

BULLETIN

DU

Musée royal d'Histoire  
naturelle de Belgique

Tome XV, n° 40.

Bruxelles, août 1939.

MEDEDEELINGEN

VAN HET

Koninklijk Natuurhistorisch  
Museum van België

Deel XV, n° 40.

Brussel, Augustus 1939.

---

LE PROBLÈME DE LA DENTITION DE L'ORYCTÉROPE,

par B. HEUVELMANS (Bruxelles).

---

### Introduction.

1. — On semble mésestimer l'importance du « Principe de Compensation » développé par GOETHE dans son poème traitant des « Métamorphoses des animaux » et pourtant le passage cité ci-dessous jette une lueur singulière sur certains problèmes posés par l'évolution (\*).

Le fait que le développement d'un caractère inhibe toujours celui d'autres caractères semble découler logiquement d'une répartition égale du potentiel évolutif sur tous les organismes. Celui-ci étant dépensé par les diverses espèces d'une façon régulière et ininterrompue mais à des fins différentes, on comprend

(\*) « Ainsi se montre permanente la structure organisée qui se plie au changement par des agents extérieurs. Mais, à l'intérieur, la force des plus nobles créatures se trouve circonscrite dans le cercle sacré de l'organisation vivante. Nulle divinité n'étend ces limites; la nature les respecte: car c'est seulement dans cette mesure que le parfait était possible.

Toutefois, à l'intérieur, un esprit semble lutter violemment et voudrait briser le cercle, pour donner le libre choix aux formes comme à la volonté: mais ce qu'il essaie, il l'essaie en vain. En effet, il se porte vers tels ou tels membres; il les doue puissamment; mais en revanche d'autres membres déjà languissent; l'effort de la prépondérance détruit toute beauté de la forme et tout mouvement pur. Si tu vois donc quelque avantage particulier accordé à une créature,

pourquoi tous les êtres vivants ont conquis des niveaux évolutifs équivalents tout en se spécialisant dans des sens différents.

Chaque organisme peut être représenté par une mosaïque de caractères dont certains peuvent rester stationnaires, alors que d'autres se développent en réalisant ainsi une dépense du potentiel donné. Mais si l'on réalise la somme de l'énergie usée, on verra qu'elle reste toujours proportionnelle à la durée de l'évolution accomplie.

Ceci étant donné, s'il est vrai que l'évolution n'est jamais réversible, chaque espèce possèdera toujours, à une époque déterminée, au moins un caractère dont l'évolution est plus poussée que chez toutes les espèces contemporaines. C'est en effet ce que l'on constate dans le monde animal et il semble par conséquent établi que tous les organismes vivant à une même époque ne présentent entre eux que des relations de cousinage et non de descendance directe.

2. — Considérons à présent une série d'organismes contemporains appartenant à un même groupe, c'est-à-dire liés entre eux par certains caractères communs à tous ces organismes.

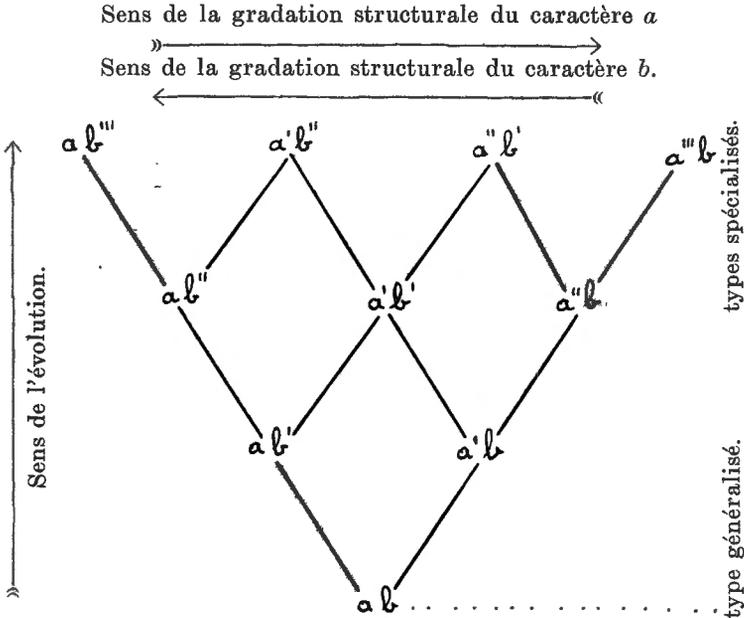
Si nous prenons dans ce groupe quelques espèces ayant développé à des degrés divers un même caractère et que nous les rangeons selon la gradation irréversible que présente ce caractère, nous verrons en vertu du « Principe de Compensation » que l'on peut observer généralement une autre gradation structurale, irréversible et indépendante de la première et dont le sens est opposé à celui de la gradation du premier caractère (1).

demande d'abord où elle souffre ailleurs de quelque défaut, et cherche avec un esprit investigateur, tu trouveras aussitôt la clef de toute organisation.

Ainsi nul animal dont la mâchoire supérieure est toute armée de dents ne porta jamais de cornes sur le front. Il est donc absolument impossible à la mère éternelle de former le lion cornu, quand elle y emploierait toutes ses forces, parce qu'elle n'a pas assez de matière pour planter au complet les rangées des dents et faire aussi pousser des bois et des cornes. » — GOETHE. [Œuvres, trad. nouvelle par Jacques Porchat. Paris (L. Hachette & C<sup>ie</sup>) 1861.]

(1) Dans la série constituée par les quatre formes contemporaines de Mésaxoniens (éléphant, tapir, rhinocéros, cheval) on peut observer, dans un sens, une réduction du nombre des doigts et, dans le sens opposé, un recul progressif des os nasaux avec formation graduelle d'une trompe. (Cfr. S. ФРЕШКОР, 1936, Bull. Mus. Roy. Hist. Nat., XII, n° 37.)

Cela s'explique aisément par le schéma suivant où l'animal n'est déterminé fictivement que par deux caractères respectivement représentés par  $a$  et  $b$ . On y suppose qu'à chaque instant de l'évolution l'animal peut user de son potentiel évolutif, à développer soit son caractère  $a$ , soit son caractère  $b$ . Les séries  $a, a', a'', a'''$  et  $b, b', b'', b'''$  expriment divers stades du développement progressif des caractères  $a$  et  $b$ .



Nous verrons plus loin comment cette application du « Principe de Compensation » prise comme méthode de travail, nous a permis de déterminer à priori la nature de la dentition de l'Oryctérope qui fait l'objet du présent travail.

### Position systématique de l'Oryctérope (Tubulidentés).

3. — Primitivement on s'accordait pour classer l'Oryctérope dans le vieux groupe hétérogène des Edentés. Mais au fur et à mesure que les connaissances s'affirment, la position de l'étrange animal va en se précisant. Et c'est tout d'abord à la séparation des familles de l'Ancien Monde de celles du Nouveau Monde que l'on assiste. La scission préconisée en 1882 par FLOWER est proclamée en 1884 grâce à la découverte fondamentale de GILL.

concernant la structure des vertèbres. Les Edentés américains se voient ainsi constitués en un groupe homogène : les Xénarthres, tandis que ceux de l'Ancien Continent : Pholidotes et Tubulidentés ne sont guère réunis que par des caractères de convergence.

Cependant les études anatomiques se multiplient et l'on s'entend bientôt pour rejeter l'origine de l'Oryctérope bien loin dans des groupes à peine différenciés (Métathériens pour PARKER 1885 et Mammifères mésozoïques pour BROOM 1907).

Dernièrement encore, en 1933, ADLOFF, se basant sur une étrange similitude entre les coupes des dents d'Oryctérope et celles des plaques dentaires de certaines raies fossiles (*Myliobatis*, etc.), va même jusqu'à séparer les Tubulidentés des autres Mammifères pour en faire une branche dérivant directement des Sélaciens.

Mais la plupart des auteurs et particulièrement ceux qui se sont attachés à définir l'animal par l'ensemble de ses caractères recherchent la souche de l'Oryctérope parmi les Ongulés les plus primitifs. En 1890 déjà, OLDFIELD THOMAS avait suggéré que l'Oryctérope pourrait être rapproché des Périssodactyles. Plus tard ces affirmations prennent plus de consistance. Les recherches d'Anatomie comparée d'ELLIOT SMITH (1899) appuyées par celles de WINDLE et PARSONS (1899) font de l'Oryctérope une branche possible des Subongulés.

