

BULLETIN

DU

Musée royal d'Histoire  
naturelle de Belgique

Tome XI, n° 25.  
Bruxelles, août 1935.

MEDEDEELINGEN

VAN HET

Koninklijk Natuurhistorisch  
Museum van België.

Deel XI, n° 25.  
Brussel, Augustus 1935.

NOTES SUR LES MAMMIFERES,

par Serge FRECHKOP (Bruxelles) (\*).

XVIII. — *Trituberculie, polyisomérisme et symétrie  
des dents des Mammifères.*

1. Pour la compréhension de la morphogénèse des dents des Mammifères, il nous semble nécessaire d'y appliquer simultanément deux hypothèses :

1) celle de l'identité de structure et de développement des écailles placoides et des dents chez les Elasmobranches, établie par W. C. WILLIAMSON (1849), et

2) celle de l'origine trituberculaire des molaires des Mammifères, avancée par E. COPE (1883).

La seconde hypothèse fut élaborée en une théorie extrêmement pratique par les travaux de E. COPE lui-même et de H. F. OSBORN, auxquels vinrent se joindre les travaux d'une série de paléontologistes et zoologistes d'élite. Le Professeur W. K. GREGORY, qui est l'un de ceux qui contribuèrent le plus à la victoire et au développement de la théorie de la tritubercularité, vient de donner un aperçu (1934b) du développement de cette théorie; elle l'a conduit à établir à son tour une théorie du « *polyisomérisme* » de la dentition (1934a). Cette dernière présente la conclusion naturelle de la théorie de COPE et OSBORN; la théorie de la tritubercularité concevait, d'ailleurs, en germe le « *polyisomérisme* » (1).

(\* ) *Associé du Fonds National de la Recherche Scientifique.*

(1) Voyez: GREGORY, 1934b, p. 170.

Contrairement à la théorie de la tritubercularité initiale des molaires mammaliennes, la portée de l'hypothèse de WILLIAMSON semble avoir été insuffisamment appréciée par les mammalogistes et, pour autant que nous sachions, ils n'ont rien tiré d'elle pour la morphologie de la dentition mammalienne. Aussi voudrions-nous émettre ici l'hypothèse de la possibilité de trouver dans le principe de WILLIAMSON une explication *phylogénétique* aux relations établies par la théorie de la tritubercularité, dans l'aspect que cette théorie a gagné actuellement.

2. Au cours d'un demi-siècle d'existence, la théorie de l'origine trituberculaire des molaires mammaliennes n'a pu, évidemment, garder son aspect initial : à la suite des découvertes nouvelles et des recherches comparatives, des modifications importantes et des additions nécessaires ont été faites, tant par ses adeptes, que par certains de ses adversaires, car les objections des seconds devinrent parfois des arguments en faveur de la théorie aux yeux des premiers.

On peut considérer actuellement comme objet d'une notion exacte, acquise aux lumières de la théorie de COPE et OSBORN, les relations suivantes que présente la dentition des Mammifères :

1) *Toutes les molaires de forme plus complexe peuvent être déduites d'un type primitif de couronne dentaire, dont la section horizontale est triangulaire.*

Il paraît actuellement moins important que ce triangle soit orné à la surface triturante de trois ou de plus de tubercules, ou même d'une quantité moindre (2). En outre, il est probable que la formation du triangle n'est pas nécessairement due à un déplacement (*rotation*), au cours de l'évolution, de deux tubercules accessoires par rapport à un troisième, qui serait le principal ; c'est-à-dire que ce n'est pas toujours que de trois tubercules primordialement disposés en une ligne, deux auraient chevauché autour du principal pour former ainsi un triangle (« *trigon* ») sur la surface de la couronne dentaire. Il est possible que dans certains cas les trois tubercules de la couronne triangulaire se soient développés *in situ* (3), c'est-à-dire dès le début là où ils se trouvent chez les formes qui les présentent, ou que, dans d'au-

(2) Comme dans le cas des Insectivores du Crétacé de la Mongolie, chez lesquels le modèle dentaire tend vers la réduction du nombre de trois tubercules à celui de deux seulement (voir plus loin).

(3) Cf. : OSBORN, 1907, p. 7, et GREGORY, 1934b, p. 242 (vues de SIMPSON, 1925).

tres cas encore, il y a eu expansion de la couronne dans le même sens dans les rangées antagonistes (4).

Il est également possible que les deux tubercules accessoires (*paracone* et *métacone*, dans les molaires supérieures, *paraconid* et *metaconid*, dans les molaires inférieures, si le mode de formation de ces dernières était le même que celui des molaires supérieures) se soient produits par fendillement d'un seul tubercule (*amphicone*) ; mais il n'est pas exclu, cependant, que l'état de deux tubercules sur la surface de la couronne (*protocone* et *amphicone*, dans les molaires supérieures) ne soit pas une « anticipation » de la fusion du *paracone* et du *métacone*, fusion qui, chez certains Mammifères, peut être envisagée plutôt comme un état secondaire par rapport à une trituberculie antérieure.

2) *Les triangles des molaires antagonistes alternent, c'est-à-*

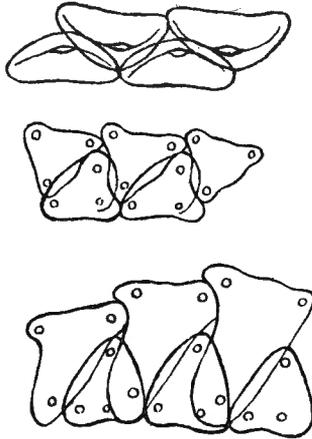


Fig. 1. — Les triangles des couronnes antagonistes s'intercalent comme des coins, chez des prédécesseurs des Mammifères, notamment chez les *Pantotheria* du Jurassique; les trois rangées présentent les relations entre les dents supérieures d'un genre fossile et les dents inférieures d'un autre genre fossile, notamment et allant de haut en bas: *Eurylambda* et *Amphiodon*, *Peralestes* et *Spalacotherium*, *Melanodon* et *Phascolestes*. (D'après GREGORY, 1934b, p. 249; modifié).

(4) Bien que le Prof. GREGORY (l. c., p. 248) parle d'une « false appearance of rotation » dans ce dernier cas, la modification des relations entre les tubercules est équivalente à une *rotation*. Il ne s'agit dans ce cas, comme le fait ressortir le Prof. ADLOFF (1935, p. 97), que d'une substitution d'un déplacement « passif » du tubercule principal à son déplacement « actif ».

dire s'intercalent comme des coins (5), ces relations réglant forcément les déplacements des tubercules l'un par rapport à l'autre à la surface de la couronne (fig. 1).

Ces conditions spatiales rendant inconcevable une forme des molaires primitives plus complexe qu'un triangle (6), la possibilité d'un croisement de triangles des molaires antagonistes — croisement qui, en projection, donnerait l'image d'une étoile à six branches — est exclue par le même fait.

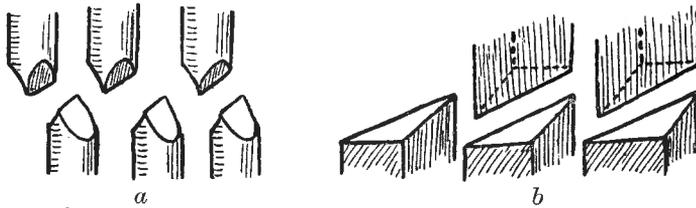


Fig. 2. — Relations entre les dents mâchelières supérieures et inférieures: *a* — chez certains *Xenarthra*, avec dents à section arrondie, *b* — chez les Mammifères à couronne dentaire trigonale.

