

EXTENSIONS ET APPLICATIONS
DE LA THEORIE SYNTHETIQUE
DE LA MOLAIRE MAMMALIENNE
(G. VANDEBROEK, 1960-1961)

PAR

G. E. QUINET (Bruxelles)

(Avec 3 planches hors texte)

SOMMAIRE

| | |
|--|----|
| I. Généralités | 1 |
| II. Définition d'un caractère évolutif essentiel | 4 |
| III. Critères évolutifs dentaires | 5 |
| I. Critères évolutifs | 6 |
| II. Critères évolutifs dentaires | 7 |
| I. Molaire supérieure | 7 |
| II. Molaire inférieure | 8 |
| IV. Phylogénèse | 9 |
| A. Le genre PARAMYS | 9 |
| B. Phylogénèse des ZALAMBODONTES | 12 |
| C. Phylogénèse des RONGEURS | 15 |

I. GENERALITES

La théorie synthétique, dans toute sa complexité (morphologie, morphogénèse et numérique), tend à accorder à l'élément dentaire sa valeur de caractère évolutif essentiel.

Toutefois, avant même de définir le caractère évolutif essentiel, avant de montrer combien la dent « in toto » correspond entièrement aux exigences de celui-ci, avant de passer à l'application réelle de la théorie, c'est-à-

dire, à l'édification d'arbres phylogénétiques basés sur des critères valables, il paraît indispensable de préciser la signification que l'on peut accorder à certains termes dont l'usage prête à confusion.

Si l'emploi du qualificatif « *actuel* », ne donne lieu à aucune difficulté, il n'en est pas de même pour les termes : « *primitif* » et « *évolué* », qui peuvent donner lieu à des interprétations erronées.

« *Primitif* » a généralement la signification de plus ancien, au sens stratigraphique du terme, le caractère d'ancienneté stratigraphique étant ordinairement synonyme d'ancienneté générale.

Nous nous sommes déjà élevés à plusieurs reprises contre la confusion regrettable, sciemment entretenue, entre ces deux expressions.

Le postulat idéal est le suivant : le fossile considéré comme primitif se retrouve obligatoirement au niveau le plus bas et par conséquent, corrélativement l'ancienneté stratigraphique va de pair avec l'ancienneté évolutive.

Cette assertion peut être légitime pour des périodes chronologiques suffisamment étendues.

Ainsi, les Mammifères secondaires euthériens sont, d'une manière générale, plus primitifs que les Euthériens tertiaires, encore que des spécialisations précoces puissent parfois se manifester.

Par contre, on peut parfois aboutir à des prises de position exagérées.

Le type primitif peut très bien s'être maintenu pendant une longue période et se trouver ainsi contemporain de ses descendants lointains.

L'exigence d'une liaison entre la stratigraphie et l'évolution, peut aboutir à des formules forcées.

Ainsi, *Teilhardina belgica*, pro-Primate du Landénien continental belge, donc du Paléocène terminal, est probablement l'ancêtre des Anthropoïdes de l'Ancien Monde.

Toutefois, certains auteurs ne l'admettent pas comme tel, parce qu'il est d'âge stratigraphique trop récent; l'ancêtre serait une forme identique à *Teilhardina belgica*, parce que celui-ci est trop récent.

En se fondant sur les données de la théorie synthétique, le terme primitif peut s'entendre de deux façons différentes :

I. Au point de vue numérique

Dans ce cas, les observations seront valables pour l'ensemble des Mammifères « *sensu lato* »; mais, étant donné l'orientation de notre ouvrage, elles seront restreintes aux Placentaires plus particulièrement, quoique les principes soient d'application générale, « *mutatis mutandis* ».

Ainsi, il sera admis que la formule dentaire primitive, au sein d'un groupe placentaire défini, sera la plus proche de la formule dentaire de base, généralement admise : 3I, C, 4P, 3M.

De même, au sein d'un groupe mammalien « *sensu lato* », une espèce à formule dentaire amputée, ne peut descendre phylogénétiquement d'une

forme à formule dentaire plus réduite, quel que soit l'âge stratigraphique.

Une forme placentaire à quatre prémolaires, ne pourra pas dériver d'une forme à trois prémolaires.

L'argument est valable dans un domaine plus étendu encore.

Une forme à quatre prémolaires inférieures biradiculées, ne peut pas descendre d'une forme à quatre prémolaires dont la première est uniradiculée, le processus d'involution de celle-ci étant déjà amorcé.

II. Au point de vue morphologique

Pour le complexe Placentaires-Marsupiaux, plus la morphologie dentaire s'éloigne des deux types tribosphéniques précédemment mentionnés, et plus la forme sera considérée comme évoluée.

Il existera évidemment des degrés définis par des critères qui permettront d'évaluer dans quelle mesure on s'éloigne du schéma classique.

La signification du terme « é v o l u é » se déduira aisément de ce qui précède.

Etant donné la direction des diverses spécialisations, la numérique et la morphologie dentaires ne seront pas atteintes nécessairement dans la même mesure.

Les Rongeurs représentent le cas idéal, au point de vue évolutif.

Non seulement, leur formule dentaire s'éloigne nettement de la formule primitive placentaire, mais encore leur morphologie subit des modifications considérables par rapport au schéma tribosphénique.

Par contre, chez les Carnassiers, la numérique reste raisonnablement primitive, tandis que la morphologie présente de notables altérations.

Une fois de plus, on ne peut qu'insister sur les dangers de la succession stratigraphique en tant que critère phylogénétique.

Seules les bases numériques et morphologiques constituent des données valables, avec la réserve qu'au cours de longues séquences stratigraphiques, une évolution globale peut et doit être mieux observée.

« In fine » l'attention doit être attirée sur deux faits particuliers :

I. A partir des principes généraux énoncés, on peut très aisément admettre que des types actuels ne représentent au sein de leur lignée que des rameaux primitifs persistants, tandis que des types formellement plus évolués ont disparu.

Il est totalement injustifié de considérer qu'é v o l u é est synonyme d'a c t u e l.

II. Le processus évolutif peut se dérouler fort rapidement, aussi bien dans le domaine morphologique que dans le domaine numérique, et ce processus peut apparaître avec une remarquable précocité.

La famille des Apatémyidés, au Landénien continental belge, en offre un bel exemple.

Eochiromys landenensis présente une forte réduction numérique des incisives et une amputation marquée du bloc des prémolaires. Une des incisives a acquis une taille énorme.

On peut donc admettre, soit un passé évolutif très lointain, soit une vitesse et une ampleur d'évolution marquées, puisque, quelle que soit la parenté attribuée aux Apatémyidés, qu'on en fasse des Insectivores ou des pro-Primates, le chemin évolutif parcouru est très long.

Les modifications morphologiques et numériques sont impressionnantes.

II. DEFINITION D'UN CARACTERE EVOLUTIF ESSENTIEL

Avant de proposer une définition de façon aussi claire que possible du terme de « caractère évolutif », il paraît nécessaire de préciser que celui-ci doit être en liaison étroite avec les activités fondamentales de la vie elle-même : alimentation, reproduction, défense contre l'agression de l'étranger, envisagé globalement, etc...

