

# Structure dentaire : Implication pour la paléocécologie des Traversodontidae (Eucynodontia) du Trias de Madagascar

Lovasoia Ranivoharimanana

Département de Paléontologie et d'Anthropologie  
Biologique, Faculté des Sciences, Université  
d'Antananarivo, BP 906, Antananarivo 101,  
Madagascar  
E-mail : ranivolova@moov.mg

## Résumé

La relation structure-fonction des caractéristiques de la denture, particulièrement de l'usure observée au niveau de la couronne des dents post-canines est exploitée dans cette étude pour déduire le mécanisme mandibulaire, puis le régime alimentaire et donc de la paléocécologie des Traversodontidae du Trias de Madagascar. L'analyse de la morphologie fonctionnelle de certains autres paramètres incontournables comme, le crâne, la mandibule et l'articulation mandibulaire, a permis de confirmer les résultats obtenus avec les deux spécimens. Il s'agit de : 1) l'habilité à réaliser une occlusion bilatérale dynamique entre les dents post-canines supérieures et inférieures dans une direction postéro-dorsale ; 2) l'occlusion dentaire pendant laquelle domine une fonction broyeuse suivant le système du « pilon dans un mortier » chez *Menadon besairiei*, exigeant une force de morsure énergique. Par ailleurs, l'occlusion dentaire de *Dadadon isaloi* développe une fonction coupante dominante ne nécessitant pas d'important effort masticateur ; 3) *M. besairiei* et *D. isaloi* seraient des herbivores se nourrissant respectivement de matériel végétal dur et tendre ; 4) *M. besairiei* ratisse la végétation basse pour se nourrir, tandis que *D. isaloi* broute en hauteur.

**Mots clés :** Structure, fonction, denture, mécanisme mandibulaire, Traversodontidae, Trias, Madagascar

## Extended abstract

*Menadon besairiei* and *Dadadon isaloi* were the first non-mammalian cynodonts discovered in Madagascar. Represented by skull, mandible, and postcranium skeletal (Flynn *et al.*, 1999, 2000; Kammerer *et al.*, 2008), these specimens are among the best preserved Triassic non-mammalian cynodonts known, offering an excellent material for a detailed study of their dental features and masticatory function.

The aim of this paper is to make dietary inferences from these specimens based on their functional morphology. We investigated features of dental macrowear, particularly of the maxillary dentition, from a functional perspective, and inferences can be made about diet and jaw mechanics. Although microwear of *Dadadon isaloi* has been investigated previously (Goswami *et al.*, 2005), postcanine macrowear is also a reliable means of assessing diet (Crompton & Hylander, 1986; Radinsky, 1987; Lauder, 1981; Sue & Reizes, 1998). In fact, macrowear features are good indicators of complex occlusal function (Butler, 1952). Sub parallel striations on wear facets reveal the direction of mandibular motion during the chewing cycle.

The following conclusions could be drawn: 1) incisors and canines constitute a prehensile apparatus; 2) diastema separates the canines and postcanines, wide for *D. isaloi*, but short for *M. besairiei*; 3) according to some diagnosis features (Kammerer *et al.*, 2008), primo, the first and second upper and lower incisors of *M. besairiei* are robust and procumbent, forming a dental comb. Second, the incisors of *D. isaloi* are vertically implanted and are relatively small for a cynodont; 4) the postcanine teeth of *M. besairiei* and *D. isaloi* are of the typical "gomphodont" form, the crowns become particularly flat and featureless with wear from front to back; 5) *M. besairiei* and *D. isaloi* are characterized by dynamic bilateral occlusion between the upper and lower postcanines, including a generally posterodorsal power stroke and significant horizontal motion toward the antero-posterior direction. Further, it appears that the chewing cycle in *D. isaloi* included small anterodorsal and mediolateral components; 6) the upper postcanines of both specimens are characterized by a large posterolabial extension of the principal upper cuspid basis, making food transformation more efficient. This feature is especially pronounced in *D. isaloi*, inferred by the crown remainder as a tall spire; 7) postcanine occlusion in *M. besairiei* resulted mainly in a mortar and pestle grinding function, which suggests a relatively tough diet. Conversely, the dentition of *D. isaloi* is shear dominated that indicates a typical herbivory diet. *Menadon besairiei* and *D. isaloi* appear to have fed on hard and softer plant material, respectively, with

*M. besairiei* in low-lying vegetation, whereas *D. isaloi* browsed in higher vegetation.

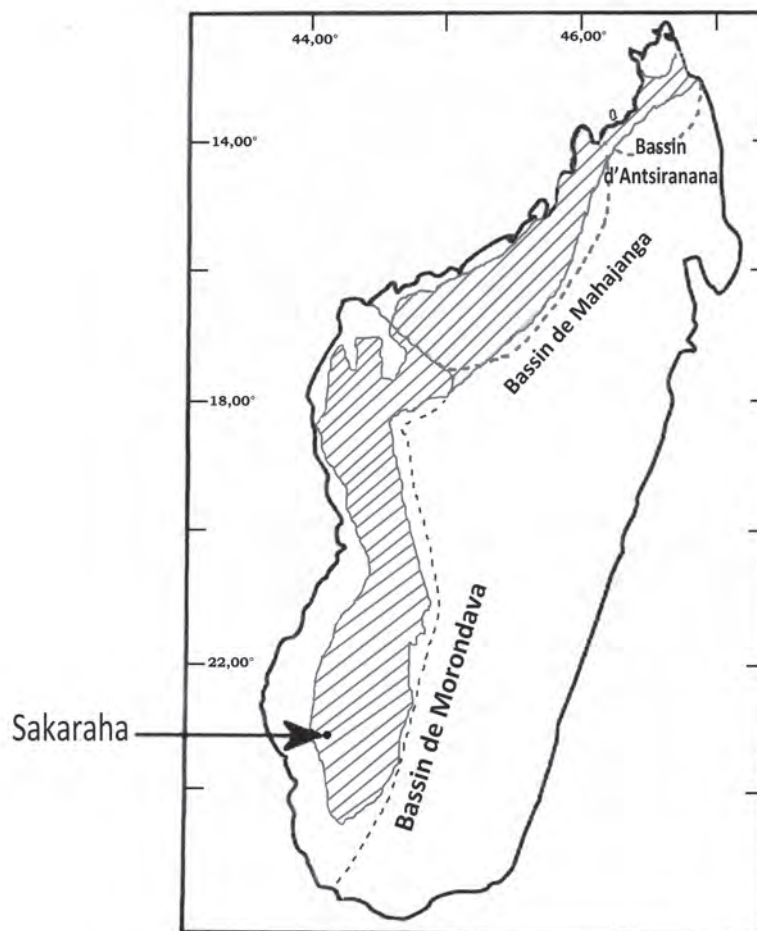
**Key words:** Structure, function, dentition, mandible mechanism, Traversodontidae, Triassic, Madagascar

## Introduction

Dans le cadre de la collaboration Field Museum of Natural History, American Museum of Natural History, University of California at Santa Barbara et Département de Paléontologie et d'Anthropologie Biologique de l'Université d'Antananarivo, au cours de ces quinze dernières années, des fouilles paléontologiques conduites par Docteurs John Flynn et André Wyss dans la partie Sud du Bassin de Morondava ont permis la découverte d'un groupe de Vertébrés terrestres dont l'âge est estimé entre Trias Moyen et Trias Supérieur. Parmi eux, deux Traversodontidae eucynodontes sont décrits par Flynn *et al.* (1999, 2000). Il s'agit de *Menadon besairiei* et de *Dadadon isaloi*. Ils sont conservés dans la formation Isalo II, équivalent de la formation

de Makay de Razafimbelo (1987), correspondant au terme final du Karoo Malgache (Besairie, 1971). Les sites de gisement sont riverains de la rivière Malio, au Sud de Berenty, à l'Est et au Nord-est de Sakaraha (Figure 1). *Menadon besairiei* et *D. isaloi*, spécimens assez bien préservés, sont les premiers cynodontes non-mammaliens découverts à Madagascar (Flynn *et al.*, 1999, 2000).