LÖNNBERG (1908) et GREGORY (1910) le croient issu des Protongulés (Condylarthres). Plus tard, WEBER (1928), SIMPSON (1931) et FRECHKOP (1937) se rallient à leur avis.

L'opinion de tous ces mammalogistes prend un poids encore plus important si l'on sait qu'elle est confirmée par la conclusion de la belle Monographie sur l'*Orycteropus afer*, par SONNTAG, WOOLLARD et LE GROS-CLARK (1925-1926), qui font entrer enfin l'ordre des Tubulidentés dans le grand groupe des Ongulés.

Le cercle est fermé. Voici l'Oryctérope prisonnier d'un faisceau d'arguments convergents qui précisent minutieusement sa position : après s'être détaché du tronc des Condylarthres, le phylum de l'Oryctérope a évolué parallèlement aux autres Ongulés.

Mais c'est à S. FRECHKOP (1937) que revient le mérite d'avoir défini la place exacte de l'Oryctérope parmi les Ongulés.

Etudiant la structure des autopodia des Mammifères, il constate qu'au cours de l'évolution a dû s'effectuer une rotation pendant laquelle l'axe des membres se déplace dans un sens allant du doigt (resp. orteil) I à V. Ceci confère aux extrémités des Ongulés Mésaxoniens un état plus primitif que celui des Ongulés Paraxoniens.

Or dans la main de l'Oryctérope, les doigts II et III sont de longueur égale et plus importants que les autres (I manque). D'autre part, dans le pied, le doigt III est bien le plus important, mais  $II > IV$  et  $I > V$ . Par conséquent, dans les extrémités de l'Oryctérope l'axe passe entre les doigts (resp. orteils) II et III. La rotation dont parle FRECHKOP, a été étudiée par lui d'une façon précise par l'examen des positions relatives des éléments du carpe et du tarse et elle est illustrée par les états successifs présentés par la série: *Orycteropus-Mesaxonia-Paraxonia*.

« L'Oryctérope montre un état qu'il serait permis d'appeler dans un sens purement morphologique, « prémésaxonien ». »

Nous ne croyons pas trahir la pensée des auteurs précités et particulièrement de FRECHKOP en plaçant l'ordre des *Tubulidentata* aux côtés des *Mesaxonia* et des *Paraxonia*. Mais le terme « tubulidenté » exprimant une caractéristique de haute spécialisation, c'est-à-dire une particularité de l'Oryctérope, il nous semble plus légitime, ce qui permet d'unifier, d'avoir recours au terme « prémésaxonien » préconisé par FRECHKOP.

Par conséquent le grand groupe des Ongulés se subdiviserait comme suit :

$$Ungulata \left\{ \begin{array}{l} \text{Praemesaxonia (Tubulidentata).} \\ \text{Mesaxonia (Subungulata + Perissodactyla) (2).} \\ \text{Paraxonia (Artiodactyla).} \end{array} \right.$$

#### Application du « Principe de Compensation ».

4. — Prenons dans chacun des trois groupes d'Ongulés, la forme qui est restée la plus primitive du point de vue de la réduction du nombre des doigts.

Chez les Prémésaxoniens, l'Oryctérope, qui en est l'unique représentant actuel, possède 4 doigts aux membres antérieurs

(2) Les termes *Subungulata* et *Perissodactyla* correspondent ici aux ensembles de formes, désignées ainsi dans l'ouvrage fondamental de Max WEBER: « Die Säugetiere » (1928).

et 5 aux membres postérieurs, comme c'est aussi le cas chez d'autres Mammifères fouisseurs ou provenant de fouisseurs.

Chez les Mésaxoniens, c'est l'Eléphant qui est resté le plus primitif en gardant ses 5 doigts à tous ses membres.

Chez les Paraxoniens, l'Hippopotame et les Suidés viennent en premier lieu avec leurs 4 doigts à chaque membre.

Nous voici donc en présence de trois types qui, du point de vue de la réduction du nombre des doigts, se trouvent *grosso modo* à un même niveau.

Remarquons que chez les Mésaxoniens et les Paraxoniens les types choisis sont précisément les plus évolués du point de vue du nombre des tubercules dentaires des molaires.

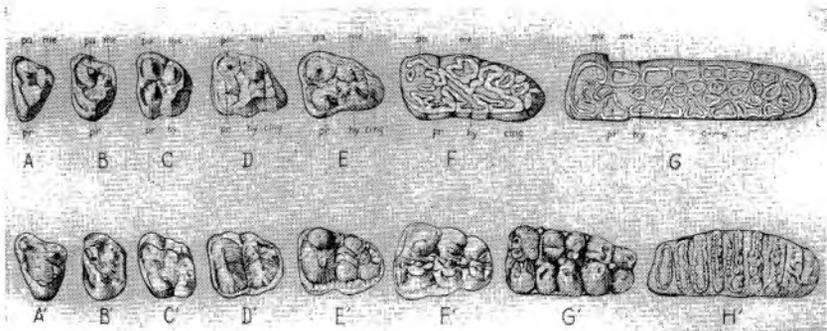


Fig. 1. — Troisièmes molaires supérieures gauches, montrant le polyisomérisme secondaire progressif, avec allongement du diamètre antéro-postérieur et addition de crêtes et de conules dans les dernières formes.

A, B, C, D, E, F, G, : Chez divers genres de Suidés fossiles et récents.  
A', B', C', D', E', F', G', H' : Chez divers genres de Proboscidiens fossiles (d'après W. K. GREGORY).

Si nous supposons inconnue la dentition de l'Oryctérope, ne pouvons-nous pas en déterminer à priori la nature par une application du principe de Compensation ? La série Oryctérope-Eléphant-(Hippopotame, Suidés) nous indique le sens de l'évolution du caractère « rotation des autopodia ».

Que voyons-nous s'effectuant dans le sens opposé et ce au point de vue dentaire ?

Chez l'Hippopotame, les molaires sont quadrituberculées avec apparition de crêtes supplémentaires antérieure et postérieure.

Chez les Suidés, la polyisomérisie (3) est plus poussée. Ainsi chez le Phacochère, on peut compter environ 8 rangées transversales de trois tubercules dans la M 3 (fig. 1).

Chez les Proboscidiens, le nombre des tubercules est encore plus impressionnant: Chez *Elephas maximus*, par exemple, la M 3 comprend jusqu'à 15 rangées transversales de six tubercules en voie de fusion.

Nous voyons donc que le nombre des tubercules augmente sensiblement dans la série Suidés-Eléphant. Cette série se complétant logiquement (du point de vue de la structure des extrémités) par l'Oryctérope, il faut supposer que celui-ci possède des dents composées d'un nombre encore plus important de tubercules que chez les Proboscidiens.

<i>Orycteropus</i>	<i>Elephas</i>	<i>Suidae</i>	
Sens de déplacement de l'axe des autopodia			
prémésaxonie	mésaxonie	paraxonie	→
Accroissement du nombre des tubercules dentaires.			
?	± 90 (M <sup>3</sup> d' <i>Elephas</i> <i>maximus</i> )	± 25 (M <sup>3</sup> de <i>Phacochoerus</i> ).	←

C'est le raisonnement ci-dessus qui nous mit sur la voie à suivre pour interpréter la dentition si discutée de l'Oryctérope, en nous suggérant de considérer la molaire d'Oryctérope comme une dent au polyisomérisisme poussé à l'extrême.

Nous verrons par la suite que tout concourt à légitimer la justesse de nos vues.

### Formule dentaire de l'Oryctérope.

5. — Pour la clarté de ce qui va suivre, rappelons brièvement que des travaux de POUCHET et CHABRY (1884), O. THOMAS (1890)

(3) Le polyisomérisisme, dont la notion a été introduite par GREGORY (1934), se manifeste, en ce qui concerne la dentition, par l'addition à la couronne de nouvelles parties structurales qui sont une reproduction ou répétition de certains éléments déjà existants dans la couronne primitive.

et BROOM (1905) il résulte que l'Oryctérope possède la formule dentaire suivante (4) :

I (0.0.0.)	C (0)	P (0.2.3.4.5.6.)	. . . . .	dentition de remplacement
It (1.2.3.)	Ct (1)	Mt (1.2.3.4.5.6.)	M (1.2.3)	
It (1.2.3.)	Ct (1)	Mt (1.2.3.4.5.6.)	M (1.2.3)	
I (0.0.0.)	C (0)	P (0.2.3.4.5.6.)	. . . . .	

