études moléculaire indiquent au contraire que les raies représentent le groupe frère de l'ensemble Galea + Squalea (Arnason *et al.*, 2001 ; Douady *et al.*, 2003 ; Maisey *et al.*, 2004 ; Winchell *et al.*, 2004 ; Naylor *et al.*, 2005), un résultat que confirme l'étude de la

microstructure de leur émailloïde (voir ce travail). J'utilise donc dans ce travail la Sous-cohorte des neoselachii divisée en trois Super-ordre : Galea, Squalea et Batoidea, alors que je ne la divisais qu'en deux Super-ordre (Galea et Squalea) dans mes travaux précédents.

1.1. La microstructure de l'émailloïde comme outil de reconnaissance des néosélaciens primitifs.

C'est au cours de mes travaux de thèse, centrés sur l'étude des mécanismes de renouvellement faunique à la limite Trias-Jurassique en Europe, que j'ai eu l'occasion de décrire mes premières faunes de requins (Cuny & Ramboer, 1991 ; Cuny et al., 1994 ; Cuny 1995). Les conditions de dépôts au Trias supérieur en Europe ne favorisent pas la préservation du fragile squelette cartilagineux des requins, et ces derniers ne sont donc connus qu'à partir de dents, denticules dermiques, épines dorsales et céphaliques isolés. Ce fût à partir de ces premières données que je me rendis compte de l'importance de la transgression rhétienne dans le développement des faunes de néosélaciens au Trias supérieur (Cuny 1996a, b). Cependant, ces premiers résultats étaient fortement biaisées à cause d'un problème d'identification des dents fossiles. En se basant uniquement sur la morphologie dentaire, de nombreuses dents furent attribuées à des hybodontes, notamment celles de *Rhomphaiodon* («*Hybodus*») *minor* et de *Pseudocetorhinus pickfordi* (Cuny & Ramboer, 1991 ; Cuny et al., 1994 ; Cuny 1995), alors qu'elles appartenaient en fait à des néosélaciens. Cela me conduisit à minimiser l'importance des requins néosélaciens dans les écosystèmes du Trias supérieur (Cuny 1996a, b). C'est l'utilisation de la microstructure de l'émailloïde qui me permit de reconnaître de nombreux néosélaciens au sein des faunes triasiques (Cuny, 1998 ; Cuny et al., 1998 ; Godefroit et al., 1998 ; Cuny & Benton, 1999, Cuny et al., 2000, 2001) et de réévaluer leur rôle au sein des écosytèmes du Trias supérieur en Europe (Cuny 1998 ; Cuny & Benton, 1999).

La plupart des requins néosélaciens, à l'exception des Batoïdes, se caractérisent en effet par un émailloïde complexe formé de trois couches. Une couche externe formée de cristaux de fluorohydroxyapatite sans orientation particulière (SLE pour Shiny Layered Enameloid), une couche médiane formée de faisceaux de cristaux parallèles entre eux et à l'axe apico-basal de la dent (PBE pour Parallel Bundled enameloid), et enfin une couche basale formée de faisceaux de cristaux enchevêtrés (TBE pour Tangled Bundled enameloid) (Reif, 1973 ; Cuny et al., 2001). Au contraire, la plupart des autres requins possèdent un émailloïde composé de cristaux simples ne formant pas de faisceaux (SCE pour Single Crystallite Enameloid), et dont l'organisation générale est fort semblable à celle de la couche externe des néosélaciens. La couche externe de l'émailloïde des requins néosélaciens est très fine, de l'ordre du micromètre d'épaisseur, et elle est donc très facile à enlever à l'aide d'une courte attaque acide. Il suffit de 5 secondes avec de l'acide chloryhdrique dilué à 10% pour s'en débarrasser et voir apparaître à la surface de la dent les faisceaux de cristaux parallèles typiques des néosélaciens sans qu'il soit nécessaire d'investir la dent dans de la résine pour réaliser une coupe de celle-ci (Cuny, 1998, fig. 3C, G ; Cuny et al., 1998, fig. 4a, b, g ; Godefroit et al., 1998, fig. 5.1 ; Cuny & Benton, 1999, fig. 1.1, 1.5, 1.8 ; Cuny et al., 2000, fig. 5B ; Cuny et al., 2001, fig. 7B). On

dispose ainsi d'une méthode simple et efficace pour reconnaître les affinités néosélaciennes de dents de requins isolées.

Cette méthode s'est avérée extrêmement utile pour une meilleure interprétation des faunes triasiques car à cette époque, nombre de néosélaciens primitifs possèdent des dents morphologiquement très proches de celles des hybodontes, comme par exemple *Rhomphaiodon* (« *Hybodus* ») *minor* et « *Polyacrodus* » *holwellensis*, et sans ces données de microstructure, il aurait été pratiquement impossible de les reconnaître pour ce qu'ils sont (Cuny 1998). L'utilisation couplée des données morphologiques et de microstructure a également permis l'érection de nouveaux genres tels *Grozonodon candau* du Norien de France (Cuny *et al.*, 1998) et *Mucrovenator minimus* de l'Anisien du Nevada (Cuny *et al.*, 2001).

Une fois les relations phylogénétiques de taxa basés sur des dents isolées mieux cernées, il devient possible de ré-évaluer d'autres types de fossiles. C'est ainsi que la reconnaissance de *Rhomphaiodon* comme étant un néosélacien primitif et l'association quasi-systématique de ces dents avec les épines dorsales de *Nemacanthus monilifer* permet de penser que ces deux types de fossiles (dents et épines dorsales) appartiennent très probablement au même animal (Cuny & Benton, 1999). *Nemacanthus* Agassiz, 1837 a priorité sur *Rhomphaiodon* Duffin, 1993, mais en l'absence de squelette en connexion, j'hésite à officialiser cette synonymie. De plus, les épines de *Nemacanthus monilifer* se trouvent associées avec deux espèces différentes de *Rhomphaiodon*, *R. minor* et *R. nicolensis*. *Nemacanthus monilifer* engloberait donc en fait deux espèces différentes, mais impossible à différencier sur la base de leurs épines dorsales. La différence de résolution phylogénétique entre dents isolées et épines dorsales rend à mon sens les synonymies potentielles difficile à évaluer, surtout dans le contexte actuel où la phylogénie de nombreux requins triasiques demeurent mal comprise (voir ci-dessous). De plus *Nemacanthus* est également connu en l'absence de toute dent de néosélacien dans le Trias inférieur du Spitzberg et du Groënland (Stensiö, 1921, 1932 ; Maisey, 1977). *Nemacanthus* devrait en fait être traité comme un parataxon en attendant la découverte de nouveaux fossiles permettant de trancher cette question.

Il résulte des résultats ci-dessus que les néosélaciens étaient beaucoup plus diversifiés et abondants au Trias que ce que l'on croyait jusqu'à présent, même si aucun d'eux n'appartient aux lignées modernes. En fait, la plupart de ces animaux disparaîtront à la fin du Trias, et seuls quelques Synchodontiformes survivront pour se diversifier à nouveau au cours du Jurassique, côte à côte avec quelques ordres modernes (Hexanchiformes, Heterodontiformes et Orectolobiformes). La diversification des néosélaciens au Trias supérieur apparaît donc comme un phénomène expérimental et essentiellement restreint à l'Europe, qui semble en grande partie liée aux conditions exceptionnelles qui régnaient dans cette partie du monde à cette époque. La transgression rhétienne a en effet recouverte un continent particulièrement pénéplané (Courel, 1973), et il en a résulté une mer épicontinentale très peu profonde sur une grande surface (Hallam, 1997). Lorsque l'on sait que 50% des espèces actuelles de requins sont limitées aux marges continentales (Camhi *et al.*, 1998), on mesure le potentiel de ce laboratoire évolutif. L'approfondissement de cette mer au Jurassique mettra

cependant fin à l'expérience, et peu de formes survivront à leurs nouvelles conditions de vie (Cuny & Benton, 1999).

1.2. Formes intermédiaires

L'acquisition d'un émailloïde à trois couches chez les requins modernes (néosélaciens à l'exception des Batoidea) semble avoir été graduelle si l'on en juge par les observations réalisées sur les formes du Trias supérieur. Quatre espèces sont de ce point de vue riches d'enseignement : « *Synechodus* » *rhaeticus*, « *Synechodus* » *incrementum*, *Pseudocetorhinus pickfordi* et « *Polyacrodus* » *holwellensis*.

« *Synechodus* » *rhaeticus* est connu dans le Rhétien de France, Belgique et Angleterre (Duffin, 1998b ; Cuny *et al.*, 2000) et « *Synechodus* » *incrementum* provient du Norien inférieur-moyen de Colombie Britannique (Johns *et al.*, 1997). Ces deux espèces possèdent des dents présentant tous les caractères du genre *Synechodus* : dents présentant une hétérodontie monognathique prononcée avec une réduction significative de la cuspide principale vers les dents postérieures, une couronne présentant des cuspides toujours fusionnées à la base et une vascularisation de type pseudopolyaulacorhize (Duffin & Ward, 1993). De plus, elle partage avec de nombreuses autres espèces de *Synechodus* une ornementation réticulée à la base de la couronne (Underwood, 2004). Cependant, l'émailloïde des dents de ces deux espèces présente une organisation moins élaborée que celles d'autres espèces de *Synechodus*. Le fait le plus marquant est l'absence chez ces deux espèces d'un PBE bien développé (Johns *et al.*, 1997 ; Cuny & Benton, 1999 ; Cuny *et al.*, 2000 ; Cuny & Risnes, 2005). Un PBE bien développé a cependant été mis en évidence chez *Synechodus multinodosus* (Carnien de Colombie Britannique, Johns *et al.*, 1997), *Synechodus volaticus* (Ladinien/Carnien de Colombie Britannique, Johns *et al.*, 1997), *Synechodus dubrisiensis* (Hauterivien-Cénomaniens d'Europe, Underwood *et al.*, 1999, fig. 1), et *Synechodus occultidens* (Hettangien-Pliensbachien, Rees, 2000, fig. 2). Relativement peu d'espèces de *Synechodus* ont cependant été étudiées du point de vue de la microstructure de l'émailloïde dentaire, et la petite taille des dents de nombreuses espèces rend de telles études techniquement difficiles. En l'état actuelle de nos connaissances, il semblerait cependant que sur la base de leur microstructure les espèces « *S.* » *rhaeticus* et « *S.* » *incrementum* devrait être exclues du genre *Synechodus* et transférées dans un nouveau genre. *Synechodus dubrisiensis* étant l'espèce-type, le genre *Synechodus* se caractérise par un émailloïde à trois couches classique de l'ensemble Galea+Squalea. « *S.* » *rhaeticus* et « *S.* » *incrementum* possèdent tous les caractères de la famille des Palaeospinacidae (cuspide principale relativement peu élevée et flanquée de cuspides latérales, racines arquées chez les dents antérolatérales et droites chez les dents postérolatérales, vascularisation polyaulacorhize, Duffin & Ward, 1993) et sont ici considérées comme appartenant à cette famille.

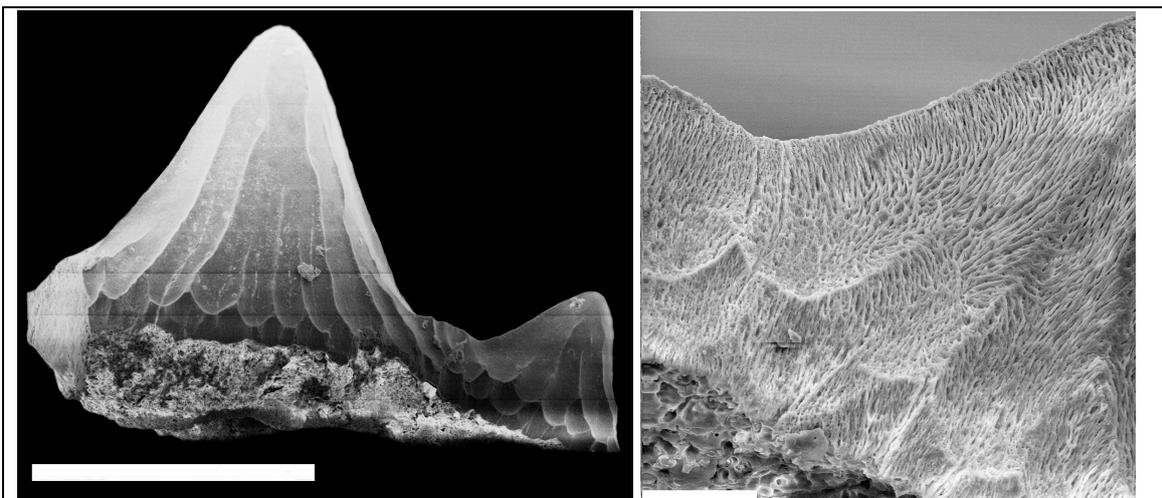


Fig. 1 : A gauche : Dent de *Synechodus dubrisiensis* de l'Albien de Maurupt (Marne, France) en vue labiale. Barre d'échelle : 1 mm. A droite : La même dent traitée 40 s dans de l'HCl dilué à 10% révélant le PBE à la surface de la dent. Barre d'échelle : 100 μ m.

Pseudocetorhinus pickfordi n'est connu que dans le Rhétien européen (Cuny & Benton, 1999) et se démarque des autres requins néosélaciens du Trias supérieur par la possession d'un émailloïde à trois couches montrant un SLE épaissi (Cuny, 1998).

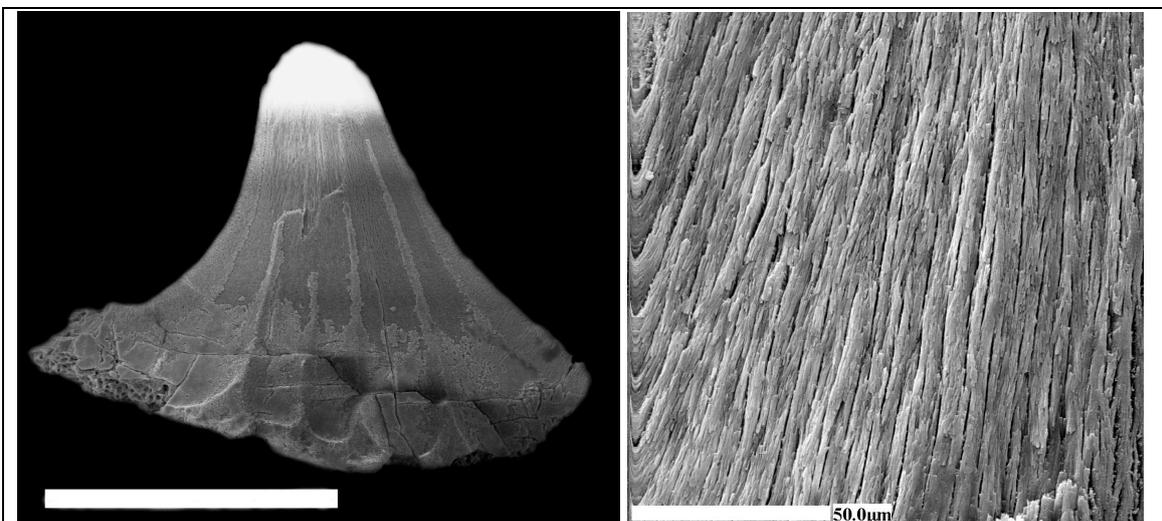


Fig. 2 : A gauche : dent de *Synechodus occultidens* du Pliensbachien de Charmouth (Dorset, Angleterre) traitée 5 s dans de l'HCl dilué à 10 % en vue labiale. Barre d'échelle : 500 μ m. A droite : Détail de la surface de la dent révélant le PBE.

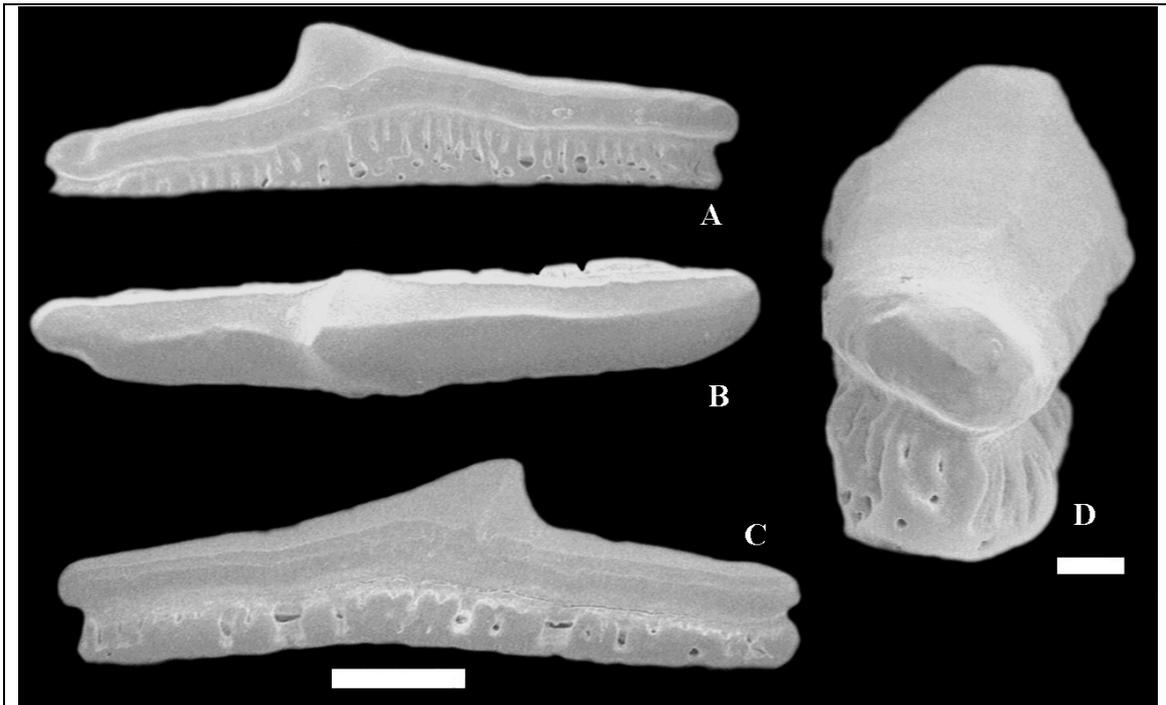
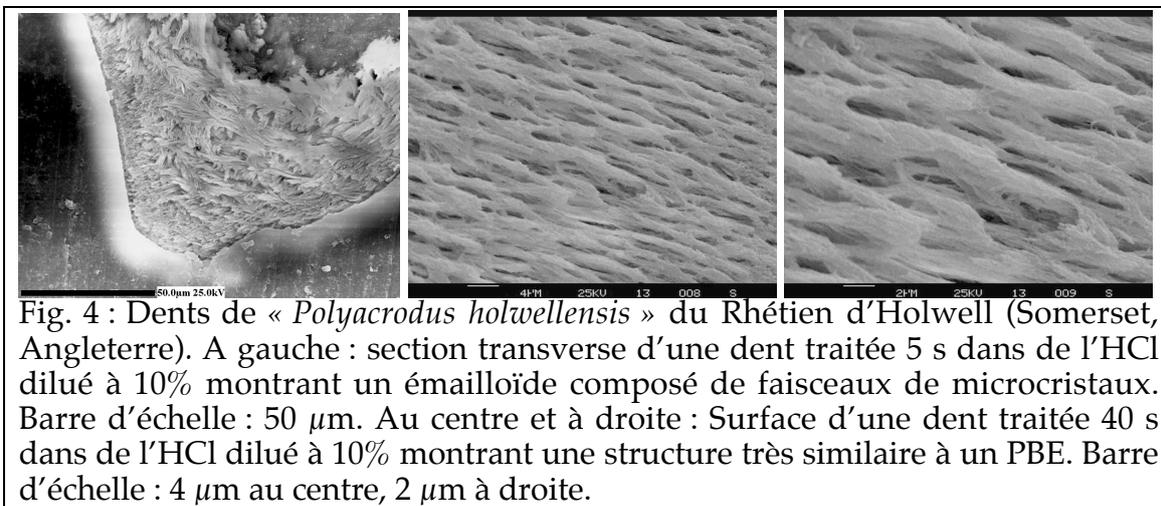


Fig. 3 : Dent de « *Polyacrodus holwellensis* » du Rhétien d'Holwell (Somerset, Angleterre) en **A** : vue linguale, **B** : vue apicale, **C** : vue labiale, et **D** : vue mésiale. Barres d'échelle : A, B, C : 1 mm, D : 200 μm.

« *Polyacrodus* » *holwellensis* (fig. 3) est également restreint au Rhétien d'Angleterre, de France et de Belgique. Il fût originellement décrit comme un hybodonte par Duffin (1998b). Cependant, il se distingue de la plupart des hybodontes, *Ptychodus* mis à part, par une racine fortement soudée à la couronne. Chez les hybodontes, à cause d'un système de vascularisation de la racine basé sur la multiplication de petits foramina qui rend la racine très poreuse et fragile, l'attachement de la racine à la couronne n'est guère solide, et les couronnes dentaires sont la plupart du temps préservées sans leur racine. Au contraire, la plupart des dents de « *Polyacrodus* » *holwellensis* récoltées jusqu'ici ont préservé leurs racines (obs. pers.). De plus lorsque j'ai réalisé une étude de la microstructure de l'émailloïde de cette espèce, j'ai découvert un émailloïde présentant des faisceaux de microcristaux bien développés (fig. 4, à gauche). L'arrangement de ces faisceaux (fig. 4, au centre et à droite) est très proche de ce que l'on peut observer chez le PBE d'autres requins néosélaciens du Trias supérieur, tel *Pseudocetorhinus* ou *Rhomphaiodon*. Cependant, le TBE apparaît manquant, ou très réduit. L'émailloïde des dents d'hybodontes présentent parfois une certaine tendance à former des faisceaux de microcristaux (Cuny *et al.*, 2001), mais en général ils sont beaucoup moins individualisés et sont préférentiellement orientés perpendiculairement à la surface de la dent. Si l'on prend en compte la microstructure de l'émailloïde et les caractères de la racine des dents de « *Polyacrodus* » *holwellensis*, il apparaît donc que cet animal n'est pas un hybodonte, mais un requin néosélacien.

L'espèce *holwellensis* devrait donc être transférée dans un autre genre, à moins qu'elle ne soit tout simplement pas valide (voir plus bas).



Il existe donc un certain nombre de dents de requins dans le Trias supérieur qui présentent certaines caractéristiques de l'émailloïde des néosélaciens, mais avec des différences notables : Absence de TBE chez les dents de « *Polyacrodus* » *holwellensis*, SLE fort épaissi chez *Pseudocetorhinus pickfordi* et absence de PBE chez « *Synechodus* » *rhaeticus* et « *Synechodus* » *incrementum*. Il semblerait donc que l'apparition d'un émailloïde à trois couches chez les requins néosélaciens au cours du Trias soit le résultat d'une évolution en mosaïque, bien que le détail de cette évolution ne soit pas encore complètement compris. Nous discuterons cela plus en détail dans la troisième partie de ce travail.

1.3. Les dents de *Pseudocetorhinus pickfordi* et celles de « *Polyacrodus* » *holwellensis* appartiennent-elles au même requin ?