Le but de ce travail consiste à déterminer le régime alimentaire des deux Traversodontidae eucynodontes sus-cités à travers la compréhension de leur mécanisme mandibulaire. La méthodologie d'approche est focalisée aux interprétations fonctionnelle et mécanique des différentes structures dentaires, particulièrement des caractéristiques des macros usures des dents postcanines. C'est une méthode fiable pour déduire le régime alimentaire et le mode d'alimentation d'un taxon fossile quelconque. De ce fait, la description anatomique des différentes catégories dentaires des deux spécimens constitue la base de cette étude, à partir de laquelle le mécanisme mandibulaire va être reconstitué.



**Figure 1.** Carte de Madagascar comportant le Bassin de Morondava et la distribution du Karoo Malagasy (zone hachurée) (Flynn *et al.*, 2000).

## Abréviations

**AMNH** : American Museum of Natural History ;  
**UCSB** : University of California Santa Barbara ;  
**FMNH** : Field Museum of Natural History ; **DPAB** :  
 Département de Paléontologie et d'Anthropologie  
 Biologique ; **PR** : Collections des Reptiles fossiles  
 au Field Museum ; **UA** : Collections de fossiles de  
 l'Université d'Antananarivo Madagascar.

## Matériel et Méthodes

### Matériel d'étude

Les spécimens sont représentés par des crânes et des mandibules assez bien conservés avec la denture complète. Ces fossiles ont déjà fait l'objet d'études préliminaires (Flynn *et al.*, 1999, 2000).

**Premier spécimen** : *Menadon* Flynn *et al.* (2000)

*Menadon besairiei*

UA 10601, denture supérieure et inférieure

FMNH PR 2104, denture inférieure où I<sub>3</sub> gauche est absente.

**Deuxième spécimen** : *Dadadon* Flynn *et al.* (2000)

*Dadadon isaloi*

FMNH PR 2232, denture supérieure

UA 10608, hémimandibule droite composée de la moitié des incisives, de la canine droite et de quelques dents post canines.

### Méthodologie

#### **Description anatomique et morphologie fonctionnelle**

Très souvent, la fonction est définie comme le rôle mécanique ou physique joué par la structure dans l'organisme (Lauder, 1981). Ainsi, l'analyse biomécanique de la mandibule est basée principalement sur la morphologie fonctionnelle des usures (macro et micro) observées au niveau de la couronne des dents post canines.

La mastication se passe au niveau des cuspides, c'est-à-dire cuspides/nourriture et vice versa. Elle est à l'origine des différentes facettes d'usure qui se traduisent par des striations parallèles à direction bien déterminée. Ces usures dentaires représentent un des domaines d'étude où une morphologie directe de fonction est remarquablement évidente chez les taxa fossiles. A chaque complexe occlusal correspond des modèles d'usure caractéristiques (Butler, 1952). Ainsi, on peut interpréter leurs caractéristiques en termes de direction de mouvements mandibulaires et de régime alimentaire, donc de paléoécologie. L'analyse des micro-usures a déjà fait l'objet d'une publication sur

le régime alimentaire et la paléoécologie de *Dadadon isaloi* (Goswami *et al.*, 2005).

Chez les Traversodontidae (Crompton, 1972), l'arrangement spécifique des détails morphologiques des molaires est propre à chaque taxon. Ainsi, certaines différences existent au niveau des formes et des proportions des caractéristiques dentaires (taille, cuspide, bassin, crête, cingulum) au sein des cynodontes non mammaliens.

## Résultats et Interprétations

L'analyse des différentes étapes des degrés des macro usures aussi bien à travers les dents préhensiles qu'à travers la série des dents post-canines, a permis de déduire la contribution de chaque catégorie dentaire dans la mastication pour les deux spécimens.

### Les caractéristiques dentaires des deux spécimens

Chez *Menadon besairiei*, la denture est caractérisée par la formule dentaire suivante, FD = 4/3 1/1 8/6-7 (Flynn *et al.*, 2000 ; Kammerer *et al.*, 2008). De plus, elle est robuste.

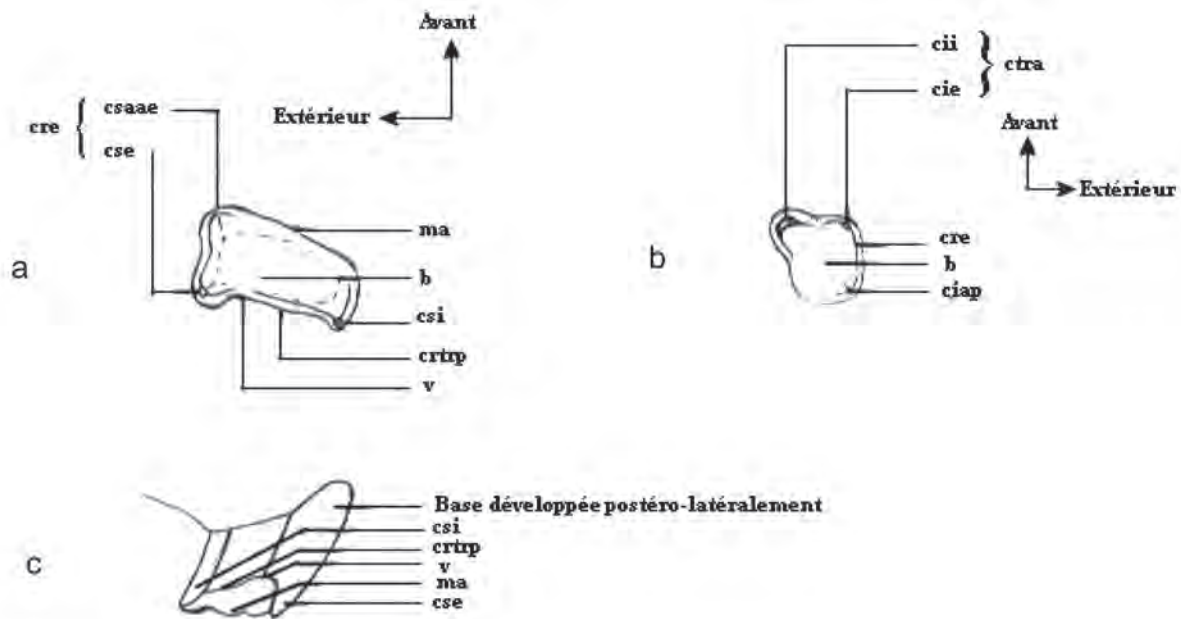
La denture de *Dadadon isaloi* est de taille plus réduite que celle de *M. besairiei*, aussi bien pour les dents antérieures que les postérieures, exceptées les canines. Sa formule dentaire est représentée par : 4/3 1/1 9-11/11 (Flynn *et al.*, 2000).

Ayant les caractéristiques de base des Traversodontidae, les dents post-canines des deux spécimens sont entièrement gomphodontes (Figures 2 & 3).

### Rôle de la denture antérieure et contribution des dents post canines de *Menadon besairiei* lors de la mastication

Au début du mouvement de fermeture de la mâchoire inférieure, les incisives inférieures proclives s'occludent avec leurs antagonistes supérieures, également légèrement proclives. Cela se réalise de façon à ce que les inférieures soient légèrement postérieures aux supérieures. Cet arrangement est idéal pour agripper, couper et ingérer les fibres végétales.