R. ANTHONY (1934) reprend l'étude de cette formule dentaire sur un très grand nombre de spécimens, ce qui lui permet de faire remarquer :

« Que les dents labiales et les molaires de première dentition » doivent rester très petites et tomber prématurément » et « Que » les incisives et la canine de la seconde dentition ainsi que P 1 » ne se développent jamais (ou tombent de très bonne heure...) » et que P 2 ne se développe que très rarement, P 3 et P 4 seulement quelquefois, P 5 et P 6, au contraire, se développent » toujours, au moins en principe, et persistent, P 5 ne manquant » qu'exceptionnellement et P 6 ne manquant jamais, de même » que les trois molaires définitives. »

Pendant l'examen d'une femelle adulte, rapportée en 1938 du Parc National Albert par le Docteur S. ФРЭЧКОР, nous a fourni à ce propos des indications nouvelles.

Extérieurement la tête charnue, conservée à notre intention dans de l'alcool camphré, ne semblait présenter aux deux mâchoires que les trois molaires et les deux dernières prémolaires.

Pendant, par une dissection minutieuse de la gencive, nous parvînmes à mettre en évidence à la mâchoire supérieure la présence des deux prémolaires précédant celles que nous avons vues extérieurement et même, d'un côté exactement à la suture inter-

(4) Que l'on ne veuille surtout pas voir dans le grand nombre des dents de l'Oryctérope un argument capable de l'écarter des autres Mammifères. N'oublions pas en effet que, parmi les Marsupiaux, le *Myrmecobius*, qui est myrmécophage comme l'Oryctérope et offre avec lui certains traits communs, possède primitivement une formule dentaire qui ne diffère de celle de l'Oryctérope que par le nombre des incisives qui est de quatre chez ce fourmillier marsupial.

On nous objectera sans doute à propos de la multituberculie des dents de l'Oryctérope qu'une grande complication des dents est incompatible avec un grand nombre de dents; aussi nous empressons-nous de noter que les nombreuses dents jugales du *Myrmecobius* sont garnies d'une grande quantité de tubercules.

maxillo-maxillaire, d'une minuscule canine de la grosseur d'un grain de sable. A la mâchoire inférieure une seule prémolaire supplémentaire fut mise à jour (voir fig. 2).

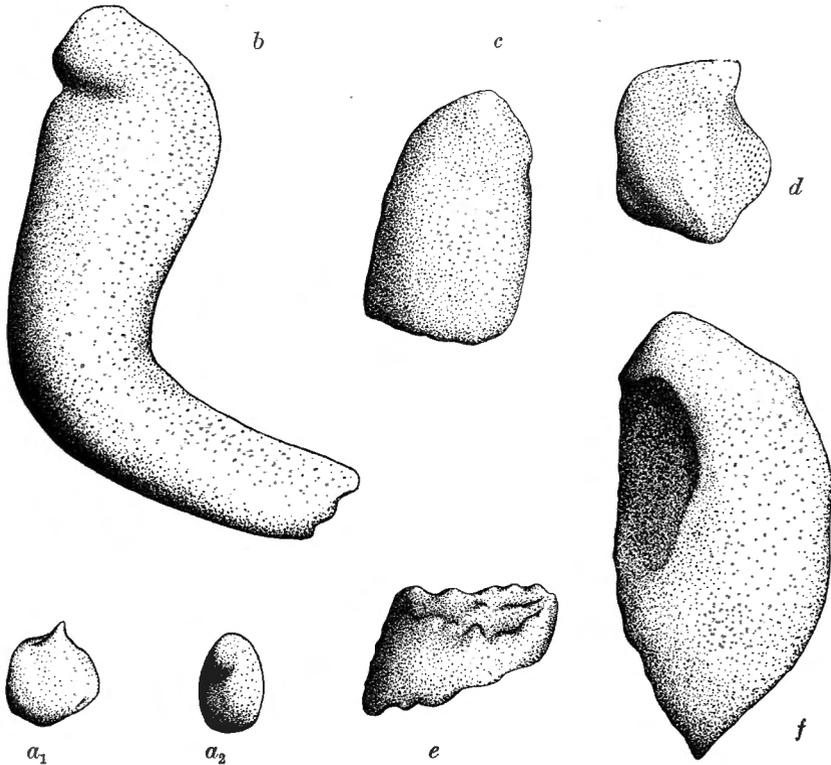


Fig. 2. — *a*<sub>1</sub>) Canine supérieure gauche (vue latérale); *a*<sub>2</sub>) id. (vue axiale); *b*) *Pm*<sup>3</sup> droite; *c*) *Pm*<sup>3</sup> gauche; *d*) *Pm*<sup>4</sup> gauche; *e*) *Pm*<sub>4</sub> gauche; *f*) *Pm*<sub>4</sub> droite.

Remarquons que toutes ces petites dents possèdent par suite de leur manque de développement des formes peu stables. Cependant seule la canine possède une petite cuspide acérée.

Etant donné l'âge de l'animal examiné, il nous semble improbable que nous ayons à faire à des dents appartenant à la dentition lactéale, particulièrement en ce qui concerne les prémolaires. Mais la canine étant d'une taille et d'un aspect qui permettent de supposer qu'elle appartient à la même génération que les autres petites dents cachées dans la gencive, il est pos-

sible que nous nous trouvions en présence d'une canine de remplacement.

Quoi qu'il en soit, nous pouvons affirmer que chez un *Oryctérope* adulte, de nombreuses prémolaires et même des canines à développement arrêté peuvent subsister dans la gencive.

### Forme extérieure des dents de l'*Oryctérope*.

#### a) *Dents temporaires.*

6. — De l'important travail de O. THOMAS (1890) nous pouvons retirer les indications suivantes : les dents de lait, autres que les molaires proprement dites, ont une forme *brachyodonte*, c'est-à-dire une couronne basse et une *racine à croissance limitée* ou, en d'autres termes, fermée. Elles sont styloformes, sauf la dernière prémolaire qui est *biradiculaire* et possède une couronne coupante et dentelée (fig. 3), exceptionnellement d'autres prémolaires peuvent être biradiculaires. Toutes ces dents sont revêtues latéralement d'une forte couche de ciment. (Cfr. LÖNNBERG, 1908).



Fig. 3. — Dents de lait de l'*Oryctérope* : a) une des petites dents styloformes; b) la dernière prémolaire.

POUCHET et CHABRY (1884) ont mis en évidence que ces dents possèdent primitivement un *organe adamantin* plus ou moins bien constitué, mais qui ne semble pas produire d'émail et s'atrophie précocement.

Il résulte de tous ces travaux que, en dehors de l'atrophie précoce de l'organe adamantin, ces dents ne se distinguent pas morphologiquement des dents typiques de Mammifères brachyodontes et particulièrement de certains Ongulés, tels que les Suidés à molaires biradiculaires.

b) *Dents définitives.*

7. — Jusqu'en 1933, tous les auteurs ont décrit de la même façon les dents définitives de l'Oryctéropé, telles qu'elles se présentent chez les adultes. La figure 4 en donne une représentation légèrement schématique.



Fig. 4. — Les quatre dernières dents définitives de l'Oryctéropé.  
a) vue axiale; b) vue latérale.

On voit que ces dents de type *hypsodonte*, c'est-à-dire à couronne haute et avec *racine à croissance continue*, sont constituées, selon leur place, d'un cylindre ou de deux cylindres adossés et possèdent une couronne composée de deux facettes légèrement obliques, l'une antérieure, l'autre postérieure, de surfaces généralement inégales.

Ce n'est qu'en 1933 que M. FRIANT décrit pour la première fois des *dents vierges*. D'après cet auteur, on constate qu'à l'état vierge, la couronne de chacune de ces molaires est constituée « de deux cuspidés se suivant dans le sens sagittal, mais qui donnent l'impression de correspondre à quatre tubercules primitifs s'étant d'abord fusionnés deux à deux dans le sens transversal (labio-lingual) avant de se réunir longitudinalement. Cette disposition est surtout nette au tubercule postérieur de la seconde molaire supérieure  $M^2$  ».

A ce propos, M. FRIANT dresse le schéma reproduit par la figure 5 ci-dessous.

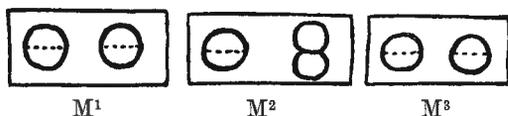


Fig. 5. — Représentation schématique des trois molaires de l'Oryctéropé, d'après M. FRIANT.