Ces deux types de dents présentent un certain nombre de points en commun : une couronne présentant une seule cuspide, rarement ornementée, des talons mésiaux et distaux bien développés, et une racine anaulacorhize soudée à la couronne. Les dents de *Pseudocetorhinus pickfordi* sont généralement lisses, mais lorsqu'elles développent une ornementation, celle-ci est très semblable à celle que l'on peut observer sur les dents de « *Polyacrodus* » *holwellensis* : rides peu prononcées, non anastomosées, atteignant rarement la crête occlusale et plus développées sur la face linguale que la face labiale (Duffin, 1998a, 1998b). De plus, la cuspide principale des dents de *Pseudocetorhinus pickfordi* et de « *Polyacrodus* » *holwellensis* est déplacée du côté distal de la couronne (Duffin, 1998a, 1998b). Il est alors tentant de considérer les dents de « *Polyacrodus* » *holwellensis* comme n'étant en fait que les dents postérieures de *Pseudocetorhinus pickfordi*. Telles que décrites par Duffin, les dents antérieures de *Pseudocetorhinus pickfordi* sont pratiquement symétriques avec une cuspide principale bien développée. Plus on se rapproche de la partie

distale de la mâchoire, plus les dents deviennent asymétriques, le talon mésial étant plus développé que le talon distal, et la hauteur de la cuspide diminue. Les dents de « *Polyacrodus* » *holwellensis* s'intègrent tout à fait dans ce schéma, étant plus asymétrique et avec une cuspide plus basse que les dents postérieures de *Pseudocetorhinus pickfordi*. De plus, l'ornementation des dents de *Pseudocetorhinus pickfordi* se développent surtout sur les dents asymétriques et se retrouveraient ainsi sur les dents de « *Polyacrodus* » *holwellensis*. Les changements au sein de la racine s'intègrent également bien dans le schéma proposé. Les dents antérieures de *Pseudocetorhinus pickfordi* possèdent une racine massive projeté lingualement, tandis que la racine des dents asymétriques voit sa projection linguale se réduire, tout comme les dents de « *Polyacrodus* » *holwellensis*. Quel que soit la position de la dent, la racine reste chez ces deux formes de type anaulacorhize, sans foramens spécialisés. Deux éléments cependant semblent s'opposer à un tel schéma :

- 1- Certaines dents très asymétriques de *Pseudocetorhinus pickfordi* développent une cuspide distale, un caractère qui ne se retrouve jamais chez les dents de « *Polyacrodus* » *holwellensis*.
- 2- Les dents de « *Polyacrodus* » *holwellensis* présentent une nette protubérance linguale à la base de la cuspide principale faisant saillie au-dessus de la racine. Une telle protubérance ne se retrouve jamais sur les dents de *Pseudocetorhinus pickfordi*.

Cependant, même si les dents de « *Polyacrodus* » *holwellensis* et de *Pseudocetorhinus pickfordi* n'appartiennent pas au même animal, elles appartiennent à des requins très proches phylogénétiquement. D'après la microstructure de leur émailloïde et la structure de la racine de leurs dents, ce sont des néosélaciens primitifs, mais fort différents des Synchodontiformes. Il est probable qu'ils représentent une ramification basale sur l'arbre phylogénétique des néosélaciens, et leurs relations de parenté précises demeurent inconnues, faute d'avoir pour l'instant identifié d'autres requins similaires. Difficile en ce cas de proposer un quelconque modèle d'hétérodonomie monognathique, dignathique, sexuelle ou ontogénétique pour ces animaux. Les dents de *Pseudocetorhinus pickfordi* présentant une cuspide terminale distale, qui apparaissent assez rares au sein des échantillons, ne sont peut-être que des dents pathologiques. L'apparition de protubérance linguale à la base de la cuspide principale uniquement chez les dents postérieures, bien qu'étonnante, n'est pas une impossibilité en soi au sein d'une lignée expérimentale de néosélaciens basaux. Il faut noter cependant qu'en ce cas la seconde dent de Saint-Germain-les-Arlay que j'avais attribué à *Pseudocetorhinus pickfordi* (Cuny *et al.*, 1994, p. 38, fig. 3D) ne saurait appartenir à cette espèce au vu de la présence d'une cuspide accessoire en position mésiale.

Les dents de *Pseudocetorhinus pickfordi* et « *Polyacrodus* » *holwellensis* sont associées dans de nombreux gisements du rhétien anglais, français et belge : Holwell (Duffin, 1998a, 1998b), Blue Anchor Point (Charlie Underwood, comm. pers. et obs. pers.), Stowey Quarry, Manor Farm Quarry, Hampstead Farm Quarry, Marston Road Quarry (Mike Curtis, comm. pers. et obs. pers.), Courmettes (obs. pers.), et Habay-la-Vieille (Cuny & Benton, 1999, obs. pers.). A Holwell, les deux types de dents semblent avoir une abondance similaire

(Duffin, 1998a, 1998b), ainsi qu'à Marston Road Quarry (Mike Curtis, comm. pers.), mais certaines données non publiées (Mike Curtis, comm. pers.) indiquent au contraire une distribution très asymétriques de ces deux types de dents, les dents de « *Polyacrodus* » *holwellensis* étant de 4 à 10 fois plus nombreuses que les dents de *Pseudocetorhinus pickfordi* à Stowey Quarry, Hampstead Farm Quarry et à Manor Farm Quarry. Une telle asymétrie dans la distribution de ces dents n'est guère compatible avec l'hypothèse qu'elles représentent les dents antérieures et postérieures du même animal. Lorsque seul l'un des deux types de dents est retrouvé, comme par exemple *Pseudocetorhinus pickfordi* à Saint-Germain-les-Arlay, Lons-le-Saunier, ou à Syren (Cuny *et al.*, 1994, 2000 ; Godefroit *et al.*, 1998), cela apparaît lié à un faible échantillonnage. Une seule exception à cette règle peut être noté. Il s'agit du site d'Attert en Belgique qui a livré une riche faune de microrestes de vertébrés (plus de 1700 dents), mais dans lequel seules 4 dents de *Pseudocetorhinus pickfordi* ont été trouvées (Duffin & Delsate, 1993). Il est vrai cependant que les dents de *Pseudocetorhinus pickfordi* et de « *Polyacrodus holwellensis* » ne représentent qu'une partie négligeable des faunes de requins du rhétien inférieur européen, qui sont massivement dominées par *Lissodus minimus* et *Rhomphaiodon minor*. « *Polyacrodus* » *holwellensis* et *Pseudocetorhinus pickfordi* ne deviennent plus abondants que dans la partie supérieure du Rhétien. L'absence de « *Polyacrodus* » *holwellensis* dans le Rhétien d'Attert pourrait bien en ce cas être lié à un problème d'échantillonnage.

En définitif, il apparaît bien difficile de trancher. Il est certes tentant de considérer « *Polyacrodus* » *holwellensis* comme représentant les dents postérieures de *Pseudocetorhinus pickfordi*, mais certains détails morphologiques et de distribution de ces dents rendent cette hypothèse incertaine. Cependant, même si elles n'appartiennent pas au même animal, ces deux types de dents appartiennent à des requins étroitement apparentés, et il convient de transférer l'espèce *holwellensis* dans un genre différent de *Polyacrodus*. Seule la découverte d'une dentition complète (peu probable au regard des conditions de dépôt du Trias terminal européen) ou de nouvelles espèces appartenants au même groupe de requin permettra de trancher la question de la possible synonymie de « *Polyacrodus* » *holwellensis* avec *Pseudocetorhinus pickfordi*.

Lorsque Duffin (1998a) érigea *Pseudocetorhinus pickfordi*, il le considéra comme un requin-filtreur appartenant à la même famille, Cetorhinidae, que le requin pélerin actuel, *Cetorhinus maximus*. Au vu de ce qui a été dit ci-dessus, cette hypothèse apparaît désormais peu probable. Qu'en est-il du régime alimentaire de ce requin ? A l'appui de l'hypothèse du requin filtreur, Duffin (1998a) a décrit plusieurs centaines de branchicténies qu'il supposa appartenir à *Pseudocetorhinus pickfordi*. Il nota cependant qu'elles ne possédaient pas une base complexe en forme de crochet si caractéristique des branchicténies de *Cetorhinus maximus* (Cione & Reguero, 1998). De plus, leur extrémité distale est souvent translucide (Duffin, 1998a, p. 167, fig. 5i). Ce dernier caractère indique en fait que l'extrémité distale de ces éléments est recouverte d'un capuchon d'acrodine (obs. pers.). Ils ne s'agit donc pas de branchicténies de requins, mais de dents pharyngiennes d'actinoptérygiens. Rien ne permet donc aujourd'hui de considérer *Pseudocetorhinus pickfordi* comme un requin filtreur.

1.4. Formes aux relations phylogénétiques obscures et raies primitives.

L'utilisation conjointe de la morphologie et de la microstructure des dents soulèvent également des problèmes. L'un d'eux est la reconnaissance de requins triasiques qui ne semblent appartenir ni aux hybodontes, ni aux néosélaciens. On compte parmi ceux-ci *Doratodus tricuspидatus* (Ladinien-Carnien ; Dorka, 2001), *Pseudodalatias barnstonensis* (Norien-Rhétien ; Cuny & Benton, 1999), *Vallisia coppi* et *Raineria osswaldi* (Rhétien ; Cuny & Benton, 1999).

Les trois premiers ne sont connus que d'après des dents isolées qui toutes présentent des caractères rappelant les requins néosélaciens : une couronne nettement séparée de la racine chez *Doratodus* et *Vallisia* (Cuny, 1998 ; Cuny & Benton, 1999), une hétérodonie dignathique très prononcée et une morphologie dentaire très proche des Dalatiidae actuels chez *Pseudodalatias* (Cappetta, 1987). Cependant, l'absence chez ces dents d'un émailloïde à trois couches m'avait conduit à les écarter de la lignée néosélacienne, tout en reconnaissant sur une base purement morphologique qu'ils ne pouvaient appartenir au groupe des hybodontes. J'avais alors émis l'hypothèse qu'ils pouvaient représenter des groupes éphémères apparus au cours du Trias grâce à la présence d'un environnement favorable (mers épicontinentales largement développées en Europe) et l'apparition d'un nouveau type de proies, les poissons téléostéens (Cuny, 1998 ; Cuny & Benton, 1999). Cependant, Duffin (1982) avait émis, concernant *Vallisia coppi*, une hypothèse fort intéressante que j'avais écartée peut-être un peu trop rapidement sur la base du système de vascularisation de ces dents (Cuny & Benton, 1999) : qu'elles appartenaient peut-être à des batoïdes primitifs.

A la fin des années 1990, les raies étaient considérées comme des requins très dérivés issue du groupe des *Squalea* qui n'apparaissent pas dans le registre fossile avant le Jurassique (Carvalho, 1996 ; Shirai, 1996). Dans ces conditions, l'appartenance de *Vallisia* aux batoïdes paraissait fort peu probable au vu des éléments à notre disposition. Notre compréhension des batoïdes a cependant radicalement changée au cours des 5 dernières années, notamment au vu de récentes données moléculaires, qui placent désormais les batoïdes comme étant le groupe frère des *Squalea* + *Galea*, et non plus comme des *Squalea* dérivés (Arnason *et al.*, 2001 ; Douady *et al.*, 2003 ; Maisey *et al.*, 2004 ; Winchell *et al.*, 2004 ; Naylor *et al.*, 2005). Un argument supplémentaire en faveur d'une telle hypothèse est l'absence d'un émailloïde à trois couches au sein des batoïdes. Je pensais au début que cette absence était secondaire et lié à l'adaptation de la plupart des raies à un régime alimentaire durophage (Cuny & Benton, 1999). En effet, un exemple bien connu d'une telle adaptation se trouve chez le genre *Heterodontus*. Ses dents antérieures pointues possèdent un émailloïde à trois couches tandis que ses dents postérieures broyeuses ont perdu leur PBE, qui résiste mal aux forces de compression (Preuschoft *et al.*, 1974). Cependant l'étude de dents de batoïde ne présentant pas d'adaptation particulière à un régime durophage (*Gymnura altavela*, récent, ainsi que des dents de « *Raja* » du Pliocène de Virginie, fig. 5) n'a révélé qu'un émailloïde simple de type SCE de très faible épaisseur. Or chez les dents postérieures

d'*Heterodontus*, malgré la disparition du PBE, le TBE subsiste. Nous ne disposons en fait d'aucun exemple de réversion totale d'un émailloïde à trois couches vers un émailloïde de type SCE, et il devient alors plus parcimonieux de considérer le SCE des dents de batoïdes comme étant la conséquence de la divergence de cette lignée de celles des (*Squalea* + *Galea*) avant que ces derniers n'acquière un émailloïde à trois couches.

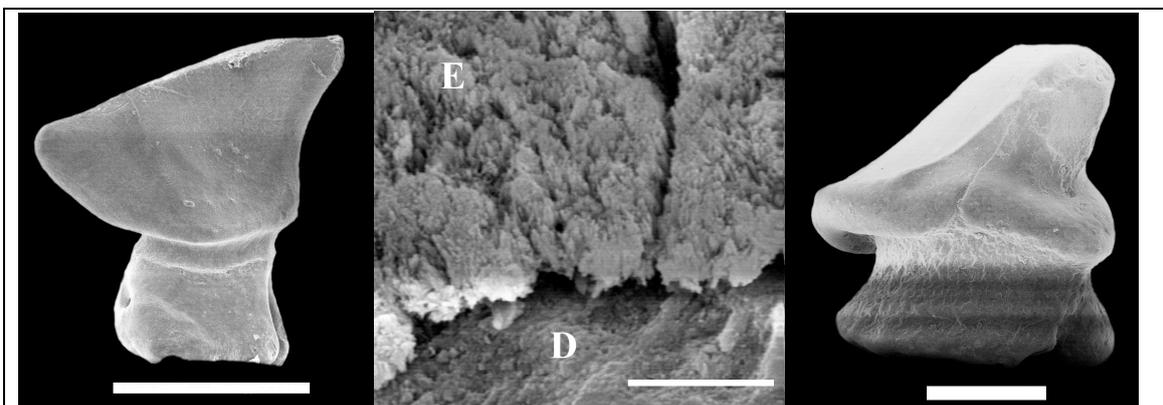


Fig. 5 : A gauche : Une dent de *Gymnura altavela* actuel, à droite : une dent de « *Raja* » du Pliocène de Virginie. Barre d'échelle : 1 mm. Au centre, dent de « *Raja* » traitée 5 s dans de l'HCl dilué à 10% montrant le contact entre la dentine (D) et l'émailloïde (E), qui apparaît comme un émailloïde simple de type SCE. Barre d'échelle : 10 μ m.

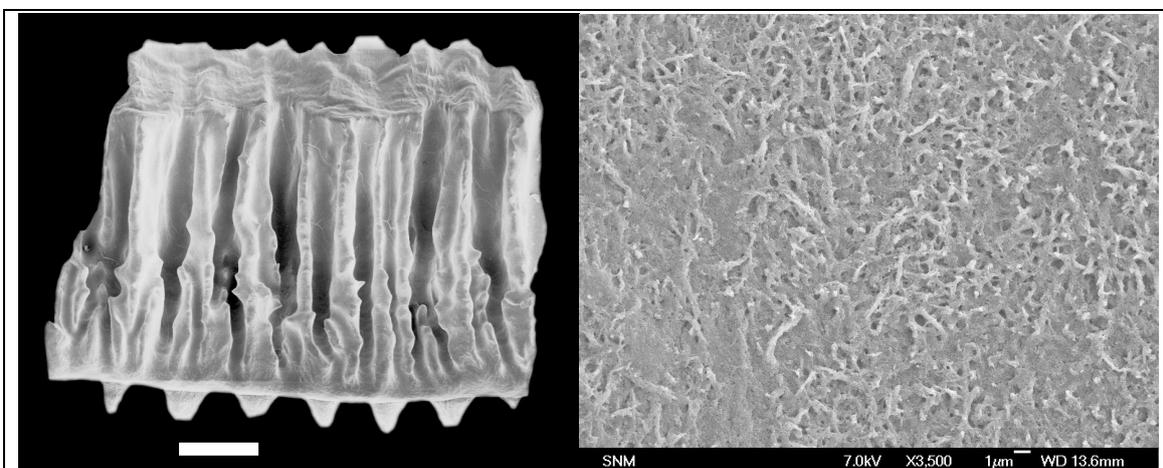


Fig. 6 : A gauche : dent de *Paramobula fragilis* du Miocène de Caroline du Nord (Formation de la Pungo River) en vue labiale. Barre d'échelle : 1 mm. A droite : surface d'une ride d'ornementation montrant la surface de la dentine de la même dent préparée 5 s dans de l'HCl dilué à 10%.

Delsate (2003) a récemment mentionné la présence d'un TBE chez les dents de *Doliobatis weisi*, un Archaeobatidae du Toarcien de Dudelange (Grand Duché de Luxembourg). Les Archaeobatidae représentent pour l'instant les plus anciennes raies identifiées avec certitude. Cependant, ce que Delsate

nomme TBE apparaît plus probablement comme étant de la dentine, les faisceaux enchevêtrés n'étant pas constitués de microcristaux d'apatite, mais d'une matière d'aspect amorphe, représentant probablement la recristallisation des faisceaux de collagène de la dentine. J'ai récemment observé une structure très similaire dans la dentine des dents de *Paramobula fragilis* du Miocène de Caroline du Nord (Fig. 6). L'apparence de ce tissu rappelle la dentine interdentéonale de l'ostéodentine (Francillon-vieillot *et al.*, 1990). En ce cas, le travail de Delsate confirmerait bien que même les raies les plus primitives possèdent un émailloïde composé uniquement d'un SCE.

Les premiers néosélaciens possédant un émailloïde à trois couches sont connus dans le Permien de Russie (Ivanov, 2000) et appartiennent à l'ordre aujourd'hui éteint des Synéchodontiformes (Je renvoie à mes articles de 1998 et 1999 concernant mes doutes quant à attribuer *Mcmurdodus* du Dévonien d'Australie et *Cooleyella* du Carbonifère et du Permien d'Amérique du Nord et du Sud et d'Europe aux néosélaciens ; Cuny, 1998 ; Cuny & Benton, 1999). Par contre, les raies ne font leur apparition dans le registre fossile qu'entre le Sinémurien et le Pliensbachien sous la forme d'une dent isolée de la Formation Kayenta (Arizona) appartenant à la famille aujourd'hui éteinte des Archaeobatidae (Delsate & Candoni, 2001). Il y a donc un hiatus d'au moins 55 millions d'années entre les premiers requins et les premières raies. Hors, si ces deux lignées sont effectivement des groupes frères, leur apparition devrait être simultanée. Le problème qui se pose cependant, est de pouvoir identifier les représentants primitifs de la lignée des raies, en l'absence d'émailloïde caractéristique. Les groupes basaux sont notoirement connus pour manquer de caractères dérivés permettant leur reconnaissance. L'hypothèse selon laquelle *Vallisia* représente une raie primitive redevient en ce cas digne d'intérêt, et pourrait également s'appliquer à *Doratodus*, puisque ces deux genres sont probablement apparentés (Cuny & Benton, 1999). Cette hypothèse demeure malgré tout très fragile car les plus Archaeobatidae présentent des dents possédant une morphologie de type rhinobatoïde, avec une lchette médiane très développée, pas de cuspides accessoires, et une racine holaulacorhize présentant un foramen central dans le sillon basal (Delsate & Candoni, 2001), ce qui n'est le cas ni de *Vallisia*, ni de *Doratodus*. Cependant, Delsate & Candoni (2001) notent que les Archaeobatidae sont déjà très spécialisés vers une dentition de type écraseur-broyeur, tandis que *Vallisia* et *Doratodus* possèdent une dentition de type agrippeur plus généraliste. Or une dentition de type généraliste est ce à quoi on devrait s'attendre pour un groupe basal, qui par définition ne saurait être très spécialisé. Il reste que la position du foramen central de *Vallisia*, variant entre une position centrale de type rhinobatoïde et une position linguale de type scyliorhinoïde, reste difficile à expliquer dans le contexte de l'évolution des systèmes de vascularisation dentaire des élasmobranches tel que défini par Casier (1947a,b,c) (Cuny & Benton, 1999). Mais il est vrai que ce contexte est désormais obsolète dans la mesure où Casier admettait que l'holaulacorhizie de type rhinobatoïde dérivait d'un stade squatinoïde, c'est-à-dire admettant *de facto* que les raies étaient des requins dérivés. Malheureusement, les racines des dents de *Doratodus* ne sont jamais

complètement préservées (Cuny & Benton, 1999 ; Dorka, 2001) et ne peuvent donc pas nous aider à mieux comprendre ce problème pour l'instant.

Pseudodalatias barnstonensis représente un cas plus délicat dans la mesure où il présente une hétérodontie dignathique très poussée qui est inconnue au sein des Batoidea. De plus, la morphologie de ces dents est fort éloignée de celle de *Vallisia* et de *Doratodus*. Il n'existe donc aucune raison objective de considérer *Pseudodalatias* comme un Batoidea primitif. Ses relations phylogénétiques, malgré une remarquable convergence de la morphologie dentaire avec celle de certains requins squalomorphes, demeurent donc mystérieuses.

Le dernier requin aux affinités phylogénétiques encore incertaines dans le Trias supérieur européen est *Raineria osswaldi*, mais le problème est ici très différent des trois autres taxons discutés ci-dessus dans la mesure où les dents de cette espèce sont inconnues. En effet, seul le rostre de cet animal a été retrouvé dans le Rhétien d'Autriche. Il s'agit d'un rostre de forme allongée mesurant environ 36 cm, couvert d'écaillés placoides. Il ressemble superficiellement aux rostres que l'on peut trouver au sein des familles Pristiophoridae, Sclerorhynchidae et Pristidae, bien qu'il ne montre aucune dent rostrale (Duffin, 1981b, Cappetta, 1987). Cependant, aucune de ces trois familles n'apparaît avant l'Albien (Cappetta 1987). Un rostre allongé est également présent chez le néosélacien *Ostenoselache stenosoma* du Sinémurien d'Italie, mais sa structure est beaucoup plus complexe que ce que l'on peut observer chez *Raineria osswaldi*, avec notamment des projections cartilagineuses latérales dans la partie basale et centrale du rostre qui donnent à l'ensemble l'aspect d'un double trident imbriqué l'un dans l'autre (Duffin, 1998c). Cappetta (1987) avait proposé avec doute de considérer *Raineria* comme un possible hybodonte, tout en remarquant que les hybodontes ne présentent aucune tendance à l'allongement de leur rostre, au contraire. Il envisageait également une possible association du rostre de *Raineria* avec les dents de *Pseudodalatias*, mais il n'existe aucune preuve d'une telle association (Cuny, 1998 ; Cuny & Benton, 1999). Si l'on prend en compte le fait que les néosélaciens ont souvent développé un rostre allongé au cours de leur histoire dans de nombreuses lignées indépendantes (Sclerorhynchidae, Pristiophoridae, Pristidae, Mitsukurinidae, Ostenoselachidae, Duffin, 1998c), il est certainement plus parcimonieux de considérer *Raineria* comme un néosélacien, bien que ces affinités au sein de ce clade ne puissent être résolues, puisque chacun des grands ensembles de néosélaciens a développé indépendamment au cours de son histoire un rostre allongé : Les Batoidea avec les Sclerorhynchidae et les Pristidae, Les Galea avec les Mitsukurinidae et les Squalea avec les Pristiophoridae.

1.5. Les premières chimères de type moderne.

En plus de la diversification des néosélaciens, les mers rhétiennes ont vu le développement des premières chimères de type moderne, les Chimaeriformes, bien qu'exclusivement représentés à cette époque par une famille aujourd'hui éteinte, les Myriacanthidae. Cette famille est connue au cours du Trias par deux espèces appartenant à deux genres différents, qui sont représentés uniquement

par des plaques dentaires et des épines dorsales isolées : *Agkistracanthus mitgelensis* du Rhétien de Suisse et de Grande-Bretagne et *Myriacanthus paradoxus* du Rhétien de Grande-Bretagne (Duffin & Furrer, 1981 ; Duffin, 1994, Stahl, 1999). Ces deux espèces sont également connues dans le Jurassique inférieur : en Suisse pour *Agkistracanthus mitgelensis* (Duffin & Furrer, 1981) et en Grande Bretagne pour *Myriacanthus paradoxus* (Duffin, 1999).

Les Myriacanthidae sont également représentés dans le Rhétien du Sud de la France, à Courmettes, dans les Alpes maritimes. Quatre épines dorsales, l'une pratiquement complète, les trois autres plus fragmentaires, sont déposées au Musée d'Histoire naturelle de Nice. L'épine complète (MHNN 218323) mesure 175 mm de long (Fig. 7). Elle est de forme allongée, fine et recourbée caudalement. Son ornementation est composée de tubercules émaillés que l'on trouve sur son bord antérieur ainsi que sur la moitié antérieure de ses murs latéraux. Ces tubercules sont lisses et densément arrangés, mais leur répartition sur l'épine ne montre aucun alignement particulier. Leurs tailles diminuent en direction caudale et distale. La largeur de la partie tuberculée du mur latéral diminue également distalement. L'ornementation est donc beaucoup moins marquée du côté distal de l'épine que du côté basal, et il est possible qu'elle disparaît complètement à son extrémité, qui n'est préservée sur aucun de nos spécimens. La partie postérieure des murs latéraux de l'épine présentent une rangée unique de tubercules, bien séparée de l'ornementation du côté antérieur. Ces tubercules sont irrégulièrement espacés et présentent une taille similaire à ceux formant la partie postérieure de l'ornementation du côté antérieur. Cette rangée postérieure disparaît dans le quart distal de l'épine. Les murs latéraux de l'épine sont légèrement concaves et présentent des stries longitudinales. L'épine est modérément comprimée latéralement. Son mur postérieur est pratiquement plat et montre également des stries longitudinales. Sur les 55 mm les plus distaux de cette épine, il y a deux rangées parallèles de crochets. Chaque rangée est située sur un des bords latéro-postérieurs de l'épines. Sous ces deux rangées, un sillon s'ouvre au milieu du mur postérieur et s'élargit basalement jusqu'à la disparition complète du mur postérieur à la base de l'épine. Les trois épines fragmentaires n'apportent aucune information complémentaire.