Les caractères des incisives supérieures (proclives, striées), couplés avec ceux des inférieures (proclives, spatulées, robustes, à crête distincte s'étendant sur toute la hauteur de la face distale, à crêtes marginales sur les tiers supérieurs des bords), augmentent le taux d'effectivité de la fonction déchirante et coupante. D'un côté, le frottement répété des fibres ingérées



**Figure 2.** Dents post-canines de *Menadon besairiei*. a) Vue occlusale d'une dent supérieure ; b) Vue occlusale d'une dent inférieure ; c) Vue postérieure de PC8. Légendes -- b : bassin, ciap : cuspside inférieure accessoire postérieure, cie : cuspside inférieure externe, cii : cuspside inférieure interne, cre : crête externe, crtra : crête transversale antérieure, crtrp : crête transversale postérieure, csaae : cuspside supérieure accessoire antérieure externe, cse : cuspside supérieure externe, csi : cuspside supérieure interne, ma : mur antérieur et v : vallée.

sur la face dorso-médiale de chaque dent inférieure joue un rôle abrasif, aboutissant à l'amincissement et même à la disparition de la crête d'émail à cet endroit. De plus, les incisives et les canines sont conçues pour mieux déchirer les fibres végétales.

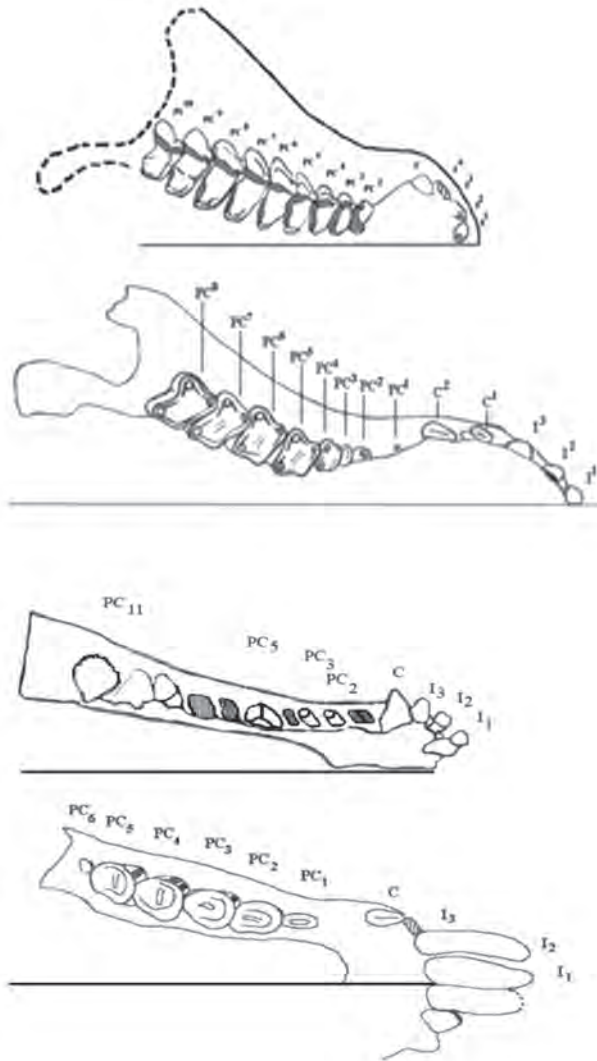
La canine supérieure est petite, de même taille que les incisives, distinctement inclinée vers l'avant (Kammerer *et al.*, 2008). Elle est striée sur sa face labiale. La canine inférieure, implantée verticalement, est légèrement séparée de la troisième incisive. Ainsi disposée, elle forme avec son antagoniste supérieure un couple adéquat pour agripper, fragmenter et déchirer les fibres végétales. Ce couple antagoniste constitue avec le peigne des incisives un système intégré pour ratisser la végétation basse. De cette façon, avant l'ingestion de fibres végétales, au niveau même des dents antérieures, se réalisent trois fonctions différentes, à savoir agrippante, déchirante et coupante. Ces fonctions sont encore plus effectives en étant associées à deux phénomènes : primo, la capacité d'une grande ouverture de la bouche permettant une préhension maximale (grande profondeur de la mandibule à l'origine des longues fibres du muscle masséter superficiel) ; secundo, une grande force de broutage délivrée par un muscle temporal assez développé. De telle complexité dans le fonctionnement de la denture antérieure correspond à un type d'alimentation de nature coriace.

Le mécanisme de la mandibule est tributaire de la taille des processus ptérygoïdes, de la mobilité de la symphyse, de l'arrangement et du développement de la musculature adductrice et enfin de la propriété de l'articulation crânio-mandibulaire.

Les apophyses latérales des ptérygoïdes de *M. besairiei* sont très développées. Elles limitent l'occlusion des dents inférieures et supérieures à une occlusion bilatérale stricte (mâchoires isognathes), empêchant tout mouvement transversal. Les mouvements verticaux et horizontaux antéro-postérieurs restent les seuls mouvements permis. Une symphyse profonde, massive et immobile renforce ce mode d'occlusion des dents post-canines chez *M. besairiei* et favorise une mastication plus énergique.

Au début de l'occlusion dynamique (Figure 4), la dent post-canine inférieure converge vers le haut, par un mouvement postéro-dorsal durant lequel la mandibule monte rapidement et se positionne entre deux dents post-canines supérieures antagonistes. Sa crête transversale orientée vers l'arrière est alignée en dessous et en arrière de la crête transversale orientée vers l'avant de la dent supérieure antérieure correspondante. Le mouvement postéro-dorsal se poursuit. La face antérieure de la crête transversale inférieure va cisailier la face postérieure de la crête transversale supérieure. Elles constituent ainsi deux éléments sécants fonctionnant comme une paire de ciseaux. Ensemble, elles vont tondre les fibres

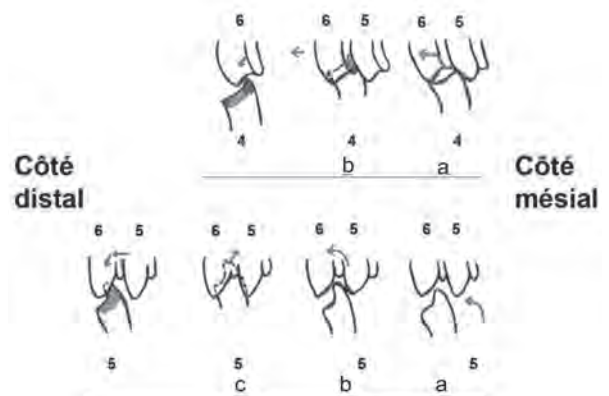
saisies entre elles. En d'autres termes, la dent post-canine inférieure est disposée à la fois en dessous et entre deux dents post-canines supérieures, selon ce diagramme,

$$\begin{matrix} PC^8-PC^7-PC^6-PC^5-PC^4 \\ PC_6-PC_5-PC_4-PC_3 \end{matrix}$$


**Figure 3.** En haut, vue occlusale de la denture supérieure droite de *Dadadon isaloi* (PR 2232) et de *Menadon besairiei* (UA 10601). En bas, vue occlusale de la denture inférieure gauche de *D. isaloi* (UA 10608) et de *M. besairiei* (PR 2104). Légende -- PC : post-canine, C : canine et I : incisive.