Le caractère évolutif sera envisagé de la manière suivante : particularité morphologique, anatomique, physiologique de l'être vivant, susceptible d'un perfectionnement quelconque, lui permettant une défense et une domination plus complète vis-à-vis de l'agression.

Il faut remarquer ici, qu'en lieu et place de l'idée de milieu, a été introduite la conception plus générale d'agression.

Cette notion ne se conçoit, elle-même, que dans la mesure où elle peut avoir un retentissement quelconque sur l'être vivant.

Tous les obstacles ne seront pas encore écartés avec cette définition plausible du caractère évolutif.

Il est de plus indispensable d'en établir, non seulement, une sélection, une systématisation, une orientation et une vitesse évolutive éventuelle, mais encore une hiérarchie indispensable.

Le caractère évolutif attaché étroitement aux fonctions essentielles de l'être vivant se situera obligatoirement à un échelon élevé de la série.

Une difficulté, au moins aussi grande, réside dans l'absence de parallélisme dans la marche entre les divers caractères évolutifs.

Ainsi, comme le dit G. G. SIMPSON (1951, p. 90) : « l'Homme, en ce qui concerne l'ensemble de son corps, est un Mammifère assez primitif (ayant évolué lentement) en dépit de son cerveau très évolué (à évolution rapide) dont il est si fier ».

En tenant compte de ces préliminaires, en se basant sur des caractères évolutifs que l'on considère comme essentiels, il est possible, au sein d'un groupe animal donné, en ayant au préalable établi les particularités qu'on considère comme progressives, d'élaborer une série phylogénétique plausible.

Le nœud du problème se situera au niveau plus élevé de la synthèse des différents caractères évolutifs dont la marche se révélerait décalée.

Il est certain que le facteur stratigraphique, ainsi qu'en finale, l'élément de réussite d'un groupe animal, seront appelés à jouer un rôle important dans la synthèse générale indispensable, avec, cependant, la réserve d'une démystification de la liaison trop rigide entre la stratigraphie et la phylogénèse.

On peut maintenant se demander comment la dent « sensu lato » (numérique et morphologie) pourra être considérée comme un caractère évolutif essentiel, et quels seront en définitive les critères qui permettront de la considérer comme tel.

III. CRITERES EVOLUTIFS DENTAIRE

Le problème doit être abordé suivant un point de vue double :

1) Le premier, numérique, est relativement simple.

Etant donné l'action des gradients au sein d'un groupe mammalien déterminé, on ne peut faire dériver une forme d'une autre si la forme supposée primitive présente une formule dentaire plus réduite que l'autre.

En d'autres termes, une forme placentaire à quatre prémolaires inférieures ne peut descendre d'une forme à trois prémolaires, ni même à quatre prémolaires inférieures dont la première est uniradiculée.

2) Le second, morphologique, est infiniment plus complexe.

A. Au sein d'un groupe mammalien, dont l'unité a été démontrée par la mise en évidence de caractères communs, la détermination des critères d'évolution des dents peut jouer un rôle déterminant dans l'élaboration d'une phylogénèse.

Certaines particularités des dents marqueront nettement la possibilité d'une filiation directe, tandis que d'autres seront exclusives.

La difficulté se trouve précisément dans leur mise en évidence.

B. Si l'on étudie des espèces, des genres, définis uniquement par des dents ou par des fragments de mandibules ou de mâchoires, l'élément dentaire jouera alors le rôle principal et la connaissance de ces critères évolutifs sera déterminante.

C. Il ne faut pas perdre de vue que la dent est, en elle-même, une entité complexe (cuspidés et crêtes connectées), dont chacun des composants peut subir une évolution propre entraînant, par le fait même, des modifications de ses connexions.

D'autre part, la disparition d'une crête capitale peut aller de pair avec le maintien d'autres liaisons ou cuspidés primitives.

Un cas, entre beaucoup d'autres, est celui de *Setifer* (*Ericulus*) où on observe la disparition complète de la plagiocrista, l'existence virtuelle d'une epicrista et, par opposition, le maintien de l'endocône et même son existence précoce en P⁴, cependant non molarisée.

On peut avec une aisance relative établir une ébauche de phylogénèse suivante, au sein d'un groupe placentaire, sans tenir compte de l'étage stratigraphique :



A étant le type primitif, donc le plus proche du schéma tribosphénique classique, B en dérive par suite d'une modification d'un des caractères essentiels, de même que C, mais par suite d'une altération d'une autre particularité.

B et C vont à leur tour avoir des descendances qui seront orientées nécessairement au départ.

Par exemple, une forme dépourvue de mésoconide pourra être à la base d'autres formes diversement modifiées, mais en tout cas, privées de mésoconide en tant que tel.

La difficulté se situera au niveau 1) des relations entre B et C, et 2) de la hiérarchie à établir entre eux.

De plus, jusqu'à présent, on a généralement supposé que seul un caractère était atteint, alors que divers caractères peuvent être atteints simultanément en cas d'évolution plus poussée.

Il sera rationnel de fonder la hiérarchie et les relations éventuelles sur le nombre de caractères touchés et surtout sur leur primarité ou leur secondarité, mais là encore, on peut se heurter à de véritables phénomènes supplétifs.

Ainsi chez les Dryolestoides, le développement transversal va de pair, non pas avec la formation d'une épicroète, mais bien d'une anticrète. Chez *Hyaena spelea*, on observe au niveau des trois prémolaires, l'absence d'épiconide.

Par contre le distoconide, qui dans le schéma de la molaire inférieure tribosphénique classique n'offre qu'un intérêt relatif, se développe progressivement pour devenir énorme au niveau de M₁, tandis que le talonide est extrêmement réduit. La dynamique masticatoire entre en jeu dans le cas présent.

- D. Il est à peine besoin de mentionner que toute étude, portant sur une connaissance minutieuse de la morphologie dentaire, doit avoir comme condition première, l'examen de dents non usées, dont les connexions ne montrent aucune trace d'abrasion.

I. Critères évolutifs

Avant d'énumérer un certain nombre de critères que l'on considère comme signes d'une évolution dentaire, il faut attirer l'attention sur deux remarques préalables :

1. Les éléments fondamentaux de la molaire tribosphénique placentaire supérieure et inférieure sont figurés à la Pl. I, fig. 1 et 2.
Certains de ces constituants sont qualifiés de primaires, d'autres de secondaires (la distinction, particulièrement pour le cingulum, est fondée sur l'appartenance à la dent haplodonte initiale).
2. Tous les composants de la molaire tribosphénique placentaire classique ne sont pas d'une égale importance.
A la molaire supérieure, le mésiocône, l'anticône et l'anticrête ne jouent pas de rôle essentiel, sinon, pour les deux derniers, à la molaire zalambdodonte, où ils donnent lieu à un véritable phénomène de symétrisation.
Quant au mésoendocône, il est le pendant cingulaire mésial de l'endocône.
De même à la molaire inférieure, anticrête et anticonide sont dénués de signification sauf dans la tendance à la symétrisation; le mésoendoconide est le pendant de l'endoconide; le distoconide peut acquérir chez certains Carnassiers une importance considérable par un véritable processus de compensation, vis-à-vis de l'épiconide absent.
3. La liste des critères évolutifs est par définition incomplète, puisque, aussi bien, des modifications ultérieures au sein de chaque groupe peuvent suivre les premières.
L'énumération n'a aucune implication d'ordre ni de valeur.
4. Les modifications ne sont pas isolées comme telles; elles se combinent fréquemment entre elles suivant des enchaînements en rapport avec les éléments impliqués.
5. Si elles peuvent atteindre les relations entre les cuspides et les crêtes, elles ne modifient pas la valeur morphologique des cuspides.
6. Plus les formes sont considérées comme évoluées et plus les modifications sont évidemment nombreuses dans une direction de simplification ou de complexisation.