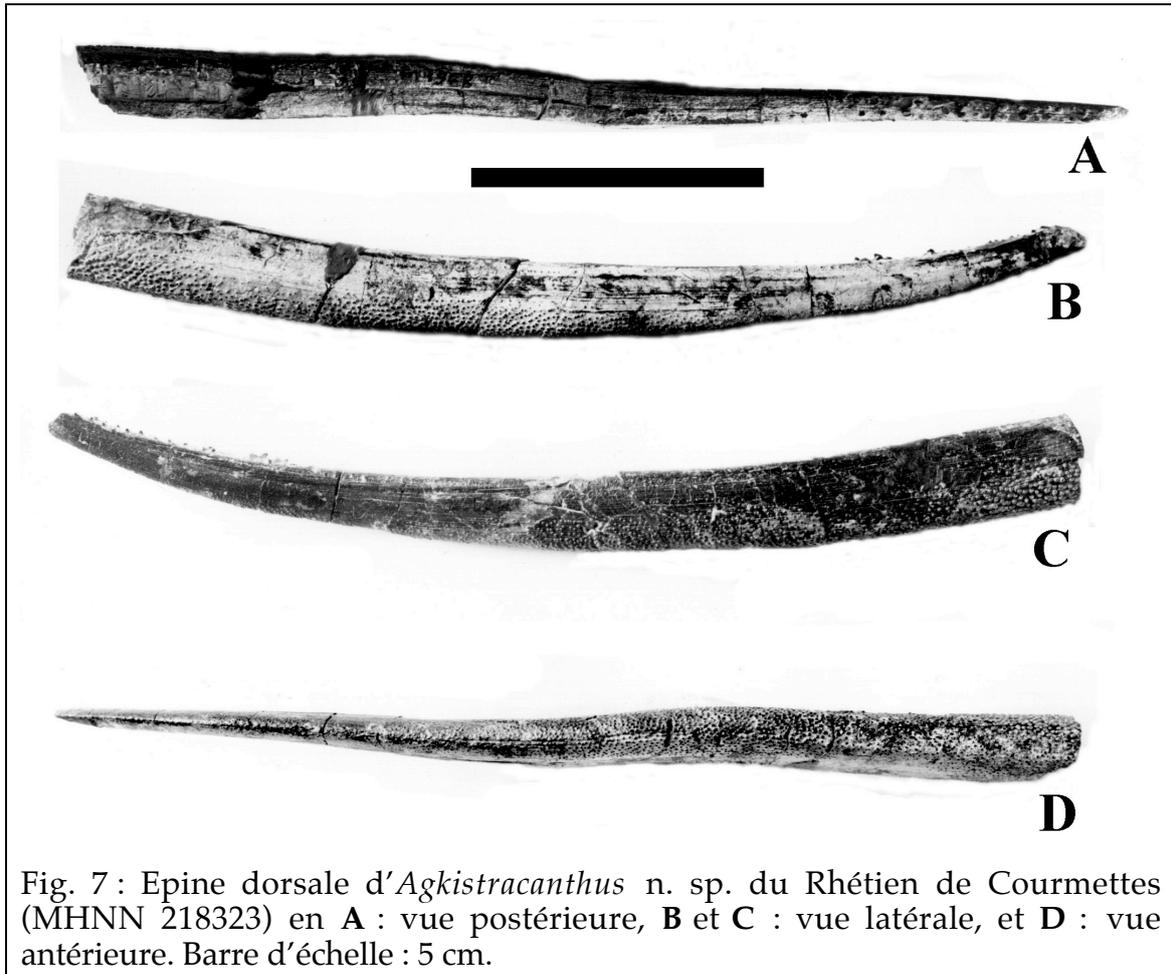


Fig. 7 : Epine dorsale d'*Agkistracanthus* n. sp. du Rhétien de Courmettes (MHNN 218323) en **A** : vue postérieure, **B** et **C** : vue latérale, et **D** : vue antérieure. Barre d'échelle : 5 cm.

De telles épines présentant une ornementation tuberculée sont caractéristiques des Myriacanthoidei (Duffin & Furrer, 1981 ; Patterson, 1965). Parmi ces derniers, l'ornementation n'est limitée dans la partie basale de l'épine que chez *Agkistracanthus*, *Metopacanthus* et *Recurvacanthus*. Chez *Myriacanthus*, *Chimaeropsis* et peut-être *Halonodon*, l'ornementation tuberculée sur les murs latéraux s'étend jusqu'à l'extrémité distale de l'épine (Duffin, 1984 ; Duffin & Furrer, 1981 ; Patterson, 1965). Chez *Acanthorhina*, l'ornementation est très réduite, et il n'y a pas de tubercules sur les murs latéraux de l'épine (Patterson, 1965). Lorsque les tubercules sont présents, ils sont normalement distribués sur toute la surface des murs latéraux de l'épine, et seul *Agkistracanthus* présente des zones non ornementées. Chez MHNN 218323, La double rangée de crochets postérieurs s'étend sur environ le tiers distal de la longueur de l'épine, comme chez *Agkistracanthus mitgelensis*. Chez *Acanthorhina*, ils ne sont présents que sur le cinquième de la longueur de l'épine, tandis qu'ils représentent entre la moitié et la totalité de la longueur de l'épine chez les autres Myriacanthidae (Duffin, 1984 ; Duffin & Furrer, 1981 ; Patterson, 1965). Les épines de *Recurvacanthus* ne possèdent quant à elles qu'une seule rangée de crochets (Duffin, 1981a).

Les épines de Courmettes apparaissent donc similaires à celles d'*Agkistracanthus mitgelensis* avec lesquelles elles partagent de plus un mur postérieur de l'épine pratiquement plat et strié, ainsi que des murs latéraux striés. Elles en diffèrent cependant par les caractères suivants qui ne se retrouvent pas chez *A. mitgelensis*: les murs latéraux sont légèrement concaves, l'ornementation est limitée à la partie antérieure de l'épine, plus une rangée unique de tubercules en position postérieure, et enfin le sillon postérieur ne s'étend que sur les deux tiers de la longueur de l'épine. MHNN 218323 peut donc être rapporté au genre *Agkistracanthus*, mais représente certainement une nouvelle espèce.

Cette découverte permet donc d'augmenter la diversité spécifique des chimères au Trias terminal, qui compte désormais trois espèces, et d'étendre leur distribution stratigraphique vers le Sud. Les chimères demeurent cependant totalement inconnues hors d'Europe durant le Trias. Il y a là un schéma d'évolution totalement différent de celui observé pour les néosélaciens. Ces derniers montrent au cours du Trias terminal une très importante radiation, mais basée sur des taxa « expérimentaux » qui disparaîtront pour la plupart à la fin du Trias (Cuny, 1998 ; Cuny & Benton, 1999), tandis que les chimères montrent une radiation beaucoup plus modérée, mais basée sur des taxa plus robustes que l'on retrouvera au Jurassique. Les faunes de néosélaciens étaient très certainement inféodées aux milieux d'eau peu profonde de la mer rhétienne (Cuny & Benton, 1999) et n'ont pour la plupart pas résisté à l'approfondissement de cette mer au cours du Jurassique inférieur (Hallam, 1997), tandis que les Myriacanthidae étaient de ce point de vue beaucoup plus flexibles. En fait, le seul point commun dans l'évolution de ces deux groupes apparaît être le rôle clef joué par la mer rhétienne en Europe de l'Ouest si l'on en juge par la pauvreté du registre fossile triasique en dehors de cette zone géographique.

1.6. Conclusions

Les travaux menés jusqu'à présent démontrent l'intérêt de l'étude de la microstructure de l'émailloïde dentaire pour mieux comprendre les premiers pas de l'évolution des néosélaciens. Malgré les progrès réalisés ces dernières années, ils restent cependant quelques problèmes à résoudre. Pour l'instant, seules les dents isolées appartenant à l'ensemble Galea+Squalea peuvent être reconnues sur la base de la possession d'un émailloïde complexe, bien que celui-ci présente de nombreuses variations (nous y reviendrons dans la troisième partie de ce travail). L'identification de dents appartenant aux premiers Batoidea est plus délicate, mais on dispose désormais de quelques hypothèses de travail fort intéressantes qui devront être approfondies à l'avenir.

Enfin, si on observe une diversification importante des néosélaciens au trias terminal, cela n'est pas le cas pour les premières chimères de type moderne. Cependant, il apparaît très probable que la présence d'une vaste mer épicontinentale très peu profonde sur l'Europe de l'Ouest a joué un rôle clef dans l'évolution de ces deux groupes.

2^{ème} partie : influence de la radiation adaptative des requins néosélaciens sur l'évolution des hybodontes.

Au Trias, les faunes de requins sont massivement dominées par les hybodontes. Au Trias inférieur et moyen, les néosélaciens ne représentent qu'un faible pourcentage des faunes de requins (Thies, 1982 ; Cuny & Benton, 1999 ; Cuny *et al.*, 2001). Ils deviennent plus abondants au Trias supérieur et dominant même les faunes de requins dès le Ladinien en Colombie britannique (Johns *et al.*, 1997). En Europe, ils peuvent représenter jusqu'à 25% des faunes de requins au Trias terminal (Cuny, 1998 ; Cuny & Benton, 1999). Cependant, comme nous l'avons vu ci-dessus, ces néosélaciens sont fort différents des formes modernes, et la grande majorité d'entre eux, mis à part quelques Synéchodontiformes, disparaissent à la fin du Trias. C'est au Jurassique qu'apparaissent les premiers néosélaciens de type moderne. Ce sont tout d'abord les Hexanchiformes (Hexanchidae) et les premières raies de type moderne (Archaeobatidae) qui apparaissent dès le Sinémurien, puis les Orectolobiformes (Brachaeluridae) et les Heterodontiformes (Heterodontidae) au Toarcien (Rees, 2000 ; Delsate & Candoni, 2001). On note également l'apparition de quelques lignées aux relations phylogénétiques plus difficiles à établir au sein des néosélaciens, comme les Agaleidae au sinémurien (ces derniers disparaîtront au Toarcien), les Ostenoselachidae, d'étranges requins de forme allongée que l'on ne trouve qu'au Sinémurien, et les Protospinacidae qui apparaissent au Toarcien et disparaissent à la fin du Jurassique (Rees, 2000). Enfin, les Synéchodontiformes se diversifient également et sont représentés par deux familles, les Palaeospinacidae et les Orthacodontidae (Rees, 2000). Il faudra cependant attendre le Jurassique terminal – Crétacé inférieur pour que les néosélaciens atteignent un niveau de diversité similaire à ce que l'on peut observer aujourd'hui (Kriwet, 2003).

Comment cette diversification progressive des néosélaciens a-t-elle influé sur l'évolution des hybodontes ? La réponse classique à cette question est que les néosélaciens supplantèrent rapidement les hybodontes dans les mers Mésozoïques et que ces derniers cherchèrent refuge dans les milieux d'eau douce, où la plupart se retrouvèrent confinés au Crétacé (Thies & Reif, 1985 ; Reif, 1988 ; Rees, 1998). Mes travaux de recherches m'ont conduit à étudier deux faunes de requins du Crétacé inférieur situés dans deux zones géographiques différentes (la Tunisie et la Thaïlande) et dans des environnements différents (marin pour la Tunisie, d'eau douce pour la Thaïlande) (Cuny *et al.*, 2001, 2003, 2004a, b, 2005a, b, sous presse). Les résultats de ces travaux montrent comme l'on pouvait s'y attendre un schéma évolutif plus complexe.

2.1. Apparition d'un nouveau type dentaire chez les hybodontes.

Les hybodontes sont connus avec certitude dès le Carbonifère d'après des squelettes complets (*Hamiltonichthys*, Maisey 1989), mais pourraient être apparus dès le Dévonien supérieur d'après la découverte de dents isolées (Derycke *et al.*, 1995). Au cours de cette longue histoire, ces animaux n'ont jamais développé une denture de type coupeur. Ce n'est qu'au Jurassique

supérieur/Crétacé inférieur que trois genres vont développer une telle dentition : *Pororhiza molimbaensis* en Afrique, *Priohybodus arambourgi* en Afrique, dans la péninsule arabique, et en Amérique du Sud, et *Thaiodus ruchae* en Asie (Cappetta, 1987 ; Cappetta *et al.*, 1990 ; Perea *et al.*, 2001). Chaque genre a de plus développé une telle dentition de manière indépendante. *Priohybodus* dérive du type *Hybodus* classique. C'est le premier hybodonte à développer une telle dentition puisqu'il apparaît dès le Jurassique supérieur en Afrique et en Amérique du Sud (Perea *et al.*, 2001). Ses dents développent une cuspide principale triangulaire dont la base est plus large que chez les dents d'*Hybodus* classiques, les cuspides accessoires se couchent sur les cotés de la cuspide principale (voir par exemple Perea *et al.*, 2001, pl. 1) pour faciliter la fonction coupante de la cuspide principale, et les carènes de toutes les cuspides développent des crénelures. La racine est beaucoup moins inclinée lingualement que chez les dents d'*Hybodus*, et la position de la couronne est plus verticale que chez ce dernier genre, facilitant la fonction coupante de la denture (Duffin, 2001). « *Hybodus* » *ensis* du Crétacé inférieur d'Angleterre présente à la base de sa cuspide principale un début de crénelure (Underwood & Rees, 2002) qui en fait une forme de passage idéale entre le genre *Hybodus* et le genre *Priohybodus*. Un tel développement d'une dentition de type coupeur à partir d'une dentition de type arracheur est fort similaire à ce qui peut être observé au sein des Lamniformes entre le genre *Otodus* et le genre *Carcharocles*.

Pororhiza, de l'Albien de la République démocratique du Congo, a développé une dentition de type coupeur d'une manière différente. Ici les dents présentent une couronne très basse, crénelée, comprimée labio-lingualement, et dépourvue de cuspide (Casier, 1969). Une telle morphologie de la couronne ne se retrouve chez aucun autre hybodonte, et associée à une racine très haute, comprimée labio-lingualement et présentant un ou deux pores de grande taille à sa base, cela laisse les relations phylogénétiques de *Pororhiza* au sein des hybodontes très mal comprises. La présence d'une racine très élevée possédant des pores de grande taille dans sa partie basale est un caractère qui se retrouve chez certains hybodontes de l'Aptien/Albien de Thaïlande (Cuny *et al.*, 2003, 2004), mais cela pourrait représenter une convergence, peut-être due à une meilleure adaptation à la vie en eau douce (Cappetta *et al.*, sous presse).

Thaiodus, de l'Aptien/Albien de Thaïlande et du Tibet, représente une solution encore différente pour développer une denture de type coupeur. Les dents sont ici allongées mésio-distalement, avec une couronne comprimée labio-lingualement mais cependant asymétrique, la base de la couronne étant évasée labialement (Des dents complètes de *Thaiodus ruchae* trouvées dans le site de Ban Sapan Hin [province de Nakhon Ratchasima, Formation Khok Kruat], conservées dans les collections du Petrified Wood Museum de Nakhon Ratchasima, ainsi qu'une dent trouvée à Khok Pha Suam [province d'Ubon ratchathani, Formation Khok Kruat], conservée dans les collections du Phu Kum Khao Dinosaur Research and Education Centre, permettent d'inverser l'orientation des dents de *Thaiodus* originellement privilégiée lors de la première description de ce taxon [Cappetta *et al.*, 1990 ; Cuny *et al.*, 2003, 2004]. Voir également Cappetta *et al.*, sous presse). La couronne montre une cuspide principale basse, située en position plus ou moins centrale. Sur certaines dents,

il y a également une paire de cuspides accessoires en position distale et mésiale. La cuspide centrale est flanquée de nombreux denticules mésialement et distalement. Chacun de ces denticules, ainsi que les cuspides principales et accessoires, sont crénelés. La couronne montre donc un système de double crénelation (denticules + crénelures) tout à fait unique au sein des élasmodontes.

Les dents de *Priohyodus*, *Pororhiza* et *Thaiodus* ne présentent pas de caractères morphologiques communs, et il est fort peu probable que ces trois genres soient apparentés. *Priohyodus* appartient sans aucun doute à la famille des Hybodontidae, mais les relations de parenté de *Pororhiza* et de *Thaiodus* sont plus difficiles à établir. En me basant sur l'aspect très asymétrique des dents de *Thaiodus*, et en postulant qu'elles s'évasaient lingualement, j'avais proposé de rapprocher ces dents des Steinbachodontidae (Cuny *et al.*, 2003), mais de nouvelles découvertes démontrent que l'orientation des dents était erronée (voir ci-dessus). Il est donc probable que *Thaiodus*, ainsi que des dents également très asymétriques non encore nommées trouvées dans la même formation en Thaïlande (Formation Khok Kruat, Cuny *et al.*, 2003, 2004, 2005), appartiennent à une famille endémique à l'Asie. De même, il est probable que *Pororhiza* appartient à une famille endémique à l'Afrique dont il est le seul représentant connu. L'apparition d'une denture de type coupeur s'est donc produite simultanément dans trois familles différentes, et s'oppose clairement à l'image d'hybodontes sur le déclin à cette époque. Il reste cependant à comprendre pourquoi l'apparition de cette denture particulière se fait à cette époque. Une possible explication serait peut-être à chercher dans une compétition entre hybodontes et néosélaciens, mais il n'existe pour l'instant aucun élément permettant de le prouver.

2.2. Les faunes du Crétacé inférieur de Thaïlande

Les faunes de Thaïlande sont composées exclusivement d'hybodontes, ce qui semble confirmer le rôle de refuge des milieux d'eau douce pour cette lignée. Il semblerait cependant qu'en fait les hybodontes aient toujours été plus tolérants vis-à-vis de l'eau douce que les néosélaciens. Aujourd'hui, seules 5 % des espèces de néosélaciens modernes vivent en eau douce (Camhi *et al.*, 1998). La plupart sont des raies (Potamotrygonidae, Dasyatidae, Pristidae, Carvalho *et al.*, 2004 ; Thorson, 1982 ; Montoya & Thorson, 1982) et parmi les requins, seuls quelques Carcharhinidae tels *Carcharhinus leucas* et les différentes espèces de *Glyphis* peuvent survivre plusieurs années en eau douce (Compagno, 2003). Au contraire, les hybodontes semblent avoir développés très tôt au cours de leur histoire une grande tolérance à l'eau douce (Maisey, 1989). De plus, les faunes thaïlandaises présentent une diversité importante entre le Berriasien et l'Albien (au moins 11 espèces réparties au sein de 9 genres ; Cuny *et al.*, 2003, 2004, 2005, sous presse). Cette abondance ne semble donc pas indiquer des animaux sur le déclin cherchant refuge dans un milieu protégé, mais au contraire une lignée en plein épanouissement continuant de se développer dans un milieu conquis de longue date. On compte de plus au sein de cette faune Thaïlandaise la présence

de *Thaiodus ruchae*, qui représente une forme très novatrice d'un point de vue de la morphologie dentaire (voir ci-dessus).

Mais de toutes façons, ces faunes thaïlandaises sont-elles réellement inféodées à un milieu d'eau douce ? Lorsque l'on regarde la distribution paléogéographique de certains d'entre eux, il apparaît peu probable que cela soit le cas. *Thaiodus ruchae* est également connu au Tibet où il a été retrouvé dans un milieu deltaïque (Cappetta *et al.*, 1990), indiquant qu'il pouvait donc tolérer des changements de salinité, et traverser le bras de mer qui séparait peut-être encore à l'Aptien la microplaque indochinoise de celle de Lhasa (Metcalf, 1998). La distribution paléogéographique du genre *Heteroptychodus* est encore plus significative. L'espèce *H. Steinmanni* est connue en Thaïlande du ?Berriasien à l'?Albien (Formations Sao Khua et Khok Kruat) et à l'Hauterivien au Japon (Formation Ryoseki) (Yabe & Obata, 1930 ; Cuny *et al.*, 2003, 2004, 2005a, b) et le genre est également connu dans le Crétacé inférieur du Kirghiztan et de Mongolie où il fût décrit sous le nom d'*Asiadontus chivalovi* (Nessov, 1997).

Lorsque j'ai visité l'Institut de Zoologie de Saint Petersburg en mai 2005, je n'ai pu avoir accès qu'au matériel de Mongolie. Ces dents montrent l'ornementation typique du genre *Heteroptychodus* (nombreuses rides mésio-distales, chacune présentant de courtes rides perpendiculaires), mais appartiennent à une espèce différente d'*H. Steinmanni* qui se distingue par des rides mésio-distales plus espacées et formant des figures en chevron sur la face apicale de la couronne ainsi que par des rides verticales très développées sur la face labiale (Fig. 8). Je propose donc de retenir le nom d'*Heteroptychodus chivalovi* pour les spécimens de Mongolie. Le statut spécifique des dents du Kirghiztan est pour l'instant sujet à caution. Une troisième espèce d'*Heteroptychodus* pourrait également être présente dans le Groupe Matsuo (Berriasien-Hauterivien) du Japon (Tanimoto & Tanaka, 1998).

Une telle distribution de ce genre ne peut guère s'expliquer si l'on considère qu'*Heteroptychodus* est une espèce d'eau douce sténohaline, d'autant plus que ce genre a été trouvé en milieu marin au Kirghiztan (Averianov & Skutschas, 2000). En fait, il est probable que comme *Thaiodus*, c'était une espèce euryhaline capable de longer les côtes du continent asiatique pour envahir de nouveaux systèmes fluviaux, à la manière de ce que l'on observe aujourd'hui avec *Pristis perotteti* et *Himantura chaophraya* (Cuny *et al.*, 2004). Par contre, ces deux genres étant pour l'instant inconnus en dehors de l'Asie, ce n'était certes pas des formes capables d'affronter la haute mer. Bien sûr, cela n'empêche pas de considérer que les hybodontes ont cherché refuge dans les milieux d'eau douce pour éviter une compétition avec les néosélaciens, mais ils l'ont en ce cas fait avec un succès certain, et contrairement à ce que l'on observe aujourd'hui, il n'y a d'ailleurs pas de néosélaciens d'eau douce dans les écosystèmes fluviaux asiatiques.