3) De ces mêmes conditions résulte aussi le « quatrième principe » de la théorie de COPE et OSBORN, celui des « triangles invertis » l'un par rapport à l'autre dans les molaires antagonistes ;



Fig. 3. — Les bases des triangles des séries antagonistes se trouvent aux bords opposés des couronnes dentaires. (Projection horizontale.)

(5) GREGORY, 1934*b*, p. 209: « the wedge-like relations of the upper and lower tritubercular molars had been observed and their significance partly appreciated by COPE as far back as 1883 ».

(6) Seulement dans quelques cas d'isognathie, comme chez certains *Xenarthra*, peut avoir lieu l'état des molaires à section horizontale ronde et à sommet abrasé en deux pentes — l'une antérieure, l'autre postérieure, — c'est-à-dire à unique crête transversale s'intercalant entre des crêtes analogues des molaires antagonistes (fig. 2*a*). Mais l'emboîtement de la mâchoire inférieure dans la supérieure qui a lieu chez la plupart des Mammifères modifie ces relations en relation des coins horizontaux (voyez la fig. 2*b*). On verra plus loin pourquoi l'état d'isognathie nous semble être secondaire par rapport à celui de l'anisognathie.

ce principe peut être exprimé aussi de la façon suivante : *les bases des triangles des molaires des arcades antagonistes se trouvent aux bords opposés de ces séries* (fig. 3) ; il n'en résulte pas que ces bords opposés soient homologues ; en admettant la « rotation » des tubercules accessoires ils ne seraient encore que *homoplasiques*.

4) *Les dents d'une arcade, c'est-à-dire d'une moitié (droite ou gauche) de mâchoire (supérieure ou inférieure), présentent une homologie sérielle* (7), qui n'exclut pas une certaine dissemblance des membres de la série, conditionnée par la place que chacun d'eux occupe dans celle-ci (fig. 4).

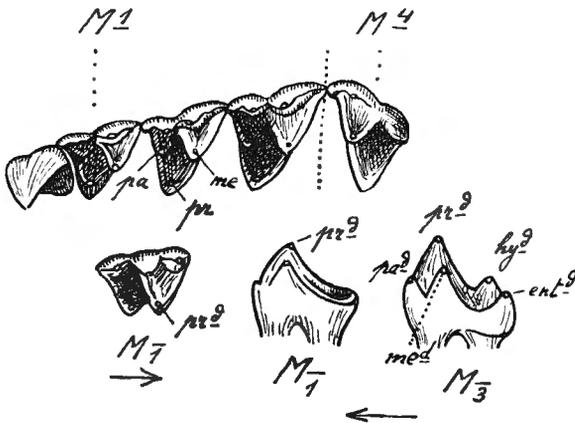


Fig. 4. — Dents mâchelières de *Didelphys marsupialis* L. En haut : dents supérieures gauches : on voit que la P<sup>3</sup> diffère fortement des molaires ; la dernière molaire diffère de l'avant-dernière dont elle présente presque l'image reflétée dans un miroir ; on voit aussi que, dans les trois premières molaires, le *métacone* (le « Makromer » de FLEISCHMANN) est plus développé que le *paracone* à peine indiqué dans la M<sup>1</sup>. Dans la rangée inférieure, la M<sub>1</sub> droite, vue de la surface triturrante, présente un triangle antérieur qui semble correspondre morphologiquement au *métacone* de la molaire supérieure ; la M<sub>1</sub> est orientée en sens contraire à celui des molaires supérieures sur la figure, tandis que les figures des M<sub>1</sub> et M<sub>2</sub> vues du côté lingual, sont orientées en même sens que les dents supérieures.

Les molaires appartenant à une « génération » autre que celle des dents situées au-devant des molaires, l'homologie des éléments de ces deux catégories est parfois dissimulée par des pro-

(7) Cf. : OSBORN, 1907, p. 231.

cessus secondaires dans leur développement. Plusieurs raisons, cependant, obligent, suivant le Prof. W. K. GREGORY (8), « to accept the resemblances between corresponding parts of premolars and molars as indicating serial homology rather than convergence ». Néanmoins, il semble probable que dans le processus de l'assimilation, au point de vue forme, des prémolaires aux molaires, — processus de la *molarisation* (9), — l'*homoplasie* complète l'action de l'*homologie* initiale (10). L'état de série dentaire différenciée en quatre catégories de dents (I, C, P et M) proviendrait donc d'un état de dentition composée de dents à structure identique, en d'autres termes d'un état de « polyisomérisme interdental » manifeste.

5) Au lieu de formuler la notion suivante, acquise par l'odontologie comparative, nous empruntons le passage suivant de l'ouvrage de GREGORY (1934*b*, p. 270) :

« In rodents with highly folded molars one of the most curious and significant features is that not only are the left and right crown patterns of the upper jaw or lower jaw respectively mirror-images of each other, but the pattern of a given lower molar is also reversed in the anteroposterior direction compared with that of the opposite upper. That is, the anterior end of a lower molar is homodynamous with the posterior end of an opposite upper, and the reverse. »

Ces relations entre les bords antérieur et postérieur dans les molaires antagonistes, établies par RYDER (1878, p. 49), FLEISCHMANN (1891), FORSYTH MAJOR (1893), HINTON (1926) et nous-mêmes (1933), ne sont pas une particularité des Rongeurs, comme le semble croire GREGORY. Comme ce même auteur paraît être le moins disposé à refuser aux molaires des Rongeurs une origine trituberculaire, nous croyons qu'il trouvera logique notre tendance à admettre que l'*homodynamie invertie est une propriété fondamentale de toutes les molaires d'origine trituberculaire* (11).

(8) GREGORY, 1934*b*, p. 306.

(9) Des considérations intéressantes au sujet de ce processus se trouvent dans les travaux de A. HERPIN (1930, 1931).

(10) C'est de cela que résulte le « premolar-molar paradox », dont parle GREGORY à l'endroit cité de son ouvrage. Notez qu'un autre phénomène, auquel on pourrait également appliquer le nom de « paradox », a lieu aussi dans les molaires proprement dites, comme le montre notre fig. 4 (M<sup>3</sup> et M<sup>4</sup>).

(11) FLEISCHMANN, qui a démontré le premier, RYDER ne l'ayant que mentionné, la présence de relations appelées plus tard « homodynamie invertie », avait choisi comme exemple les molaires des Mar-

Le principe de l'homodynamie invertie, de même que d'autres déjà cités, répond également aux conditions spatiales (engrènement à la fermeture des mâchoires).

6) A ces qualités primordiales des molaires viennent se joindre d'autres de nature secondaire. C'est en premier lieu l'*accroissement au cours de la phylogénie des surfaces des couronnes, dans les molaires antagonistes, dans des directions qui se croisent*. Notamment, dans les molaires supérieures, les couronnes s'agrandissent en sens transversal, dans les molaires inférieures — en sens longitudinal, ou, en termes plus précis, vers la langue, dans la mâchoire supérieure, vers l'arrière dans la mandibule. Ce phénomène, qui amène le *protocone* de la molaire supérieure à buter contre le *talonid* de la molaire inférieure, a été établi par GREGORY déjà en 1910 (fig. 5).