Le mouvement postéro-dorsal suit son cours. Non seulement, la crête transversale inférieure va se frotter contre la face postérieure de la crête transversale supérieure, mais elle va cisailer aussi la face distale du mur antérieur de la dent supérieure tout en basculant au niveau de la partie antérieure de son bassin occlusal. Cette position implique deux phénomènes : d'une part, l'apex de la cuspide inférieure externe s'enfonce dans la portion antéro-latérale de la cuvette ; et d'autre part, le sommet de la

cuspidie inférieure interne s'encastre dans la portion antéro-médiale. Les cuspidies inférieures agissent à la manière d'un pilon dans un mortier (le bassin). Il s'agit là d'une fonction broyeuse. La nourriture est écrasée entre les cuspidies inférieures principales et la portion antérieure du bassin de la deuxième dent supérieure. Le contact est total au moment de l'atteinte de l'intercuspation maximale. Il s'ensuit des facettes d'usure représentées par des stries subparallèles orientées verticalement sur la face antérieure de la crête transversale antérieure (crtra) inférieure (Figure 2) et sur la face postérieure de la crête transversale postérieure (crtrp) supérieure et du mur antérieur. Au niveau des cuspidies principales inférieures, ce phénomène est à l'origine du début de l'usure de leur sommet. Parallèlement, ce même phénomène rend le bassin supérieur de plus en plus profond.



**Figure 4.** Vues latérales des dents post-canines inférieures et supérieures au cours d'un cycle mastocatoire chez *Menadon besairiei* (en haut) et chez *Dadadon isaloi* (en bas), montrant la direction postéro-dorsale de l'occlusion dynamique. a -- début de l'occlusion, mouvement rapide ; b et c -- achèvement de l'occlusion dynamique : mouvement assez lent mais énergique.

En même temps, la face vestibulaire de la crête externe inférieure, affronte la face linguale de la crête externe supérieure. Ainsi, toutes les deux constituent des surfaces tondantes par excellence. Leur affrontement produit des stries d'usures subparallèles plus ou moins verticales les rendant encore plus efficaces. Ce phénomène constitue un autre moyen tondant les fibres végétales qui se trouvent à ce niveau. Cette cisaille est remarquable par l'action grattante de l'apex de la cuspide supérieure accessoire antérieure externe (csaae) contre la paroi antéro-latérale de la cuspide inférieure externe (cie), provoquée par le basculement de cette dernière dans la profonde partie antéro-latérale du bassin. Ce dernier est responsable de la sculpture de la facette d'usure au coin antéro-latéral de la cuspide inférieure externe en plus de

**Tableau 1.** Résumé des caractères dentaires de *Menadon besairiei* et de *Dadadon isaloi*.

Caractères	<i>Menadon besairiei</i>	<i>Dadadon isaloi</i>
Formule Dentaire	I 4/3 C 1/1 PC 8/6-7	I 4/3 C 1/1 PC 9-11/11
Nombre	Réduit	Elevé
Taille	Grande, robuste	Modérée
Implantation	Dents antérieures proclives en peigne dentaire	Verticalement implantées
Orientation des dents postcanines	Supérieures inclinées antéro-ventralement Inférieures inclinées postéro-dorsalement	Supérieures plus ou moins droites Inférieures inclinées postéro-dorsalement
Degré d'imbrication	Peu développé	Très développé
Cingulum externe	Absent	Présent
Cuspide supérieure centrale (csc)	Absente	Présente
Dents postcanines supérieures	Cuspide supérieure accessoire antérieure externe (csaae)	Robuste
	Cuspide supérieure accessoire antérieure interne (csaai) et cuspide supérieure accessoire antérieure centrale (csaac)	Absentes
	Mur antérieur (m.a)	Proéminent
	Crête externe	Elevée
	Bassin	Grand bassin central
Dents postcanines inférieures	Cuspide inférieure accessoire (cia)	Une seule, la postérieure
		Faiblement développé
		Moins élevée
		Deux petits bassins (central et médial)
		Multiples, externes et postérieures

l'usure de son apex. La morphologie de la cie, en forme de cône étroit et aigu, épouse le coin antéro-latéral profond situé à la base de csaae. D'ailleurs, non seulement la cuspide supérieure externe (cse) est très robuste, mais la csaae l'est également pour une cuspide accessoire. Simultanément, la paroi linguale de la cuspide inférieure interne va se frotter contre la surface médiale de la partie antérieure de la crête supérieure interne. Ce phénomène provoque une légère action cisailante à l'encontre de la nourriture. Il en résulte deux facettes d'usure : l'usure de la face médiale de la crête supérieure interne et celle du flanc lingual de la cuspide inférieure interne. Il est important de mentionner que la morphologie de la cuspide inférieure interne (cii), en forme de cône large et bas, est conforme à celle du bassin antagoniste supérieur.

A l'issue de cette première phase du mécanisme mandibulaire, la cuspide inférieure externe est à la fois interne par rapport à la cuspide supérieure accessoire antérieure externe et postérieure à la partie latérale de la muraille antérieure de la dent supérieure antagoniste. La cuspide inférieure interne se trouve sur le coin antéro-lingual du bassin, postérieur à la partie médiale de la muraille antérieure. Enfin, la partie antérieure du bassin se creuse et devient la

fossette de dentine antérieure de la grande cuvette d'origine.

Ce début de l'occlusion dynamique va succéder à un mouvement plus postérieur que dorsal. Celui-ci va constituer la phase la plus énergique de la mastication. Il correspond à la puissance de morsure (« power stroke »).

La crête transversale inférieure est entraînée vers l'arrière à travers le bassin occlusal. Ainsi, les deux cuspides principales inférieures grattent le bassin sur leur passage. A l'issue de ce mouvement, la cuspide inférieure externe tombe dans la partie postéro-latérale du bassin. Elle se situe donc médialement à la base de la cse qui est très développée, face à l'entaille séparant la cse de la csi (cuspide supérieure interne) ; puis, la cuspide inférieure interne atterrit en face et à la base de la csi. Entre temps, toute la face dorso-latérale de la crête inférieure vestibulaire est entraînée postéro-dorsalement contre la face médiale cisailante de la crête supérieure externe. Ceci correspond à une action tondante. Ce phénomène est à l'origine de l'abrasion de la face médiale de la crête supérieure externe, puis de l'apparition de la facette d'usure observée sur toute la surface dorso-latérale de la couronne inférieure. Ces facettes d'usure se traduisent par des stries subparallèles orientées

postéro-dorsalement. En basculant la cse dans la partie postéro-latérale du bassin, ce phénomène renforce la facette d'usure observée sur le coin antéro-latéral de la dent inférieure.

Du côté interne, toute la face dorso-latérale de la crête inférieure interne est entraînée contre la face médiale de la paroi linguale de la dent supérieure antagoniste. Etant donné le moindre degré de développement de ces crêtes, ce phénomène n'est pas très significatif. Il est à l'origine de l'usure progressive de la crête supérieure interne et de la crête inférieure interne.

De cette deuxième phase s'ensuit l'usure de la crête transversale inférieure par l'abrasion des sommets de ses deux cuspides. Le basculement de cette crête transversale dans la partie postérieure du bassin y provoque la formation d'une autre fossette de dentine, représentée par la fossette postérieure. Les différenciations conjointes des deux fossettes ont érigé au milieu de la cuvette une crête d'émail transversale plus ou moins développée. A l'issue de la deuxième phase, la cuspide inférieure externe, à la fois comprimée médio-latéralement et élevée, est enfoncée à l'intérieur de la partie postéro-latérale du bassin. Par contre, la cuspide inférieure interne, large et basse est positionnée au niveau de la partie postéro-médiale, face à la base de la cuspide supérieure interne. La taille respective de la cuspide inférieure interne et de la cuspide inférieure externe justifie la structure de la dent post-canine antagoniste, en particulier l'absence de la cuspide supérieure centrale. La crête transversale inférieure se trouve en face de la crête transversale supérieure de la dent suivante. C'est la fin de l'occlusion dynamique. Le cycle masticatoire est terminé. Par la suite, la mandibule va adopter une position légèrement antérieure vis-à-vis de la mâchoire supérieure, afin de pouvoir reprendre le cycle suivant. Au cours de son mécanisme masticatoire, *M. besairiei* réalise fondamentalement un mouvement mandibulaire à direction postéro-dorsale.