II. Critères évolutifs dentaires

I. — Molaire supérieure

- 1) Disparition du cingulum vestibulaire.
- 2) Développement exagéré du cingulum vestibulaire.
- 3) Reconstitution du cingulum lingual (précoce).
- 4) Reconstitution du cingulum mésial (en rapport avec le premier).
Ces deux phénomènes sont tellement précoces qu'on peut inclure ces deux constituants dans le schéma de la molaire supérieure tribosphénique placentaire classique.
- 5) Inversion de la taille de certains cônes (distocône plus grand que l'éocône).
- 6) Disparition de l'endocône.

- 7) Augmentation de volume de l'endocône, devenant subégal à l'épicône.
- 8) Disparition non abrasive des conules.
- 9) Augmentation de volume d'un des conules (généralement le plagiocône).
- 10) Connexion de l'endocône et du distocône.
- 11) Trajets modifiés de la plagiocrista et de l'épicrista.
- 12) Disparition de la plagiocrista.
- 13) Epicrista virtuelle.
- 14) Disparition du distocône (Zalambdodontes).
- 15) Développement important de l'anticrête (Zalambdodontes) et de l'anticône.
- 16) Epicône crescentiforme avec établissement de connexions cingulaires (Zalambdodontes).
- 17) Formation d'un mésiocône et d'un distoanticône (Zalambdodontes).
- 18) Multiplication des cuspidés accessoires.
- 19) Eocrista à trajet dilambdodonte.

II. — Molaire inférieure

- 1) Disparition complète ou maintien des connexions cingulaires avec le mésioconide.
- 2) Augmentation de volume du mésioconide.
- 3) Réduction et disparition du mésioconide.
- 4) Atténuation de l'épiconide placé sur un plan plus distal.
- 5) Accroissement de taille de l'épiconide devenant plus grand que l'éoconide.
- 6) Maintien et ampleur du distoconide.
- 7) Disparition des connexions cingulaires — vestibulaire et linguale — de Z.
- 8) Néo-formation du cingulum lingual.
- 9) Disparition de l'endoconide.
- 10) Simplification secondaire du talonide.
- 11) Eocrête à disposition centrale au niveau de sa partie distale.
- 12) Nature double de l'épicrête (Zalambdodontes).
- 13) Nature double de l'épicrête (Zalambdodontes).
- 14) Crête rejoignant apparemment Td. et End., en réalité de composition double (Equidés).
- 15) Multiplication des cuspidés accessoires.

En conclusion, il semble qu'il soit possible de dresser un véritable graphique de l'évolution de la molaire tribosphénique placentaire supérieure, en particulier, indépendamment de toute donnée stratigraphique.

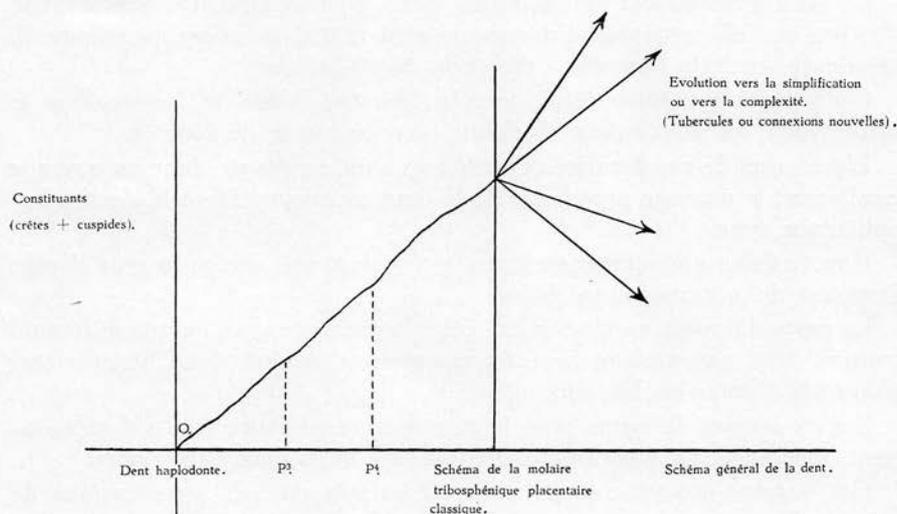
En abscisses, seront portés les divers types de dents depuis la dent haplodonte jusqu'à n'importe quelle molaire plus ou moins simplifiée ou plus ou moins complexe.

L'optimum correspondra au schéma de la molaire tribosphénique placentaire classique.

En ordonnées, seront figurées les diverses connexions et structures.

Il est évident qu'abscisses et ordonnées n'ont pas de signification numérique mais traduisent des états successifs de complexité ou de simplification.

Les abscisses, en particulier, correspondent à des niveaux de complexité différente :



En fait ce schéma n'a pas la rigueur absolue d'un graphique normal. Il faut le considérer plutôt comme la matérialisation d'une vue de l'esprit.

IV. PHYLOGENESE

Trois exemples de phylogénèse basés sur la morphologie dentaire illustreront ce qui précède.

Le premier se situera au sein du Landénien continental belge et aura pour base le genre *Paramys*.

Le second traitera des rapports des diverses familles de Zalambodontes.

La relation stratigraphique sera mentionnée.

Le troisième envisagera la phylogénèse et l'origine des Muridés.

A. Le genre PARAMYS

Le genre *Paramys* représenté dans le Landénien continental belge par un matériel uniquement dentaire, à l'exclusion de mandibules ou de maxillaires, comprend des molaires et des prémolaires supérieures ainsi que des molaires et des prémolaires inférieures.

S'il a été possible de structurer une phylogenèse applicable aux molaires et prémolaires supérieures appartenant aussi bien au type « major » qu'au type « minor », les molaires inférieures elles, n'ont pas permis une mise en ordre satisfaisante, faute de critères rationnellement applicables.

Quand on se trouve en face du problème de la morphologie dentaire et surtout quand on compte attribuer un rôle capital à cette morphologie, il est logique de se demander quels sont les éléments essentiels de la dent primitive qui pourront servir de critères de base.

Ce sont évidemment le cingulum, aussi bien vestibulaire que lingual, l'éocône ou l'éoconide, suivant que l'on ait à faire à une dent supérieure ou inférieure, et enfin l'éocrête à direction mésio-distale.

On y ajoutera encore le mésiostyle, le mésiostylide, le distostyle et le distostylide, qui constituent les points de terminaison de l'éocrête.

L'évolution de ces derniers constituants a été envisagée dans un ouvrage expliquant le passage progressif de la dent monocuspidée à la dent tribosphénique type.

Il reste donc uniquement en ligne le cingulum pris dans son sens le plus frappant de « former cingulum ».