Fig. 5. — Reconstitution des relations entre les molaires antagonistes chez les ancêtres hypothétiques des Trituberculés (imité de GREGORY). Ces relations entre les dents des séries antagonistes sont secondaires par rapport à celles représentées sur la fig 1.

supiaux et ce n'est que les auteurs, qui reparlèrent plus tard de ce phénomène, qui citèrent à ce propos des dents des Rongeurs. Nous regrettons de ne pas avoir eu l'occasion de prendre connaissance de l'ouvrage de Martin A. C. HINTON (1926) avant de publier une note consacrée au phénomène que nous avons désigné alors par un terme auquel GREGORY a trouvé un remplaçant plus convenant en celui de l'homodynamie *invertie*. La connaissance de l'ouvrage de HINTON (notamment du passage qui s'y trouve à la page 105) nous aurait rappelé les vues de FORSYTH MAJOR et nous aurait évité la répétition inutile des idées déjà énoncées par ces auteurs. FORSYTH MAJOR (1893) disait notamment: « There can be no doubt as to the correctness of Fleischmann's statement, which is easy to verify. A left upper anterior milk tooth of *Didelphys*, for instance, is at first sight very difficult to distinguish from one of the right lower series. » C'est précisément *Didelphys* qui nous avait suggéré que l'équivalent morphologique du *talonid* de la molaire inférieure se retrouve dans la molaire supérieure (du côté opposé) *au-devant* du *trigon* (voyez la fig 4 ci-dessus), et de voir dans cette disposition des relations, ayant dû être primitives pour les molaires supérieures. Nous devons reconnaître que pour l'instant l'homologie des tubercules des molaires antagonistes ne nous est pas absolument claire et que nous continuons plus loin d'y appliquer les désignations classiques de OSBORN.

Actuellement cet auteur dit qu'il croyait alors que « at a very early period the upper molar crowns were already very unlike those of the lower molars, that they were larger and wider », etc. (12). Cette ancienne période a réellement existé dans la phylogénie des molaires et nous semble pouvoir être désignée comme *stade de la formation du talon* et du *talonid*. Nous avons déjà montré antérieurement (13) que c'est précisément cet accroissement en sens différents dans les molaires des séries opposées qui est à la base de l'établissement du rapport de trois rangées longitudinales de tubercules, dans les molaires supérieures, contre deux rangées, dans les inférieures (« rapport 3/2 »).

7) L'autre qualité secondaire qui se manifeste dans la morphogénèse progressant des molaires, est le *polyisomérisme de la dent même* ou, comme s'exprime GREGORY, le *polyisomérisme intradental* (14). Ce *polyisomérisme* consiste dans l'addition à la couronne de nouvelles parties structurales, qui sont une reproduction ou répétition de certains éléments déjà existants dans la couronne primitive.

Dans l'évolution des molaires des Proboscidiens et des Suidés, telle qu'elle est présentée sur la figure composée par GREGORY et que nous venons de citer, la nature secondaire du polyisomérisme ressort d'une manière indubitable (15) ; on y voit qu'en partant d'un modèle trituberculé (resp. : triangulaire), le polyisomérisme se manifeste, — après la formation dans les molaires supérieures du quatrième tubercule (*hypocone*), — dans la répétition multiple de rangées parallèles aux deux rangées transversales, déjà existantes au stade quadrituberculé et composées chacune par une paire de tubercules principaux (*paracone* et *protocone*, dans la rangée antérieure, *métacone* et *hypocone*, dans la rangée postérieure) (16). Les nouveaux éléments structuraux

(12) GREGORY, 1934*b*, pp. 208-209.

(13) Voyez nos notes qui constituent le N° 7 (page 3) et le N° 41 (page 33) du Tome IX de ce Bulletin. — L'accroissement des surfaces trituberculées des molaires antagonistes en deux sens qui se croisent, est, à notre avis, prédéterminé par le croisement des axes homonymes des losanges primitifs (voir plus loin).

(14) Voyez : GREGORY, 1934*a*, p. 6 et la figure sur la p. 7 (aussi sur la p. 282 dans l'ouvrage 1934*b* du même auteur).

(15) Parmi les Rongeurs, le polyisomérisme des molaires se manifeste particulièrement bien chez le Capybara, le Paca et les Campagnols.

(16) Il est entendu que des « styles » et des « conules » secondaires peuvent être joints à chaque paire de tubercules principaux.

proviennent du *cingulum* qui se trouve à la base de la couronne. Ainsi la couronne dentaire reçoit une structure si l'on peut dire « segmentée », ou composée de *polyisomères* suivant la terminologie de GREGORY.

8) Si on continue vers le plan sagittal du palais la ligne, qui réunit le *protocone* et le *métacone* dans les molaires supérieures, on constate que, chez des formes plus primitives (*Didelphys*, certains *Insectivora*), cette ligne se croise avec une ligne analogue, venant de la molaire vis-à-vis, sous un angle dont le sommet est dirigé en avant. Par contre, les continuations des lignes réunissant, dans la mâchoire inférieure, le *protoconid* et le *métaconid*, et venant de deux molaires vis-à-vis, se croisent sous un angle dont le sommet est dirigé en arrière. En d'autres termes, les couronnes des molaires supérieures ont une orientation *rostri-pète*, celles des molaires inférieures ont une orientation *rostrifuge* (fig. 6).

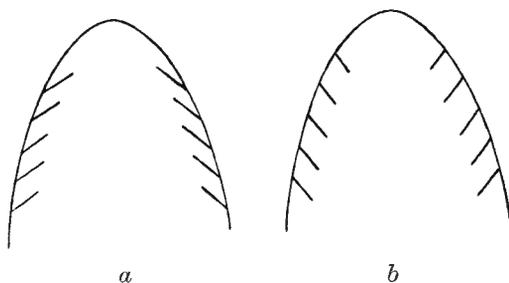


Fig. 6. — Schéma montrant: *a* — l'orientation « rostri-pète » des dents machelières supérieures; *b* — l'orientation « rostrifuge » des dents inférieures, chez des Mammifères plus primitifs sous le rapport de la forme des dents.

Il en résulte qu'à la fermeture des mâchoires *les lignes d'orientation des molaires antagonistes s'entrecroisent*; il est évident que ce phénomène est en rapport immédiat avec l'intercalation des triangles des molaires antagonistes et que si nous le citons parmi les qualités « secondaires » des molaires, c'est uniquement parce qu'il découle de la présence de l'intercalation des triangles; phylogénétiquement les deux phénomènes doivent provenir simultanément (17). Nous parlons spécialement du phénomène du

(17) Lorsque, à la suite des modifications secondaires, les « wedge-like relations » entre les molaires antagonistes disparaissent, leur

croisement des lignes d'orientation des molaires antagonistes, car l'importance de l'orientation du contour des dents semble généralement avoir échappé aux mammalogistes et que cette orientation nécessite une explication tout aussi bien que les autres particularités de la dentition.

9) En ce qui concerne le rapport entre la forme des dents et la taille de l'animal, rapport auquel M. FRIANT (1933) attribue beaucoup d'importance, E. PATTE (1934) remarque très judicieusement que la taille peut créer des *possibilités*, mais *non des obligations* pour la morphogénèse des dents ou d'autres organes. *La taille est un facteur qui ne peut produire ou influencer un plan fondamental de structure, mais qui peut influencer seulement l'ampleur de la manifestation de celui-ci.* C'est uniquement dans ce sens que nous pouvons admettre que la forme soit fonction de la taille.