La description donnée est accompagnée d'un cliché photographique très sombre qui ne permet malheureusement pas de vérifier les constatations de M. FRIANT.

R. ANTHONY a repris dans son beau travail (1934) la description du spécimen en question (N° 1911-551 du Muséum de Paris) avec plus de détails.

En ce qui concerne la  $M^1$  et la  $M^2$ , il note que dans la vallée qui sépare les deux cuspidés, l'antérieure et la postérieure, on voit de très petits et nombreux plissements tuberculés.

Ayant également à notre disposition un exemplaire très jeune d'Oryctérope, en l'occurrence celui du Musée Zoologique de l'Université Libre de Bruxelles, nous nous sommes efforcé de vérifier sur celui-ci la description des deux auteurs précités.

Pour ce qui est de la forme générale, nos constatations s'accordent parfaitement, mais dans le détail notre exemplaire est moins explicite, particulièrement en ce qui concerne les plissements et tubercules secondaires et la division du lobe postérieur de la  $M^2$ . Mais ceci s'explique : les dents de notre exemplaire montrent un léger début d'abrasion, ayant suffi à faire disparaître les détails en question, du moins la fusion des deux tubercules (fig. 6).

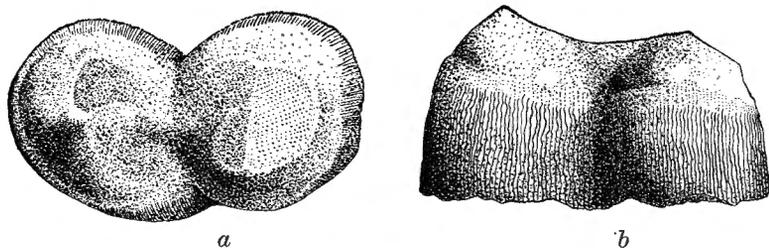


Fig. 6.— Deuxième molaire supérieure gauche d'un jeune Oryctérope, montrant le début de l'abrasion en facettes.  
a) vue axiale; b) vue latérale.

Mais en revanche, on peut voir sur ces dents un détail que n'ont pas noté les auteurs précités : une légère crête relie le cône antérieur au cône postérieur, ce qui serait le signe d'une « bélodontie » (crêtes longitudinales) plutôt que d'une « toechodontie » (crêtes transversales) (5) comme le pensent M. FRIANT et R. ANTHONY.

(5) Ces deux termes ont été proposés par M. FRIANT (1933). FRECHKOP (1934) a suggéré de les remplacer par « orthoctènes » et « plagiocetènes », pour éviter la nature tautonomique de ces termes.

Nous verrons plus loin que cette crête peut être interprétée d'une autre façon. On notera également la structure finement striée du ciment qui recouvre les parois latérales de la dent.

N'ayant donc pas pu nous rendre compte sur notre spécimen de l'évidence d'une fusion de deux tubercules au lobe postérieur de la  $M^2$ , nous nous sommes fait un devoir d'aller examiner au Muséum de Paris, le spécimen décrit par M. FRIANT et R. ANTHONY. Cet examen nous valut quelque surprise. En effet, la structure du lobe postérieur de la  $M^2$  ne nous parut en rien prouver la fusion de deux cuspidés en un cône, ce qui témoignerait de l'existence d'une couronne primitivement quadrituberculée (fig. 7 a).

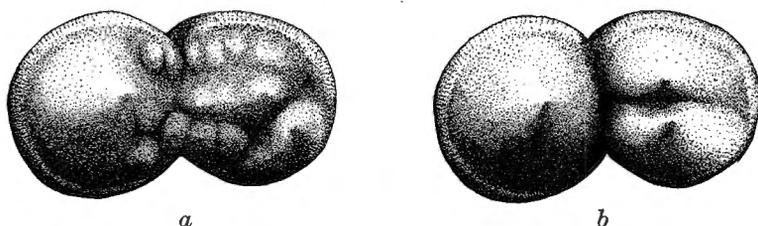


Fig. 7. — a) Deuxième molaire vierge de l'Oryctéropé telle qu'elle se présente; b) La même dent telle qu'elle se présenterait s'il y avait réellement fusion de deux tubercules au lobe postérieur.

On remarquera que la vallée — si l'on peut appeler ainsi *une séparation entre les deux cônes, seulement visible sur les faces latérales de la dent* — est remplie, dans les angles, de petits tubercules grossièrement semblables par la taille et la forme aux deux petits tubercules individualisés au sommet du cône postérieur.

Il semble donc que le sommet du lobe postérieur ne soit pas formé par la fusion de deux gros tubercules, mais que ce lobe porte simplement à son sommet deux petits tubercules, comme il s'en trouve beaucoup d'autres sur la dent. Celle-ci nous paraît plutôt devoir être considérée comme une dent de type polybunodont à 3 rangées longitudinales de tubercules.

Si le cône postérieur avait réellement été formé par la fusion de deux tubercules, nous eussions trouvé un aspect bien différent: un véritable sillon eût traversé longitudinalement le cône postérieur et, de plus, une vallée, plus profonde que ce sillon, eût séparé le cône antérieur du cône postérieur (fig. 7 b).

Géométriquement, la dent bilobée de l'Oryctérope n'est pas formée de deux cônes adossés mais d'un *cylindre à coupe ovale étranglée le long de son petit axe*.

Cet étranglement est dû à la présence dans un stade antérieur de deux racines, l'une antérieure, l'autre postérieure. Ce stade se retrouve d'ailleurs dans la première dentition. La présence de nombreux petits tubercules dans les sillons latéraux des deux premières vraies molaires, ainsi que les deux petits tubercules postérieurs de la M<sup>2</sup> témoignent moins d'un stade quadrituberculé antérieur que d'un *stade polybunodonte*.

Ces petits tubercules devaient primitivement être repartis sur toute la couronne, c'est ce qui explique également l'absence d'une vallée séparant les deux cônes. Par la suite serait intervenue une *fusion des tubercules*, phénomène très fréquent chez les Ongulés et qui apparaît à des stades variables dans les diverses familles. (Exemple: Stade quadrituberculé chez l'Hippopotame, polyisomère chez certains Suidés, Mastodontes, etc.). D'autre part, cette fusion a dû être sensiblement facilitée par l'absence d'émail qui constitue généralement un moule bien robuste des cuspidés dentaires et s'oppose plutôt à leur fusion.

Il est donc probable que l'atrophie de l'organe adamantin soit un phénomène survenu relativement tard au cours de l'évolution du groupe des Tubulidentés, alors même que ceux-ci avaient déjà atteint un stade hautement multituberculé ou polybunodonte. Bien entendu, comme toute dent multituberculée, la dent de l'Oryctérope a passé par un stade quadrituberculé. Et c'est probablement à partir de ce stade que les quatre tubercules (comme chez les Suidés) ont commencé à se plisser, à se fragmenter en une infinité de tubercules, avec apparition possible (comme chez ceux-ci) de tubercules secondaires intermédiaires alternant avec les tubercules primitifs.

Comme cela se voit très nettement sur les dents vierges du cochon domestique, le tubercule intermédiaire antérieur est à peine détaché de la crête antérieure, tellement il est minime; par contre, le tubercule intermédiaire postérieur beaucoup plus important, occupe et oblitère la vallée transversale (fig. 8).

Supposons un instant une fusion de tous ces tubercules, et nous aurons une image analogue à celle de la dent vierge de l'Oryctérope.

*La crête qui relie les deux cônes est probablement le vestige du tubercule intermédiaire postérieur du stade sextituberculé.*

Puisque la fusion s'est produite en tous sens, il est difficile de déduire à quel type dentaire (« toechodonte » ou « bélodonte ») appartient l'Oryctéropé, mais il semble que, tout comme chez les Suidés, il n'y ait pas eu formation de crêtes, mais polybunodontie.

Cependant, si nous considérons le mode d'abrasion des dents en facettes, formant des crêtes transversales, il semble qu'il y ait au moins *une tendance à la toechodontie*. En cela encore, il



Fig. 8. — Première molaire supérieure gauche de *Sus domesticus*.  
(A comparer avec les fig. 6 a et 7 a.)

y a analogie avec les dents des Suidés : chez *Sus* la toechodontie est à peine marquée, chez le Pécari elle se dessine, chez d'autres Suidés elle est plus ou moins nette.