Compte tenu des inclinaisons respectives des dents supérieures et inférieures, leur intercuspatation plus ou moins complète est réalisée dans un plan incliné antéro-ventral. Ceci favorise un broyage énergétique.

Le grand développement et la robustesse des différentes cuspides par rapport au type primitif exhibé par *Scalenodon angustifrons* (Crompton, 1972) ont provoqué une augmentation de la profondeur de la surface tondante par rapport à la hauteur de la csaae et à un allongement du composant dirigé vers l'arrière

du « power stroke » ou de la puissance de morsure. La continuité entre la surface tondante médiale de la crête externe et celle postérieure de la muraille antérieure souligne bien que l'occlusion dynamique débute distalement à la crête transversale postérieure de la dent antagoniste, de la même manière que celle de *S. angustifrons* et de *Luangwa* (Kemp, 1979), mais contrairement à celle de *Massetognathus* (Crompton, 1972). Puis, une succession de mécanismes sécants se produit, d'abord au début du cycle masticatoire, puis au cours de la fin de l'occlusion dynamique. Il en est de même pour la fonction broyeuse qui s'effectue comme un pilon dans un mortier. Spécialement, les cuspides inférieures jouent le rôle du pilon, tandis que le bassin ou les fossettes de la dent postcanine supérieure font office de mortier. A un stade avancé, les tables d'usure se généralisent et envahissent les surfaces occlusales (observées sur PR 2104). Ceci dénote l'accomplissement d'une occlusion parfaite et précise, rendant plus effective la fonction broyeuse. Ces caractéristiques confirment la préférence d'un type de nourriture plutôt coriace.

Mises à part ces considérations, certains autres caractères constituent des indicateurs de la tendance broyeuse de la fonction masticatrice de *Menadon besairiei* : 1) la robustesse de ses dents jugales ; 2) les structures anatomiques de son crâne lui-même, dont la disposition antérieure de sa rangée dentaire par rapport à son orbite, fournissant l'espace exigée pour l'enchâssement des racines des dents jugales dans un maxillaire élargi verticalement ; 3) la robustesse de son arcade zygomatique ; 4) la mandibule plus ou moins massive ; 5) l'usure avancée des sommets des cuspides inférieures ; 6) la différenciation des fossettes de dentine antérieure et postérieure provoquant l'apparition de la crête d'émail transversale.

### **Rôle de la denture antérieure et contribution des dents post canines dans la mastication de *Dadadon isaloi***

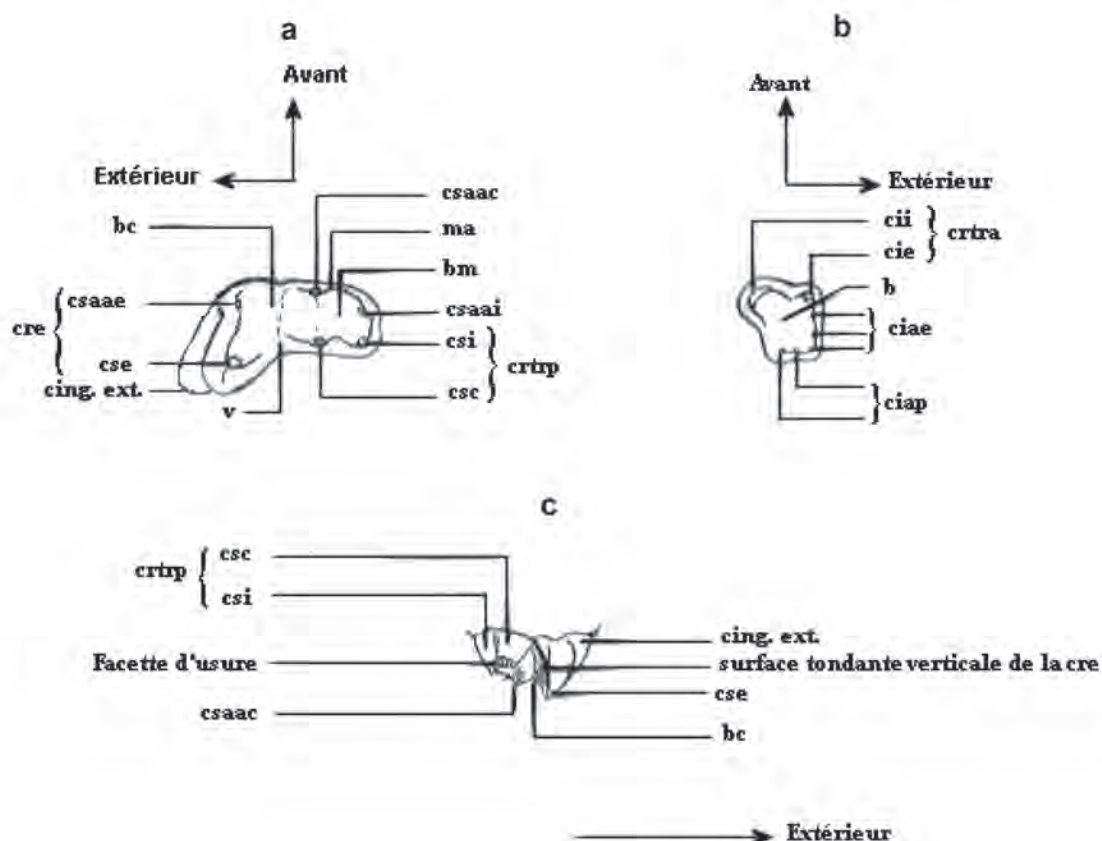
Contrairement aux dents antérieures de *Menadon besairiei*, celles de *Dadadon isaloi* sont verticalement implantées. Leurs autres caractéristiques : bouts pointus, face antérieure pourvue d'une épaisse couche d'émail sous forme de rayures, présence particulière de cuspules secondaires sur les bords marginaux, aplaties médio-latéralement, leur confèrent une plus grande capacité cisailante et déchirante. Les canines constituent avec les incisives qu'elles encadrent étroitement, un véritable appareil préhensile. Elles constituent un outil adéquat pour agripper et ingérer les fibres végétales.

De la même manière que chez *M. besairiei*, le passage répété des fibres végétales ingérées sur la face médiale des incisives inférieures entraîne leur usure, rendant le bord supérieur des incisives encore plus tranchant. *Dadadon isaloi* a recours à une occlusion bilatérale grâce à ses processus ptérygoïdes assez développés.

L'analyse de la répartition des facettes d'usure ainsi que de l'orientation des striations qui les composent montrent qu'elles sont généralement provoquées par des mouvements mandibulaires à la fois vers le haut et vers l'arrière au cours des deux principales phases du cycle masticatoire. Au début de l'occlusion dentaire (Figures 4 & 5), suite à un mouvement postéro-dorsal de la mandibule, la dent post-canine inférieure se trouve entre deux dents antagonistes supérieures. Si on prend l'exemple de la cinquième dent post-canine (PC<sub>5</sub>), elle va affronter la mâchoire supérieure en se positionnant entre PC<sup>5</sup> et PC<sup>6</sup>. De cette manière, l'occlusion débute par la disposition de la crête transversale inférieure juste derrière la crête

transversale supérieure de la même façon que pour *Scalenodon angustifrons* (Crompton, 1972), *Luangwa* (Kemp, 1979) et *M. besairiei* (Figures 4 & 6). Le mouvement postéro-dorsal entraîne les deux crêtes transversales, inférieure de PC<sub>5</sub> et supérieure de PC<sup>5</sup>, l'une plus ou moins contre l'autre, avec l'inférieure derrière la supérieure.