Ainsi nous avons énuméré les éléments de la morphologie dentaire qui peuvent nous permettre d'envisager la question de la *symétrie* de la dentition mammalienne. Mais d'abord quelques mots à propos des explications mécanistes de la forme des dents.

3. Plusieurs tentatives de trouver une explication mécaniste pour la forme des dents ont été faites à partir des travaux de E. COPE (1889) et de RYDER (1878) jusqu'aux travaux les plus récents dans ce genre de A. HERPIN et de M. FRIANT.

Suivant E. PATTE (1934, pp. 29-30), les explications causales, qu'a cherché de donner à la morphogénèse des dents E. COPE, restent pour la biologie « entièrement hypothétiques ; par contre, bien que son œuvre ne soit nullement entachée de finalisme et qu'il se soit attaché à la recherche des causes efficientes, ce sont surtout ses explications *par nécessité mécanique*, c'est-à-dire physiologique, qui sont valables ». Quant à nous, il nous paraît évident que l'action mécanique ne peut pas être la *cause* de la forme organique ; elle pourrait tout au plus être le *moyen* pour l'obtenir. Si à la fin du siècle passé certains naturalistes voyaient déjà qu'il est impossible de concevoir la forme comme *produite* par la fonction (18), de nos jours L. CUÉNOT (1925) cite beaucoup

orientation peut devenir parallèle. Ainsi, par exemple, au cours de la vie d'un seul individu de Porc-épic (*Hystrix*) le croisement des lignes d'orientation des molaires antagonistes se transforme à la vieillesse en leur parallélisme, comme nous l'avons noté dans une publication antérieure.

(18) Ainsi, par exemple, FLEISCHMANN (op. cit., p. 900) traitant la morphologie dentaire, disait: « Jeder Naturforscher ist mit sich

d'exemples qui conduisent à reconnaître que la forme est prédestinée à la fonction qui lui incombe. En Allemagne, les Professeurs MOLLIER, BÖKER, etc., appliquent à l'anatomie le concept de *construction* conforme à la fonction imposée à l'organe par la nature. D'ailleurs, reconnaître que les phénomènes vitaux se passent sans violer les lois de la mécanique, n'est que reconnaître que la nature est logique; d'autre part, la crainte aveugle du finalisme dans la science de la fin du siècle passé (19), n'est pas mieux fondée, que la crainte des mauvais esprits au moyen âge.

La nouvelle théorie de M<sup>lle</sup> M. FRIANT partage le défaut commun de toutes les explications mécanistes, en supposant dans l'évolution *un moment de départ lorsque l'organe ne satisfaisait pas aux possibilités mécaniques*, moment qui n'a jamais pu exister. Ainsi en admettant un mouvement vertical de la mandibule chez les ancêtres des Mammifères, M<sup>lle</sup> FRIANT, pour en déduire les types de mastication à mouvements latéraux et à mouvements antéro-postérieurs, intercale un stade hypothétique à mouvements de la mandibule dans tous les sens du plan horizontal (op. cit., p. 113). La connaissance du travail de RYDER (1878, surtout les pp. 47 et 55-60) lui aurait épargné la nécessité d'une admission aussi invraisemblable. Comme le remarque E. PATTE, à propos de la théorie de M. FRIANT, « il ne fallait pas espérer trouver pour le développement des dents, des explications mécaniques alors que celles-ci sont impossibles pour le reste de l'organisme ». Ajoutons qu'actuellement des tentatives de ce genre revêtent, en outre d'un caractère de tentatives avec des moyens non adéquats à des phénomènes biologiques, aussi celui d'anachronismes. Nous ne nous y arrêterons pas plus longuement.

4. Contrairement aux explications mécanistes, qui partent d'un état hypothétique, les tentatives d'explication morphologique se basent sur des faits, qui, il faut le reconnaître, à eux seuls ne nous conduisent pas loin non plus. La grande majorité des faits concernant la dentition des Mammifères est fournie, comme on le sait bien, par la paléontologie. Or, la succession des époques géologiques ne s'accorde pas toujours avec la gradation postulée

über die Thatsache klar, dass der Bau und die Thätigkeit eines Organes in den weitaus meisten Fällen wundervoll harmonieren, so dass das eine nicht ohne das andere gedacht werden kann. »

(19) Ce qui n'empêche pas que des théories telles que celle de la sélection naturelle soient parfaitement finalistes sans s'en douter.

par la morphologie évolutionniste; ainsi voyons-nous que, par exemple, les Ostracodermes du paléozoïque sont plus spécialisés, plus évolués, que les Cyclostomes, d'une part, et que certains Siluridés récents, d'autre part; nous connaissons les molaires du *Hipparion* plus évoluées que les molaires du Cheval, etc. Des spécialisations précoces, des anticipations (« foreshadowing », « prophetic stages » des auteurs de langue anglaise), ainsi que des erreurs inévitables dans l'attribution de la place exacte dans le système zoologique à tel ou tel fragment fossile, forcent à reconnaître que la morphologie des animaux ne peut pas être guidée par la paléontologie, bien qu'il lui soit indispensable de tenir compte des découvertes paléontologiques.

L'embryologie, contrairement à la paléontologie, possède l'avantage propre à l'expérience, c'est-à-dire la possibilité de répéter le phénomène entier autant de fois qu'il est nécessaire. Cependant, les études embryologiques de la dentition, en contraste avec leurs possibilités, sont incomparablement moins méthodiques que les recherches paléontologiques dans le même domaine, et se sont principalement attachées à un seul but: étudier l'ordre de l'apparition des tubercules des dents et, profitant de chaque cas où les phénomènes ne se suivent pas dans l'ordre présumé par la théorie paléontologique de la tritubercularité, essayer d'infirmer ou de réfuter cette théorie. La tentative la plus récente visant le même but, celle de M<sup>lle</sup> M. FRIANT (1933), apporte ceci de neuf qu'elle substitue à l'ordre d'apparition des tubercules, celui de leur calcification.

Pour rappeler combien le *moment* de développement de l'une ou l'autre ébauche d'organe présente un faible critère pour son homologation, nous ne citerons qu'un exemple. Chez le Tarsier (*Tarsius*), comme l'a trouvé Ch. VAN GELDEREN (1926), de même que chez l'Homme, la circulation sanguine s'établit dans l'allantoïde avant de s'établir dans la vésicule vitéline, tandis que chez d'autres Primates l'ordre de développement de la circulation sanguine blastodermique est inverse; néanmoins, personne ne se tromperait dans l'homologation de l'allantoïde dans les deux groupes, différant sous le rapport cité (20).

Des *hétérochronies* analogues dans le développement des tubercules des molaires peuvent certainement dissimuler les vraies

(20) Bien que le phénomène cité pourrait être un bel argument en faveur de la théorie de l'origine tarsioïde de l'Homme (F. WOOD-JONES), nous employons ici le mot groupe aucunement dans le sens d'unité génétique.

significations des tubercules, mais, comme nous l'avons déjà exprimé dans une note antérieure, l'*isotopie*, c'est-à-dire la position identique — par rapport à d'autres éléments de la dent et par rapport à la *symétrie* générale de la bouche — des tubercules dans les dents des différents animaux aidera toujours le morphologiste à leur attribuer la valeur exacte (21).