La partie linguale ne joue aucun rôle; la présence d'un cingulum lingual continu dans une molaire supérieure classique ne doit d'ailleurs pas être envisagée comme un fait capital.

Il n'en est pas de même pour le cingulum vestibulaire, qui, s'il se maintient, représente un des constituants initiaux de la dent haplodonte.

Cet élément constitue la nouvelle clé utilisée dans la systématique de certains Rongeurs paramyins de Dormaal.

Le postulat initial de la future systématique était le suivant : une molaire supérieure gardant son cingulum vestibulaire, indépendamment des autres éléments, est plus primitive qu'une molaire supérieure ayant perdu ce cingulum.

A partir de cette idée de base, on a édifié avec plus ou moins de vraisemblance, une série phylétique où la réduction du cingulum vestibulaire était associé à d'autres particularités telles que :

- 1° Le développement plus ou moins considérable de l'endocône.
- 2° Le parallélisme plus ou moins grand des rainures transversales, cingulaire mésiale et cingulaire distale.

La première espèce établie, considérée d'ailleurs comme phylétiquement la plus ancienne, ou en tous les cas, rattachée le plus étroitement au tronc de base, portera le nom de *Paramys metacingularis* n. sp., pourvu d'un cingulum vestibulaire complet, associé à la présence d'un médiostyle porté par celui-ci, (Pl. I, fig. 3).

De là dérivera la seconde espèce, dont le cingulum vestibulaire en voie de réduction, ne contournera que partiellement l'éocône et le distocône,

tandis que le médiostyle acquerra une individualité plus ou moins nette; un dédoublement ou un détriplement éventuel pourra même être constaté.

La dénomination de *Paramys hemicingularis* lui sera attribuée (Pl. I, fig. 4).

La forme terminale de l'évolution cingulaire montrera une disparition complète du cingulum vestibulaire, tandis que le médiostyle indépendant, et même dédoublé, pourra acquérir des connexions nouvelles et secondaires.

Ce terme le plus évolué sera désigné sous l'appellation : *Paramys anacingularis*. (Pl. I, fig. 5).

Latéralement par rapport à la lignée phylétique définie, un type viendra se greffer sur *Paramys metacingularis*.

De taille plus petite, il montrera encore un cingulum vestibulaire épanoui avec un médiostyle.

Toutefois, le cingulum sera interrompu partiellement au niveau de l'éocône.

A côté de cette particularité, la présence d'un bel endocône double, ou même triple, le long du bord cingulaire distal, prouvera à satiété l'origine cingulaire de cette cuspid.

L'allure plus ou moins cordilobée de la couronne lui fera attribuer le patronyme de *Paramys cordicingularis*, n. sp. (Pl. I, fig. 6).

Il faut signaler que J. MICHAUX (1968) rencontre dans l'Eocène inférieure du Bassin de Paris une forme à morphologie proche dont il fait la Pd⁴ de *Paramys woodi*.

Un certain nombre de remarques doivent être faites au sujet de cet enchaînement, qui pourrait paraître une pure vue de l'esprit, si d'autres arguments ne venaient en renforcer le bien fondé :

- 1° Si on étend la distinction aux P⁴, malgré la pauvreté du matériel, il est possible de séparer *metacingularis* et *hemicingularis*.
- 2° Jusqu'à présent, seules les formes de grande taille ont paru retenir l'attention.
Cependant, on doit signaler également la présence de spécimens de proportions beaucoup plus réduites, qui correspondraient aux formes *hemicingularis* et *anacingularis*.
- 3° Il est à peine besoin de rappeler combien la morphologie dentaire et la dynamique masticatoire sont étroitement liées.

L'examen des cuspidés, des crêtes, des sillons, ainsi que le mode d'occlusion d'un Sciuridé actuel, *Sciurus vulgaris rufus* MILLER, 1907, dont la morphologie est excessivement proche de celle de *Paramys metacingularis* de Dormaal, permettent de mettre en évidence le rôle capital des mouvements de transversalité dans le broyage alimentaire.

Le rejet vestibulaire de l'éocrête ainsi que des apex de l'éocône et du distocône, l'axe de ces cuspidés dans le prolongement de l'épicrête

et de la plagiocrête, associés au parallélisme transversal des sillons, mésial, central et distal, contribueront à donner à ces mouvements transversaux une importance capitale.

Si, à la lumière de ces faits, l'enchaînement morphologique *metacingularis-anacingularis* s'admet parfaitement, il est certain que la dynamique masticatoire de ces deux espèces est entièrement différente.

Il suffit d'examiner les courses cuspidiennes possibles dans les rainures transversales, pour comprendre le fossé qui sépare les espèces.

De même, si on envisage les descendance potentielle, il est clair que les différences dynamiques, jointes aux différences morphologiques seront elles-mêmes associées à des types et à des modes d'alimentation différents.

Il est peut-être utile de rappeler ici que P. TEILHARD DE CHARDIN dans son mémoire sur les Mammifères de l'Eocène inférieur de Belgique, datant de 1927, tout en distinguant les espèces « minor » et « major », groupait les différentes espèces mentionnées, sous le spécifique unique de *Paramys dolloi*, alors que l'examen superficiel révèle d'emblée des types difficilement assimilables à une même espèce.

B. Phylogénèse des ZALAMBODONTES

Au sein de l'ordre des *Zalambdodonta* GILL, 1884, G. VANDEBROEK (1960-61), G. E. QUINET et X. MISONNE (1965), distinguaient un certain nombre de familles :

- 1) POTAMOGALIDAE ALMANN, 1865.
- 2) SOLENODONTIDAE DOBSON, 1882.
- 3) TENRECIDAE GRAY, 1821.
- 4) CHRYSOCHLORIDAE MIVART, 1868.
- 5) DELTATHERIIDAE GREGORY et SIMPSON, 1926. †
- 6) PALAEORYCTIDAE SIMPSON, 1931. †
- 7) BUTSELIDAE, n. fam. †

Les caractéristiques des familles sont les suivantes. Elles ont déjà été citées (G. E. QUINET et X. MISONNE, 1965), mais leur rappel est indispensable pour les comparaisons ultérieures.

1. — Molaires supérieures

- 1) POTAMOGALIDAE, d'après G. VANDEBROEK (1960-61, pp. 246-248, Pl. 3, 30, 31),
 - a) absence d'endocône,
 - b) présence d'un distocône,
 - c) présence d'un anticône, d'un mésio-anticône, d'un disto-anticône, ainsi que d'une anticrista,
 - d) épïcône crescentiforme, dont les cornes se prolongent en un cingulum mésial et distal,
 - e) cuvette limitée distalement et mésialement par les deux branches de l'eocrista,

- f) couronne étirée transversalement,
- g) formule dentaire : 3 — 1 — 3 — 3.

2) SOLENODONTIDAE, d'après G. VANDEBROEK (1960-61, pp. 249-250, Pl. 32),

- a) présence d'un endocône,
- b) absence d'un distocône,
- c) présence d'un anticône, d'un mésio-anticône, d'un disto-anticône et d'une anticrista,
- d) épïcône bien marqué,
- e) cuvette transversale limitée distalement par l'eocrista et mésialement par l'anticrista.