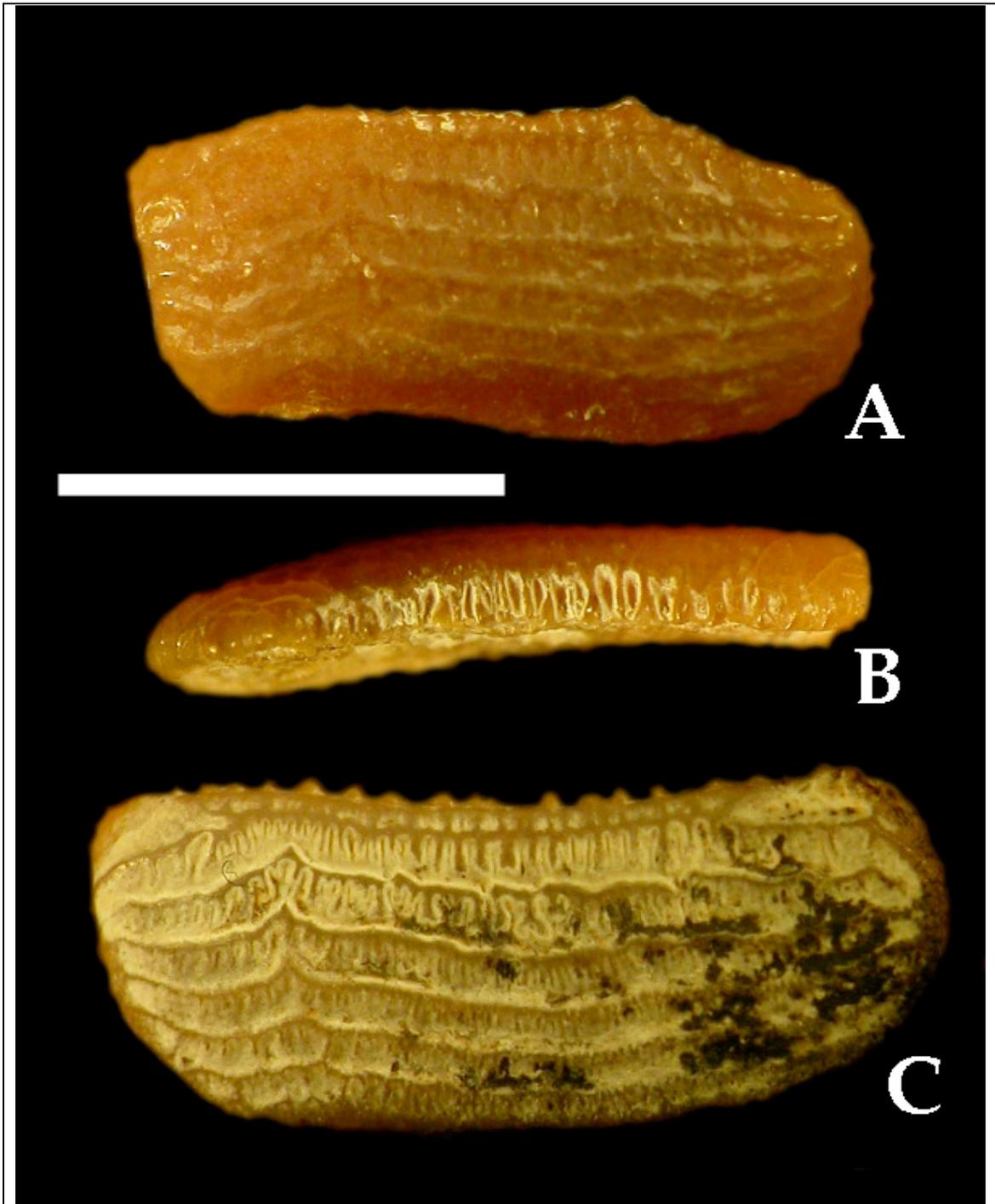


Fig. 8. Dents d'*Heteroptychodus chuvalovi* de Tushlige Ula, Mongolie (Khukhtek Formation, Aptien). **A** et **C** : deux dents différentes en vue apicale montrant les figures en chevron de l'ornementation. **B** : dent A en vue labiale, montrant d'épaisses rides verticales. Specimens des collections de l'Institut de Zoologie de St Petersburg, sans numéro.

Nous manquons de données sur les domaines côtiers du continent asiatique durant le Crétacé inférieur, et il est donc difficile de savoir si ces hybodontes étaient abondants le long des côtes. Cependant *Heteroptychodus* pourrait peut-être être le groupe-frère de *Ptychodus* (Cuny *et al.*, 2005, sous presse), un hybodonte de grande taille exclusivement marin, très abondant dans les mers crétacées jusqu'au Campanien (Cappetta, 1987), ce qui renforcerait l'hypothèse d'un *Heteroptychodus* également abondant dans les environnements côtiers.

Les faunes thaïlandaises nous montrent donc une faune d'hybodontes bien adaptée à un milieu d'eau douce et restreinte au continent asiatique, mais qui s'est diversifiée et a occupé de nombreuses niches écologiques différentes (Cuny *et al.*, 2003, 2004, 2005a, b), tout en conservant un important potentiel de dispersion et de retour à une vie marine. Ce n'est pas vraiment l'image que l'on attendrait d'une lignée sur le déclin.

2.3. Les faunes du Crétacé inférieur de Tunisie

L'étude des faunes de requins du « Continental Intercalaire » de Tunisie nous montre un autre aspect des relations entre hybodontes et néosélaciens. Tout d'abord, l'environnement de dépôt des formations fossilifères s'est faite sous influence marine (Ouaja *et al.*, 2002), contrairement à ce que l'on observe en Thaïlande. Lors d'un précédent travail (Cuny *et al.*, 2004), l'étude des requins fossiles m'avait conduit à proposer pour la Formation Douiret (Aptien) un milieu de dépôt dans la partie terminale d'un delta. La Formation Aïn el Guettar (Albien) juste au dessus est divisée en deux Membres. Pour le Membre inférieur, le Membre Chénini, j'avais proposé un dépôt en milieu côtier, tandis que j'avais proposé pour le Membre supérieur, le Membre Oum ed Diab, un dépôt en eau douce. Depuis, de nouvelles données permettent de modifier ce schéma.

L'une des raisons qui m'avait conduit à considérer un milieu d'eau douce pour le Membre Oum ed Diab était l'absence complète de néosélaciens, contrairement à ce qui était observé dans les dépôts sous-jacents (Cuny *et al.*, 2004). Cependant, l'une de mes étudiants de master à l'Université de Bristol, Andrea Cobbett, a découvert l'année dernière des dents de *Cretodus semiplicatus* dans les résidus de tamisage du site d'Oum ed Diab. Or *Cretodus semiplicatus* est un néosélacien marin côtier (Williamson *et al.*, 1993). De plus, des analyses des terres rares (rapport Lanthane/Samarium et Terbium/Ytterbium) d'ossements provenant des sites d'Oum ed Diab et de Touil el Mra (Membre Oum ed Diab) confirme un dépôt de ce Membre en milieu marin (Anderson *et al.*, soumis). Ces mêmes analyses de terres rares confirment un milieu marin pour le Membre Chenini, bien que moins marqué que pour le Membre Oum ed Diab, et une forte influence terrestre sur le dépôt de la Formation Douiret (Anderson *et al.*, soumis).

La cohabitation entre hybodontes et requins néosélaciens dans un milieu plus ou moins sous influence marine apparaît donc comme une règle générale en Tunisie. De plus les hybodontes sont, en termes d'abondance, les requins dominants au sein de ces assemblages. Dans la Formation Douiret, *Priohybodus arambourgi* est l'un des rares hybodontes à avoir développé une dentition de

type coupeur, lui permettant de se nourrir de proies de grande taille, à la façon du grand requin blanc actuel, *Carcharodon carcharias*. Son régime alimentaire reste cependant incertain. Ses dents sont retrouvées associées en Tunisie et en Lybie avec celles de *Lepidotes*, un poisson osseux Sémionotiformes qui pouvait dépasser un mètre de longueur, mais il est cependant peu probable que *Lepidotes* ait été une proie potentielle pour *Priohybodus* à cause de son corps recouvert d'épaisses écailles émaillées. Une dentition de type coupeur comme celles de *Priohybodus* n'est guère adaptée pour percer une telle armure (Duffin, 2001). Il n'en reste pas moins que *Priohybodus* est de loin le requin le plus abondant dans la Formation Douiret. On a retrouvé au Jebel Boulouha 115 dents de *Priohybodus*, pour 62 d'*Hybodus* et 36 de « *Rhinobatos* » (Cuny *et al.*, 2004). Les néosélaciens sont donc ici très rares par rapport aux hybodontes, ce qui est certainement à mettre en parallèle avec un milieu deltaïque sous faible influence marine.

Dans le Membre Chenini, les néosélaciens sont beaucoup plus diversifiés avec trois Lamniformes (*Cretodus semiplicatus*, cf. *Protolamna*, et cf. *Scapanorhynchus*) et un poisson-scie (*Onchopristis dunklei*). Mais une fois encore, ce sont les dents de l'hybodonte *Tribodus* qui sont les plus abondantes. A Oued el Khil, on dénombre plus de 250 dents de *Tribodus* et 2 dents d'*Hybodus*, contre 67 dents de *Cretodus semiplicatus*, 1 dents de cf. *Protolamna* et 4 dents d'*Onchopristis numidus*. *Tribodus* est encore une fois un hybodonte très dérivé qui a développé une dentition composée de petites dents losangiques imbriquées les unes dans les autres pour former une plaque broyeuse très efficace. Un tel système se retrouve aujourd'hui au sein des raies de la famille des Dasyatidae par exemple. De plus, *Tribodus* est le seul hybodonte connu à ce jour à avoir développé une suspension de type hyostylique (Les mâchoires ne sont reliées au chondrocrâne que par l'intermédiaire de l'arc hyoïde) associée à des mâchoires très courtes, une caractéristique qui rappelle fortement les raies actuelles, indiquant un bel exemple de convergence évolutive. Il est également à noter que la Tunisie n'est pas le seul endroit où *Tribodus* a été retrouvé associé avec des néosélaciens. C'est également le cas dans le Cénomaniens de France, en Charentes-maritimes (Vullo *et al.*, 2003).

Dans le Membre Oum ed Diab, les hybodontes sont de loin les formes les plus abondantes, puisque jusqu'à présent seules trois dents de néosélaciens, appartenant à *Cretodus semiplicatus*, ont été retrouvées dans le site d'Oum ed Diab alors que ce même site a livré plus d'une centaine de dents d'hybodontes (Cuny *et al.*, 2004). Cela pourrait paraître d'autant plus étonnant que c'est ce Membre, d'après les études géochimiques menées à l'Université de Bristol (Anderson *et al.*, soumis), qui présente la plus forte influence marine sur le dépôt. De plus, les hybodontes retrouvés dans ce Membre sont des formes très généralistes (Lonchididiidae et Hybodontidae, Cuny *et al.*, 2004) possédant une très large répartition stratigraphique et géographique, surtout concernant le genre *Hybodus*. D'après les deux exemples précédents, on pouvait avoir l'impression que le succès des hybodontes face aux néosélaciens était lié à des innovations importantes au niveau de la mâchoire et de la dentition. Le Membre Oum ed Diab ne semble pas supporter une telle hypothèse, mais alors que ce Membre semble avoir été déposé en milieu marin, il reste à expliquer la

quasi absence de requins néosélaciens. Il est quand même peu probable que cela soit dû à un phénomène de compétition entre les deux types de requins.

2.4. Conclusions

En fait que peut-on conclure des observations ci-dessus ? Les hybodontes ne semblent pas être, au Crétacé inférieur, une lignée sur le déclin si l'on en juge par l'apparition de nombreux genres inconnus au Jurassique (*Pororhiza*, *Heteroptychodus*, *Thaiodus*, *Isanodus*, *Tribodus*, *Diabodus* plus trois genres non encore nommés en Thaïlande, Casier, 1969 ; Cuny *et al.*, 2003, 2004) ainsi que de dentures inédites au sein de cette lignée, de type coupeur (*Priohyodus*, *Pororhiza*, *Thaiodus*) ou écraseur (*Tribodus*). Une seule espèce d'hybodontes est connue dans le Maastrichtien (Kriwet & Benton, 2004), et ces animaux ont donc connu un déclin certain avant la fin du Crétacé, mais ce déclin a commencé plus tard que couramment admis. Le processus de ce déclin n'a pas encore été étudié au cours du Crétacé supérieur et ses raisons demeurent donc aujourd'hui mal connues. Les hybodontes ont toujours montré une importante capacité à conquérir les milieux d'eau douce, et ce dès le début de leur histoire (Maisey, 1989), peut-être à cause d'un système de régulation osmotique plus souple que celui des néosélaciens, ce qui explique leur abondance dans les milieux d'eau douce au Crétacé inférieur, mais ils n'en restaient pas moins présents également dans les milieux marins. La séparation de la Pangée explique probablement en partie la radiation évolutive des hybodontes, avec d'une part un centre de radiation autour de l'Afrique-Amérique du Sud (*Tribodus*, *Pororhiza*, *Priohyodus*, *Diabodus*) et d'autre part un centre de radiation asiatique (*Heteroptychodus*, *Thaiodus*, *Isanodus*), indiquant des animaux côtiers, absents en pleine mer.

3^{ÈME} PARTIE : MICROSTRUCTURE FONCTIONNELLE ET EVOLUTION DE L'ÉMAILLOÏDE DES DENTS DE REQUINS

L'étude de la microstructure de l'émailloïde des dents d'élastombranches afin de reconnaître les premiers néosélaciens triasiques m'a amené à amasser un nombre considérable de données sur ce tissu permettant de mieux comprendre son évolution fonctionnelle.

3.1. Ornementation des dents de néosélaciens

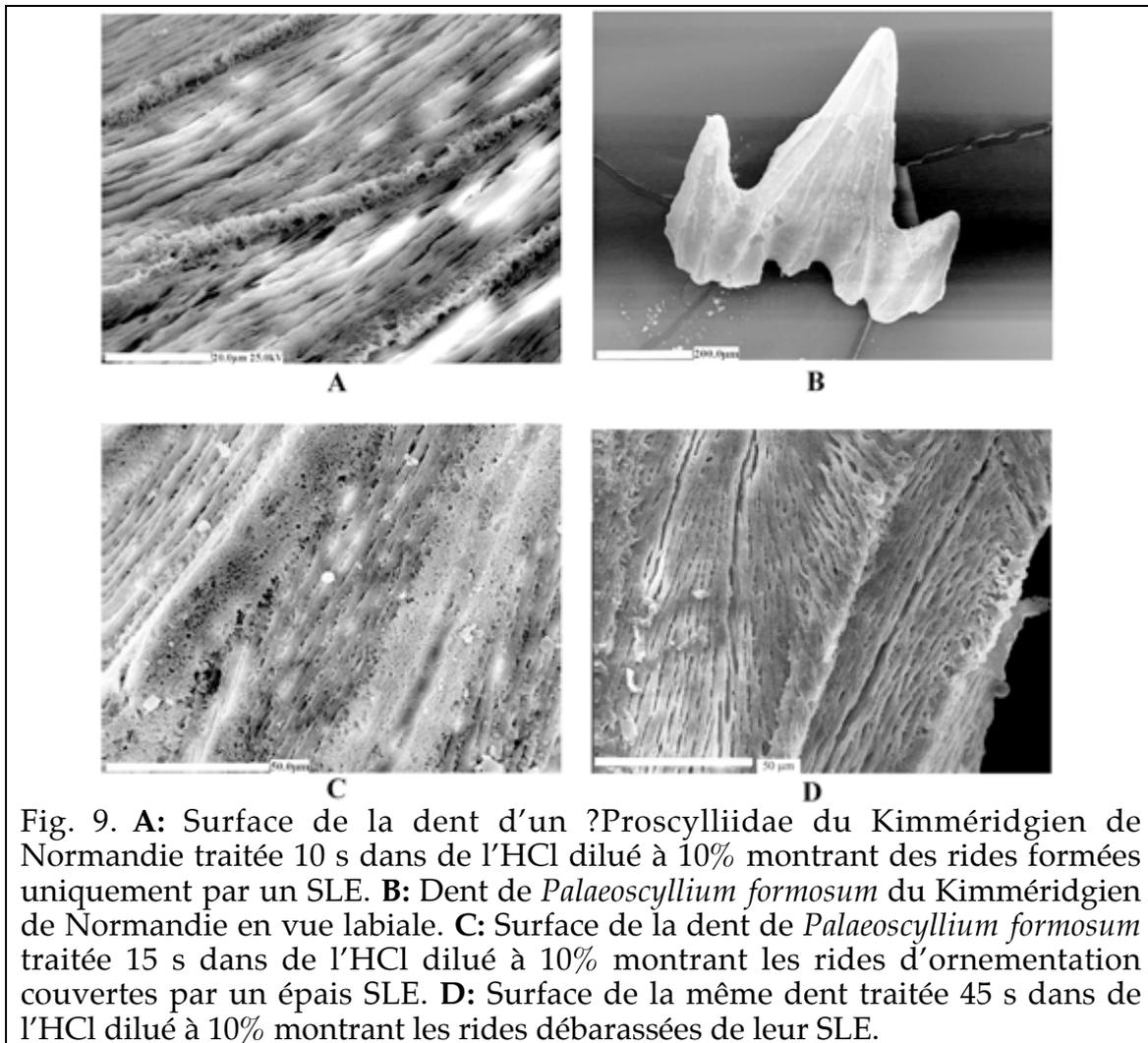
La présence de rides à la surface des dents de requins appartenant à l'ensemble *Squalea* + *Galea* résulte de deux phénomènes différents (Cuny & Risnes, 2005):

- 1- Une minéralisation précoce à la surface de la matrice de l'émailloïde, qui résulte en la formation de rides très développées, composées de faisceaux de microcristaux orientés perpendiculairement à ceux du PBE. Chez la plupart des requins, ce mécanisme est responsable des carènes tranchantes situées du côté mésial et distal de la dent.
- 2- Un plissement tardif de la surface de la couronne, qui forme des rides moins développées et sans microstructure spécifique associée.

Ces deux mécanismes ne s'excluent pas mutuellement puisque le genre *Striatolamia macrota* présente sur la face linguale de ses dents des rides formées selon le processus 2 et deux carènes acérées formées selon le processus 1 (Cuny & Risnes, 2005).

De grosses rides complexes semblent être présentes chez tous les Synéchodontiformes, qui représentent peut-être un assemblage paraphylétique, mais dont les auteurs s'accordent à reconnaître qu'ils représentent un groupe primitif, peut-être au sein des *Galea*, ou représentant le groupe-frère de l'ensemble *Galea* + *Squalea* (Maisey *et al.*, 2004). Ce caractère semble donc être primitif pour les requins de type moderne. Il est donc probable qu'au cours de l'évolution des néosélaciens, il y ait eu une tendance à la réduction du nombre de sites de minéralisation précoce à la surface de l'émailloïde, et la plupart des dents des espèces modernes ne présentent plus de dents très ornementées. Seules les deux sites de minéralisation précoce pour les carènes des dents ont été préservés. Cependant, certaines formes fossiles ont conservé des rides d'ornementation à structure complexe. Une telle structure a été observée pour l'instant chez les deux taxa suivants : *Palaeoscyllium formosum* (Scyliorhinidae, Carcharhiniformes) du Kimméridgien de Normandie (Fig. 9) et *Cretodus semiplicatus* (Cretoxyrhinidae, Lamniformes) de l'Albien de Tunisie (Cuny *et al.*, 2004) (Fig. 10). Les dents de *Palaeoscyllium formosum* étudiées dans ce travail avait été décrites sous le nom de *Parasymbolus octevillensis* (Candoni, 1995), mais les deux taxa ont été placés en synonymie par Underwood (2002). Un possible Proscylliidae (Carcharhiniformes) du Kimméridgien de Normandie (Candoni, 1995) présente également une structure complexe au niveau des rides (Fig. 9). Elles ne sont cependant formées que d'un SCE épaissi et des faisceaux de microcristaux perpendiculaires à ceux du PBE n'ont pas pu être mis en évidence

sur le seul spécimen qui a pu être étudié pour l'instant. Aucune ride avec une structure complexe n'a encore été observée chez les dents de formes actuelles.



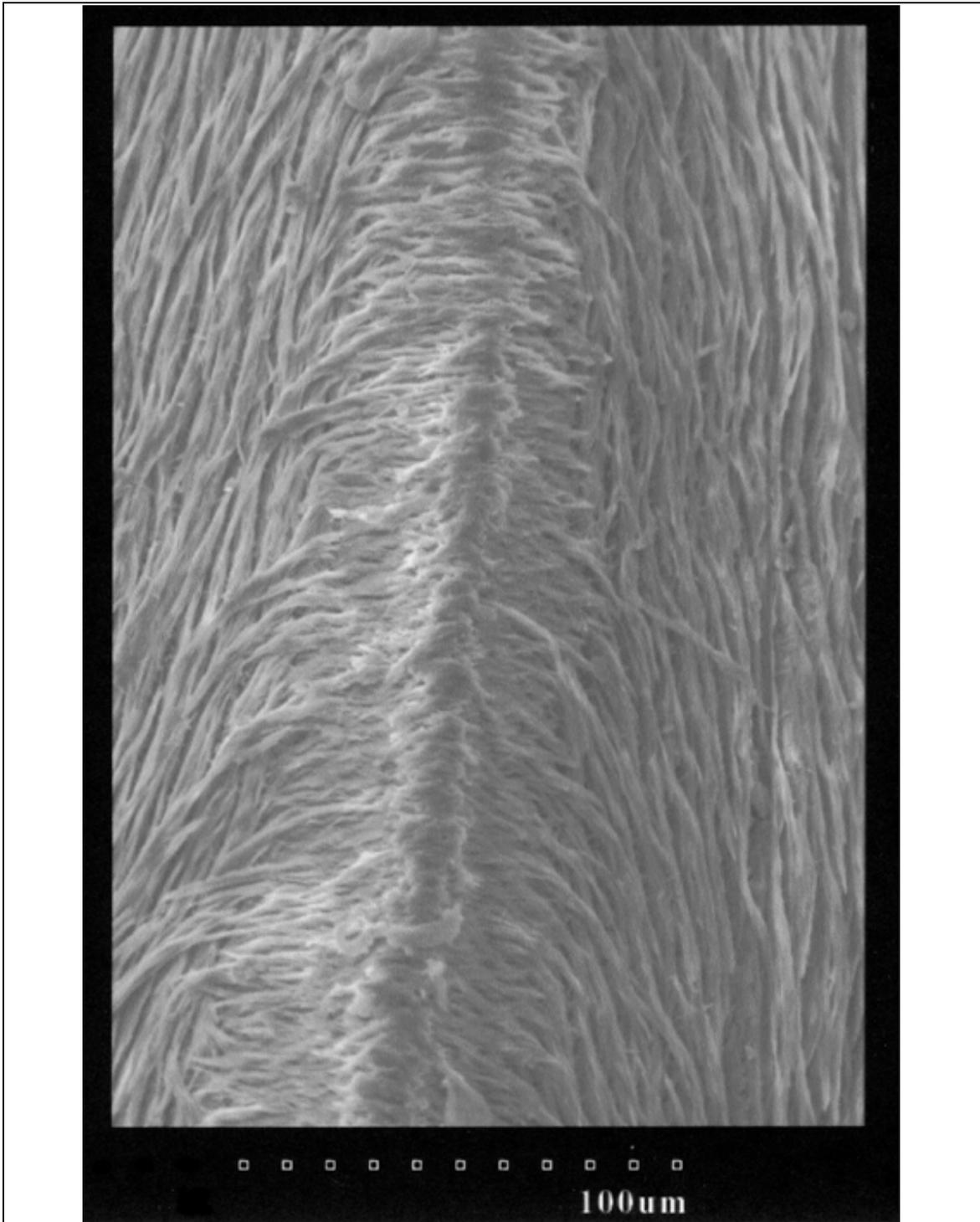


Fig. 10: Surface d'une dent de *Cretodus semiplicatus* provenant du site D'Oum ed Diab dans le Sud de la Tunisie (Membre Oum ed Diab, Formation Aïn el Guettar, Albien) traitée à l'acide chlorhydrique afin de révéler la structure des rides d'ornementation. Photo d'Andrea Cobbett, Université de Bath.

Ces rides complexes sont probablement des structures de renfort de la dent. Leur présence chez les Synéchodontiformes pourrait s'expliquer par un taux de renouvellement dentaire moins rapide que chez les formes actuelles. La racine des dents de Synéchodontiformes forme en effet une plaque basale massive projetée lingualement, fort différente de ce que l'on peut observer chez les dents de requins actuels, excepté *Chlamydoselachus anguineus*. La dent restant fonctionnelle plus longtemps, sa structure aurait été renforcée. Cependant, dès le Jurassique, certains Synéchodontiformes, tel *Synechodus occultidens* du Sinémurien de Lyme Regis en Angleterre, présentent des dents pratiquement lisses (Duffin & Ward, 1993). C'est également le cas de néosélaciens primitifs du Trias supérieur tel *Pseudocetorhinus pickfordi*. Par contre, comme nous l'avons vu plus haut, ces structures se retrouvent chez certaines formes fossiles appartenant aux deux ordres les plus dérivés au sein des Galea, les Carcharhiniformes et les Lamniformes. Ces animaux possédaient des racines dentaires en tous points semblables à celles des formes actuelles, et il n'y a à priori aucune raison pour que leur vitesse de remplacement dentaire ait été significativement différente de ce que l'on peut observer aujourd'hui. Les raisons de la retention ou de la disparition de ce caractère restent donc mal comprises.