Nous prenons donc pour nous guider une base géométrique, comme elle nous apparaît dans le dynamisme de la phylogénie. C'est-à-dire que nous essayerons de comprendre les relations existant dans la dentition mammalienne, en partant des relations initiales chez des Vertébrés inférieurs, en tenant compte des processus qui ont dû avoir lieu pour aboutir à l'état des Mammifères et en nous guidant du principe finaliste de la correspondance de la forme aux nécessités mécaniques (22), sans que celles-ci soient à nos yeux la cause de celle-là (23).

5. Dans son bel ouvrage sur la croissance et la forme, le Prof. D'ARCY W. THOMPSON dit (p. 16) : « To terms of magnitude, and of direction, must we refer all our conceptions of form. For the form of an object is defined when we know its magnitude, actual or relative, in various directions; and growth involves the same conceptions of magnitude and direction, with this addition, that they are supposed to alter in time. » Il semble que la *direction* a peu occupé la plupart de ceux qui ont étudié la *forme* des molaires des Mammifères. Cependant, comme le formule l'auteur cité, « what we call Form is a *ratio of magnitudes*, referred to direction in space » (ib., p. 50). Or, l'état actuel de la morphologie des Mammifères, ne lui permet pas encore d'appliquer à l'étude de leur forme en entier des méthodes d'analyse mathématique. Partiellement une telle méthode fut appliquée à l'étude des cornes et bois des Ongulés et à la forme des défenses et des

(21) A condition, évidemment, de savoir distinguer les relations spatiales fondamentales des chevauchements secondaires.

(22) Ce que RYDER (1878, p. 45) appelait « evolutionary teleology ».

(23) En admettant même que la forme des dents peut faire l'impression de l'effet des mouvements de la mandibule, ce ne serait pas encore faire preuve d'une prudence exagérée de dire, à la manière des physiciens, plus prudents que les biologistes, « comme si c'était l'effet » (cf. : RYDER, 1878, p. 80). Remarquons que si à l'époque où HIS (1888) [que nous citons de THOMPSON] disait: « To think that heredity will build organic beings without mechanical means is a piece of unscientific mysticism », ces paroles pouvaient passer pour comble de sagesse scientifique, actuellement elles dénotent plutôt l'omission des modalités de l'énergie autres que l'énergie mécanique.

griffes (24). Nous tentons ici d'ébaucher la voie vers une étude d'un point de vue analogue des molaires des Mammifères.

W. C. WILLIAMSON (1849), qui avait établi l'identité fondamentale de structure des écailles placoides des Elasmobranches et de leurs dents, avait aussi le premier (25) appelé les écailles placoides — « dermal teeth ». Antérieurement à WILLIAMSON, comme il le dit lui-même, AGASSIZ avait déjà noté la ressemblance de structure entre les écailles et les dents des Poissons, et R. OWEN avait constaté que la couche d'émail dans les dents du *Lepidosteus* avait la structure microscopique « of the hard dentine of sharks' teeth » (26). Plus tard, O. HERTWIG (1867) reconnaissait l'homologie là, où R. OWEN (1846) notait « a very close analogy ». HERTWIG disait en outre que « Die Plakoidschuppen der Selachier und die Hautzähne der Siluroïden sowie die Hautstacheln der Acipenseriden sind homologe Gebilde und zwar müssen die letzteren von ersteren abgeleitet werden » (27). L'homologie des écailles et des dents chez les Poissons peut être considérée comme généralement admise depuis les travaux de HERTWIG (1874 et 1876), de WIEDERSHEIM (1880), de KLAATSCH (1890), etc.

KLAATSCH notamment faisait (1890, p. 195) ressortir en outre que les écailles placoides sont disposées sur le corps du poisson en rangées obliques de façon que « es wendet somit jede Basalplatte ihre Seiten je vier benachbarten Schuppen zu » (28), et que chez certains Ganoïdes les écailles ont la forme des losanges. RYDER (1892) ne tarda pas à donner une explication mécanique à la forme et la disposition des écailles, explication à laquelle nous reviendrons plus loin.

Nous ne sommes pas obligés d'admettre avec BRANDT (1893, p. 269) au sujet des dents, « dasz sie sich vom auszeren Integument auf denen Fortsetzung, die Mundbucht, verbreiteten », pour y voir des éléments homologues aux écailles (ou « dents dermiques »). Le fait seul que les dents appartiennent *par leur ontogénie* à un même feuillet embryonnaire que les écailles, le *stomadaeum* étant d'origine *ectodermique*, est suffisamment

(24) Voir: THOMPSON, 1917, chapitre XIII.

(25) Cf.: HERTWIG, 1874, p. 338.

(26) Voir: WILLIAMSON, 1849, p. 436.

(27) HERTWIG, 1876, p. 395.

(28) Grâce à l'interférence des rangées obliques d'écailles, chacune de ces dernières peut être confinée à six écailles voisines, comme nous le voyons chez *Polypterus ornatipinnis* BLNGR.

convainquant pour nous permettre de traiter les dents des Sélaciens comme formant phylogénétiquement une série continue avec les écailles (29). Ceci est d'importance *morphologique* fondamentale, les qualités de symétrie des écailles étant forcément propres aux dents également, car la symétrie d'un élément d'une série continue est celle de tous ses éléments. La symétrie de la série des « polyisomères » qui nous occupe, est déterminée par les *trois directions* qu'ont les rangées d'écailles sur la peau de poisson (voir la fig. 8 plus loin).

6. En appliquant la notion de symétrie à la dentition des Mammifères, nous distinguons la symétrie initiale, propre aux téguments tapissant la bouche, de la symétrie secondaire, déterminée par l'influence mutuelle des éléments qui se développent, suivant les possibilités qu'ils y trouvent, dans la cavité orale. Ce second genre de symétrie est donc le résultat de la solution du problème de partage de l'espace par les éléments de la bouche.

Il résulte de l'admission que les dents des Sélaciens constituent, au point de vue de leur origine, une suite unique avec les écailles placoides de ces Poissons et de l'admission que les dents des Mammifères sont homologues aux dents des Sélaciens (30), — que nous pouvons imaginer un stade hypothétique dans l'évolution des Vertébrés, sur lequel les dents de l'ancêtre *hypostome* faisaient suite immédiate aux « dents dermiques » de la surface du corps (31). La dentition de l'ancêtre hypothétique et, probablement, multiple des Mammifères ne pouvait pas être aussi spécialisée que celle des Sélaciens; il a dû avoir une dentition plus « généralisée » ou, en termes de la conception évolutionniste courante, « antérieure » à celle des Elasmobranches; car il est absolument certain que l'ancêtre des Mammifères n'a jamais pu

(29) Nous trouvons dans B. DEAN (1917, III, p. 397) le passage suivant: « During the inpushing of the outer skin in the formation of the stomadaeum, these placoid elements (teeth) have been carried into the oral cavity. While teeth are generally restricted to supporting bones or cartilages, in numerous species of sharks and rays, practically unmodified placoid scales persist in the lining of the oral cavity and pharynx. »

(30) Comme les membres pairs des Mammifères le sont par rapport aux nageoires paires des Sélaciens.

(31) GREGORY (1934b, p. 307) dit: « In the earliest gnathostome or true jaw-bearing stage, represented by Devonian elasmobranchs, the skeletal rods supporting the oral branchial arch began to function as jaws, while the placoid denticles of the skin around the jaws began to function as teeth. »

être un requin ou une raie (autrement il serait resté Sélacien) (32).