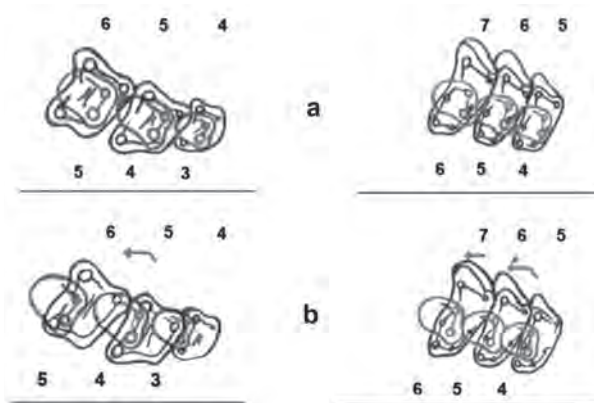
Au cours du déplacement de la mandibule, la crête transversale inférieure va à l'encontre de la crête transversale supérieure. Le mécanisme se réalise plus avec une dominance postérieure que dorsale. Par conséquent, au lieu d'atterrir directement à la base de la crête transversale supérieure, la crête inférieure se retrouve plus ou moins au milieu de la face occlusale de la dent supérieure antagoniste. Les deux principales cuspidés inférieures se trouvent donc au milieu du bassin supérieur. Un léger mouvement antérieur va s'ensuivre et va être responsable de l'encastrement de ces deux cuspidés, la cie et la cii, respectivement dans les parties centrale et médiale du bassin. Ce léger déplacement antéro-dorsal a déjà



**Figure 5.** Dents post-canines de *Dadadon isaloi*. a) Vue occlusale d'une dent post-canine supérieure ; b) Vue occlusale d'une dent postcanine inférieure ; c) Vue postéro-occlusale de PC9 droite. Légendes -- b : bassin, bc : bassin central, bm : bassin médial, ciae : cuspide inférieure accessoire externe, ciap : cuspide inférieure accessoire postérieure, cie : cuspide inférieure externe, cii : cuspide inférieure interne, cing. ext : cingulum externe, cre : crête externe, crtra : crête transversale antérieure, crtrp : crête transversale postérieure, csaae : cuspide supérieure accessoire antérieure externe, csaac : cuspide supérieure accessoire antérieure centrale, csaa : cuspide supérieure accessoire antérieure interne, csc : cuspide supérieure centrale, cse : cuspide supérieure externe, csi : cuspide supérieure interne, v : vallée et ma : mur antérieur.



été décelé au cours de l'analyse des micro-usures faites par Goswami *et al.* (2005). Cette capacité le rapproche de *S. hirshoni*, de *Santacruzodon* (Abdala & Ribeiro, 2003) et de *Traversodon*. Dans son passage, la crête inférieure gratte la partie antérieure de la surface triturante supérieure.



**Figure 6.** Détails de l'occlusion dentaire chez *Menadon besairiei* (à gauche) et chez *Dadadon isaloi* (à droite). Les nombres 4 à 7, puis 3 à 6 indiquent respectivement les numéros des dents supérieures et inférieures au sein des séries jugales. a) Vue occlusale des dents post-canines au début de l'occlusion dynamique avec les supérieures et les inférieures superposées, b) La même chose à la fin de l'occlusion dynamique.

A l'issue de la première phase, on observe :

- 1) d'abord l'apparition des facettes d'usure à striations subparallèles orientées verticalement sur la face antérieure de la crête transversale inférieure, essentiellement sur la paroi antérieure de la *cii* et plus ou moins sur celle de la *cie*.
- 2) puis, l'apparition d'une facette d'usure bien distincte, orientée postéro-dorsalement sur la face postérieure de la crête transversale supérieure, exactement entre les deux cuspidés supérieures interne et centrale. L'orientation de cette usure souligne le mouvement postéro-dorsal de la mandibule, déjà au début du cycle masticatoire. L'usure de la face médiale de la *csaae* rend plus efficace la surface cisailante de la partie antérieure de la crête externe.
- 3) L'usure des parois antérieures et latérales de la *cie* ; puis, l'abrasion de la surface occlusale antérieure par l'usure de la petite crête centrale, du sommet de la *csaac* (cuspidé supérieure accessoire antérieure centrale) et du mur antérieur; ensuite, l'usure du sommet de la *cie* ; et enfin, l'usure du sommet de la *cii*.
- 4) L'apparition également d'une facette d'usure très distincte à striations orientées postéro-dorsalement sur la face dorso-latérale de la dent

post-canine inférieure, obtenue par le frottement de la paroi dorso-vestibulaire de la dent inférieure contre la surface médiale de la crête externe de son antagoniste supérieure. Cette action est accentuée par un très léger mouvement médio-latéral de la mandibule rendu possible par le faible développement des processus latéraux des ptérygoïdes.

Le mouvement postéro-dorsal suit son cours. Cette fois-ci, l'ensemble de la crête transversale inférieure est de nouveau entraîné vers l'arrière. Dans son passage, la *cii* va gratter la *csaac* et va se situer juste en face de la *csi* et de la *csc* (cuspidé supérieure centrale). Il en résulte l'abrasion de la *csaac* et de la faible crête qui la relie à la *csc*. Puis, la *cie* se détache de sa plus ou moins profonde fossette pour se trouver juste en face de l'échancrure qui sépare la *csc* de la *cse*. Au cours de cette migration, la face dorso-latérale de la dent inférieure se frotte contre la face médiale de la crête externe de la dent supérieure. Ceci accentue l'usure de la face dorso-latérale de la dent inférieure, au niveau des cuspidés labiales. La surface tondante médiale de la crête externe est de plus en plus laminée, donc de plus en plus efficace. A la fin de cette deuxième phase du cycle masticatoire, les deux bassins se trouvent de plus en plus aplanis. Une table d'abrasion unique se forme au fur et à mesure, délimitée latéralement par la persistante crête vestibulaire et vers l'arrière par ce qui reste de la crête transversale postérieure. A ce stade, la crête transversale inférieure se trouve en face de la crête transversale supérieure de la dent antagoniste. C'est la fin de l'occlusion dynamique. Par la suite, un léger mouvement antérieur de la mandibule s'effectue afin de remettre les dents en position adéquate pour un nouveau cycle masticatoire. A la suite de cette deuxième phase, les faits suivants ont été remarqués :

- 1) abrasion de la *csaac* et de la faible crête qui la relie à la *csc*,
- 2) usure de plus en plus poussée de la face dorso-latérale de la dent inférieure, au niveau des cuspidés labiales,
- 3) surface tondante médiale de la crête externe de plus en plus laminée, donc de plus en plus efficace,
- 4) aplanissement de plus en plus poussé des deux bassins, à l'origine de la formation d'une table d'abrasion unique.

Deux types de fonction masticatoire prédominent dans un cycle : une fonction coupante dominante et une fonction broyeuse modérée. De l'avant vers

l'arrière, toute la batterie des nombreuses dents masticatrices forme une suite de tables d'abrasion séparée de temps en temps par le vestige des crêtes transversales postérieures et encadrées extérieurement par les crêtes latérales à surfaces cisailantes verticales. Ces dernières constituent avec le cingulum externe les seuls caractères permanents des dents jugales de *Dadadon isaloi*. Ils jouent un rôle déterminant dans la fonction masticatrice.

De plus, la présence des cuspsules au niveau de la couronne aussi bien supérieure qu'inférieure, de la même condition que *Massetognathus* (Crompton, 1972), lui procure une fonction triturante plus effective, par rapport à celle de *Menadon besairiei*. Il en résulte de nombreuses crêtes à bord tranchant, disposant de surfaces tondantes verticales, en particulier la crête supérieure externe. Tout ceci suggère la dominance de la fonction sécante et de la fonction triturante chez *D. isaloi*.