3) TENRECIDAE, d'après G. VANDEBROEK (1960-61, pp. 249-250, Pl. 3, 34),

- a) présence d'un endocône,
- b) absence d'un distocône,
- c) présence d'un anticône, d'un disto-anticône, d'une anticrista,
- d) épïcône peu développé,
- e) bord mésial de la cuvette constitué par l'anticrista,
- f) couronne plus ou moins quadrilatère,
- g) formule dentaire de *Setifer* : 3 — 1 — 3 — 3,
2 — 1 — 3 — 3.

4) CHRYSOCHLORIDAE, d'après G. VANDEBROEK (1960-61, p. 251, fig. 15),

- a) pas d'endocône,
- b) pas de distocône,
- c) faibles anticône et anticrista,
- d) épïcône réduit,
- e) bord mésial de la cuvette formé par l'eocrista,
- f) développement transversal accentué,
- g) formule dentaire : 3 — 1 — 3 — 3.

5) DELTATHERIIDAE †, d'après G. VANDEBROEK (1960-61, pp. 252-253, fig. 16 et 17),

Proches des Potamogalidae,

- a) pas d'endocône,
- b) présence d'un distocône,
- c) existence d'un léger anticône et d'une anticrista,
- d) épïcône particulier, puisque présence d'une epicrista et d'une plagiocrista,
- e) cuvette limitée mésialement et distalement par l'eocrista,
- f) étirement transversal relatif,
- g) formule dentaire : ? — 1 — 3 — 3.

- 6) PALAEORYCTIDAE †, d'après G. VANDEBROEK (1960-61, pp. 252, Pl. 11),

Proches des Potamogalidae,

- a) pas d'endocône,
- b) présence d'un distocône,
- c) anticône et anticrista,
- d) épïcône crescentiforme,
- e) cuvette limitée mésialement et distalement par l'eocrista,
- f) étirement transversal marqué,
- g) formule dentaire : ? - 1 - 3 - 3.

- 7) BUTSELIDAE †, d'après G. E. QUINET et X. MISONNE (1965, Pl. 1),

Oligocène belge,

- a) existence d'un endocône,
- b) présence d'un distocône,
- c) présence d'un anticône, d'un disto-anticône et d'une anticrista,
- d) épïcône parfaitement cuspidé, avec epicrista, plagiocrista, épiconule, plagiocône,
- e) cuvette limitée mésialement par l'anticrista,
- f) aspect quadrilatère général,
- g) formule dentaire (?).

CONCLUSIONS

(Pl. II).

Avant de formuler toute conclusion, il faut rappeler, que contrairement aux autres auteurs, nous regardons la denture zalambdodonte comme dérivée du type tribosphénique euthérien placentaire.

D'une manière générale, les Delthathériidés peuvent être considérés comme les plus primitifs, surtout à cause de la présence de l'epicrista et de la plagiocrista.

On doit faire remarquer deux particularités :

- 1) l'absence précoce d'endocône,
- 2) le parallélisme entre la structure primitive et l'origine stratigraphique.

Si les Butselidés peuvent être acceptés comme une nouvelle famille, la présence d'un endocône leur concède une place fort ancienne, de même que l'existence d'une plagiocrista et d'une epicrista.

Par contre, la délimitation antérieure de la cuvette par l'anticrista est secondaire à notre idée.

De toute façon les Butselidés à cause de l'endocône et de l'eocrista, ne peuvent descendre des Deltathériidés.

Les Palaeoryctidés, dépourvus d'endocône, sans epicrista et plagiocrista, pourraient parfaitement se rattacher aux Deltathériidés.

Parmi les formes modernes, les Potamogalidés paraissent les plus primitifs, malgré l'absence d'endocône, de plagiocrista et d'epicrista.

Leur rapprochement et leur origine éventuelle aux dépens des Deltathériidés sont aisément concevables.

La lignée pourrait passer par les Palaeoryctidés.

Les Chrysochloridés, quant à eux, constituent une vraie terminaison du même rameau.

Les Solénodontidés et les Tenrécidés représentent une branche latérale, se rattachant déjà difficilement aux Deltathériidés et aux Palaeoryctidés, par suite de la présence d'un endocône et de la nature des limites de la cuvette à la molaire supérieure, quoiqu'on puisse envisager cette modification comme un phénomène évolutif.

L'étude comparative des molaires inférieures paraît confirmer les observations précédentes.

La composition du talonide montre la parenté entre les Deltathériidés, les Palaeoryctidés, les Butselidés et les Potamogalidés, qui pourraient très aisément se rattacher dans un ordre pratiquement chronologique, les Chrysochloridés étant le terme extrême.

Les Tenrécidés et les Solénodontidés sont cette fois moins profondément séparés du tronc précédent, ne serait-ce qu'en raison de la composition double de la pseudo-epicrista et de la réduction du talonide.

En résumé donc, on admettra une lignée nette Deltathériidés, Palaeoryctidés, Potamogalidés, Chrysochloridés.

Les Butselidés (?) quoique fort primitifs occupent une place à part.

Les Solénodontidés et les Tenrécidés sont probablement une branche latérale provenant d'une forme munie d'un endocône, peut-être les Butselidés.

C. Phylogénèse des RONGEURS, de *Paramys* aux Dendromuridés

G. VANDEBROEK en 1966 a proposé une phylogénèse et une origine des Rongeurs muridés.

Nous nous bornerons simplement à rapporter les enchaînements entre les divers plans depuis *Paramys* jusqu'aux Dendromuridés.

1. — Plan du *Paramys*

La denture la plus primitive de Rongueur a été décrite par nous dans différents articles (G. E. QUINET 1964, 1966).

Il a déjà été précisé également que l'espèce *Paramys metacingularis*, originaire du Landénien continental belge (fin du Paléocène supérieur), est excessivement proche de la forme primitive basale des Rongeurs, postulée par M. C. MCKENNA.

Le plan tribosphénique de la molaire supérieure subit ultérieurement un certain nombre de modifications sans cependant s'éloigner trop des éléments classiques.

On observe les modifications suivantes (Pl. III, fig. 1, A) :

- 1) Le cingulum externe porte un médiostyle.
- 2) Le cingulum mésial et le cingulum distal se sont développés transversalement au point de former de véritables rainures parallèles.
- 3) L'éocrête a un trajet vestibulaire et peut rejoindre le médiostyle.
- 4) L'épicône crescentiforme peut rejoindre le cingulum mésial.
- 5) Sur le flanc vestibulaire de l'épicône, une crête transversale médiane constitue la bissectrice de l'angle formé par l'épicrête et la plagiocrête.

On la désignera sous la dénomination π^2 (lettre grecque affublée de l'exposant 2). Cette crête est visible nettement à la Pl. III, fig. 1, C).

Les différences avec le plan fondamental trigonodonte de H.G. STEHLIN et S. SCHAUB (1950), sont assez marquées et vont de pair avec une conception différente de la molaire supérieure tribosphénique placentaire. En effet, l'éocrête est absente, de même que les crêtes descendantes.

L'endocône et l'endocrête font également défaut et ceci amène des difficultés nouvelles pour ces auteurs; l'endocône proviendrait, au sein de certaines lignées, d'un dédoublement de l'épicône.