A ce stade hypothétique (« présélacien »), la position de la bouche était ventrale et les écailles « placoïdes » où leurs ébauches devaient couvrir aussi bien les parois de la cavité orale que la surface du corps. Le *changement de position*, à la suite de l'invagination de la bouche, est le premier facteur qui communique aux « écailles » le caractère de « dents » proprement dites. Mais comme ces dents appartiennent à la même catégorie que les écailles, elles *conservent* la symétrie initiale des secondes. Il se produit, par conséquent, à l'intérieur de la bouche, une transmutation des bords des écailles (fig. 7).

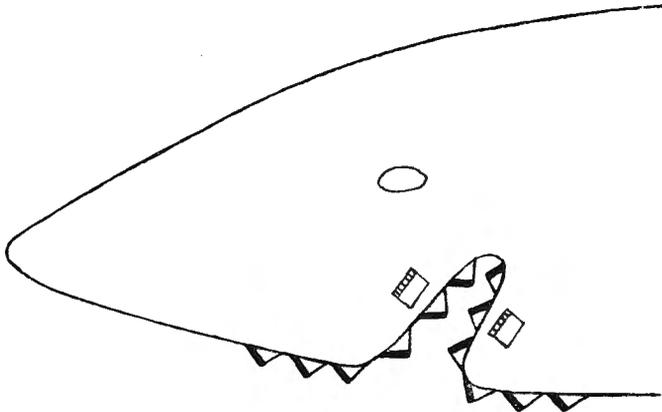


Fig. 7. — Schéma de la transmutation des bords des écailles (« dermal teeth ») lorsque leur série continue dans la cavité de la bouche (voir texte).

Comme le montre le schéma ci-dessus, la série des écailles pré-orales (de la surface *ventrale* de l'ancêtre hypothétique) se continuant dans la bouche, le bord *antérieur* de ces écailles y reste le bord *antérieur* des dents dans la mâchoire « supérieure » (antérieure, chez l'ancêtre hypostome); par contre, le bord *antérieur* des écailles de la série postorale, en se continuant dans

(32) La fausse compréhension du principe de DOLLO de l'irréversibilité de l'évolution conduit certains naturalistes à sous-appécier sa portée ou même à le rejeter, ce qui leur permet de tourner dans le sens qui leur plaît les séries morphologiques que présente la nature.

la bouche, y devient le bord *postérieur* des dents de la mâchoire « inférieure » (postérieure, sur notre schéma). Il en résulte donc, à l'intérieur de la bouche, une *polarisation* des dents « antéro-postérieure » (ventro-dorsale, sur le schéma) *inverse* dans les mâchoires antagonistes. Mais pour autant que les téguments des parties *latérales* du corps et de la tête se propagent à l'intérieur de la bouche, dont la fente s'étend sur les flancs, le bord antérieur des écailles préorales des flancs de la tête devient le bord *externe* d'une dent supérieure, correspondant par son emplacement à une molaire supérieure de Mammifères; tandis que le bord antérieur des écailles post-orales des flancs du corps, devient, à l'intérieur de la bouche, le bord *interne*, tourné vers la langue, de la « molaire » inférieure. Ainsi s'établit, du point de vue géométrique, l'état qui se traduit, dans la dentition des Mammifères, par le principe des « reversed triangles » des molaires antagonistes, d'une part, et par le principe de polarisation antéro-postérieure invertie, autrement dit de l'« homodynamie invertie », d'autre part.

7. Comme nous reportons ces relations des molaires antagonistes sur le compte de la *symétrie inhérente à l'ectoderme*, dont une invagination forme le *stomadaeum*, nous touchons ainsi un problème autre que la structure des dents proprement dite. Ce problème est celui de relations entre: 1) la métamérie du corps des Vertébrés (ou le *polyisomérisme* du volume du corps) et 2) la symétrie des éléments tégumentaires (ou le *polyisomérisme* de la surface du corps). Bien que la symétrie de la bouche reflète toutes les deux — la métamérie du corps et la symétrie des téguments, — nous ne parlerons ici que de la seconde. Ceci est possible, car quelles que soient les relations entre les deux facteurs structuraux, le second — la symétrie des téguments doit être conforme aux lois de la *tension superficielle*, et, pour autant, relativement indépendante de la structure interne du corps. La symétrie des téguments du corps nous occupera donc parce qu'elle est également la symétrie primordiale des membranes tapissant la cavité orale.

Le caractère orthogénique de l'évolution, tel qu'il a pu être établi dans certains groupes et pour certains organes, étant une constatation plutôt qu'une explication (33), il ne reste pour

(33) Nous ne sommes pas tout à fait d'accord avec E. PATTE (1934, p. 43), qui croit que « l'hérédité et la tendance orthogénétique peuvent seules expliquer le développement embryonnaire des dents aussi bien que des autres organes. »

l'instant à notre disposition que l'hérédité qu'on puisse rendre responsable de la morphogénèse organique (34). Cette limitation de ressources pour l'explication de l'évolution ne nous paraît pas désavantageuse pour le cas particulier de la dentition des Mammifères : elle nous épargne des explications autres qu'une explication vraiment évolutionniste telle une explication phylogénétique.

8. En 1892, I. A. RYDER essaya de donner une explication mécaniste à la forme et à la disposition des écailles sur le corps des poissons, comme en 1878 il donnait une explication analogue à la forme des dents des Mammifères. Comme toujours, lorsqu'il s'agit d'explication des phénomènes de l'évolution organique par action mécanique, on confond la conséquence et la cause, l'auteur cité l'a fait également dans ce cas des écailles des Poissons, en voyant dans l'état conforme aux exigences de la mécanique, le résultat d'actions mécaniques. Certaines constatations de RYDER ont, cependant, une importance à nos yeux. Notamment, il note

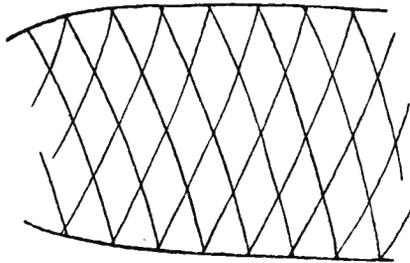


Fig. 8. — Schéma des lignes de plissement de la surface d'un corps cylindrique dont l'axe longitudinal se courbe dans tous les sens.

en premier lieu que les écailles sont disposées sur le corps du poisson suivant trois directions : en rangées longitudinales, en rangées obliques dorso-ventrales allant de l'avant vers l'arrière

(34) On invoque généralement pour expliquer l'évolution organique, soit la « lutte pour l'existence », soit « l'influence du milieu » ; il nous semble que l'énergie ou la volonté de la perpétuation des organismes ne découle pas nécessairement de ces conditions indélicables de l'évolution. La « conservation de l'espèce », même si elle faisait l'objet des soucis conscients des individus qui la composent, ne serait qu'une tendance hostile au caractère métamorphique de l'évolution. L'hérédité, conçue simultanément comme conservation de certains caractères et comme réalisations des potentialités latentes, a l'avantage d'être le résultat de l'énergie de suite citée et d'être accessible à nos moyens d'investigation.

et en rangées obliques dorso-ventrales allant de l'arrière vers l'avant.