D'après la taille des petits tubercules subsistant sur les molaires vierges de l'Oryctéropé, on peut évaluer approximativement leur nombre à 30 lorsqu'ils couvraient toute la couronne d'une M 2. Leur fusion a fait en sorte que la couronne dentaire de l'Oryctéropé présente actuellement à l'état vierge une surface généralement lisse d'apparence très simple.

On ne pourrait mieux comparer ce phénomène qu'à celui de la multiplication jusqu'à l'infini des côtés d'un polygone régulier. Une complication progressive produit en fin de compte un modèle d'apparence très simple, le cercle, dont la complexité n'apparaît pas macroscopiquement.

#### Développement morphologique des dents de l'Oryctéropé.

8. — Si l'on compare les descriptions faites par M. FRIANT, R. ANTHONY et nous-même avec celles des auteurs antérieurs qui n'examinaient que des dents d'Oryctéropes adultes, il découle de ce parallèle que :

1° pendant l'extrême jeunesse les dents de l'Oryctérope présentent une petite couronne conique ou simulant dans les molaires vraies, une fusion de deux cônes, qui émerge du revêtement latéral de ciment;

2° ces petites couronnes sont précocement abrasées, la rapidité de cette abrasion s'expliquant par l'absence d'émail protecteur;

3° pour remédier à cette abrasion, la dent croît *en hauteur* et il semble que cette croissance soit illimitée pendant toute la vie;

4° contrairement à ce que croient certains auteurs, au cours de cette croissance les dents ne gagnent ni en longueur antéro-postérieure ni en largeur, de sorte qu'en coupe horizontale elles montrent constamment un même contour et de mêmes dimensions;

5° étant donné ce que nous avons constaté dans la dentition temporaire, nous pouvons dire que l'Oryctérope a évolué de la *brachyodontie* (couronne basse, racines fermées) à l'*hypsodontie* (couronne élevée, racine ouverte, croissance continue).

### Structure interne des dents de l'Oryctérope.

#### a) Dents temporaires.

9. — O. THOMAS (1890) est le seul à avoir étudié la structure interne d'une dent de lait, autre que les molaires vraies, et les dessins qu'il en donne sont d'une importance primordiale.

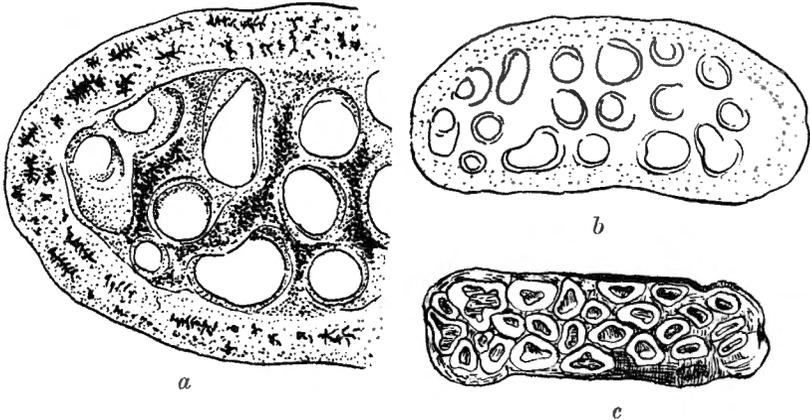


Fig. 9. — Polyisomérisation des dents de lait de l'Oryctérope: a) Coupe horizontale détaillée (fragment) de la  $Mt^6$  représentée à la fig. 3b (d'après O. THOMAS); b) Coupe horizontale complète de la  $Mt^6$  d'après O. THOMAS; c)  $M_1$ , abrasée de Phacochère (d'après OWEN).

A propos de la coupe pratiquée dans la Mt<sup>6</sup>, la seule dent biradiculaire trouvée, O. THOMAS fait la remarque suivante : « The numerous large openings seen in the sections are obviously the sockets into which the pulp papillae have extended. »

Il est impossible de ne pas être frappé par la ressemblance que cette coupe offre avec la couronne abrasée d'une dent polyisomère telle qu'une M<sub>3</sub> de Phacochère (fig. 9 c).

La seule différence importante réside dans le fait que les papilles pulpairees du Phacochère ont, outre un revêtement de dentine, une couche externe d'émail, celui-ci faisant défaut chez l'Oryctéropé.

On voit donc que dans la Mt<sup>6</sup> d'Oryctéropé *la structure polyisomère de la dent a été perdue extérieurement par fusion des tubercules, mais elle est restée intacte intérieurement*. Cependant on remarquera que cette petite dent est fortement déprimée latéralement, de sorte que, dans le sens antéro-postérieur, il reste un faible indice de la polyisométrie primitive. En effet, la couronne est légèrement crénelée.

La polyisométrie de la Mt<sup>6</sup> d'Oryctéropé est des plus normales ; en effet, on peut compter :

1° 3 rangées longitudinales, ce qui est de règle dans les dents supérieures chez les types polyisométriques les plus primitifs ;

2° 6 rangées transversales. (Parmi les Suidés, il y en a 4 généralement à la M<sup>3</sup> chez *Sus* et 8 chez *Phacochoerus*, parmi les Proboscidiens, 5 chez *Mastodon sivalensis*, 9 chez *Stegodon bombyfrons*).

#### b) Dents définitives.

10. — Tous les auteurs se sont, depuis la découverte de l'Oryctéropé, étonnés de la structure vraiment extraordinaire des dents de cet animal. Et ce seul caractère a souvent servi à écarter l'Oryctéropé de tous les autres Mammifères. Or nous avons pu voir jusqu'à présent que le nombre et la forme extérieure des dents de l'Oryctéropé ne présentent pas de différences suffisamment importantes pour l'opposer aux autres Mammifères. La structure interne des dents définitives pose le problème sur un terrain bien plus ardu.

Des travaux de G. CUVIER (1805), F. CUVIER (1825), H. F. JAEGER (1837), LESSON (1840), W. RAPP (1843) et surtout DUVERNOY (1853), qui a décrit avec une précision inégalée les

coupes des dents d'Oryctérope, il ressort que les dents du singulier animal sont composées de prismes d'ivoire généralement hexagonaux. Au centre de ceux-ci se trouve une cavité cylindrique qui renfermerait une digitation pulpaire.

Les coupes pratiquées près de la surface triturante présentent des zones concentriques qui indiquent que la transformation de la pulpe en ivoire est faite par couches. Au fur et à mesure que les coupes s'approchent du sommet de la dent, les tubes pulpaire se rétrécissent.

Du revêtement calcaire de chaque tube pulpaire partent les nombreux canaux de l'ivoire qui se divisent en rameaux et ramuscules de plus en plus touffus à mesure qu'ils s'approchent des parois du prisme.

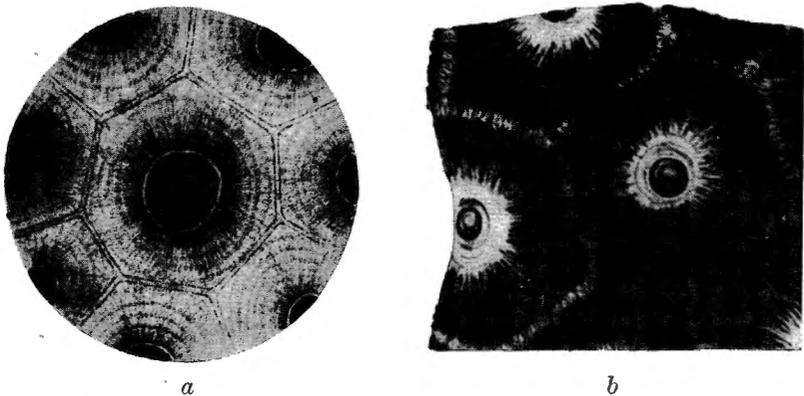


Fig. 10. — Coupes pratiquées dans une dent d'Oryctérope adulte : a) près de la base de la dent; b) près de la surface triturante (d'après DUVERNOY).

La dent elle-même est recouverte d'une épaisse couche de ciment, mais d'après la plupart des auteurs, les petits prismes ne sont pas séparés entre eux par des corpuscules de ciment ou ostéoblastes. Cependant VIRCHOW (1935) parvint à prouver clairement, avec l'appui de magnifiques photos, que les parois intermédiaires sont constituées d'un mélange de dentine et de ciment.

OWEN (1842 et 1868), GIEBEL (1874-1900), ainsi que la presque totalité des auteurs postérieurs ont affirmé, d'accord avec DUVERNOY, que les tubes centraux des prismes devaient contenir de la pulpe. DUVERNOY avait noté que le bulbe se transformait près de la surface coronaire en cristallisation calcaire et était

parvenu à retirer d'un des tubes un boyau jaunâtre qu'il considéra comme une digitation pulpaire.