En effet, dans certaines formes comme *Adelomys*, les deux cônes sont excessivement proches, d'où l'idée normale d'une simple subdivision du premier engendrant le second.

Il y aurait, au point de vue origine, deux sortes d'endocône :

- 1) le premier ou vrai endocône, étant d'origine cingulaire,
- 2) le second ou pseudo-endocône provenant de l'épicône.

Cette interprétation erronée, peut se réfuter en deux points :

1. Chez *Adelomys*, de l'Eocène moyen, persiste un segment d'endocrête abrasée.
2. Le type primitif est nettement représenté par le genre *Paramys* du Paléocène déjà pourvu d'un endocône d'origine typiquement cingulaire, ainsi que nos travaux l'ont montré. Cependant un allongement mésio-distal de l'épicône peut se réaliser, suivi d'un dédoublement, chez les Pétauristidés et les Gliridés.

Toutefois la cuspside néo-formée, peu marquée, ne peut en aucun cas être reconnue comme un endocône.

2. — Plan Thérydomien

Il a été conçu par H.G. STEHLIN et S. SCHAUB qui, partant en définitive d'une base fausse, ont découvert un second stade, lui parfaitement valable,

avec l'intermédiaire idéal appartenant à l'Éocène moyen et supérieur, *Adelomys*.

- a) Chez *Adelomys cartieri* toutes les crêtes et tous les cônes sont pratiquement maintenus.

Cependant :

- 1) l'endocône égale l'épicône.
- 2) La plagiocrête rejoint plutôt l'endocône.
- 3) Le cingulum mésial rejoint l'épicône.
- 4) Le plagiocône est plus puissant que l'épiconule.
- 5) Une crête transversale descend du médiostyle vers le centre de la dent.
(Pl. III, fig. 1, B.).

- b) Chez *Adelomys vaillanti* les modifications sont plus marquées :

- 1) l'endocrête se déplace vestibulairement.
- 2) Le sillon lingual se transforme en fosse.
- 3) L'épicrête et l'endocrête ont un trajet commun près de l'épicône.
- 4) π^2 est plus développée et rejoint parfois l'endocrête.
- 5) L'éocrête s'atténue.
(Pl. III, fig. 1, C.).

- c) Chez *Theridomys* de l'Oligocène inférieur et moyen, on aboutit au schéma suivant :

- 1) l'éocrête est disparue.
- 2) Étant donné la transformation subie par les cingulum, mésial et distal, on se trouve en présence de cinq crêtes transversales ou « mérolophes » rattachées à une crête mésio-distale.
L'aspect est donc proche d'une fourche à cinq dents.

- 3) La nomenclature de ces mérolophes est la suivante :

| | | |
|------------------------|---|--|
| Msl. (mésioloche) | = | cingulum mésial. |
| Eolo. (éoloche) | = | partie vestibulaire de l'épicrête. |
| π^2 . (médioloche) | | |
| Dlo. (distoloche) | = | partie vestibulaire de la plagiocrête. |
| Tlo. (téloche) | = | cingulum distal. |

Les extrémités vestibulaires élargies formées par l'éoloche et le distoloche correspondent à l'éocône et au distocône (Pl. III, fig. 1, D.).

3. — Plan cricétin

A l'Oligocène inférieur se sont développées des modifications du plan précédent.

Elles ont abouti au plan cricétin dont les particularités sont les suivantes :

- 1) Raccourcissement des mérolophes avec développement de l'éocône et du distocône.
- 2) Un éperon supplémentaire apparaît (π^1) d'où le nombre de mérolophes s'élève à six.
- 3) Trois éléments :
raccourcissement des mérolophes,
hypertrophie des cuspidés,
pédonculisation des cuspidés,
provoquent un développement des sillons transversaux qui précèdent les cuspidés, mésialement à la mâchoire supérieure.
 Σ^2 sera le sillon médian,
 Σ^3 sera le sillon distal,
 Σ^1 ou sillon mésial, peut également exister.
- 4) Le pédoncule de liaison entre une cuspide terminale et l'extrémité d'une cuspide crescentiforme, peut se déplacer et rejoindre l'autre extrémité.

Ce plan cricétin se rencontre, entre autres, chez les Eumyiniés, les Cricétodontinés et les Cricétinés ou Hamsters actuels (Pl. III, fig. 2, A.).

4. — Plan des Dendromuridés

Les Dendromuridés proviennent des Cricétidés.

Les Muridés, quant à eux, possèdent une autre origine.

Les caractéristiques s'énoncent comme suit:

- 1) Les crêtes transversales se sont rattachées à une crête longitudinale. Ceci se rencontre aussi chez les Muridés.
- 2) La région distale de la M^1 présente l'allure d'un U à base crescentiforme située au bord lingual de la dent.
- 3) Les deux lophes mésiaux sont rectilignes.
- 4) La grande cuspide mésio-linguale de M^2 n'est pas individualisée du lophe médian.

Ces éléments se retrouvent chez *Steatomys* (Pl. III, fig. 2, C.).

Quant à l'intermédiaire entre les deux niveaux, il est représenté par la molaire de *Macrotarsomys*, connu depuis le Pléistocène.

Il paraît inutile de décrire en détail les particularités de celle-ci.

Toutefois deux points doivent être retenus :

- 1) L'éocône est réuni à l'épicône par une néo-épicroète.
- 2) Σ^2 ou sillon longitudinal médian, de par sa position mésiale par rapport à l'éolophe, montre que ce dernier est bien un éolophe primaire (Pl. III, fig. 2, B.).

On remarque ici qu'une néo-épicrête est apparue.

Il s'agit évidemment d'une néo-connexion due à la complexité des processus évolutifs, ne rappelant l'épicrête primitive que par la similitude des connexions.

Pour arriver au stade *Steatomys*, les processus suivants se réalisent :

- 1) l'endocrête disparaît;
- 2) le distocône acquiert une pédonculisation mésiale;
- 3) *Steatomys* acquiert, en outre, une cuspidé cingulaire linguale médiane (Cl²) sans importance phylogénétique.

Ces trois phylogénèses successives : *Paramys*, *Zalambdodontes*, *Rongeurs* appellent un certain nombre de remarques :

1. A plusieurs reprises, nous avons insisté sur la nécessité d'une démystification de la liaison trop étroite entre la stratigraphie et l'enchaînement phylogénétique.
Il n'en reste pas moins que dans les grandes lignes cette relation reste valable à condition de ne pas l'appliquer avec trop de rigueur.
2. Les *Zalambdodontes* disparaissent entièrement au Miocène et au Pliocène.
Il y a là un hiatus comblé partiellement en Europe par les *Butselidés*, à l'Oligocène inférieur.
3. Afin de ne pas alourdir inutilement le travail, les phylogénèses ont été mentionnées en se fondant uniquement sur les molaires supérieures. Il est inutile d'ajouter que même dans les cas extrêmes où les molaires inférieures n'ont pas confirmé, d'une manière absolue, les résultats obtenus sur les dents supérieures, elles ne les ont, en aucun cas, infirmés.

RESUME

Après avoir défini les notions de « primitif » et d'« évolué », ainsi que le caractère évolutif essentiel, les critères que l'on considère comme essentiels dans les potentialités évolutives de la molaire mammalienne, ont été énumérés.