3.2. Evolution de l'émailloïde à trois couches au cours de l'évolution des néosélaciens.

Si les néosélaciens du Trias peuvent être aisément reconnus comme tels grâce à la présence d'un émailloïde dentaire à trois couches, ce tissu présente une grande variabilité (voir le chapitre 1.2). Les Synéchodontiformes du Trias présentent en général un PBE relativement mal organisé, avec des faisceaux longitudinaux relativement lâches présentant relativement peu de faisceaux radiaux (*Rhomphaiodon nicolensis*, R. ("*Hybodus*") *minor*, *Synechodus rhaeticus*, and *Grozonodon candaudi*, Cuny & Risnes 2005), et à cela s'ajoute parfois un épaissement du SLE chez certains néosélaciens d'affinités incertaines comme *Pseudocetorhinus pickfordi* (Cuny, 1998). Quant à *Mucrovenator minimus*, il présente un émailloïde où les faisceaux radiaux sont prédominants (Cuny *et al.*, 2001). Au contraire, tous les néosélaciens post-triasiques étudiés jusqu'à présent, Synéchodontiformes ou non, possèdent un PBE composé de faisceaux longitudinaux formant un réseau dense traversé par de nombreux faisceaux radiaux, le tout surmonté d'un fin SLE (*Paraorthacodus eocaenus*, *Striatolamia macrota* [Cuny & Risnes, 2005], *Carcharocles megalodon* [Bendix-Almgreen, 1983] et *Anomotodon novus* [Fig. 11]). Cette transition semble se faire de manière assez brutale puisque des Galea basaux tels que *Agaleus dorsetensis* du Sinémurien d'Europe possèdent déjà un émailloïde de type « moderne » (Fig. 12, 13).

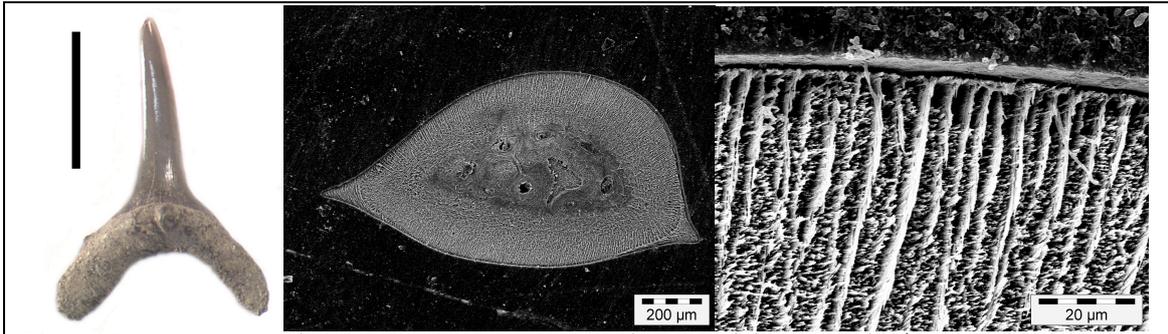


Fig. 11 : *Anomotodon novus* provenant de Muddy Creek (Virginie, U.S.A., Nanjemoy Formation, Eocène inférieur). A gauche : dent antérieure en vue linguale avant préparation. Barre d'échelle : 5 mm. Au centre : coupe transverse d'une dent traitée 5 s dans de l'HCl dilué à 4%. A droite, détail du PBE montrant l'abondance des faisceaux radiaux, surmonté d'un fin SLE.

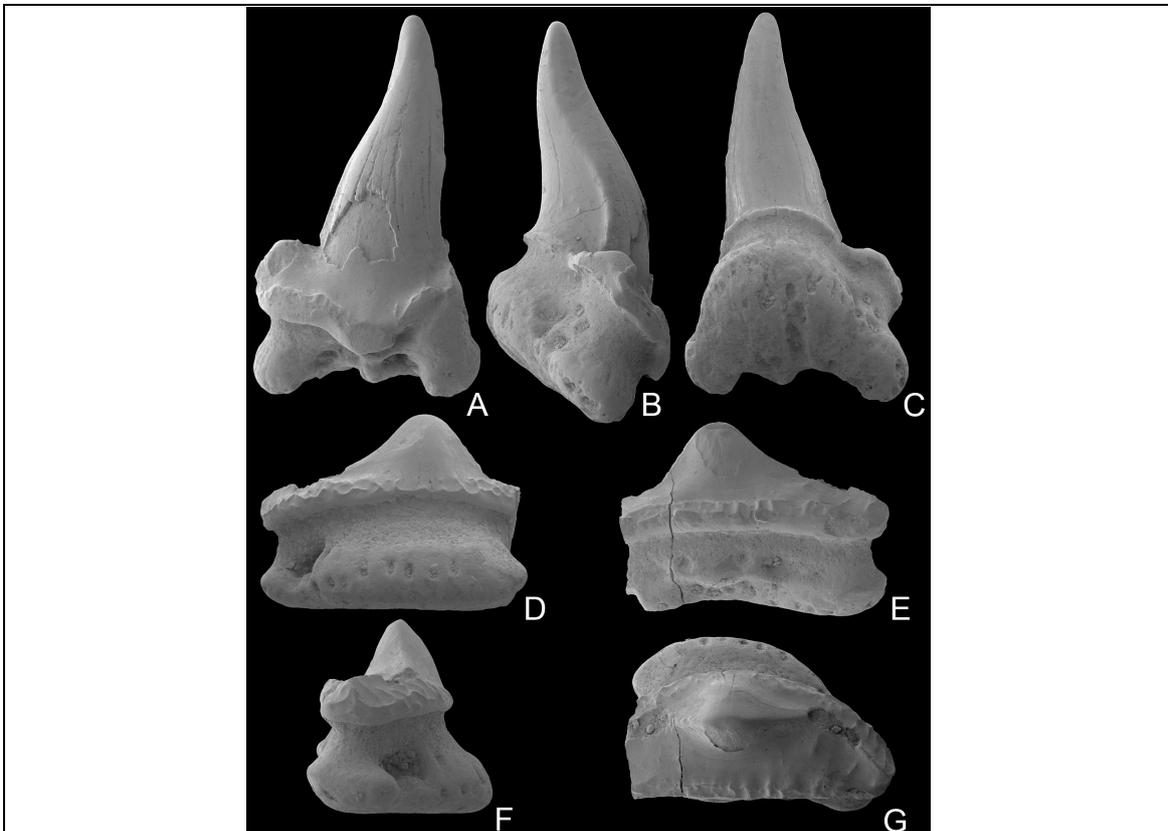


Fig. 12. Dents Parasympysaire et postérieure d'*Agaleus dorsetensis* Duffin & Ward, 1983 du Pliensbachien de l'île de Bornholm, Danemark. A-C. Dent Parasympysaire en vue A : labiale, B : mésiale, et C : Baso-linguale. D-G : Dent postérieure incomplète en vue D : linguale, E : labiale, F : latérale et G : occlusale. Toutes les dents X 6. Photographies de Jan Rees.

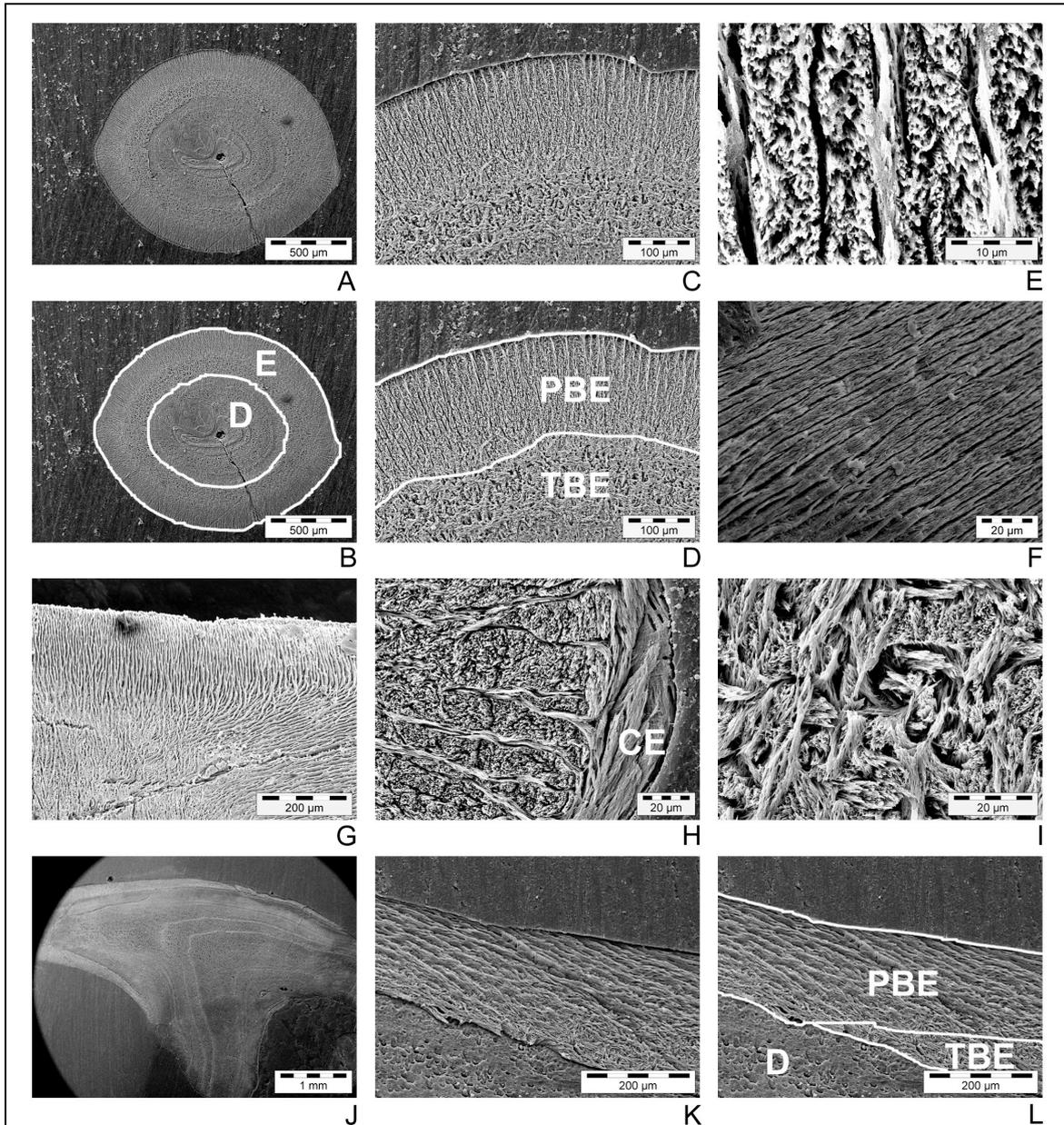


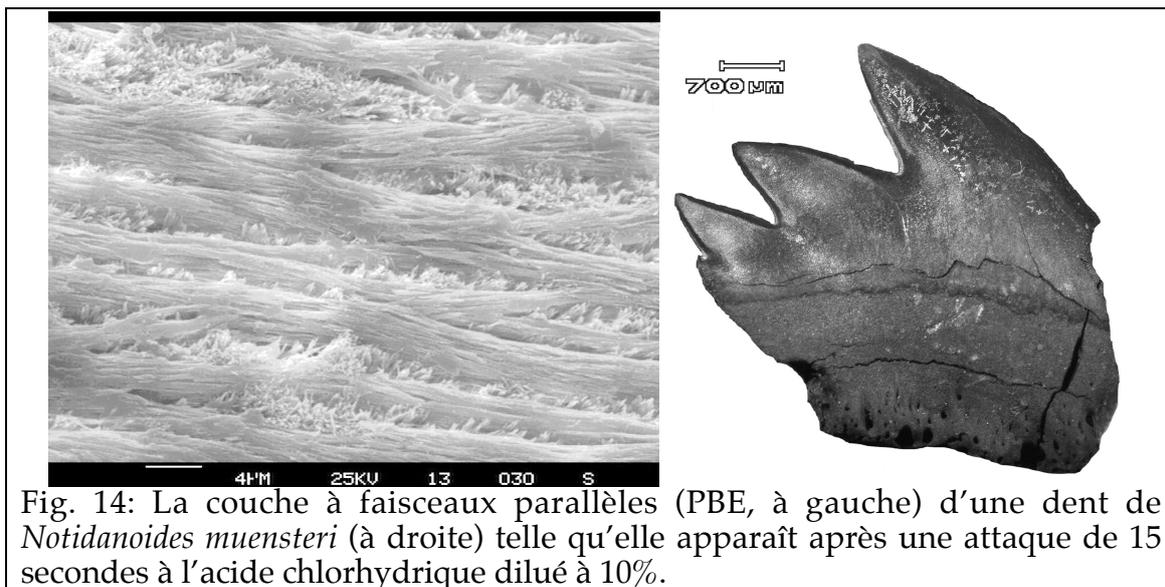
Fig. 13. Microstructure des dents d'*Agaleus dorsetensis* Duffin & Ward, 1983. **A, B** : Coupe transverse de la cuspid principale. **C, E** : Coupe transverse de l'émailloïde. **E** : Détail de la coupe transverse du PBE. **F** : Vue de surface du PBE après une attaque de la dent durant 5 s dans de l'HCl dilué à 4%. **G** : Vue de surface de la carène de la couronne montrant le changement d'orientation des faisceaux de microcristaux à ce niveau. La dent a été traitée durant 35 s dans de l'HCl dilué à 4%. **H** : Coupe transverse de l'émailloïde au niveau d'une carène. **I** : Détail du TBE en coupe transverse. **J** : Coupe longitudinale de la dent. **K, L** : Coupe longitudinale de l'émailloïde dans la partie basale de la couronne, montrant la disparition du TBE. CE – carène; D – dentine; E – émailloïde; PBE – émailloïde à faisceaux parallèles, TBE – émailloïde à faisceaux enchevêtrés.

La position systématique des Synechodontiformes a fait l'objet de vifs débats ces dernières années. Sur la base de leur morphologie dentaire, Duffin &

Ward (1993) considèrent les Synechodontiformes comme appartenant aux Squalea, et étant proches des Hexanchiformes. Ce point de vue semble supporté par la morphologie du neurocrâne et des denticules dermiques du genre *Sphenodus* (Böttcher & Duffin, 2000, mais voir Maisey *et al.*, 2004 pour un point de vue différent) bien que d'autres caractères crâniens, notamment au niveau du système de suspension des mâchoires de *Synechodus*, semble favoriser la classification des Synechodontiformes comme appartenant aux Galea (Maisey, 1985; Maisey *et al.*, 2004). Les Synechodontiformes sont donc considérés selon les auteurs comme:

- monophylétiques et placés au sein des Squalea (Duffin & Ward, 1993)
- séparés en deux avec les palaeospinacidae (*Synechodus* et *Paraorthacodus*) placés au sein des Galea et les Orthacodontidae (*Sphenodus*) placé au sein des Squalea (Cappetta, 1987)
- non monophylétiques, mais appartenant tous aux Galea (Maisey *et al.*, 2004).
- Monophylétiques et représentant le groupe-frère des Galea + Squalea (Maisey, 1985; de Carvalho, 1996).

De plus, la position de formes triasiques au sein des Synechodontiformes, tels *Synechodus rhaeticus* ou *Grozonodon candaudi*, est pour l'instant incertaine lorsque l'on prend en compte la microstructure de leur émailloïde ou le système de vascularisation de leur racine. Une révision complète des Synechodontiformes est donc nécessaire. Si les Synechodontiformes sont considérés comme des Squalea (Duffin & Ward, 1993) ou comme le groupe frère des Galea + Squalea (de Carvalho, 1996), un PBE présentant un arrangement des faisceaux longitudinaux denses et compacts traversés par de nombreux faisceaux radiaux a dû évoluer de manière convergente chez les Lamniformes et les Synechodontiformes, peut-être comme une adaptation mécanique pour résister aux forces de tensions chez des requins possédant une dentition de type arracheur. Dans ce cas de figure, ce PBE n'apporterait donc qu'une information phylogénétique limitée. Cependant, *Agaleus*, dont les dents possèdent un tel PBE, ne présentent pas une dentition de type arracheur, mais de type agrippeur. L'apparition d'un tel PBE s'explique alors difficilement chez cette forme. Par contre, si on accepte l'hypothèse que les Synechodontiformes, monophylétiques ou non, sont des Galea (Maisey *et al.*, 2004), tout comme *Agaleus*, alors ce type de PBE pourrait être une synapomorphie des Galea. Cette hypothèse est cependant difficile à démontrer dans l'état actuel de nos connaissances car trop peu de dents de Squalea ont été étudiées du point de vue de la microstructure de leur émailloïde. De plus, une dent de *Notidanoïdes muensteri* (Squalea, Hexanchiformes) du Callovien des falaises des Vaches Noires (Normandie, France) présente un PBE d'apparence très dense (Fig. 14), mais la densité des faisceaux radiaux ne fût pas étudiée (Cuny, 2004). Cette hypothèse aurait également comme conséquence d'exclure toutes les formes triasiques des Synechodontiformes, puisqu'aucune ne possède ce caractère, mais comme il a été dit plus haut, la position phylogénétique de ces formes est de toutes façons problématique dans l'état actuelle de nos connaissances.



Pour l'instant donc, il semble qu'un émailloïde de type « moderne » apparaisse brutalement à la base du Jurassique, tandis que les néosélaciens triasiques présentent un émailloïde avec une organisation moins régulière et plus variable. Cependant, la plupart des dents étudiées appartiennent aux Galea et il apparaît pour l'instant difficile de savoir si cet émailloïde de type « moderne » est caractéristique de ce super-ordre en l'absence d'études approfondies des dents de Squalea. Les dents de Synechodontiformes du Jurassique nécessitent également de plus amples études afin de comparer la microstructure de leur émailloïde avec celle des formes triasiques. Il est en effet possible que l'acquisition d'un émailloïde de type « moderne » se soit fait de manière progressive au sein de cet ordre. *Paraorthacodus eoceanus*, le seul Synechodontiformes à avoir été étudié en détail pour le moment, date en effet du Paléocène. *Synechodus occultidens*, du Pliensbachien, présente cependant un PBE d'aspect très compact (Fig. 2).

3.3. Microstructure de l'émailloïde et apparition d'une dentition de type coupeur chez les hybodontes.

Comme nous l'avons vu plus haut, les hybodontes n'ont développé une dentition de type coupeur qu'au Jurassique supérieur/Crétacé inférieur, soit près de 220 millions d'années après leur apparition au Dévonien supérieur. Les premiers néosélaciens apparaissent au cours du Permien (Ivanov, 2000), mais ils développent une dentition de type coupeur dès le Jurassique basal avec *Hexanchus arzoensis* du Sinémurien supérieur de Suisse (de Beaumont, 1960 ; Rees, 2000), soit moins de 70 millions d'années après leur apparition dans le registre fossile. La structure de l'émailloïde des dents des hybodontes et des néosélaciens étant très différente, on peut supposer que l'absence d'une dentition de type coupeur pendant fort longtemps au sein de la lignée des hybodontes est en partie due à cette différence de structure. Afin de tester cette

hypothèse, j'ai étudié la microstructure de l'émailloïde des dents de *Priohyodus* et de *Thaiodus* afin de voir si on pouvait mettre en évidence des différences notables avec les autres hybodontes.

Les dents d'hybodontes dont la microstructure de l'émailloïde a été étudiée jusqu'à présent (*Polyacrodus*, *Acrodus*, *Palaeobates*, *Lissodus*) présentent en général un SCE composé de microcristaux de fluorohydroxyapatite ne présentant pas d'orientation particulière, bien que des faisceaux rudimentaires puissent apparaître dans la partie inférieure de cet émailloïde (Rieppel, 1981 ; Cuny *et al.*, 2001 ; Cuny & Risnes, 2005). Au contraire, les dents de *Priohyodus* que j'ai pu étudier, provenant de Tunisie et de Lybie, présentent un émailloïde extrêmement compact dont les microcristaux d'hydroxyapatite sont orientés perpendiculairement à la surface de la dent (Fig. 15, à gauche et au centre).

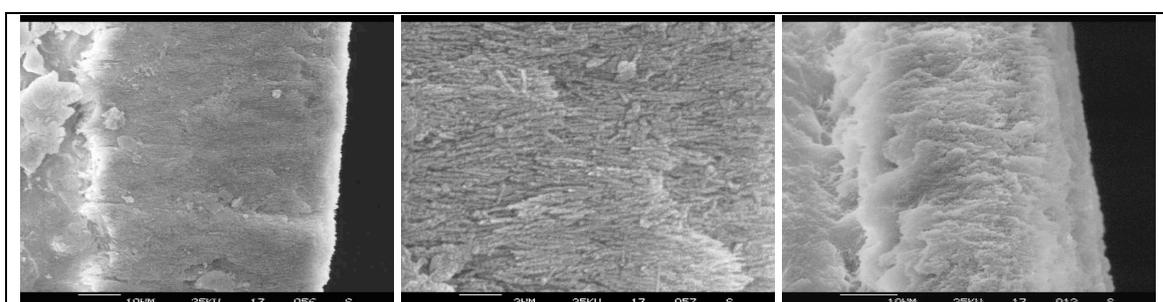


Fig. 15 : A gauche : émailloïde d'une dent cassée de *Priohyodus arambourgi* de Jebel Nefusa (Formation des grès de Chicla, Aptien-Albien, Lybie) traitée 5 s dans de l'HCl dilué à 10%. Au centre : Emailloïde de la même dent vu à plus fort grossissement. A droite : émailloïde d'une dent cassée de *Thaiodus ruchae* de Khok Pha Suam (Formation Khok Kruat, Aptien, Thaïlande) traitée 95 s dans de l'HCl dilué à 10%.

Les dents de *Thaiodus* présentent un caractère intermédiaire (Fig. 15, à droite). On peut observer une tendance à l'alignement des microcristaux d'hydroxyapatite selon une direction perpendiculaire à la surface plus nette que chez *Polyacrodus*, *Acrodus*, *Palaeobates* et *Lissodus*, mais l'émailloïde n'atteint pas la même densité que chez *Priohyodus*. Il est intéressant de noter que *Thaiodus* a développé une denture de type coupeur en gardant des dents basses, au contraire de *Priohyodus*. Un SCE composé de microcristaux ne présentant pas d'orientation particulière est très efficace pour dissiper les forces de compressions (Preuschoft *et al.*, 1974) tandis que l'alignement des microcristaux rend la structure plus résistante aux forces de tensions. La structure de l'émailloïde des dents d'hybodontes les prédisposait donc à des régimes durophages, et cela se vérifie dans la majorité des genres recensés à ce jour : *Lissodus*, *Acrodus*, *Asteracanthus*, *Heteroptychodus*, *Isanodus* etc... L'apparition de régimes plus spécialisés nécessite au préalable une réorganisation de ce tissu, ce qui probablement explique l'apparition tardive de denture de type coupeur au sein des hybodontes. Cependant, il semble qu'en plus d'une réorganisation de l'orientation des microcristaux, il faut ajouter une compaction de la structure pour que la dent puisse atteindre une certaine hauteur tout en résistant à des forces de tensions importantes. Cela explique que parmi les trois hybodontes

ayant développés une denture de type coupeur, deux l'ont fait en conservant des dents basses (*Thaiodus* et *Pororhiza*). Si cette hypothèse est correcte, les dents de type arracheur que l'on trouve chez *Egertonodus basanus* et *Hybodus ensis* possèdent vraisemblablement un SCE à structure compacte. De futures études devront confirmer ce fait avant que nous ne puissions correctement interpréter les tendances évolutives de l'émailloïde des requins hybodontes.

En tous cas, la présence d'un PBE chez les téléostéens ayant développé une dentition de type coupeur (Sphyrnidae, Characidae, Reif, 1978) semble bien confirmer la relative difficulté de développer une telle dentition sans développer auparavant un PBE.