La présence d'une cuspsule supérieure accessoire antérieure externe constitue également un grand avantage pour *D. isaloi*, étant donné la petite taille de sa dent post-canine. Cet état de caractère contribue à l'amélioration de l'effectivité de la mastication. Puis, l'addition du léger mouvement antéro-dorsal au milieu du mécanisme mandibulaire accélère la transformation alimentaire. Ensuite, la disposition plus ou moins imbriquée des dents jugales, provoquée par l'étirement postéro-latérale de la base des cse, fournit une surface tondante ininterrompue de l'avant vers l'arrière.

### **Le régime alimentaire probable de *Menadon besairiei* et de *Dadadon isaloi***

*Menadon besairiei* et *Dadadon isaloi* présentent les mêmes caractéristiques de Traversodontidae herbivores suivants :

- 1) apparition du diastème entre la canine et la première dent jugale,
- 2) appareil préhensile composé par les canines et les incisives à la fois,
- 3) série postcanine composée uniquement de dents de type gomphodonte, dont chacune dotée de toutes les caractéristiques du modèle de base des dents des Traversodontidae, sujettes à un degré d'usure de plus en plus élevé, de l'arrière vers l'avant, à surface triturante plus ou moins aplanie sous forme d'une table d'abrasion après un certain degré d'usure, aux facettes d'usure composées de striations subparallèles témoignant généralement une direction postéro-dorsale du mouvement mandibulaire au cours de la mastication,

- 4) mastication basée sur la répétition de deux fonctions principales : cisaille et broyage,
- 5) occlusion dentaire dotée d'un arrangement entre deux bords concaves opposés, idéals pour cisailer, typiques des molaires tribosphéniques des tous premiers mammifères,
- 6) grande fenêtre temporale (Flynn *et al.*, 2000 ; Ranivoharimanana, 2007),
- 7) émargination profonde en forme de V du squamosal entre l'occiput et la racine de l'arcade zygomatique (Flynn *et al.*, 2000 ; Ranivoharimanana, 2007).

Bien que les mandibules de *M. besairiei* et *D. isaloi* fonctionnent toutes les deux suivant le même mécanisme fondamental commun aux Traversodontidae, des disparités sont observées. Le fonctionnement des dents post-canines de *D. isaloi* consiste essentiellement en une série de plans tondants orientés transversalement et longitudinalement, de la même manière que celui des dents de *Scalenodon angustifrons* (Crompton, 1972). Ainsi, pour *D. isaloi*, le talon de la dent inférieure (antagoniste à la cuspsule centrale supérieure), fournit un bassin pour broyer. Ce bassin est analogue au talonide de la molaire tribosphénique des tous premiers mammifères (Crompton & Hiimeae, 1969). Les deuxième et troisième différences sont respectivement, l'existence d'un léger mouvement antérieur et d'un léger mouvement transversal médialo-latéral au cours de son cycle masticatoire. Cela signifie que chez *D. isaloi*, au niveau des dents inférieures, l'usure se répand de l'extérieur vers l'intérieur. La quatrième différence est matérialisée par la présence du cingulum externe au niveau de la dent post-canine supérieure, à partir de la dent PC<sup>8</sup> chez PR 2232. Cet épaississement ventro-latéral, rendant la crête vestibulaire assez épaisse pour pouvoir persister à toute usure, est caractéristique d'un herbivore typique (Janis, 1990). *Dadadon isaloi* serait un herbivore typique. Il aurait préféré une alimentation plus tendre. Par ses dents antérieures implantées verticalement, il aurait brouté en hauteur sans doute les jeunes feuilles de fougères (Pomérol, 1995).

Auparavant, il a été démontré que *M. besairiei* serait un herbivore de type broyeur. La fonction broyeuse est typique d'une alimentation à consistance dure. Etant doté d'un appareil préhensile perfectionné sous forme de peigne dentaire, *M. besairiei* se procure son alimentation en ratissant la végétation basse, dont des racines ?

## Discussion

Bien qu'ils soient tous les deux des Traversodontidae herbivores, *Menadon besairiei* et *Dadadon isaloi* diffèrent par la nature de ce qu'ils consomment et par la manière suivant laquelle ils s'en procurent. S'ils se nourrissent de la même plante, *D. isaloi* aurait préféré les pousses et *M. besairiei* les racines. Quoiqu'il en soit, à l'aide de ses peignes dentaires, *M. besairiei* ratissait la végétation basse et/ou cherchait sa nourriture au ras du sol. Il est important de remarquer que le phénomène de broyage est moins important chez les herbivores (Janis, 1995). En fait, au cours d'un cycle masticatoire, peu de quantité de fibres végétales sont écrasées. Une certaine partie qui n'est pas broyée va être repositionnée entre les dents pour un surplus de réduction. Par conséquent, la mastication peut durer longtemps, exigeant la répétition de plusieurs cycles pour pouvoir rompre leur structure. Ainsi, *M. besairiei* aurait arraché les racines (plus nourrissantes que les feuilles mûres), tout en se procurant de petits invertébrés qui lui auraient apporté les protéines indispensables à son développement. D'ailleurs, à notre connaissance, aucune étude paléobotanique approfondie n'a pas encore été entreprise au niveau de l'Isalo II du bassin de Morondava. *Menadon besairiei* ne serait pas exclusivement herbivore de la même manière que *Luangwa* (Kemp, 1979).

Quant à la performance de leur capacité de transformer les aliments, la disposition (divergeant légèrement vers l'arrière) de leur série dentaire aussi bien supérieure qu'inférieure, est un peu particulière. Primo, une telle disposition ne permet pas un déplacement trop grand de la mandibule vers l'arrière sans défaire l'occlusion bilatérale. Secondo, à un certain stade de la vie de l'animal, la rangée des dents post-canines est apparemment bifonctionnelle (Janis, 1995). En fait, les dents post-canines postérieures sont disposées plus latéralement par rapport aux antérieures. Comme les dents antérieures s'usent les premières, de grands bassins de dentine se différencient à leur niveau, favorisant le broyage des fibres végétales. Toutefois, dans la partie postérieure de la cavité buccale, les couronnes sont encore presque intactes, pourvues de crêtes d'émail toutes tranchantes. Ces dents semblent être désignées pour assurer la fonction tondante. Tertio, l'extension latéro-postérieure de la cuspide supérieure postéro-externe, rendant les dents plus ou moins imbriquées les unes aux autres, est un caractère commun à *M. besairiei* et *D. isaloi*, mais plus accentué chez ce dernier. Sa mastication serait plus effective étant donné que c'est un herbivore strict.

Les dents de *M. besairiei* et de *D. isaloi* devraient présenter une amorce de croissance plus ou moins prolongée, caractéristique des espèces dont les mouvements mandibulaires sont développés dans le plan horizontal (ici antéro-postérieur). Ce phénomène se manifeste de différentes manières, par l'apparition de la racine chez *M. besairiei*, différenciation du cingulum externe chez *D. isaloi*.