A partir de ces éléments de base, diverses phylogénèses ont été ébauchées.

(*Paramyins* du Landénien continental, *Zalambdodontes* et *Rongeurs*.)

SUMMARY

The phylogenesis of the mammals may in a sufficient way be based on the tooth.

The evolution of the dental numerical and of the dental morphology are first-class arguments in the study of a phylogenesis.

The example of *Paramys*, of the zalambdodontal Insectivora and of the Rodents prove it.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Phylogenese der Säugetiere kann sich in einer zureichenden Weise auf den Zahn gründen.

Die Entwicklung des dentalen numerischen und der dentalen Morphologie sind erstklassige Argumente im Studium einer Phylogenese.

Das Beispiel von *Paramys*, der zalambdodontalen Insektenfresser und der Nagetiere beweist es.

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

MICHAUX, J.

1968. *Les Paramyidae (Rodentia) de l'Eocène inférieur du Bassin de Paris.* (Palaeo-vertebrata, 1, 4, pp. 135-193.)

QUINET, G. E.

1964. *Morphologie dentaire des Mammifères éocènes de Dormaal.* (Bull. du Group. Int. Rech. Sci. Stom., 2, 23 p.)

1965. *Le massif maxillo-dentaire, caractère évolutif essentiel.* (Bull. du Group. Int. Rech. Sci. Stom., 8, pp. 361-373.)

1966. *Étude de la morphologie dentaire comparée des Mammifères paléocènes de Dormaal.* Tome I. (Thèse doctorale déposée et en cours de parution à l'I. R. Sc. N. B.)

1967. *Tribosphénie et phylogenèse chez les Mammifères.* (Bull. du group. Int. Rech. Sci. Stom., 10, pp. 343-355.)

1969a. *Étude de la morphologie dentaire comparée des « Carnivores » de Dormaal.* Tome II. (Mém. Inst. roy. Sci. nat. Belg., 158, 64 p.)

1969b. *Apport de l'étude de la faune mammalienne de Dormaal à la stratigraphie générale du Paléocène supérieur européen et à la théorie synthétique de la molaire mammalienne.* (Mém. Inst. roy. Sci. nat. Belg., 162, 180 p.)

QUINET, G. E. et MISONNE, X.

1965. *Les Insectivores zalambdodontes de l'Oligocène inférieur belge.* (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., 41, 19, 15 p.)

SIMPSON, G. E.

1951. *L'évolution et sa signification.* (Paris, Payot, 304 p.)

STEHLIN, H. G. et SCHAUB, S.

1950. *Die Trigonodontie der simplicidentalen Nager.* (Scheiz. pal. Abhandl., 67, pp. 1-385.)

TEILHARD de CHARDIN, P.

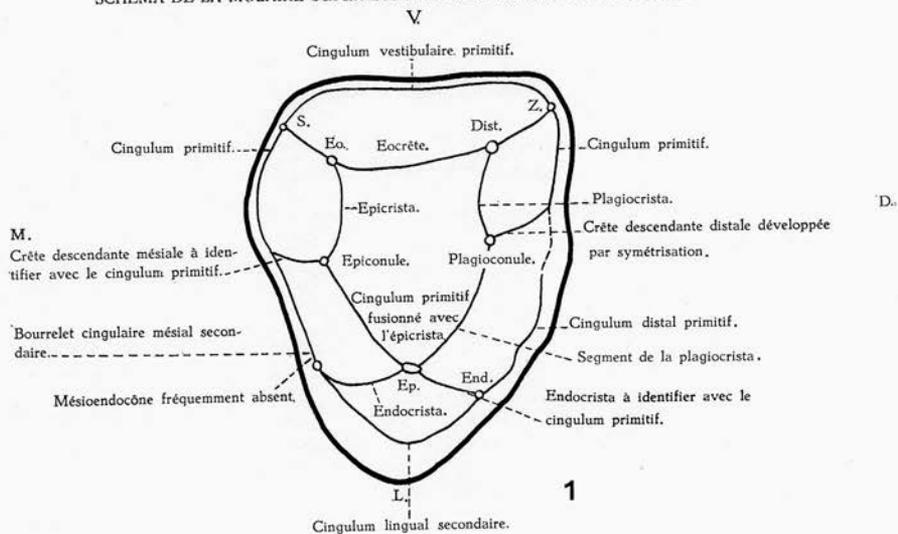
1927. *Les Mammifères de l'Eocène inférieur de la Belgique.* (Mém. Mus. roy. Hist. nat. Belg., 36, 33 p.)

VANDEBROEK, G.

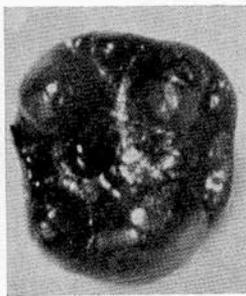
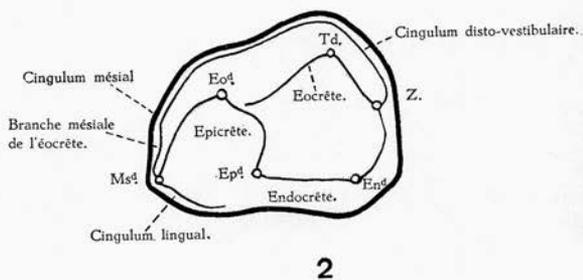
1960-1961. *The Comparative Anatomy of the Teeth of Lower and non Specialized Mammals.* Colloque intern. sur l'évolution des Mammifères infér. et non spécialisés. (Koninkl. Vl. Acad. Wetensch. Letteren en Sch. Kunsten van België, 320 p.)

1966. *Plans dentaires fondamentaux chez les Rongeurs. Origine des Muridés.* (Ann. Mus. Roy. Afr. Centr., Sci. Zool., 144, pp. 117-152.)

SCHEMA DE LA MOLAIRE SUPERIEURE TRIBOSPHEMIQUE PLACENTAIRE.

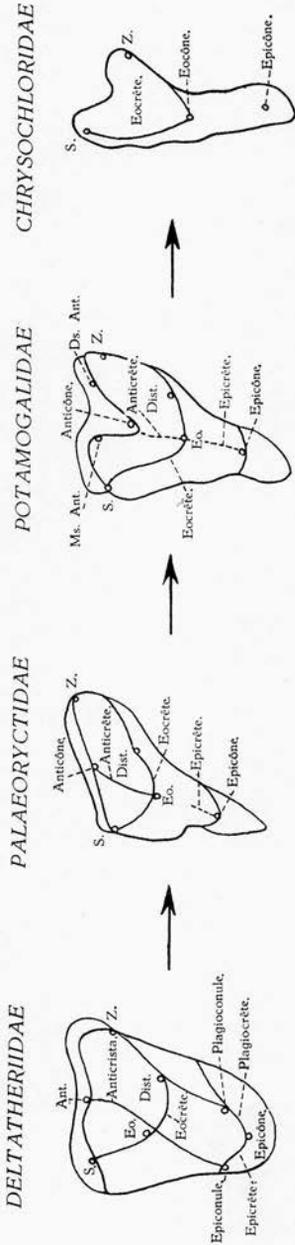


SCHEMA DE LA MOLAIRE INFERIEURE TRIBOSPHEMIQUE PLACENTAIRE.