3.4. Microstructure de l'émailloïde des dents de raies.

Fort peu de travaux ont été réalisés sur la microstructure de l'émailloïde des dents de raies, et les seules dents que j'ai eu l'occasion d'étudier appartiennent à des Myliobatiformes (*Myliobatis*, *Paramobula* et *Plinthicus*). Cependant ces travaux préliminaires, et non encore publiés, indiquent la présence d'un émailloïde extrêmement fin chez les batoïdes, composé de microcristaux de fluorohydroxyapatite ne présentant aucune orientation préférentielle et aucune tendance à s'aggréger en faisceaux (Fig. 16). Si l'on compare avec les hybodontes, le groupe frère des néosélaciens (Maisey *et al.*, 2004), il semblerait donc que l'on puisse distinguer deux tendances évolutives au sein des néosélaciens. D'une part les requins modernes présentant une complexification de la microstructure de l'émailloïde, et d'autre part les raies présentant au contraire une microstructure extrêmement simple par rapport à celle des hybodontes. Cependant cette simplification de la microstructure pourrait être un caractère restreint aux Myliobatiformes. De plus, les raies que j'ai eu l'occasion d'étudier sont très spécialisées et adaptées soit à un régime durophage (*Myliobatis* et *Paramobula*), soit planctonophage (*Paramobula*). Avant de tirer des conclusions sur l'évolution de ce tissu au sein des raies, l'étude des formes primitives telles les Rhinobatidae et les Rhynchobatidae, ainsi que des Rajidae, est nécessaire. Il est cependant intéressant de noter que l'étude des Archaeobatidae (Delsate, 2003 ; voir chapitre 1.4) conforte l'idée de la présence d'un émailloïde très simple chez les toutes premières raies.

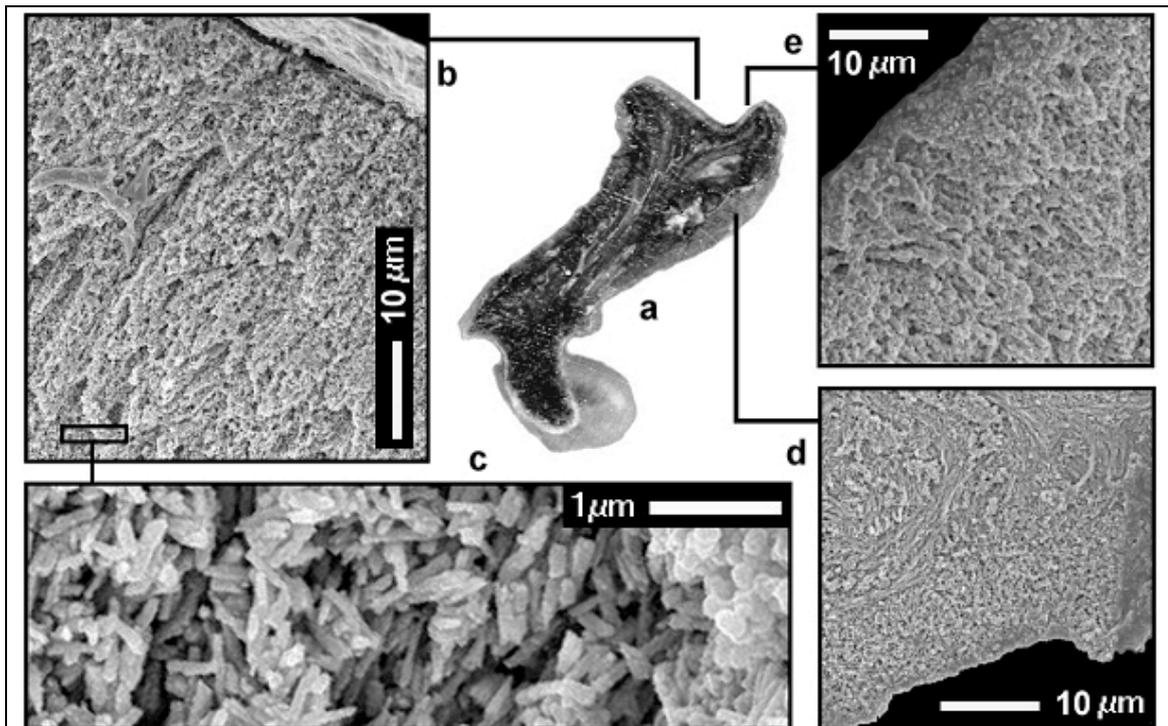


Fig. 16 : Microstructure de l'émailloïde d'une dent de *Plinthicus stenodon* du Miocène inférieur du Caroline du Nord (USA, Formation de la Pungo River). **a** : coupe transverse d'une dent latérale traitée 40 s à l'HCl dilué à 10%. **b** : Coupe de l'émailloïde sur la face occlusale de la couronne. **c** : Détail de la base de l'émailloïde vue en **b**, montrant de petits cristaux de fluorohydroxyapatite ne dépassant pas $0,5 \mu\text{m}$ de long, sans orientation particulière. **d** : Coupe de l'émailloïde sur la face linguale de la dent. **e** : Coupe de l'émailloïde sur la face labiale de la crête occlusale de la dent. Photos : Gilles Cuny. Montage : Jim Bourdon.

3.5. Conclusions

Les données disponibles pour l'instant montrent une grande variabilité dans la microstructure de l'émailloïde des élastomobranches, mais on arrive désormais à discerner certaines tendances dans l'évolution de ce tissu, tel que la complexification de l'émailloïde de l'ensemble Galea + Squalea en un émailloïde à trois couches auquel s'oppose la simplification et la réduction de ce tissu chez les raies. Cependant, il reste encore beaucoup à faire pour comprendre les différentes étapes qui ont conduit aux tissus modernes. Il reste de nombreux taxons dont les dents n'ont pas encore été étudiées en détail, mais surtout les relations phylogénétiques des formes les plus primitives restent encore mal comprises aujourd'hui, et l'absence de squelettes fossiles, dû à la fragilité du cartilage, ne facilite pas l'établissement d'une phylogénie stable. Les dents isolées n'apportent en effet qu'une information phylogénétique limitée (Shimada, 2005). Il n'en reste pas moins que l'on peut observer un changement

nette dans la microstructure de l'émailloïde de l'ensemble Galea + Squalea à la limite Trias-Jurassique.

On commence également à comprendre les mécanismes qui modèlent l'apparence de la surface des dents de ces requins, même si à nouveau leur histoire est difficile à retracer avec précisions par manque d'un environnement phylogénétique stable. La réduction du nombre de sites de minéralisation précoces à la surface de l'émailloïde semble cependant une tendance bien établie au cours de l'histoire des Squalea + Galea. Il reste cependant à démontrer s'il y a un lien entre une minéralisation précoce en surface de l'émailloïde et la différenciation d'un émailloïde complexe à trois couches.

Le rôle de la microstructure de l'émailloïde ne doit en tous cas pas être sous-estimé dans les mécanismes de radiations adaptatives des élasmobranches. La relative homogénéité de la morphologie dentaires des hybodontes, qui les a cantonné essentiellement à des régimes alimentaires durophages au cours de leur histoire, semble bien être lié à la relative simplicité de leur émailloïde comme en témoigne l'apparition fort tardive d'une dentition de type coupeur au sein de cette lignée. On retrouve la même tendance chez les raies. La diversité de morphologie dentaire chez l'ensemble Squalea + Squalea, ou chez les actinoptérygiens qui possèdent également une microstructure complexe, est frappante en comparaison.

CONCLUSIONS GENERALES ET PERSPECTIVES

Il ressort de ce travail que nous avons réalisé des progrès dans notre compréhension des premiers pas de l'évolution des requins modernes, ainsi que de l'impact de leur développement sur l'évolution des hybodontes. Les premiers néosélaciens sont apparus au Permien, mais ne représentent qu'une quantité négligeable des faunes de requins jusqu'au Trias supérieur. Ils se diversifient pour la première fois à cette époque, et cette diversification semble liée à l'extension de mers peu profondes durant la transgression rhétienne. Cependant, cette première phase de diversification ne concerne que des lignées aujourd'hui éteintes, et l'apparition des premiers ordres modernes n'intervient qu'au cours du Jurassique inférieur. Afin de mieux comprendre les mécanismes de cette première phase de diversification, une révision complète des *Synechodontiformes* est cependant nécessaire. La position de cet ordre, probablement paraphylétique, au sein de l'arbre phylogénétique des néosélaciens est en effet sujet à caution. De plus, le contenu de cet ordre est actuellement problématique. Les différences de microstructure de l'émailloïde dentaire entre « *Synechodus* » *rhaeticus* et « *S.* » *incrementum* d'une part, et *Synechodus dubrisiensis* et *Synechodus occultidens* d'autre part indique que nous avons probablement à faire à deux genres différents. Leur morphologie dentaire très proches indiquerait cependant que probablement ces quatre espèces appartiennent à la même famille, celle des *Palaeospinacidae*. Mais comment alors expliquer une telle différence dans leur microstructure dentaire ? Il est possible que les structures observées chez les dents de « *S.* » *incrementum* soit liées à des problèmes de recristallisation de cette dent, car les cristaux formant l'émailloïde des dents sur les planches de l'article de Johns *et al.* (1997) apparaissent anormalement grands, mais cela est fort peu probable concernant les dents de « *S.* » *rhaeticus* puisque des dents provenant de deux gisements (Lons-le-Saunier en France et Holwell en Angleterre) ont été étudiées avec des résultats similaires. Doit-on y voir une convergence dans le développement d'un émailloïde à trois couches entre les *Synechodontiformes* et le reste des *Galea* + *Squalea*, ces deux groupes ayant acquis cet émailloïde indépendamment ? Est-ce que cette structure particulière est le résultat d'une adaptation précoce à un régime durophage d'une partie de la famille des *Palaeospinacidae*, cette expérimentation disparaissant à la fin du Trias ? Ou est-ce que « *S.* » *rhaeticus* et « *S.* » *incrementum* ne sont pas des *Synechodontiformes*, mais des formes plus primitives n'ayant pas encore complètement développé un émailloïde à trois couches ? On aurait en ce cas une forte convergence de la morphologie dentaire entre ces « *Synechodus* » triasiques et les *Synechodus* plus récent, peut-être parce que cette morphologie représenterait la morphologie primitive pour les néosélaciens. Notre compréhension des *Synechodontiformes*, ou devrais-je dire notre incompréhension de ce groupe, ne nous permet pas pour l'instant de répondre à ces questions. Des études plus approfondies de la microstructure de l'émailloïde des formes post-Jurassiques, incluant *Synechodus*, *Paraorthacodus* et *Sphenodus*, sont nécessaires pour évaluer la variabilité de ce tissu au sein de ce groupe, et pour ensuite faire des comparaisons dignes d'intérêt avec les formes triasiques. Cela serait également l'occasion d'étudier

l'effet de la taille des dents sur la microstructure de l'émailloïde dentaire. Il y a là un sujet de thèse potentiellement très intéressant.

Le second point nécessitant un effort de recherche concerne les Batoidea. Comme il est désormais bien démontré qu'ils représentent le groupe frère des Squalea + Galea, ils sont apparus dès le Permien, en même temps que les premiers Synchodontiformes. Cependant, les premières dents de raies n'apparaissent dans le registre fossile que lors du Jurassique inférieur, laissant un vide dans leur histoire d'au moins 55 millions d'années. De plus, ces premières raies, les Archaeobatidae, apparaissent morphologiquement assez proche de celles des Rhinobatidae, ce qui n'est pas sans poser un problème car les dernières analyses des relations phylogénétiques au sein des Batoidea place les Torpediniformes, et non les Rajiformes auxquels appartiennent les Rhinobatidae, en position basal sur le cladogramme (McEachran & Aschliman, 2004 ; Musick & Ellis, 2005). Hors les Torpediniformes n'apparaissent pas dans le registre fossile avant le Paléocène (Cappetta, 1987 ; Kriwet & Benton, 2004). Comme nous l'avons vu précédemment, de possibles Batoidea basaux sont peut-être présents dans le Trias supérieur (*Vallisia coppi* et *Doratodus tricuspoidatus*) et leurs dents ne ressemblent pas spécialement à celles des Archaeobatidae, qui sont déjà relativement spécialisés vers un régime durophage. Le problème est qu'elles ne ressemblent pas non plus à celles des Torpediniformes. Cependant, les Torpediniformes possèdent une dentition de type agrippeur et il serait intéressant d'étudier la possibilité pour de telles dents de dériver d'un modèle *Vallisia/Doratodus* et peut-être d'identifier des formes intermédiaires dans le registre fossile. De plus, ni l'ultrastructure de l'émailloïde des dents des Torpediniformes, ni celles des Rhinobatidae ont été étudiées pour l'instant, et on ne peut faire de comparaisons avec *Vallisia*. Il y a donc là encore un sérieux effort de recherche à fournir, qui à nouveau pourrait servir de base pour un travail de thèse.

La radiation des néosélaciens n'a que relativement peu affecté les hybodontes au cours du Trias qui restent à cette époque les requins dominants. D'après la plupart des auteurs, les néosélaciens commencèrent à supplanter les hybodontes au cours du Jurassique pour finalement les évincer complètement à la fin du Crétacé (Thies & Reif, 1985 ; Reif, 1988). Cependant, les données accumulées ces dernières années dans le Crétacé inférieur de Tunisie et de Thaïlande semblent indiquer des hybodontes en pleine diversification à cette époque, et non pas une lignée moribonde sur le déclin. On voit en effet apparaître à cette époque un nouveau type dentaire, le type coupeur, ainsi que de nombreux nouveaux genres alors qu'en terme de nombre de genres le Jurassique et le Trias sont des périodes plutôt stables. On décompte ainsi 10 genres d'hybodontes dans le Trias (*Hybodus*, *Acrodus*, *Asteracanthus*, *Reticulodus*, *Lissodus*, *Lonchidion*, *Diplolochidion*, *Palaeobates*, *Polyacrodus* et *Steinbachodus*) tandis qu'on en décompte 20 durant le Crétacé (*Hybodus*, *Egertonodus*, *Pororhiza*, *Priohybodus*, *Thaiodus*, *Asteracanthus*, *Lissodus*, *Lonchidion*, *Vectiselachos*, *Hylaeobatis*, *Parvodus*, *Diabodus*, *Steinbachodus*, *Polyacrodus*, *Ptychodus*, *Heteroptychodus*, *Isanodus*, et trois genres non encore nommés dans la Formation Khok Kruat en Thaïlande) (Cuny *et al.*, 2001, 2004, 2005, sous presse ; Heckert, 2004 ; Murry & Kirby, 2002 ; Rees & Underwood, 2002). On note également des

innovations importantes chez les formes durophages, comme *Tribodus*, qui développe une dentition fort similaire à celle des raies actuelles et une suspension de la mâchoire de type hyostylique (Maisey & de Carvalho, 1997). On notera également le succès de *Ptychodus* au Crétacé, même si le fait que ce soit un hybodont ne fait pas l'unanimité au sein de la communauté paléontologique pour l'instant (Cuny *et al.*, 2005, sous presse ; Maisey *et al.*, 2004). En fait, il semblerait que l'on assiste au cours du Jurassique et du Crétacé inférieur à un ré-équilibre des faunes de requins. Les hybodontes se développent essentiellement dans les milieux côtiers et d'eau douce, tandis que les néosélaciens, nageurs plus efficaces grâce à leurs vertèbres calcifiées, se diversifient en milieu marin ouvert, notamment avec les Lamniformes. Le déclin des hybodontes au cours du Crétacé avant leur extinction finale à la fin de cette période n'est donc certainement pas du uniquement à un phénomène de compétition entre hybodontes et néosélaciens, même si on ne peut nier cette compétition. Un travail important reste à faire pour affiner un modèle de co-évolution entre néosélaciens et hybodontes entre l'Aptien et le Maastrichtien prenant en compte les données paléoclimatiques et paléogéographiques pour comprendre ce qui a détruit l'équilibre qui semblait s'établir entre ces deux lignées au Crétacé inférieur.

Les travaux sur les premiers stades de l'évolution des néosélaciens, et leur influence sur celle des hybodontes, a mis en avant l'intérêt de l'étude de la microstructure de l'émailloïde dentaire, à la fois pour mieux identifier les affinités phylogénétiques de dents isolées, mais aussi pour mieux comprendre les adaptations de certaines lignées à des régimes alimentaires donnés. Cependant, afin de mieux comprendre l'évolution de ce tissu, il sera nécessaire dans le futur de faire un effort particulier sur l'étude de la microstructure des dents des *Squalea* et des *Batoidea*, fossiles et actuels. Il est en effet nécessaire de savoir si la microstructure des *Squalea* peut se différencier de celle des *Galea* ou des *Synechodontiformes* pour mieux comprendre l'évolution d'un émailloïde complexe au sein de ce groupe. Il est également nécessaire d'étudier les raies primitives afin de tester l'hypothèse d'une réduction de leur émailloïde par rapport à celui des hybodontes. On a donc là-encore de potentiels sujets de thèses.

La conclusion générale de ce travail est en fait la démonstration de l'intérêt de coupler études morphologiques et études de microstructure afin d'augmenter le signal phylogénétique des dents isolées de Chondrichthyes. Une méthode qui pourrait d'ailleurs fort bien s'appliquer à l'étude des dents isolées d'Osteichthyes. Il nous reste cependant encore beaucoup à faire pour comprendre le détail de l'évolution des chondrichthyens mésozoïques.

REMERCIEMENTS

Les travaux de recherches menés ces 10 dernières années ont été possible grâce à de nombreux financements, et il m'est agréable de remercier mes principaux bailleurs de fond: La bourse Marie Curie ERBFMBICT950059 de la Communauté européenne, la bourse britannique du NERC GR3/11124, le Danish Natural Science Research Council, le TRF-CNRS Special Program for Biodiversity Research and Training Programme (BRT/BIOTEC/NSTDA) Grant BRT R_245007, la fondation Carlsberg, le Department of Mineral Resources à Bangkok, l'Université de Maha Sarakham, La Jurassic foundation, le programme ECLIPSE, ainsi que la fondation National Geographic.

Une grande partie de ce travail n'aurait pas été possible sans les nombreuses personnes, amateurs ou professionnels, qui ont bien voulu me fournir des dents d'élasmodontes, actuelles ou fossiles, afin d'en étudier la microstructure de l'émailloïde. Il m'est donc particulièrement agréable de remercier ici John Bell, Thierry et Pascal Borne, Jim Bourdon, Silvio Brandt, Arnaud Brignon, Carol Cubbage (University of Pennsylvania), Sharon et Mike Curtis, Dominique Delsate, Chris Duffin, Paul Elkin (Bath Royal Litterary and Scientific Institution), Jim Ellis (The Centre for Environment, Fisheries and Aquaculture Science), Jérôme Enos, Pascal Godefroit (Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique), Alison Longbottom (Natural History Museum, London), Thierry Malvesy (Musée d'histoire Naturelle et de géologie de Lille), Michel Martin (Musée d'Histoire Naturelle de Boulogne-sur-Mer), Wolfgang Munk, Elizabeth et Gérard Pennetier, Olivier Rieppel (Field Museum, Chicago), Andrea Tintori (Université de Milan) et David Ward.

Je ne saurais oublier de remercier Eric Buffetaut, qui n'a cessé de soutenir mes recherches depuis la fin de ma thèse de doctorat et m'a associé à nombre de ses projets de recherches, tant en Thaïlande qu'en Tunisie. Il m'est également fort agréable de remercier ici Michael J. Benton qui m'a accueilli durant 5 ans à l'Université de Bristol, et qui a continué à me soutenir dans mes recherches par la suite.

Mes travaux en Thaïlande n'aurait pas été possible sans l'amitié de Varavudh Suteethorn, ainsi que toutes les personnes qui m'ont aidé sur le terrain, à Phu Kum Khao, à l'Université de Maha Sarakham ou ailleurs: Nareerat Boonchai, Pasakorn Bunchalee, Lionel Cavin, Suwanna Chitsing, Julien Claude, Wanchai De-Eknamkul, Utoomporn Deesri, Angkhana Inarn, Pratueng Jintasakul, Suchada Kamha, Teeraporn Katisart, Sasidhorn Khansubha, Komsorn Lauprasert, Jean Le Loeuff, Marc Philippe, Chantima Piyapong, Tida Saenyamoon, Reon Somana, Christel Souillat, Paladej Srisuk, Suravech Suteethorn, Naramese Teerarungsigul, Haiyan Tong, et Somkiat Trisivakul.

Je remercie également Habib Algene, Mustapha Ben Hadj Ali, Emmanuel Fara, Serge Ferry, Tarek Mabrouk, Faouzzi Nasri, Mohamed Ouaja, Lars Schmitz, Dorra Srarfi, et Haiyan Tong pour l'aide qu'ils m'ont apporté sur le projet tunisien.

Merci également à mes collègues suédois Jan Rees et Johan Lindgren pour nos discussions stimulantes à Copenhague.

Alexandre Averianov m'a ouvert ses collections à l'Institut zoologique de Saint Petersburg. Merci à lui pour son accueil.

Enfin, il me reste à remercier ma femme, Samira, pour son incroyable patience à mon égard.

Ces dix dernières années ont été pour moi une palpitante aventure où j'ai eu l'occasion de croiser nombre de gens attachants dans de nombreux pays. Il ne m'est pas possible de les remercier tous ici, et j'espère que ceux que j'ai oublié ci-dessus sauront me pardonner.

BIBLIOGRAPHIE

- Agassiz, L., 1836-44. Recherches sur les Poissons fossiles. Tome III concernant l'histoire de l'ordre des Placoïdes. Neuchâtel et Soleure, Imprimerie de Petitpierre.
- Arnason, U., Gullberg, A. and Janke, A., 2001. Molecular phylogenetics of gnathostomous (jawed) fishes: old bones, new cartilage. *Zoologica Scripta*, 30: 249-255.
- Averianov, A. and Skutschas, P., 2000. A eutherian mammal from the Early Cretaceous of Russia and biostratigraphy of the Asian Early Cretaceous vertebrate assemblages. *Lethaia*, 33: 330-340.
- Beaumont, G. de, 1960. Contribution à l'étude des genres *Orthacodus* Woodw. et *Notidanus* Cuv. (Selachii). *Mémoires suisses de Paléontologie*, 77: 1-46.
- Bendix-almgreen, S.E., 1983. *Carcharodon megalodon* from the Upper Miocene of Denmark, with comments on elasmobranch tooth enameloid: coronoid. *Bulletin of the Geological society of Denmark*, 32: 1-32.
- Böttcher, R. and Duffin, C.J., 2000. The neoselachian shark *Sphenodus* from the Late Kimmeridgian (Late Jurassic) of Nusplingen and Egesheim (Baden-Württemberg, Germany). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, serie B (Geologie und Paläontologie)*, 283: 1-31.
- Camhi, M., Fowler, S., Musik, J., Brautigam, A. and Fordham, S., 1998. Sharks and their relatives. Ecology and conservation. Occasional papers of the IUCN species survival commission, 20: 1-39.
- Candoni, L., 1995. Deux faunes inédites de sélaciens dans le Jurassique terminal français - Premiers résultats stratigraphiques. *Bulletin trimestriel de la Société géologique de Normandie et des amis du Muséum du Havre.*, 82(3): 29-49.
- Cappetta, H., 1987. Chondrichthyes II: Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. *Handbook of Paleichthyology*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 193 pp.
- Cappetta, H., Buffetaut, E., Cuny, G. and Suteethorn, V., sous presse. A new elasmobranch assemblage from the Lower Cretaceous of Thailand. *Palaeontology*.
- Cappetta, H., Buffetaut, E. and Suteethorn, V., 1990. A new hybodont from the Lower Cretaceous of Thailand. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 1990(11): 659-666.
- Carvalho, M.R. de, 1996. Higher-level elasmobranch phylogeny, basal squalians, and paraphyly. In: Stiassny, M.L., Parenti, L.R. and Johnson, G.D. (eds.), *Interrelationships of fishes*, Academic Press, San Diego, 35-62.
- Carvalho, M.R. de, Maisey, J.G. and Grande, L., 2004. Freshwater stingrays of the Green River Formation of Wyoming (early Eocene), with the description of a new genus and species and an analysis of its phylogenetic relationships (Chondrichthyes: Myliobatiformes). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 284: 1-136.
- Casier, E., 1947a. Constitution et évolution de la racine dentaire des Euselachii. 1. Note préliminaire. *Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique*, 23(13): 1-15.