Théoriquement, étant donné le mécanisme de fonctionnement de leur denture, le nombre de remplacements doit être réduit au minimum de manière à ce qu'il ne dérange pas l'ensemble de la surface triturante. Il s'agit d'un remplacement de type séquentiel dont on ignore la fréquence. Seulement, on assiste à deux processus apparemment très différents chez les cynodontes. D'une part, à la manière de la plupart des Traversodontidae, le nombre de dents postcanines des adultes est supérieur à celui des jeunes (Flynn *et al.*, 2000 ; Ranivoharimanana, 2007). Les dents s'usent et tombent dans la partie antérieure de la rangée dentaire, tandis que d'autres apparaissent à son extrémité postérieure (Crompton, 1972). Le taux auquel les dents sont ajoutées vers l'arrière, dépasse le taux auquel elles sont perdues vers l'avant (Hopson, 1984). Ces faits sont justifiés, particulièrement chez *Massetognathus* (Crompton, 1972) et chez *D. isaloi*. Puis, au niveau des séries dentaires inférieures de *Menadon besairiei* (PR 2104), la présence des PC<sub>6</sub> de très petite taille par rapport aux autres post-canines est assez intrigante. Ni la hauteur, ni les détails structuraux de sa couronne ne reflètent l'apparence d'une dent nouvellement érigée. La théorie de Hopson (1984) sur les Tritylodontidae est plus adéquate pour expliquer ce phénomène, « lorsqu'un individu présente à la fin de sa rangée dentaire, exceptionnellement une dent de petite taille, il s'agit d'un individu âgé » [traduit par l'auteur]. La massivité de la mandibule PR 2104 par rapport à celle d'UA 10601 confirme cette théorie. L'échantillon PR 2104 est plus vieux qu'UA 10601. D'autre part, chez d'autres taxa, comme *Exaeretodon* et *Scalenodontoides*, l'alvéole de la dent antérieure totalement usée est résorbée avec l'âge de sorte que les adultes possèdent moins de dents que les juvéniles.

## Conclusion

1) *Menadon besairiei* et *Dadadon isaloi* réalisent fondamentalement tous les deux une occlusion bilatérale dynamique à direction postéro-dorsale, entre les dents inférieures et supérieures au cours du cycle masticatoire. Cette occlusion bilatérale

est associée à de légers mouvements à la fois antéro-dorsal et médio-latéral chez *D. isaloi*.

- 2) *Menadon besairiei* et *D. isaloi* sont des herbivores se nourrissant de matériel végétal respectivement coriace et tendre.
- 3) La fonction masticatrice est à dominance broyeuse chez *M. besairiei*. Ce dernier ne serait pas un herbivore strict. La fonction masticatrice est largement coupante chez *D. isaloi*.
- 4) Le degré d'imbrication des dents post-canines supérieures par l'intermédiaire de l'extension postéro-latérale de la base de leur cuspside postéro-externe constitue, entre autres, un avantage pour une meilleure efficacité de la mastication. Il s'agirait d'un caractère adaptatif acquis en réponse au besoin du mode d'alimentation, en fonction de la disponibilité alimentaire, donc de la paléoécologie.

## Remerciements

Nous sommes infiniment reconnaissantes aux principaux inspireurs de ce travail : John Flynn (American Museum of Natural History) et André Wyss (University of California Santa Barbara). Mes sincères remerciements s'adressent aux rapporteurs dont la patience et le dévouement ont beaucoup contribué à la finalisation de cet article. Nous tenons à remercier également la « National Geographic Society » et le « Field Museum of Natural History » d'une part, le Ministère de l'Éducation Nationale et des Recherches Scientifiques, le Ministère de l'Énergie et des Mines, la Présidence de l'Université d'Antananarivo et la Faculté des Sciences, d'autre part, d'avoir permis l'efficacité des travaux de terrain et de laboratoire. Particulièrement, nos remerciements sont adressés à R. Andriantompohavana, L. Razafimanantsoa, A. Toto Volahy, J. A. Rabarison, A. Gandie, P. Vavisoro (Université d'Antananarivo), J. James Hopson (Université de Chicago), Robin Wathley, Gina Westhley, Elaine Zeiger, William Simpson, Lorie Barber, Steven Goodman, respectivement pour leur assistance sur le terrain et pour leur précieux aide lors de notre séjour de stage au Field Museum ; au Doyen de la Faculté des Sciences, à Rasoamiaramanana Armand, chef de Département de Paléontologie et d'Anthropologie Biologique de nous avoir soutenu dans la réalisation de ce travail ; à Bango Ramangarisoa pour peaufinage des illustrations.

## Références bibliographiques

- Abdala, F. & Ribeiro, A. M. 2003.** A new traversodontid cynodont from the Santa Maria formation (Ladinian – Carnian) of southern Brazil, with a phylogenetic analysis of Gondwana traversodontids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 139: 529 – 545.
- Besairie, H. 1971.** Géologie de Madagascar. Les terrains sédimentaires. *Annales Géologiques de Madagascar*. Fascicule n°XXXV, 89 pl.
- Butler, P. M. 1952.** The milk molars of the Perissodactyla, with remarks on molar occlusion. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 121: 777 – 817.
- Crompton, A. W. 1972.** Postcanine occlusion in cynodonts and tritylodontids. *Bulletin of the British Museum (Geology)*, 21(2): 27-71.
- Crompton, A. W. & Hiimae, K. 1969.** How mammalian molar teeth work. *Discovery*, 5(1): 23 – 34.
- Crompton, A. W. & Hylander, W. L. 1986.** Changes in mandibular function following the acquisition of a dentary-squamosal jaw articulation. In *The ecology and biology of mammal-like reptiles*, eds. N. Hotton, III, P. D. MacLean, J. J. Roth & E. C. Roth, pp. 263-282. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Flynn, J. J., Parrish, J. M., Rakotosamimanana, B., Ranivoharimanana, L., Simpson, W. F. & Wyss, A. R. 2000.** New traversodontids (Synapsida: Eucynodontia) from the Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20: 422-427.
- Flynn, J. J., Parrish, J. M., Rakotosamimanana, B., Simpson, W. F., Whatley, R. L. & Wyss, A. R. 1999.** A Triassic fauna from Madagascar, including early dinosaurs. *Science*, 286: 763 – 765.
- Goswami, A., Flynn, J. J., Ranivoharimanana, L. & Wyss, A. R. 2005.** Dental microwear in Triassic amniotes: Implications for paleoecology and masticatory mechanics. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25: 320-329.
- Hopson, J. A. 1984.** Synapsid evolution and the radiation of non-eutherian mammals. In *Major features of vertebrate evolution*, eds. D. R. Prothero & R. M. Schoch, pp. 190-217. The Paleontological Society, Chicago.
- Janis, C. M. 1990.** The correlation between diet and dental wear in herbivorous mammals, and its relationship to the determination of diets of extinct species. In *Paleobiological evidence for rates of coevolution and behavioural evolution*, ed. A. J. Boucot, pp. 241–259. Elsevier, New York.
- Janis, C. M. 1995.** Correlations between craniodental morphology and feeding behaviour in ungulates: Reciprocal illumination between living and fossil taxa. In *Functional morphology in vertebrate paleontology*, ed. J. J. Thomason, pp. 76-98. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kammerer, C. F., Flynn, J. J., Ranivoharimanana, L. & Wyss, A. R. 2008.** New material of *Menadon besairiei* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28: 445–462.

- Kemp, T. S. 1979.** Aspects of the structure and functional anatomy of the middle Triassic cynodont *Luangwa*. *Journal of Zoology*, 191: 193-239.
- Lauder, G. V. 1981.** Form and function: Structural analysis in evolutionary morphology. *Paleobiology*, 7: 430-442.
- Pomérol, C. 1995.** *Stratigraphie et paléogéographie du Mésozoïque*. Edition Doin, Paris.
- Ranivoharimanana, L. 2007.** *Structures crânio – dentaire : Implication biomécanique de la mandibule de deux nouveaux traversodontidés eucynodontes («Reptiles-Mammaliens»), du Trias de Madagascar*. Doctorat de Troisième cycle, Département de Paléontologie et d'Anthropologie Biologique, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Razafimbelo, E. 1987.** *Le bassin de Morondava (Madagascar). Synthèse géologique et structurale*. Thèse de Doctorat, Université de Louis Pasteur, Strasbourg.
- Sues, H.-D. & Reisz, R. R. 1998.** Origin and early evolution of herbivory in tetrapods. *Trends in Ecology & Evolution*, 13: 140-145.