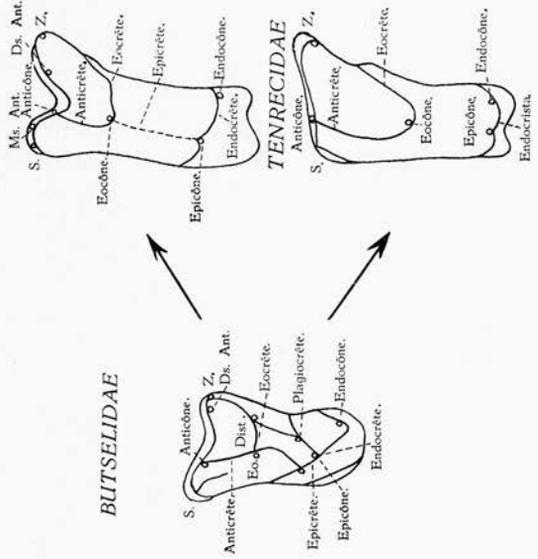
PHYLOGENÈSE DES ZALAMBODONTES (Molaires supérieures).

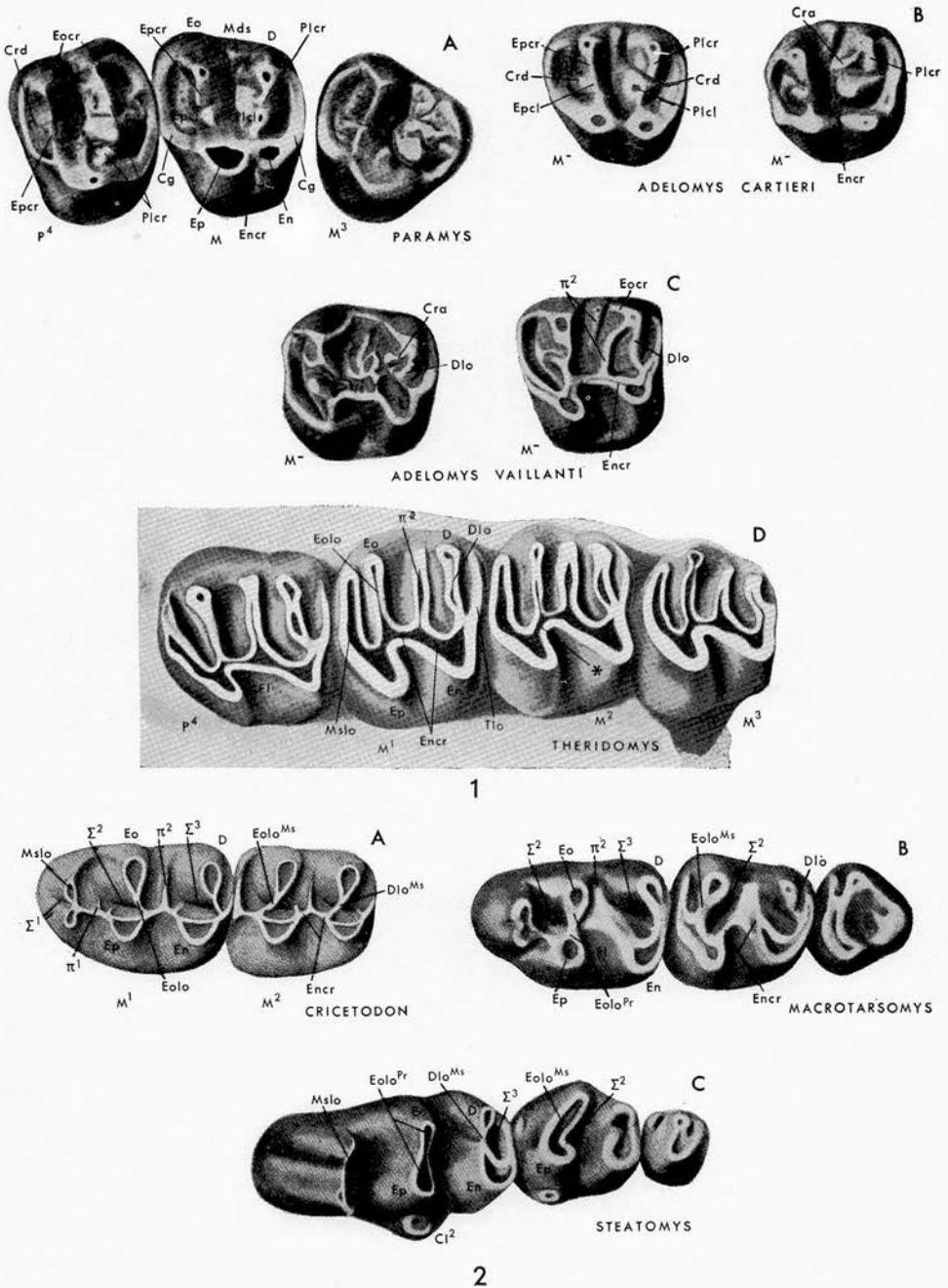
1^{re} Lignée.



2^{me} Lignée.

SOLENODONTIDAE





G. E. QUINET. — Extensions et applications de la théorie synthétique de la molaire mammalienne.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

- Fig. 1. — Schéma de la molaire supérieure tribosphénique placentaire, d'après G. E. QUINET (1967, fig. 1, dans Bull. du Group. Int. Rech. Sci. Stom., 10, p. 346).
- Fig. 2. — Schéma de la molaire inférieure tribosphénique placentaire, d'après G. E. QUINET (1967, Pl. I, fig. 2, dans Bull. du Group. Int. Rech. Sci. Stom., 10, p. 346).
- Fig. 3. — *Paramys metacingularis*.
M¹, face occlusale. Première étape de la phylogenèse.
- Fig. 4. — *Paramys hemicingularis*.
M¹, face occlusale. Seconde étape de la phylogenèse.
- Fig. 5. — *Paramys anacingularis terminalis*.
M^{1,2}, face occlusale. Troisième étape de la phylogenèse.
- Fig. 6. — *Paramys cordicingularis*.
M^{1,2}, face occlusale. Etape latérale de la phylogenèse.

PLANCHE II

Phylogenèse des Zalambdodontes d'après G. E. QUINET (1967, Pl. II dans Bull. du Group. Int. Rech. Sci. Stom., 10, pp. 352-353).

PLANCHE III

- Fig. 1. — A. P⁴, M¹, M³ de *Paramys*, d'après G. VANDEBROEK (1966).
B. M⁻, M⁻ de *Adelomys cartieri*, d'après G. VANDEBROEK (1966).
C. M⁻, M⁻ de *Adelomys vaillanti*, d'après G. VANDEBROEK (1966).
D. P⁴, M¹, M², M³ de *Theridomys*, d'après G. VANDEBROEK (1966).
- Fig. 2. — A. M¹, M² de *Cricetodon*, d'après G. VANDEBROEK (1966).
B. M¹, M², M³ de *Macrotarsomys*, d'après G. VANDEBROEK (1966).
C. M¹, M², M³ de *Steatomys*, d'après G. VANDEBROEK (1966).