- Casier, E., 1947b. Constitution et évolution de la racine dentaire des Euselachii. 2. Etude comparative des types. *Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique*, 23(14): 1-32.
- Casier, E., 1947c. Constitution et évolution de la racine dentaire des Euselachii. 3. Evolution des principaux caractères morphologiques et conclusions. *Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique*, 23(15): 1-45.
- Casier, E., 1969. Addenda aux connaissances sur la faune ichthyologique de la série de Bokungu (Congo). *Musée royal de l'Afrique Centrale - Tervuren, Belgique, Annales, Série in 8 - Sciences géologiques*, 62: 1-20.
- Chen, L. and Cuny, G., 2003. Discovery of the Middle-Late Triassic elasmobranch ichthyoliths from Guanling area, Guizhou, SW China. *Geological Bulletin of China*, 22(4): 236-247.
- Cione, A.L. and Reguero, M.A., 1998. A middle Eocene basking shark (Lamniformes, Cetorhinidae) from Antarctica. *Antarctic Science*, 10(1): 83-88.
- Compagno, L.J.V., 2003. *Sharks of the Order Carcharhiniformes*. The Blackburn Press, Caldwell.
- Courel, L., 1973. Modalités de la transgression mésozoïque: Trias et Rhétien de la bordure Nord et Est du Massif Central français. *Mémoires de la Société Géologique de France, nouvelle série*, 52(118): 1-152.
- Cuny, G., 1995. Révision des faunes de vertébrés du site de Provençères-sur-Meuse (Trias terminal, Nord-Est de la France). *Palaeovertebrata*, 24(1-2): 101-134.
- Cuny, G., 1996a. French vertebrate faunas and the Triassic-Jurassic boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 119 (1995): 343-358.
- Cuny, G., 1996b. Evolution des faunes de vertébrés à la limite Trias-Jurassique: apports de la Lorraine. *Bulletin de la Société belge de Géologie*, 104(1-2): 55-65.
- Cuny, G., 1997a. Enamel ultrastructure of Upper triassic shark teeth. *Journal of Morphology*, 232(3): 245.
- Cuny, G., 1997b. Radiation of neoselachian sharks in the Upper Triassic of Western Europe. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17, supplement to number 3: 40A.
- Cuny, G., 1998. Primitive neoselachian sharks: A survey. *Oryctos*, 1: 3-21.
- Cuny, G., 2004. Dents de requins et microscopie électronique. *L'écho des falaises*, 8: 19-23.
- Cuny, G. and Benton, M.J., 1999. Early Radiation of the Neoselachian sharks in Western Europe. *Geobios*, 32(2): 193-204.
- Cuny, G., Buffetaut, E. and Suteethorn, V., 2005. Hybodont sharks from the Early Cretaceous of Thailand. In: Poyato-Ariza, F.J. (ed.), *Fourth International Meeting on Mesozoic Fishes – Systematics, Homology and Nomenclature, Extended abstracts*. Madrid, Servicio de Publicaciones de la Universidad Autónoma de Madrid. UAM Ediciones, 77-80.
- Cuny, G., Hunt, A., Mazin, J.M. and Rauscher, R., 2000. Teeth of enigmatic neoselachian sharks and an ornithischian dinosaur from the uppermost Triassic of Lons-le-Saunier (Jura, France). *Paläontologische Zeitschrift*, 74(1/2): 171-185.

- Cuny, G., Martin, M., Rauscher, R. and Mazin, J.M., 1998. A new neoselachian shark from the Upper Triassic of Grozon (Jura, France). *Geological Magazine*, 135(5): 657-668.
- Cuny, G., Mazin, J.M. and Rauscher, R., 1994. Saint-Germain-les-Arlay: un nouveau site rhétien daté par la palynologie et l'étude des vertébrés dans le département du Jura (France). *Revue de Paléobiologie*, 14(1): 35-48.
- Cuny, G., Ouaja, M., Srarfi, D., Schmitz, L., Buffetaut, E. and Benton, M.J., 2004. Fossil sharks from the Early Cretaceous of Tunisia. *Revue de Paléobiologie*, volume special 9: 127-142.
- Cuny, G. and Ramboer, G., 1991. Nouvelles données sur la faune et l'âge de Saint Nicolas de Port. *Revue de Paléobiologie*, 10(1): 69-78.
- Cuny, G., Rieppel, O. and Sander, P.M., 2001. The shark fauna from the Middle Triassic (Anisian) of North-Western Nevada. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 133: 285-301.
- Cuny, G. and Risnes, S., 2005. The enameloid microstructure of the teeth of Synechodontiform sharks (Chondrichthyes: Neoselachii). *PalArch*, 3(2): 8-19.
- Cuny, G., Suteethorn, V. and Buffetaut, E., 2004. Freshwater hybodont sharks from the Lower Cretaceous of Thailand. In: Martin, R.A. and McKinlay, D. (eds.), *International Congress on the Biology of Fish, Biology and Conservation of freshwater Elasmobranchs Symposium proceedings*. American Fisheries Society, 15-26.
- Cuny, G., Suteethorn, V., Buffetaut, E. and Ouaja, M., 2001. Freshwater hybodont sharks in the Aptian-Albian of Tunisia and Thailand. In Ferré, B., Fouray, M. and Tabouelle, J. (eds.), "Colloque sur le Cénomanién 2001". *Bulletin de la Société d'étude des Sciences naturelles d'Elbeuf*, 2001, 27-29.
- Cuny, G., Suteethorn, V., Buffetaut, E. and Philippe, M., 2003. Hybodont sharks from the Mesozoic Khorat Group of Thailand. *Maharakham University Journal*, 22, special issue: 49-68.
- Cuny, G., Suteethorn, V. and Kamha, S., 2005. A review of the hybodont sharks from the Mesozoic of Thailand. *Proceedings of the International Conference on Geology, Geotechnology and Mineral Resources of Indochina (GEOINDO 2005)*, Khon Kaen University. 588-593
- Cuny, G., Suteethorn, V., Kamha, S., Buffetaut, E. and Philippe, M., sous presse. A new hybodont shark assemblage from the Lower Cretaceous of Thailand. *Historical Biology*.
- Delsate, D., 2003. Une nouvelle faune de poissons et requins toarciens du Sud du Luxembourg (Dudelange) et de l'Allemagne (Schömberg). *Bulletin de l'Académie lorraine des Sciences*, 42(1-4): 13-49.
- Delsate, D. and Candoni, L., 2001. Description de nouveaux morphotypes dentaires de Batomorphii toarciens (Jurassique inférieur) du Bassin de Paris: Archaeobatidae nov. fam. *Bulletin de la Société naturelle du Luxembourg*, 102: 131-143.
- Derycke, C., Cloutier, R. and Candilier, A.-M., 1995. Palaeozoic vertebrates of northern France and Belgium: Part II - Chondrichthyes, Acanthodii,

- Actinopterygii (Uppermost Silurian to Carboniferous). *Geobios*, M.S. 19: 343-350.
- Dorka, M., 2001. Shark remains from the Triassic of Schöningen, Lower saxony, Germany. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 221(2): 219-247.
- Douady, C.J., Dosay, M., Shivji, M.S. and Stanhope, M.J., 2003. Molecular phylogenetic evidence refuting the hypothesis of Batoidea (rays and skates) as derived sharks. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26: 215-221.
- Duffin, C.J., 1981a. The fin spine of a new holocephalan from the Lower Jurassic of Lyme Regis, Dorset, England. *Géobios*, 14(4): 469-477.
- Duffin, C.J., 1981b. Comments on the selachian genus *Doratodus* Schmid (1861) (Upper Triassic, Germany). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 1981(5): 289-302.
- Duffin, C.J., 1982. Teeth of a new selachian from the Upper Triassic of England. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 1982(3): 156-166.
- Duffin, C.J., 1984. A new myriacanthid holocephalan (Chondrichthyes) from the Sinemurian (Lower Jurassic) of Belgium. *Zoological Journal of the Linnean Society of London*, 82: 55-71.
- Duffin, C.J., 1993. Late Triassic sharks teeth (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from Saint-Nicolas-de-Port (north-east France). In: Herman, J. & H. Van Waes. Eds. 1993. *Elasmobranches et stratigraphie*. – Belgian Geological Survey, Professional Paper 264: 7-32.
- Duffin, C.J. 1994. Myriacanthid holocephalans (Chondrichthyes) from the British Late Triassic. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 192(1) : 1-16.
- Duffin, C.J., 1998a. New shark remains from the British Rhaetian (latest Triassic). 1. The earliest basking shark. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 1998(3): 157-181.
- Duffin, C. J., 1998b. New shark remains from the British Rhaetian (latest Triassic). 2. Hybodonts and palaeospinacids. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 1998(4): 240-256.
- Duffin, C.J., 1998c. *Ostenoselache stenosoma* n. g. n. sp., a new neoselachian shark from the Sinemurian (Early Jurassic) of Osteno (Lombardy, Italy). *Paleontologia Lombarda, Nuova Serie*, 9: 1-27.
- Duffin, C.J., 1999. Fish. In: A. Swift and D.M. Martill (Editors), *Fossils of the Rhaetian Penarth Group*. Palaeontological Association field guides to fossils. The Palaeontological Association, London, 191-222.
- Duffin, C.J., 2001. The hybodont shark, *Priohybodus* d'Erasmus, 1960 (Early Cretaceous, northern Africa). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 133: 303-308.
- Duffin, C.J. and Delsate, D., 1993. The age of the Upper Triassic vertebrate fauna from Attert (Province of Luxembourg, Belgium). In: Herman, J. and Van Waes, H., (eds.), *Elasmobranches et stratigraphie*. Belgian Geological Survey, Professional Paper, 264: 33-44.

- Duffin, C.J. and Furrer, H., 1981. Myriacanthid holocephalan remains from the Rhaetian (Upper Triassic) and Hettangian (Lower Jurassic) of Graudünden (Switzerland). *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 74(3): 803-829.
- Duffin, C.J. and Ward, D.J., 1983. Teeth of a new neoselachian shark from the British Lower Jurassic. *Palaeontology*, 26(4): 839-844.
- Duffin, C.J. and Ward, D.J., 1993. The Early Jurassic palaeospinacid sharks of Lyme Regis, southern England. In: Herman, J. and Van Waes, H., (eds.), *Elasmobranches et stratigraphie*. Belgian Geological Survey, Professional Paper, 264: 53-102.
- Francillon-Vieillot, H. et al., 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. In: J.G. Carter (Ed.), *Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends*. Van Nostrand Reinhold, New-York, pp. 471-530.
- Godefroit, P., Cuny, G., Delsate, D. and Roche, M., 1998. Late Triassic vertebrates from Syren (Luxemburg). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 210(3): 305-343.
- Hallam, A., 1997. Estimates of the amount and rate of sea-level change across the Rhaetian-Hettangian and Pliensbachian-Toarcian boundaries (latest Triassic to early Jurassic). *Journal of the Geological Society*, 154: 773-779.
- Heckert, A.B., 2004. Late Triassic microvertebrates from the lower Chinle Group (Otschalkian-Adamanian: Carnian), southwestern U.S.A. *New Mexico Museum of Natural History & Science Bulletin*, 27(1-170).
- Ivanov, A.O., 2000. Permian elasmobranchs (Chondrichthyes) of Russia. In: A. Antoshkina, E. Malysheva and M.V.H. Wilson (Eds.), *Pan-Arctic Palaeozoic Tectonics, Evolution of Basins and faunas*. Ichthyolith issues special publication, Syktyvkar, Russia, pp. 39-42.
- Johns, M.J., Barnes, C.R. and Orchard, M.J., 1997. Taxonomy and biostratigraphy of Middle and Late Triassic elasmobranch ichthyoliths from northeastern British Columbia. *Geological Survey of Canada, Bulletin*, 502: 1-235.
- Kriwet, J., 2003. Neoselachian remains (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the Middle Jurassic of SW Germany and NW Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, 48(4): 583-594.
- Kriwet, J. and Benton, M.J., 2004. Neoselachian (Chondrichthyes, Elasmobranchii) diversity across the Cretaceous-Tertiary boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 214: 181-194.
- McEachran, J.D. and Aschliman, N., 2004. Phylogeny of Batoidea. In: J.C. Carrier, J. Musick and M.R. Heithaus (Editors), *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press, Boca Raton, pp. 79-113.
- Maisey, J.G., 1977. The fossil selachian fishes *Palaeospinax* Egerton 1872 and *Nemacanthus* Agassiz 1837. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 60: 259-273.
- Maisey, J.G., 1985. Cranial morphology of the fossil elasmobranch *Synechodus dubrisiensis*. *American Museum Novitates*, 2804: 1-28.
- Maisey, J.G., 1989. *Hamiltonichthys mapesi*, g. and sp. nov. (Chondrichthyes; Elasmobranchii), from the Upper Pennsylvanian of Kansas. *American Museum Novitates*, 2931: 1-42.

- Maisey, J.G. and Carvalho, M.R.de, 1997. A new look at old sharks. *Nature*, 385: 779-780.
- Maisey, J.G., Naylor, G.J.P. and Ward, D.J., 2004. Mesozoic elasmobranchs, neoselachian phylogeny and the rise of modern elasmobranch diversity. In: G. Arratia and A. Tintori (Eds.), *Mesozoic fishes 3 - systematics, paleoenvironment and biodiversity*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, pp. 17-56.
- Metcalfe, I., 1998. Palaeozoic and Mesozoic geological evolution of the SE Asian region: multidisciplinary constraints and implications for biogeography. In: R. Hall and J.D. Holloway (Eds.), *Biogeography and geological evolution of SE Asia*. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 25-41.
- Montoya, R.V. and Thorson, T.B., 1982. The bull shark (*Carcharhinus leucas*) and largetooth sawfish (*Pristis perotteti*) in Lake Bayano, a tropical man-made impoundment in Panama. *Environmental biology of fishes*, 7(4): 341-347.
- Murry, P.A. and Kirby, R.E., 2002. A new hybodont shark from the Chinle and Bull Canyon formations, Arizona, Utah and New Mexico. In: A.B. Heckert and S.G. Lucas (Editors), *Upper Triassic Stratigraphy and Paleontology*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, Albuquerque, pp. 87-106.
- Musick, J.A. and Ellis, J.K., 2005. Reproductive evolution of chondrichthyans. In: W.C. Hamlett (Editor), *Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes: Sharks, Batoids and Chimaeras*. Science Publishers, inc., Enfield, pp. 45-79.
- Nessov, L.A., 1997. *Cretaceous Nonmarine vertebrates of Northern Eurasia*. University of Saint Petersburg, Institute of Earth Crust, Saint Petersburg, 218 pp.
- Naylor, G.J.P., Ryburn, J.A., Fedrigo, O. and López, J.A., 2005. Phylogenetic relationships among the major lineages of Modern elasmobranchs. In: W.C. Hamlett (Editor), *Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes: Sharks, Batoids and Chimaeras*. Science Publishers, inc., Enfield, pp. 1-25.
- Ouaja, M., Ferry, S., Barale, G. and Srarfi, D., 2002. Faciès de depot du Jurassique et du Crétacé du Bassin de Tataouine (Sud de la Tunisie). ONM, Tunis, 100 p. http://www.epoc.u-bordeaux.fr/ASF/Excu/2002_Tunisie/ExcuTunisieASF2002.pdf
- Patterson, C., 1965. The phylogeny of the chimaeroids. *Philosophical transactions of the Royal Society of London, B*, 249: 101-219.
- Perea, D., Ubilla, M., Rojas, A. and Goso, C.A., 2001. The West gondwanan occurrence of the hybodontid shark *Priohybodus*, and the Late Jurassic - Early Cretaceous age of the Tacuarembó Formation, Uruguay. *Palaeontology*, 44(6): 1227-1235.
- Preuschoft, H., Reif, W.E. and Müller, W.H., 1974. Funktionsanpassungen in Form und Struktur an Haifischzähnen. *Z. Anat. Entwickl.-Gesch.*, 143: 315-344.
- Rees, J., 1998. Early Jurassic selachians from the Hasle Formation on Bornholm, Denmark. *Acta Palaeontologica Polonica*, 43(3): 439-452.

- Rees, J., 2000. A new Pliensbachian (Early Jurassic) neoselachian shark fauna from southern Sweden. *Acta Palaeontologica Polonica*, 45(4): 407-424.
- Rees, J. and Underwood, C.J., 2002. The status of the shark genus *Lissodus* Brough 1935, and the position of nominal *Lissodus* species within the Hybodontoida (selachii). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22(3): 471-479.
- Reif, W. E., 1973. Morphologie und Ultrastruktur des Hai-"Schwelzes". *Zoologica Scripta*, 2: 231-250.
- Reif, W.-E., 1988. Evolution of high swimming velocities in sharks - a case of excalation? *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 1988(6): 361-379.
- Rieppel, O., 1981. The hybodontiform sharks from the Middle Triassic of Monte San Giorgio, Switzerland. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 161(3): 324-353.
- Reif, W.E., 1978. Bending resistant enameloid in carnivorous teleosts. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 157: 173-175.
- Shimada, K., 2005. Phylogeny of lamniform sharks (Chondrichthyes: Elasmobranchii) and the contribution of dental characters to lamniform systematics. *Paleontological Research*, 9(1): 55-72.
- Shirai, S., 1996. Phylogenetic interrelationships of neoselachians (Chondrichthyes: Euselachii). In Stiassny, M.L., Parenti, L.R. and Johnson, G.D., (eds.), *Interrelationships of fishes*, Academic Press, San Diego, 9-34.
- Stahl, B.J., 1999. Chondrichthyes III: Holocephali. *Handbook of Paleichthyology*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 164 pp.
- Stensiö, A. E., 1921. Triassic fishes from Spitzbergen. Vienna, Adolf Holzhausen.
- Stensiö, E., 1932. Triassic fishes from East Greenland collected by the Danish expeditions in 1929-1931. *Meddelelser om Grønland*, 83(3): 1-305.
- Tanimoto, M. and Tanaka, S., 1998. *Heteroptychodus* sp. (Chondrichthyes) from the Lower Cretaceous Matsuo Group of Arashima, Toba City, Mie Prefecture, Southwest Japan. *Chigakukenkyu*, 47(1): 37-40.
- Thies, D., 1982. A neoselachian shark tooth from the Lower Triassic of the Kocaeli (= Bithynian) Peninsula, W Turkey. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 1982(5): 272-278.
- Thies, D. and Reif, W.-E., 1985. Phylogeny and evolutionary ecology of Mesozoic Neoselachii. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 169(3): 333-361.
- Thorson, T.B., 1982. Life history implications of a tagging study of the largetooth sawfish, *Pristis perotteti*, in the Lake Nicaragua-Río San Juan system. *Environmental Biology of Fishes*, 7(3): 207-228.
- Underwood, C.J., 2002. Sharks, rays and a chimaeroid from the Kimmeridgian (Late Jurassic) of Ringstead, southern England. *Palaeontology*, 45(2): 297-325.
- Underwood, C. J., 2004. Barremian and Aptian (Cretaceous) sharks and rays from Speeton, Yorkshire, NE England. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, 55(2): 107-118.

- Underwood, C.J., Mitchell, S.F. and Veltkamp, K.J., 1999. Shark and ray teeth from the Hauterivian (Lower Cretaceous) of north-east England. *Palaeontology*, 42(2): 287-302.
- Underwood, C.J. and Rees, J., 2002. Selachian faunas from the lowermost Cretaceous Purbeck Group of Dorset, Southern England. Special papers in *Palaeontology*, 68: 83-101.
- Vullo, R., Néraudeau, D. and Videt, B., 2003. Un faciès de type falun dans le Cénomanién basal de Charente-Maritime (France). *Annales de paléontologie*, 89: 171-189.
- Williamson, T.E., Kirkland, J.I. and Lucas, S.G., 1993. Selachians from the Greenhorn Cyclothem ("Middle" Cretaceous: Cenomanian - Turonian), Black Mesa, Arizona and the Paleogeography distribution of late Cretaceous selachians. *Journal of Paleontology*, 67(3): 447-474.
- Winchell, C.J., Martin, A.P. and Mallatt, J., 2004. Phylogeny of elasmobranchs based on LSU and SSU ribosomal RNA genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31: 214-224.
- Yabe, H. and Obata, T., 1930. On some fossil fishes from the Cretaceous of Japan. *Japanese Journal of Geology and Geography*, 8: 1-8.

Annexe 4
CV du candidat

CUNY Gilles
Ordrupvej 41b, 2tv
2920 Charlottenlund
Danemark

Tél: +45 3532 2364
Fax: +45 3532 2325
E-mail: Gilles@snm.ku.dk

Né le 10.05.1965 à Paris (75015)
Nationalité: française

Marié, sans enfant

DIPLOMES

- 1993: Doctorat européen de l'Université Paris 6, mention très honorable avec félicitations du Jury.
1989: D.E.A. de Paléontologie des Vertébrés, mention A.B., Université Paris 6.
1987: Maîtrise ès Sciences naturelles option Terre, Université Paris 6.
Brevet National de Secouriste
1985: D.E.U.G. B option géologie, mention A.B., Université Paris 6.
1983: Baccalauréat série C, Académie de Limoges.
modules isolés: 1986: Paléobiologie, mention A.B., Université Paris 6.
Géomatique, mention A.B., Université Paris 6.

EXPERIENCES PROFESSIONNELLES

- Depuis Octobre 2001: Conservateur des collections de paléontologie des vertébrés, Musée géologique, Université de Copenhague
Février – Septembre 2001: Maître de conférences à l'Université de Maha Sarakham, Thaïlande
Février 1996 – Décembre 2000: Research Associate à l'Université de Bristol (G.B.)
Octobre 1992 - Janvier 1996: Conférencier pour le Service pédagogique du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (Galerie de Paléontologie).
Janvier - août 1995: Conception et montage d'une exposition pour la Municipalité de Villers-sur-Mer (Calvados).
Septembre 1994 – Février 1995 : Enseignant vacataire à l'Université de Cergy-Pontoise.
1991 - 1995: Conférencier (Géologie et paléontologie des falaises des Vaches noires) pour la municipalité de Villers-sur-Mer (Calvados). Activité saisonnière.
Septembre 1992: Montage d'une exposition pour le Musée de Montbéliard.
Printemps 1992: Montage d'une exposition et cycle de conférences scolaires pour le Musée de Lons-le-Saunier (Jura).

Avril 1991: Montage d'une exposition et conférence grand public pour le Musée de Langres (Haute-Marne).

ENSEIGNEMENT

J'ai commencé à enseigner la géologie sédimentaire et la paléontologie lors de mes vacances à l'université de Cergy-Pontoise (1994-1995). Je suis ensuite intervenu ponctuellement dans l'enseignement du Masters de Paléobiologie de l'Université de Bristol (1996-2000). Lors de mon séjour en Thaïlande en 2001, j'ai organisé à l'Université de MahaSarakham le premier enseignement de paléontologie des vertébrés en Thaïlande, et j'ai également assuré l'enseignement d'un module « évolution ». Je suis également intervenu ponctuellement dans les enseignements de zoologie des vertébrés. A Copenhague, j'interviens ponctuellement dans les enseignements de paléontologie des vertébrés. Mes activités de conférenciers face à des publics variés m'ont également permis de développer mes qualités pédagogiques.

ENCADREMENT D'ETUDIANTS

Depuis 1998, j'encadre des étudiants de troisième année et de masters ainsi que des doctorants dans diverses universités (Aberdeen en Ecosse, Bristol en Angleterre, Copenhague au Danemark, Dublin en Irlande, Maha Sarakham et Chulalongkorn en Thaïlande) sur des projets variés de paléontologie des vertébrés.

EXPERIENCES ADMINISTRATIVES:

2006 - Membre du comité pour la digitalisation des collections du Musée national d'Histoire naturelle danois.

2005 - Membre du comité visant à optimiser les collaborations au sein du Geocenter, regroupant le musée géologique, les départements de géologie et de géographie de l'Université de Copenhague et le Bureau de Recherches géologiques danois.

2002 - Membre du comité d'application de la loi danoise concernant les fossiles, dite loi "Danekræ".

1998-99 Responsable de l'organisation du cycle de séminaires du Département des Sciences de la Terre de l'Université de Bristol.

1997 - 1999 Gestion du serveur informatique du groupe de Paléobiologie du Département des Sciences de la Terre de l'Université de Bristol

- Octobre 1998 Organisation du "Marie Curie Fellowship Association, 8th meeting of the UK group" à l'Université de Bristol
- Juillet 1997: Membre du comité d'organisation local du 5th International Congress of Vertebrate Morphology, Bristol.
- Septembre 1994: Co-organisateur du 42nd Symposium on Vertebrate Paleontology and Comparative Anatomy, Le Havre.