Cependant VIRCHOW (1934) démentit formellement cette affirmation et prétendit, en se basant sur des dents ayant subi une longue macération, que les canaux centraux des colonnes prismatiques ne contiennent pas d'odontoblastes mais une « Füllmasse » dure qu'il suppose constituée de Carbonate de Calcium puisqu'en solution acide il y a dégagement de petites bulles gazeuses.

Ayant à notre disposition des dents conservées, avec le crâne charnu, dans l'alcool, nous avons pratiqué une coupe dans la mandibule (fig. 11) et nous sommes en mesure de résoudre d'une façon indiscutable le problème en question.

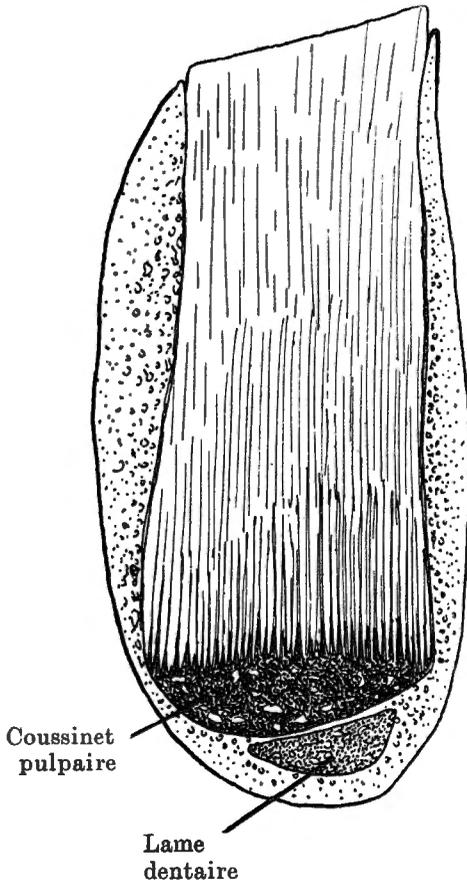


Fig. 11. — Coupe transversale dans une mandibule d'Oryctéropé, montrant une dent dans son alvéole.

A l'aide de pinces fines, nous avons arraché par la base de la dent des fragments du coussinet pulpaire avec les digitations y attenantes et nous y avons pratiqué des coupes microscopiques (fig. 12).

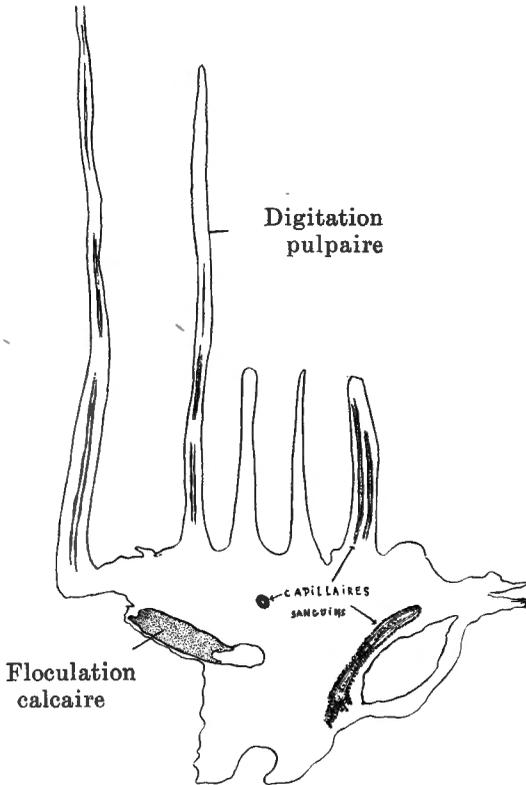


Fig. 12. — Fragment du coussinet pulpaire avec quelques tronçons des digitations pulpaires y attenantes.

Cette opération nous permet d'affirmer que la pulpe s'élève au moins jusqu'à un tiers de la hauteur de la dent. Il est bien évident que les digitations pulpaires sont en réalité plus longues que celles que nous avons retirées de leur tube et qui forcément se brisaient, par suite de la traction exercée, là où elles devenaient trop ténues.

De toute façon, *les tubes centraux des prismes contiennent une pulpe absolument normale*, comme on peut le voir sur une coupe dont nous reproduisons un dessin (fig. 13). A la péri-

phérie, on remarque la couche d'odontoblastes qui se sont différenciés du tissu conjonctif et, au centre, deux capillaires sanguins gorgés d'hématies.

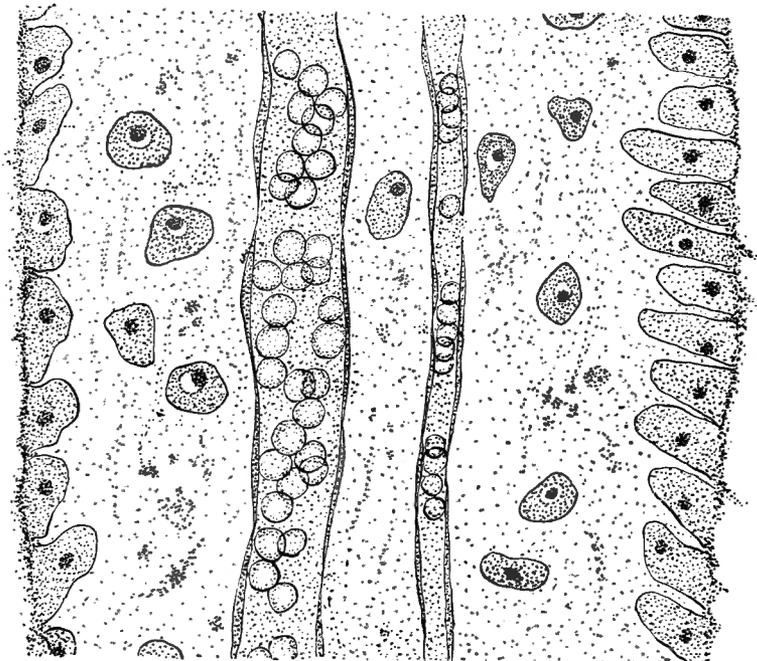


Fig.13.— Fragment d'une coupe longitudinale de digitation pulpaire de la dent de l'Oryctéropé.

Puisqu'une pulpe dentaire est toujours richement vascularisée, cette dernière constatation supprime la raison d'être de la discussion qui opposa Max WEBER (1928) à ADLOFF (1930). Le premier croyait en effet que c'était la dentine elle-même qui était traversée de capillaires constituant ainsi de la vasodentine, ce à quoi le second répondit que cette dentine particulière ne pouvait pas exister chez un Mammifère (6).

**11.** — Depuis DUVERNOY, la connaissance de la dent de l'Oryctéropé n'a fait pour ainsi dire aucun progrès. Il faut attendre la parution du travail de R. ANTHONY (1934) pour obtenir certains éclaircissements sur la structure et le développement de celle-ci.

(6) Cette réponse est bien inattendue, si l'on connaît les nouvelles vues de ADLOFF, exposées au début de notre travail.

En 1913 déjà, P. HEUSER avait montré sur des coupes d'embryons de l'Oryctérope que l'organe adamantin se développait normalement, mais ne produisait jamais d'émail et que, d'autre part, une petite calotte de dentine était formée par les odontoblastes du bourgeon dentaire.

R. ANTHONY démontre que, par la suite, des prolongements de la substance calcifiée partent de la face interne de la coupole ainsi constituée et pénètrent dans le bulbe. La dent est alors constituée d'une masse d'ivoire commune.

La production d'ivoire continuant, celui-ci se dépose par couches concentriques à l'intérieur des cavités. Comme les diverses parties constitutives des prolongements sont de plus en plus minces et ténues à mesure que l'on s'éloigne de la face triturante, la masse commune occupera une place de moins en moins importante, selon le niveau des coupes horizontales pratiquées dans des dents jeunes (fig. 14).

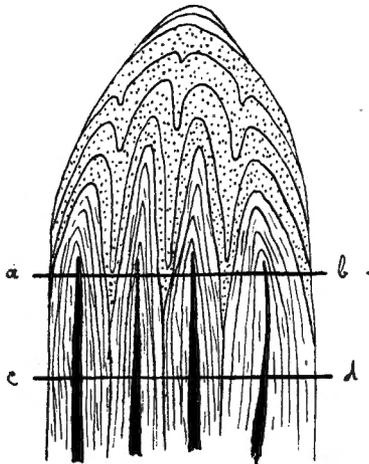


Fig. 14. — Schéma destiné à faire comprendre le mode de croissance d'une dent d'Oryctérope (d'après R. ANTHONY).