Nous voudrions noter immédiatement que le réseau que forment ces trois directions correspond aux lignes de plissement de la surface d'un corps cylindrique ou fusiforme, obligé à se courber en différents sens (fig. 8), — réseau qui nous est familier de la notion botanique du *phyllotaxis*.

Ce réseau primitif est toujours altéré chez les Poissons à la suite de l'intervention du *plan sagittal*. Conformément à la nécessité de vaincre perpétuellement la force de la pesanteur, le corps des Poissons tels que les Sélaciens, n'est pas cylindrique, mais à section transversale plus ou moins triangulaire, le sommet du triangle étant dirigé vers le haut. L'élévation perpétuelle et l'avancement du corps à la locomotion représentés par des vecteurs, la résultante de deux forces constitue un vecteur oblique, dirigé du bas vers le haut et de l'arrière vers l'avant. C'est suivant ce dernier vecteur que doit s'incliner la bissectrice verticale des losanges du réseau représenté sur la fig. 8 ci-dessus. En effet, une telle inclinaison des rangées dorso-ventrales nous montre le *Polypterus*, beaucoup de Téléostéens, etc., et c'est ce mode d'arrangement des écailles qui est pris à la base du schéma de la fig. 9 C ci-après.

RYDER a constaté que dans le cas des Téléostéens de types « archaïques », comme il appelle les types des Clupeoïdes et des Cyprinoïdes, « the number of scales in a longitudinal row corresponds, on the sides of the body, very exactly with the number of muscle-plates, or somites of the body. It is also found that the myocommata or sheets of connective tissue intervening between the successive somites are attached with great firmness to the deeper layers of the skin or corium. Such a construction, together with the peculiar arrangement of the muscle plates at the time the scales begin to develop conditions the further growth of the scale matrix », etc. (35). Ensuite, le même auteur donne un schéma qui explique mécaniquement la transformation des bandes obliques d'écailles en bandes sygmoïdes (36), subdivisées chacune par la *ligne latérale* en partie supérieure et inférieure. Il montre également que les myotomes sont comparables à des

(35) GROSSER (1906), qui ne trouve pas de preuves d'une structure métamérique de la peau des Vertébrés en général, ne nie pas, cependant, la possibilité d'une subdivision métamérique de la peau chez les Sélaciens et les Mammifères.

(36) RYDER, 1892, p. 221.

cônes emboîtés l'un dans l'autre (l. c., p. 222) et conclut que « the arrangement and imbrication of the scales is determined by the actions of the segmentally arranged muscles of the body. In other words, whatever has determined the development of somites has also, in the most clear and direct manner, determined the segmentally recurrent and peculiar tri-linear and imbricated arrangement of the scales of many fishes. » Sans y voir une explication mécaniste dans les relations notées par RYDER, nous y trouvons un bel exemple de *coordination* parfaite entre la structure interne et externe; pour qu'une telle coordination ait lieu il n'est aucunement indispensable d'admettre que l'une a créé l'autre. C'est avec la même réserve que nous acceptons à l'appui de l'exactitude des relations structurales établies par RYDER, les preuves paléontologiques fournies par A. WOODWARD (1893).

Ainsi, dans le cas de la forme des écailles des Poissons et de leur disposition sur leurs corps, comme partout dans la nature, l'organe ou l'élément structural correspond strictement aux nécessités mécaniques et spatiales, — condition absolue de son existence. Il découle nettement de faits exposés qu'une architectonique particulière doit être inhérente aux téguments.

9. Déjà chez les Plagiostomes, la bouche, ventrale, ne présente pas une fente perpendiculaire (fig. 9 A-pointillé) à l'axe longitudinal du corps. Avancée vers le bout du rostre, elle correspond à deux sections obliques, dont l'antérieure, correspondant à la mâchoire supérieure, doit avoir une étendue marginale plus grande que la postérieure, formant la mâchoire inférieure (fig. 9 B). Des Sélaciens aux Mammifères, cette dernière est emboîtée par la supérieure; c'est la cause géométrique de l'anisognathie.

Si nous nous représentons le réseau parallélogramique primitif, — correspondant à la position des écailles placoides ou leurs homologues chez l'ancêtre « présélacien » des Vertébrés, — suivre l'invagination orale, les mailles de ce réseau recevront une orientation différente dans la partie palatine et dans la partie linguale de la bouche. La fig. 9 C montre un des cas possibles de la position des losanges dermiques à l'intérieur de la bouche. La position orientée en avant acquise par la fente orale fait que, sur les bords latéraux (où chez les Mammifères se trouvent les molaires) de la bouche, le réseau contourne seulement le bord de cette dernière, dans la mâchoire supérieure, tandis que dans

l'inférieure le réseau a deux mouvements à exécuter : 1) contourner le bord de la bouche et 2) se replier en arrière (comparez la fig. 9 avec la fig. 7).

Un croisement des axes homonymes des losanges qui, à la fer-

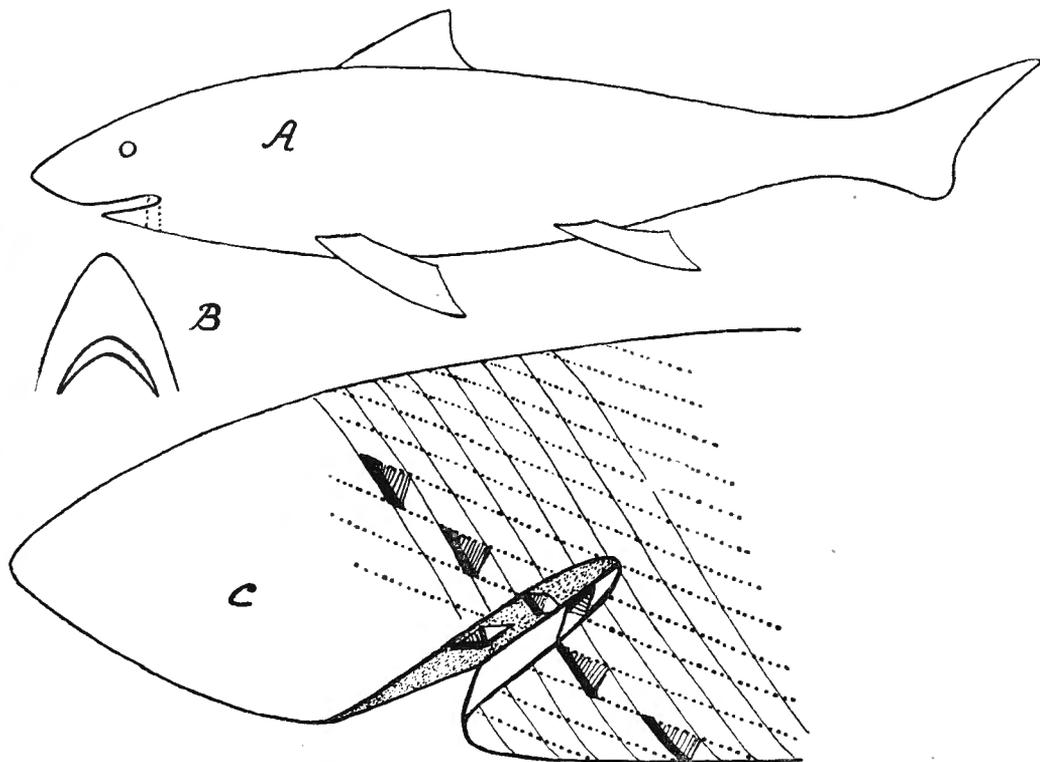


Fig. 9. — Schémas de changement (A) de la position de la bouche, de l'emboîtement (B) de la mâchoire inférieure dans la supérieure et (C) de la disposition des losanges primitifs, correspondant aux plaques dermiques, sur le corps et dans la bouche, chez un ancêtre « présélacien » des Vertébrés.

meture de la bouche, s'opposent, se produit dans le cas supposé. Il est possible d'imaginer d'autres positions des mailles du réseau à l'intérieur de la bouche ; toujours seront-elles fonction de l'inclinaison des axes des losanges par rapport au plan sagittal du corps, de l'emplacement de la bouche, de la dimension des mailles et de l'angle sous lequel se croisent les deux séries de lignes parallèles formant le réseau d'éléments ectosquelettiques.