BOURSES ET AIDES FINANCIERES

- Bourse du Conseil scientifique danois (2005-2007): 138900 DKK (18623 Euros) pour étudier les requins fossiles de Thaïlande.
- Bourse de la Fondation Carlsberg (2005-2006): 50000 DKK (6703 Euros) pour étudier les requins fossiles du Sud de la Chine.
- Bourse Benjamin Meaker de l'Institute for Advanced Studies de l'Université de Bristol (2004): 550 £ (800 Euros) pour étudier les vertébrés crétacés de Tunisie.
- Bourse de la fondation Carlsberg (2003-2004): 30000 DKK (4022 Euros) pour étudier les vertébrés fossiles du Mésozoïque de Thaïlande.
- Bourse du conseil scientifique danois (2003): 100000 DKK (13407 Euros) pour étudier les hybodontes fossiles d'eau de Tunisie et de Thaïlande.
- Bourse du programme européen "Improving Human Potential" (2000): 8000 DKK (1072 Euros) pour passer 4 semaines au Copenhagen Biosystematics Centre afin d'étudier les requins fossiles du Trias du Groënland.
- Bourse du programme européen COST B8: odontogénèse (2000): 1200 Euros pour une mission scientifique de courte durée au département de biologie orale de l'Université d'Oslo afin d'étudier la microstructure de l'émailloïde des dents de requins néosélaciens primitives.
- NERC Standart Research Grant (1998-2000): 117943 £ (171671 Euros) pour trois ans de contrat Post-doc à l'Université de Bristol (G.B.).
- Marie Curie Fellowship, Training and Mobility of Researcher, Communauté Européenne (1996-1997): 91224 Euros pour deux ans de contrat post-doc à l'Université de Bristol (G.B.).
- Subvention de la Fondation Singer-Polignac (1996): 50000 FRF (7622 Euros) pour une mission de 2 mois à Madagascar
- Subvention du M.A.E. (1993): 5000 FRF (762 Euros) pour assister au Nonmarine Triassic Symposium à Albuquerque (USA).
- Jones-Fenleigh Memorial Fund (1992): 180 £ (261 Euros) pour assister au 40th Symposium of Vertebrate Palaeontology and Comparative Anatomy à Bristol (G.B.).
- Montant total obtenu pour financer mes recherches: 317367 Euros.**
- Non-boursier, j'ai travaillé durant ma thèse dans une société d'assurance pour me financer.

EXPERIENCES DE TERRAIN

A l'étranger

- 2002 - Participation au programme germano-sino-danois de fouilles paléontologiques de Quanling (Chine, province de Hubei).
- 1998 - Participation au programme franco-thaïlandais de fouilles paléontologiques dans le bassin mésozoïque du Khorat (Thaïlande).
- 2000 – 2002 Participation au programme franco-tuniso-britannique de fouilles paléontologiques dans le sud tunisien.
- Avril - juin 1996 Responsable d'une prospection dans le Permo-Trias du Sud-Ouest de Madagascar.
- Octobre 1993: Visite des grands sites paléontologiques du Trias du Sud-Ouest des U.S.A.
- Septembre 1991: Fouilles paléontologiques à Medernach (Luxembourg).
- Juillet 1989: Fouilles paléontologiques à Laño (Espagne)

En France

- 1990-1994: Co-responsable du chantier de fouilles paléontologiques de Lons-le-Saunier (Jura) et d'un programme de prospection systématique.
- Juillet 1989: Fouilles paléontologiques à Esperaza (Aude)
- Mai 1989: Stage de fouilles paléontologiques à Tombeboeuf (Lot-et-Garonne)
- Mai 1987: Stage de Biologie marine à Banyuls-sur-Mer (Pyrénées orientales)
- Avril 1987: Stage de Biologie végétale en forêt de Paimpont (Ille-et-Vilaine)
- Avril 1986: Stage de Biologie marine et de Géologie à Villefranche-sur-Mer (Alpes maritimes)
- 1985-1986: Fouilles paléontologiques à Cerin (Ain).

TITRES ET TRAVAUX

Thèse

- CUNY G. (1993) - Evolution des faunes de vertébrés à la limite Trias-Jurassique en France et au Luxembourg: implications à l'Europe occidentale. Thèse, Mémoire des Sciences de la Terre n° 93.21, Université Pierre et Marie Curie Paris 6, 234 p.

Publications dans des revues avec Comité de Lecture

- 1 - BUFFETAUT E., CLOTTES P., CUNY G., DUCROCQ S., LE LOEUFF J., MARTIN M., POWELL J.E., RAYNAUD C. & TONG H. (1989) - les gisements de dinosaures maastrichtiens de la haute vallée de l'Aude (France): premiers résultats des fouilles de 1989. **C.R. Acad. Sci. Paris**, 309, série 2, 1723-1727.
- 2 - CUNY G., JAEGER J.J., MAHBOUBI M. & RAGE J.C. (1990) - Les plus anciens serpents (Reptilia, Squamata) connus. Mise au point sur l'âge géologique des serpents de la partie moyenne du Crétacé. **C.R. Acad. Sci. Paris**, 311, série 2, 1267-1272.

- 3 - BUFFETAUT E., CUNY G. & LE LOEUFF J. (1991) - French dinosaurs: the best record in Europe? **Modern Geology**, 16: 17-42.
- 4 - CUNY G., BUFFETAUT E., CAPPETTA H., MARTIN M., MAZIN J.M. & ROSE J.M. (1991) - Nouveaux restes de Vertébrés du Jurassique terminal du Boulonnais (Nord de la France). **N. Jb. Geol. Paläont. Abh.**, 180(3): 323-347.
- 5 - CUNY G. & RAMBOER G. (1991) - Nouvelles données sur la faune et l'âge de Saint Nicolas de Port. **Revue de Paléobiologie**, 10(1): 69-78.
- 6 - MARTIN M., CUNY G. & MAZIN J.M. (1991) - Rostres de *Saurichthys* (Saurichthyiformes, Saurichthyidae) en trois dimensions dans le Trias moyen d'Israël. **Geobios**, 24(2): 183-186.
- 7 - BUFFETAUT E., CUNY G. & LE LOEUFF J. (1993) - The discovery of French dinosaurs. **Modern Geology**, 18: 161-182.
- 8 - CUNY G. & GALTON P.M. (1993) - Revision of the Airel theropod dinosaur from the Triassic-Jurassic boundary (Normandy, France). **N. Jb. Geol. Paläont. Abh.**, 187(3): 261-288.
- 9 - BUFFETAUT E., CUNY G. & PHARISAT A. (1994) - William Buckland's French *Megalosaurus*. **Terra Nova**, 6(3): 323-325.
- 10 - CUNY G., MAZIN J.M. & RAUSCHER R. (1994) - Saint-Germain-les-Arlay: un nouveau site rhétien daté par la palynologie et l'étude des vertébrés dans le département du Jura (France). **Revue de Paléobiologie**, 14(1): 35-48.
- 11 - BUFFETAUT E. & CUNY G. (1995) - African dinosaur discoveries. **Science**, 207: 1750-1752.
- 12 - BUFFETAUT E., CUNY G., LACHKAR G., CONTINI D., PHARISAT A. & VIENET B. (1995) - Le fémur de dinosaure théropode du Musée d'Histoire naturelle de Gray (Haute-Saône): identification, datation et essai de localisation de l'origine d'un fossile inhabituel. **Bull. Soc. géol. France**, 166(1): 69-75.
- 13 - CUNY G. (1995) - Première description d'un pied de *Plateosaurus* (Prosauropoda, Plateosauridae) du Trias de Violot. **Ann. sci. Univ. Fr.-Comté, Besançon, Géologie**, 4(12), 1992-93-94-95: 3-7.
- 14 - CUNY G. (1995) - Révision des faunes de vertébrés du site de Provençères-sur-Meuse (Trias terminal, Nord-Est de la France). **Palaeovertebrata**, 24(1-2): 101-134.
- 15 - CUNY G., GODEFROIT P. & MARTIN M. (1995) - Micro-restes de Vertébrés dans le Trias supérieur du Rinckebierg (Medernach, G-D Luxembourg). **N. Jb. Geol. Paläont. Abh.**, 196(1): 45-67.
- 16 - CUNY G. (1996) - French vertebrate faunas and the Triassic-Jurassic boundary. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 119: 343-358.
- 17 - CUNY G. (1996). Evolution des faunes de vertébrés à la limite Trias-Jurassique: apports de la Lorraine. **Bulletin de la Société belge de Géologie**, 104(1-2): 55-65.
18. GODEFROIT P. & CUNY G. (1997) - Archosauriform teeth from the Upper Triassic of Saint-Nicolas-de-Port (northeastern France). **Palaeovertebrata**, 26(1-4): 1-34.
19. CUNY G., MARTIN M., RAUSCHER R. & MAZIN J.M. (1998) - A new neoselachian shark from the Upper Triassic of Grozon (Jura, France). **Geological Magazine**, 135(5): 657-668.

20. GODEFROIT P., CUNY G., DELSATE D. et ROCHE M. (1998) - Late Triassic vertebrates from Syren (Luxemburg). **N. Jb. Geol. Paläontol., Abhandlungen**, 210(3): 305-343.
21. CUNY G. & M.J. BENTON (1999) - Early Radiation of the Neoselachian sharks in Western Europe. **Geobios**, 32(2): 193-204.
22. CUNY G., GAUFFRE F.X. & HUNT A. (1999) - First discovery of a cynodont from the Moenkopi Formation (Middle Triassic) of Northeastern Arizona. **Oryctos**, 2: 17-20
23. MARTIN M., BARBIERI L. & CUNY G. (1999) - The Madagascan Mesozoic ptychoceratodontids (Dipnoi), systematic relationships and palaeobiogeographical significance. **Oryctos**, 2: 3-16
24. BUFFETAUT E., SUTEETHORN V., CUNY G., TONG H., LE LOEUFF J., KHANSUBHA S. & JONGAUTCHARIYAKUL S. (2000) – The earliest known sauropod dinosaur. **Nature**, 407: 72-74.
25. CUNY G., HUNT A., MAZIN J.M. & RAUSCHER R. (2000) – Teeth of enigmatic neoselachian sharks and an ornithischian dinosaur from the uppermost Triassic of Lons-le-Saunier (Jura, France). **Paläontologische Zeitschrift**, 74(1/2): 171-185.
26. LANGER M.C., BONIFACE M., CUNY G. & BARBIERI L. (2000) - The phylogenetic position of *Isalorhynchus genovefae*, a Late Triassic rhynchosaur from Madagascar. **Annales de Palaéontologie**, 86(2): 101-127.
27. STEYER J.S., ESCUILLE F., POUILLON J.M., BROUTIN J., DEBRIETTE P., FREYTET P., GAND G., POPLIN C., RAGE J.C., RIVAL J., SCHNEIDER J.W., STAMBERG S., WERNEBURG R. & CUNY G. (2000) – New data on the flora and fauna from the ?uppermost Carboniferous – lower Permian of Buxières-les-Mines, Bourbon l'Archambault Basin (Allier, France). A preliminary report. **Bulletin de la Société Géologique de France**, 171(2): 239-249.
28. CUNY G., RIEPPEL O. & SANDER P.M. (2001) – The shark fauna from the Middle Triassic (Anisian) of North-Western Nevada. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 133: 285-301.
29. BUFFETAUT E., SUTEETHORN V., LE LOEUFF J., CUNY G., TONG H. & KHANSUBHA S. (2002) - The first giant dinosaurs: a large sauropod from the Late Triassic of Thailand. **Compte Rendus Palevol**, 1: 103-109.
30. CHEN L. & CUNY G. (2003) – Discovery of the Middle-Late Triassic elasmobranch ichthyoliths from Guanling area, Guizhou, SW China. **Geological Bulletin of China**, 22(4): 236-247.
31. PHILIPPE M., CUNY G., BAMFORD M., JAILLARD E., BARALE G., GOMEZ B., OUAJA M., THÉVENARD F., THIÉBAUT M. & SENGBUSCH P. V. (2003) - The palaeoxylological record of *Metapodocarpoxylon libanoticum* (Edwards) Dupéron-Laudoueneix et Pons and the Gondwana Late Jurassic - Early Cretaceous continental biogeography. **Journal of biogeography**, 30: 389-400.
32. CUNY G. (2004) - A Late Triassic cynodont from Holwell quarries (Somerset, England). **Oryctos**, 5: 69-73.
33. LINDGREN J., REES J., SIVERSON, M. & CUNY G. (2004) - The first Mesozoic mammal from Scandinavia. **GFF**, 126: 325-330.

34. PHILIPPE M., SUTEETHORN V., LUTAT P., BUFFETAUT E., CAVIN L., CUNY G. & BARALE G. (2004) - Stratigraphical and palaeobiogeographical significance of fossil wood from the Mesozoic Khorat Group of Thailand. **Geological Magazine**, 141(3): 319-328.
35. SANDER P.M., KLEIN N., BUFFETAUT E., CUNY G., SUTEETHORN V. & LE LOEUFF J. (2004) - Adaptive radiation in sauropod dinosaurs: bone histology indicates rapid evolution of giant body size through acceleration. **Organisms, Diversity & Evolution**, 4: 165-173
36. BUFFETAUT E., GRELLET-TINNER G., SUTEETHORN V., CUNY G., TONG H., KOSIR A., CAVIN L., CHITSING S., GRIFFITHS P.J., TABOUELLE J. & LELOEUFF J. (2005) – Minute theropod eggs and embryo from the Lower Cretaceous of Thailand and the dinosaur-bird transition. **Naturwissenschaften**, 92(10): 477-482.
37. CUNY G. & RISNES S. (2005) – The enameloid microstructure of the teeth of Synchodontiform sharks (Chondrichthyes: Neoselachii). **PalArch**, 3(2): 8-19.
38. PHILIPPE M., CUNY G., SUTEETHORN V., TEERARUNGSIGUL N., BARALE G., THEVENARD F., LE LOEUFF J., BUFFETAUT E., GAONA T., KOSIR A. & TONG H. (2005) – A Jurassic amber deposit in Southern Thailand. **Historical Biology**, 17: 1-6.

Publications dans des actes de colloques et compilations

- 1 - BARDET N. & CUNY G. (1993) - Triassic reptile faunas from France. In "Evolution, ecology and biogeography of the Triassic Reptiles", Paleontologia Lombarda della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano, Nuova serie, vol. 2: 9-18.
- 2 - CUNY G. (1993) - Discovery of mammals in the Upper Triassic of the Jura (France). In "The Nonmarine Triassic", Lucas S.G. & Morales M. eds., New Mexico Museum of Natural History & Science Bulletin, 3: 95-99.
- 3 - CUNY G. & MAZIN J.M. (1993) - The Late Triassic (Upper Keuper) dinosaur locality of Lons-le-Saunier (Jura, France): first results of excavations. *Revue de Paléobiologie*, vol. spéc., n°7: 45-53.
- 4 - CUNY G. (1995) - Apports du site de Lons-le-Saunier (Jura, France) à l'étude de la transgression rhétienne dans l'Est de la France. *Geobios*, M.S. 18: 113-117.
- 5 - BUFFETAUT E., CUNY G. & LE LOEUFF J. (1996) - The discovery of french dinosaurs. In "Vertebrate fossils and the evolution of scientific concepts", W.A.S. Sarjeant (Ed.), Gordon & Breach Publishers: 159-180.
- 6 - CUNY G. (1998) - Primitive neoselachian sharks: A survey. *Oryctos*, 1: 3-21.
- 7 - BUFFETAUT E., SUTEETHORN V., LE LOEUFF J., CUNY G., TONG H. & KHANSUBHA S. (2002) - A review of the sauropod dinosaurs of Thailand. The Symposium on Geology of Thailand, Bangkok, 95-101.
- 8 - BUFFETAUT E., SUTEETHORN V., CUNY G., KHANSUBHA S., TONG H., LE LOEUFF J. & CAVIN L. (2003) - Dinosaurs in Thailand. *Maharakham University Journal*, 22, special issue: 69-82.

- 9- BUFFETAUT E., SUTEETHORN V., TONG H., CUNY G. & CAVIN L. (2003) - A pterodactyloid tooth from the Sao Khua Formation (Early Cretaceous) of Thailand. *Maharakham University Journal*, 22, special issue: 92-98.
- 10- CUNY G., SUTEETHORN V., BUFFETAUT E. & PHILIPPE M. (2003) - Hybodont sharks from the Mesozoic Khorat Group of Thailand. *Maharakham University Journal*, 22, special issue: 49-68.
- 11- CUNY G., SUTEETHORN V. & BUFFETAUT E. (2004) - Freshwater hybodont sharks from the Lower Cretaceous of Thailand. *International Congress on the Biology of Fish, Biology and Conservation of freshwater Elasmobranchs Symposium proceedings*, MARTIN R.A. & MacKINLAY D. (eds.), American Fisheries Society, 15-26.
- 12- HAGDORN H., WANG X.-F., BACHMANN G.H., CUNY G., SANDER M. & WANG C.-S. (2004) - Kolonien der pelagischen seelilie *Traumatocrinus* aus der ober-triassischen Xiaowa-Formation von Guanling (süd-China, Provinz Guizhou). 3rd meeting of German-speaking echinodermologists, REICH M., HAGDORN H. & REITNER J. (eds), Universitätsdrucke Göttingen, 17-30.
- 13- CUNY G., OUAJA M., SRARFI D., SCHMITZ L., BUFFETAUT E. & BENTON M.J. (2004) – Fossil sharks from the Early Cretaceous of Tunisia. *Revue de Paléobiologie*, volume special 9: 127-142.

Publication dans des revues sans comité de lecture

- 1 - CUNY G. (1994) - Evolution des faunes de vertébrés à la limite Trias-Jurassique en France et au Luxembourg : implications à l'Europe occidentale (résumé de Thèse). *Journal de l'Association paléontologique française*, 28: 17-18.
- 2 - CUNY G. (1994) - Les vertébrés du Trias supérieur en Haute-Marne. *Bulletin de la Société de Sciences Naturelles et d'Archéologie de la Haute-Marne*, 24(10): 221-236.

Résumés pour des actes de congrès

- 1 - CUNY G., DOUBINGER J. & RAUSCHER R. (1991) - Is the dinosaur from Airel Triassic in age? **Terra abstracts**, 3: 333.
- 2 - CUNY G. (1997) - Enamel ultrastructure of Upper triassic shark teeth. **Journal of Morphology**, 232(3): 245.
- 3 - CUNY G. (1997) - Radiation of neoselachian sharks in the Upper Triassic of Western Europe. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 17, supplement to number 3, p. 40A.
- 4- CUNY G., SUTEETHORN V., BUFFETAUT E. & OUAJA M. (2001) – Freshwater hybodont sharks in the Aptian-Albian of Tunisia and Thailand. In FERRE, B., FOURAY, M. & TABOUELLE, J. (eds.), “Colloque sur le Cénomaniens 2001”. *Bulletin de la Société d'étude des Sciences naturelles d'Elbeuf*, 2001, 27-29.
- 5- CUNY G., SUTEETHORN V., BUFFETAUT E. & OUAJA M. (2001) – Freshwater hybodont sharks in the Aptian-Albian of Tunisia and Thailand. *The Palaeontological Association newsletter*, 48: A9.
- 6- CUNY G., OUAJA M., BUFFETAUT E., BENTON M.J. & SRARFI D. (2002) - Les hybodontes (Chondrichthyens : Elasmobranchii) du Crétacé tunisien.

Huitième journée de géologie tunisienne, résumés des communications et guide de l'excursion, Office National des Mines, Tunis, 36-38.

- 7- HADGORN H., BACHMANN G. H., CUNY G. & WANG X. (2002) - Paläoökologie und Taphonomie von Traumatocrinus aus dem Unterkarn von Guanling (Guizhou, Süd-China). Programm und Abstracts 2. Treffen deutschsprachiger Echinodermologen am Museum für Naturkunde Berlin, 4-6.
- 8- CUNY G. & REES J. (2003) - Is *Agaleus* a stem-group neoselachian? GFF, 125: 103.
- 9- LAUPRASERT K., THIRAKHUPT K. & CUNY G. (2003) - A short review on some paleoecology of vertebrate faunas in the Phu Kradung Formation, Khorat Plateau. Mahasarakham University Journal, 22, special issue: 251-252.
- 10- CUNY G. (2005) – Hybodont sharks from the Early Cretaceous of Thailand, and the origin of *Ptychodus*. GFF, 127: 46
- 11- CUNY G., BUFFETAUT E. & SUTEETHORN V. (2005) – Hybodont sharks from the Early Cretaceous of Thailand. In: POYATO-ARIZA F.J. ed.: Fourth International Meeting on Mesozoic Fishes – Systematics, Homology and Nomenclature, Extended abstracts. Madrid, Servicio de Publicaciones de la Universidad Autónoma de Madrid. UAM Ediciones. 77-80.
- 12- CUNY G., SUTEETHORN V. & KAMHA, S. (2005) – A review of the hybodont sharks from the Mesozoic of Thailand. Proceedings of the International Conference on Geology, Geotechnology and Mineral Resources of Indochina (GEOINDO 2005), Khon Kaen University. 588-593

Livres

- 1- CUNY G. (2002) - Les requins sont-ils des fossiles vivants? EDP Sciences, Paris, 203 pp.

Articles de diffusion d'informations scientifiques

- 1 - CUNY G. & MAZIN J.M. (1990) - Le plus vieux dinosaure français. Pour la Science, 156: 12-14.
- 2 - CUNY G. (1991) - Le retour de *Plateosaurus* à Langres. Langres, 12 p.
- 3 - MAZIN J.M. & CUNY G. (1992) - *Plateosaurus* et l'histoire des dinosaures. Cercle Girardot, section d'archéologie de la Société d'émulation du Jura, Lons-le-Saunier, 96 p.
- 4 - AUGE M., BARBIERI L., BARDET N., BUFFETAUT E., CUNY G., GHEERBRANT E., LE LOEUFF J., MARTIN V., MAZIN J.M., PEREDA J., RAGE J.C., SALMON E. & VASSE D. (1992) - Dinosaures & autres reptiles fossiles de France. Ville de Montbéliard, Montbéliard, 150 p.
- 5 - CUNY G. (1993) - Les premiers dinosaures. Pour la Science, 186: 20-21.
- 6 - CUNY G. (1994) - *Cryolophosaurus*, le premier dinosaure venu du froid. Pour la Science, 202: 24-25.
- 7 - CUNY G. (1995) - De la découverte des dinosaures... à la reconstitution des continents. Pour la Science, 207: 26.
- 8 - CUNY G. (1995) - La notion d'espèce existe-t-elle en paléontologie? L'Echo des Falaises, 1: 19.

- 9 - CUNY G. (1996) - La crise biologique à la transition Trias-Jurassique. *Pour La Science*, 219: 46-54.
- 10 - CUNY G. (1996) - Les extinctions sont-elles périodiques? *Pour la Science*, 227: 84.
- 11 - CUNY G. (1998) - Un émail particulier. *Pour la Science*, 247: 21.
- 12 - CUNY G. (1999) – Looking for fossil sharks: an enthusiasts’ guide. *Shark focus*, 5: 4-5.
- 13 – CUNY G. & SMITH G. (1999) – Chondrichthyans. *In* “Encyclopedia of Paleontology”, R. Singer ed.. Fitzroy Dearborn Publishers, Chicago, 266-280.
- 14 – CUNY G. (2000) – La transition Trias-Jurassique. *Dossier Pour la Science*, 28: 60-65.
- 15 - CUNY G. (2001) - Could we still study fossil shark teeth without a scanning electron microscope? *Outcrop*, 12.
- 16 - CUNY G. (2002) - Requins d'eau douce, actuels et fossiles. *Pour la Science*, 295: 30-36.
- 17 – CUNY G. (2002) – Tiburones de agua dulce, actuales y fósiles. *Investigacion y Ciencia*, 315: 24-32.
- 18 - CUNY G. (2004) - La longue histoire des requins. http://www.futura-sciences.com/comprendre/c/gilles_cuny/gilles_cuny.php
- 19 - CUNY G. (2004) - Dents de requins et microscopie électronique. *L'écho des falaises*, 8:19-23.
- 20 - CUNY G. (2004) - Les requins hybodontes: des fossiles vivants au Crétacé? *La lettre de Dinosauria*, 24:8-10.