En blanc: premières couches d'ivoire.

En pointillé: masse d'ivoire commune.

En traits longitudinaux: tubes à couches concentriques.

ab: coupe du type structural de la dent jeune.

cd: coupe du type structural de la dent âgée.

D'après ANTHONY, les digitations pulpairees sont l'analogue des fibres de TOMÈS, mais sont ici de véritables papilles pulpairees.

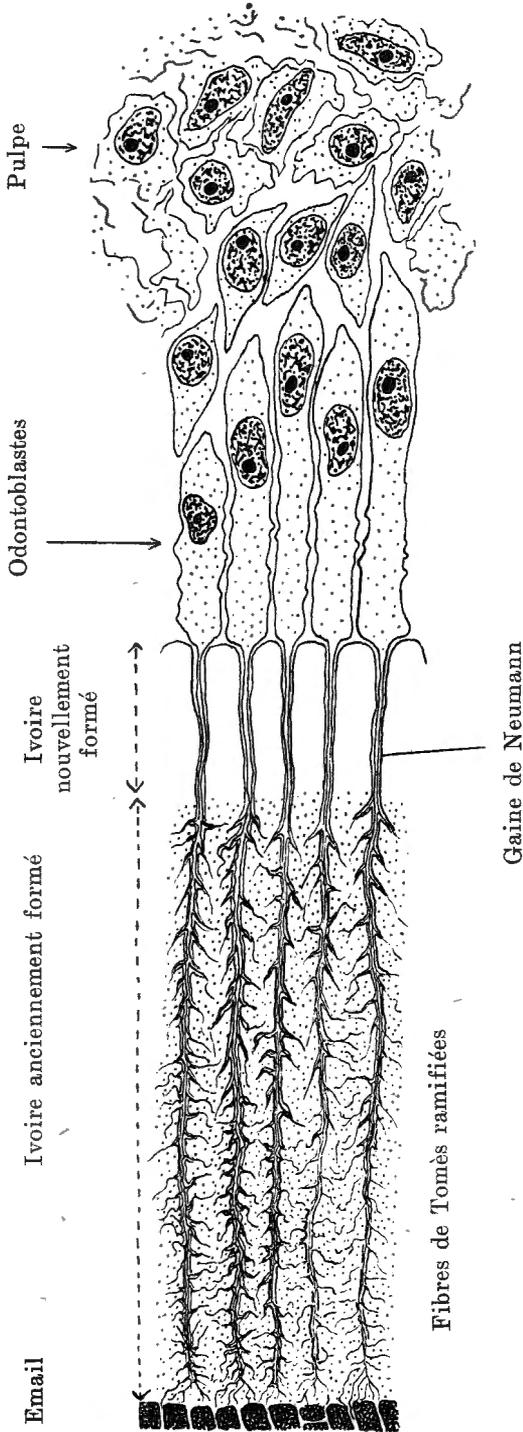


Fig. 15. — Coupe dans une dent de chat nouveau-né, montrant la formation de l'ivoire par les odontoblastes (à comparer avec les fig. 10 b et 13).

Cette interprétation nous semble insoutenable, puisque les fibres de TOMÈS sont les prolongements cytoplasmiques des odontoblastes qui exsudent l'ivoire, alors que les tubes pulpairens contiennent, comme nous l'avons vu, un véritable tissu.

Dans la dent de l'Oryctérope, il est évident que *ce sont les fibres de TOMÈS qui rayonnent à partir des tubes pulpairens et forment les ramuscules buissonneux remplissant toute la substance des prismes.*

Que se passe-t-il dans une dent d'un type plus commun de Mammifères ?

De chaque odontoblaste formant la surface du bourgeon pulpaire s'élève un pseudopode qui se ramifie à une certaine distance de sa base (fig. 15).

On sait que le liquide exsudé par ce pseudopode appelé fibre de TOMÈS est une substance uniquement organique, qui ne s'imprègne que plus tard de sels calcaires. Cette prise de Calcium se traduit sur les coupes par un foncement de la substance fondamentale. Il est assez intéressant de constater que ce foncement ne se produit que là où les fibres de TOMÈS se ramifient (7).

De sorte que *l'ivoire présente deux zones de transparence différente, exactement comme dans un prisme dentaire d'Oryctérope* (Cfr. DUVERNOY et VIRCHOW).

12. — De nombreux auteurs ont considéré que chaque prisme de la dent de l'Oryctérope constituait une petite dent. C'est ce qui amena les nombreuses comparaisons que l'on fit de la dent de l'Oryctérope avec les dents composées, les véritables pavés dentaires de certains Sélaciens fossiles.

Cependant nous avons vu que les diverses digitations pulpairens provenaient d'un même coussinet et que la division de la pulpe était postérieure à la formation d'une cloche dentaire absolument normale.

*Les prismes, qui n'ont une forme hexagonale, comme l'a montré LÖNNBERG (1908), que par suite de la pression mutuelle des colonnes l'une sur l'autre, doivent par conséquent être considérés comme de véritables tubercules.*

(7) Il est facilement compréhensible que sur nos coupes microscopiques des digitations pulpairens, toutes les fibres de TOMÈS aient été arrachées, par suite de leur ténuité, du corps des odontoblastes correspondants.

C'est précisément leur grand nombre qui donne l'illusion que la dent vierge de l'Oryctérope possède une couronne généralement lisse (8).

*La dent de l'Oryctérope est donc une dent au polyisomérisme poussé à l'extrême, et nous pouvons affirmer que cette idée s'accorde avec toutes les constatations faites et ne peut être mise en opposition avec aucune d'elles.*

Par conséquent, une dent d'Oryctérope ne diffère d'une dent polyisomère, telle que celle de l'Eléphant ou du Phacochère, que par l'absence d'émail remplacé ici, nous semble-t-il, par ce que R. ANTHONY a appelé la masse commune d'ivoire, et par la petitesse des tubercules qui la composent.

**13.** — En s'épaississant, au cours de la croissance de la dent, la couche d'ivoire formée par chaque digitation pulpaire étrangle petit à petit celle-ci, de sorte que les odontoblastes doivent dégénérer, abandonnant une couche calcaire qui, elle, n'est évidemment pas traversée par les petits canaux de TOMÈS : c'est cette couche calcaire décrite par DUVERNOY que l'on a appelée *tube stratifié*.

C'est également ce dépôt calcaire abandonné par la pulpe qui ferme les tubes près de la surface triturante.

D'ailleurs, si l'on s'en réfère à RAPP, on verra que le pourcentage de sels calcaires est très élevé dans la dent de l'Oryctérope, ce qui s'explique facilement par suite du véritable suicide des odontoblastes, qui meurent écrasés par leur propre formation.

**14.** — Il est un point cependant qui pourrait paraître obscur.

Dans les coupes de dents jeunes, décrites par ANTHONY, les tubes d'ivoire sont séparés entre eux par ce que celui-ci a appelé la *masse d'ivoire commune*. Par contre, dans les coupes de dents âgées, décrites par VIRCHOW et bien d'autres auteurs, les tubes d'ivoire qui sont devenus par suite de leur extension des prismes généralement hexagonaux sont séparés entre eux par un *mélange de dentine et de ciment*.

Ceci nous semble pouvoir être expliqué de deux façons :

1° Au fur et à mesure que la masse d'ivoire commune s'enfonce

(8) Les petits tubercules que l'on peut retrouver sur les molaires vierges sont donc en réalité constitués de nombreux et infimes tubercules provenant d'une fragmentation secondaire des premiers.

vers la racine, elle se charge de corpuscules de ciment de plus en plus nombreux provenant de la couche de ciment qui enveloppe extérieurement la dent. Cette infiltration des ostéoblastes du ciment ne serait rendue possible que par la présence à partir d'un certain niveau du revêtement externe de ciment.