Les conditions spatiales à l'intérieur de la bouche, les modi-

fications au cours de la phylogénie du processus du développement des dents des Mammifères qui en font des organes bien distincts des écailles placoides, la torsion de la dent au cours de la croissance et mille autres facteurs dissimulent les relations primitives. Nous croyons, cependant, que la *symétrie initiale*, inhérente à la dentition à la suite de l'origine ectodermique de la cavité orale, et qui semble se refléter dans la *polarisation* différente des couronnes des molaires antagonistes, doit toujours être prise en considération dans les recherches concernant les éléments structuraux de la bouche des Mammifères.

Nous nous étions proposé de trouver une piste vers l'explication phylogénétique des relations présentées par la dentition des Mammifères; s'il ne nous est pas donné de fournir l'explication phylogénétique elle-même, qu'il nous soit permis d'espérer que nos spéculations ne seront pas sans utilité pour celui qui la trouvera.

18 juin 1935.

---

## OUVRAGES CITES OU CONSULTES

- ADLOFF, 1935, Ueber die COPE-OSBORN'sche Trituberkulärtheorie und über eine neue Theorie der Differenzierung des Säugetiergebisses von M. FRIANT, Paris. (*Anatom. Anzeiger*, Bd. 80, pp. 96-119.)
- BRANDT, A. Th., 1898, Ueber borstenartige Gebilde bei einem Hai und eine muthmaszliche Homologie der Haare und Zähne. (*Biologisch. Zentralblatt*, Bd. 18, pp. 257-270.)
- COPE, E., 1883, Note on the Trituberculate Type of Superior Molar and the Origin of the Quadrituberculate. (*American Naturalist*, v. XVII, pp. 407-408.)
- , 1883, On the Trituberculate Type of Molar Tooth in the Mammalia. (*Paleont. Bull.*, N° 37, *Proc. Amer. Philosoph. Soc.*, v. 21, pp. 324-326.)
- , 1889, The Mechanical Causes of the Development of the Hard Parts of the Mammalia. (*Journ. Morphol.*, vol. III, pp. 137-271.)
- CUÉNOT, L., 1925, L'Adaptation. (*G. Doin; Paris.*)
- DEAN, B., 1917, A Bibliography of Fishes, vol. III.
- FLEISCHMANN, 1891, Die Grundform der Backzähne bei Säugethieren und die Homologie der einzelnen Höcker. (*Sitzungsber. Königl. Preuss. Akad. Wiss., Berlin*, XI, pp. 891-903.)
- FRIANT, M., 1933, Contribution à l'Etude de la Différenciation des dents jugales chez les Mammifères. (*Publications du Muséum d'Histoire naturelle*, N° 1, Paris.)
- GOODRICH, E. S., 1907, On the Scales of Fish, living and extinct, and their importance in classification. (*Proc. Zool. Soc. London*, 1907, pp. 751-774.)
- GREGORY, W. K., 1931, Certain Critical Stages in the Evolution of the Vertebrate Jaws. (*Internat. Journ. of Orthodontia, Oral Surgery and Radiography*, St-Louis, vol. XVII, N° 12, pp. 1138-1050.)
- , 1934a, Polyisomerism and Anisomerism in Cranial and Dental Evolution among Vertebrates. (*Proceed. Nation. Acad. Sci., Washington*, v. 20, pp. 1-9.)
- , 1934b, A Half Century of Trituberculy. The Cope-Osborn Theory of Dental Evolution. (*Proc. Amer. Philosoph. Soc.*, v. LXXIII, pp. 169-317.)
- GROSSER, O., 1906, Metamere Bildungen der Haut der Wilbertiere. (*Zeitschr. Wissensch. Zool., Leipzig*, v. 80, pp. 56-79.)
- HERPIN, A., 1930, De la Molarisation. (*C. R. de l'Association des Anatomistes*, XXV<sup>e</sup> Réunion, Amsterdam, 1930. Tiré à part : 7 pages.)
- , 1931, Note sur la Morphogénèse des Dents. (*La Revue de Stomatologie*, Tome XXXIII, N° 4, pp. 211-215.)
- HERTWIG, O., 1874, Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. (*Jenaisch. Zeitschr. Naturwiss.*, Bd. 8, pp. 331-404.)

- , 1876, Ueber das Hautskelet der Fische. (*Morphol. Jahrb.*, 1876, Bd. 2, pp. 323-395.)
- HINTON, M. A. C., 1926, Monograph of the Voles and Lemmings (Microtinae) living and extinct; vol. 7. (*London, Brit. Mus.*)
- KLAATSCH, H., 1890, Zur Morphologie der Fische und zur Geschichte der Hartschubstanzgewebe. (*Morphol. Jahrb.*, Bd. 16, pp. 97-203, 209-258.)
- MAJOR, C. I. FORSYTH, 1893, On Some Miocene Squirrels, with Remarks on the Dentition and Classification of the *Sciurinae*. (*Proc. Zool. Soc. London*, pp. 179-215.)
- OSBORN, H. F., 1907, Evolution of Mammalian Molar Teeth. (*New York, The Macmillan Company*.)
- PATTE, E., 1934, Remarques sur l'Evolution des Dents molaires chez les Mammifères. (*Paris, Hermann et Cie.*)
- RIBEIRO, A. DE MIRANDA, 1934, On Some foetal and post-foetal characters of Mammals and Birds; concerning Scales, Hairs and Feathers. (*Proc. Zool. Soc. London*, pp. 573-582.)
- RIDEWOOD, W. G., 1896, The Teeth of Fishes. (*Natur. Sci.*, v. 8, pp. 380-391.)
- RYDER, I. O., 1878, On the Mechanical Genesis of Tooth-Forms. (*Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.*, pp. 45-80.)
- , 1892, On the Mechanical Genesis of the Scales of Fishes. (*Proc. Ac. Nat. Sci. Philad.*, pp. 219-244.)
- THOMPSON, D'ARCY W., 1917, On Growth and Form. (*Cambridge, University Press.*)
- WIEDERSHEIM, R., 1880, Zur Histologie der Dipnoer-Schuppen. (*Arch. Mikroskop. Anat.*, Bd. 18, pp. 122-129.)
- WILLIAMSON, W. C., 1849, On the microscopic structure of the scales and dermal teeth of some ganoid and placoid fishes. (*Philos Trans. Roy. Soc. London*, pp. 435-475.)
- WOODWARD, A. S., 1893, Note on the evolution of the scales of fishes. (*Natur. Sciences*, v. 3, pp. 448-450.)