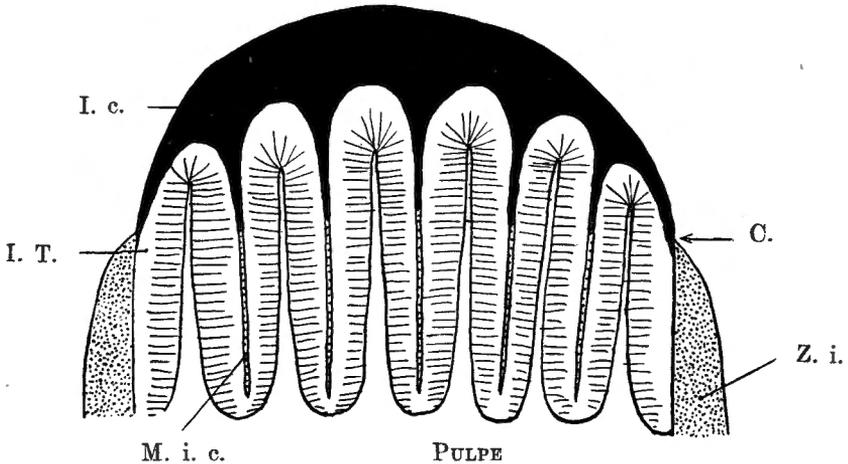


Fig. 16. — Schéma destiné à faire comprendre le mode de constitution de la dent d'Oryctérope et à expliquer la présence de ciment dans les parois intermédiaires des dents âgées (à comparer avec la fig. 14). (I. c. : Ivoire compact ; I. T. : Ivoire traversé de fibres de Tomès ; M. i. c. : Mélange d'ivoire et de ciment ; Z. i. : Début de la zone d'infiltration des ostéoblastes ; C. : Ciment.)

2° La masse d'ivoire commune serait effectivement un mélange de dentine et de ciment et correspondrait au ciment qui, dans la dent polyisomère du Phacochère ou de l'Eléphant, envahit la couronne et s'insinue entre les divers tubercules. Cette dernière hypothèse, singulièrement explicative, mériterait d'être vérifiée sur des coupes de dents jeunes, mais semble assez improbable.

15. — Si l'on considère la dentition d'un Mammifère aux molaires du type polybunodonte ou multituberculé au sens morphologique et non systématique du mot, nous verrons que le nombre des tubercules dentaires atteint son maximum sur les molaires, qu'il va en diminuant si l'on parcourt en ordre inverse les prémolaires et qu'enfin la canine et les incisives sont généralement monocuspides.

Nous avons donc une occasion de vérifier *a posteriori* notre hypothèse de la multituberculie des molaires d'Oryctérope. Si la structure tubulidentée était due, comme on l'a toujours cru jusqu'à présent, à une conformation cellulaire extraordinaire de la dentine, il faudrait la retrouver dans toutes les dents.

Or que constatons-nous chez l'Oryctérope ?

VIRCHOW compte plus de 1,500 petits prismes dans la M<sup>2</sup>, c'est-à-dire la molaire la plus importante.

D'après la taille des dents, on peut évaluer à un millier le nombre des prismes de la M<sup>1</sup>, à quelques centaines seulement le nombre des prismes de la P 6. La P 5 n'en comprend sans doute pas une centaine.

En effet, dans toutes ces dents le nombre des prismes est fonction de la taille. Mais nous avons pratiqué des coupes dans quelques-unes des dents atrophiées trouvées dans la gencive. Ces petites dents ayant subi un arrêt dans leur développement témoignent évidemment d'un stade antérieur à celui des cinq dernières dents définitives. La troisième prémolaire supérieure gauche contient 5 ou 6 tubes pulpaire; quant aux quatrièmes prémolaires supérieures, elles montrent également environ 6 tubes pulpaire disposés en ligne droite dans le sens de la longueur.

Seule la canine est traversée, de sa cuspidé acérée à sa base, par une seule cavité pulpaire fusiforme. C'est donc bien une canine normalement constituée, ce qui achève de nous convaincre de la justesse de notre solution.

### Conclusion.

16. — Nous avons vu que les diverses observations faites sur la forme externe des dents temporaires et définitives et sur la structure interne de ces mêmes dents, mènent à une même conclusion : *dans la dent de l'Oryctérope le polyisomérisme est poussé au point d'en dissimuler le plan fondamental.*

Cette explication en somme extrêmement simple prend à nos yeux une double importance: tout d'abord elle permet de comprendre la dentition qui fut toujours considérée comme la plus extraordinaire, ensuite elle vient à l'appui de la théorie de FRECHKOP de la rotation des autopodia, que nous avons admise par hypothèse au début de ce travail. De telle sorte que la position systématique de l'Oryctérope se trouve définie avec préci-

sion par ses extrémités et sa dentition, caractères auxquels les mammalogistes attribuent une juste importance.

Nous nous faisons l'agréable devoir, en terminant, de dire notre vive reconnaissance à tous ceux qui ont bien voulu nous aider dans ce travail : à M. le Professeur V. VAN STRAELEN qui nous a permis d'user des collections et des livres du Musée royal d'Histoire naturelle, à M. le Docteur S. FRECHKOP dont la compréhension exacte du groupe des Mammifères nous a guidé au cours de toutes nos recherches, à M. le Professeur P. BRIEN qui nous a soutenu de son intérêt au laboratoire et au Musée zoologique de l'Université de Bruxelles, à M. le Docteur SCHOUTEDEN qui a bien voulu soumettre à notre examen les Oryctéropes des collections du Musée du Congo à Tervueren, enfin à la direction du Muséum de Paris pour l'aimable accueil qui nous fut fait dans les laboratoires de Mammalogie.

#### BIBLIOGRAPHIE.

- ADLOFF, P., 1930. — Tomessche Körnerschicht, Interglobulärdentin u. Vasodentin in einige Säugetierzähnen, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis des Gebisses von *Orycteropus* und zur Stammesgeschichte dieser Tierform. (*Vjschrift Zahnheilk.*, 1930.)
- , 1933. — Ueber die Zähne von *Orycteropus* (*Zeitschr. f. Anat. u. Entw. Gesch. Berlin*, Bd. 102, pp. 710-717; 8 Fig.)
- , 1935. — Das gebiss von *O. Aethiopicus*. (*Ibid.* Bd. 104, pp. 203-206.)
- ANTHONY, R., 1934 a. — Données nouvelles sur l'évolution de la morphologie dentaire et crânienne des *Tubulidentata*. (*Bull. Soc. Zool. de Fr.*, vol. 59, pp. 256-266.)
- b. — La dentition de l'Oryctérope: Morphologie, développement, structure, interprétation. (*Ann. des Sc. Nat. Paris* (10), pp. 239-322.)
- BROOM, R., 1905. — On the milk dentition of *Orycteropus*. (*Ann. S. Afr. Mus.*, V.)
- , 1907. — The dental formula of *Orycteropus*. (*Nature* 76, July 1907, London.)
- COPE, E. D., 1889. — The mechanical Causes of the development of the hard parts of the *Mammalia*. (*Amer. J. of Morph.*, III, p. 137.)
- CUVIER, G., 1805. — Leçons d'anatomie comparée. (T. III, p. 107, Paris.)
- CUVIER, F., 1825. — Des Dents des Mammifères, considérées comme caractères zoologiques (8°, Paris).
- DUVERNOV, 1853. — Mémoires sur les Oryctéropes du Cap, du Nil blanc ou d'Abyssinie et du Sénégal. (*Ann. des Sc. Nat. Zool.*, III<sup>e</sup> Sér. T. XIX, Paris.)

- FLOWER, W.-H., 1882. — On the mutual affinities of the animals composing the order *Edentata*. (*Proc. Z. Soc. Lond.*, 1882, pp. 358-367.)
- FLOWER et LYDEKKE, 1891. — An introduction to the study of Mammals living and extinct (8°, *London*).
- FRECHKOP, S., 1935. — Trituberculie, polyisomérisme et symétrie des dents des Mammifères. (*Bull. Mus. R. Hist. Nat. Belg. T. XI*, n° 25.)
- , 1936. — Le Hamster montrant la différence fondamentale entre les molaires des Rongeurs et celles des Ongulés. (*Ibid.*, T. XII, n° 18.)
- , 1936. — Remarques sur la classification des Ongulés et sur la position systématique des Damans. (*Ibid.*, T. XII, n° 37.)
- , 1937. — Sur les extrémités de l'Oryctérope. (*Ibid.*, T. XIII, n° 19.)
- FRIANT, M., 1933. — Contribution à l'étude de la différenciation des dents jugales chez les Mammifères, essai d'une théorie de la dentition. (*Publ. du M. Nat. Hist. Nat. Paris*, n° 1.)
- , 1933. — A propos de la dentition d'un représentant éocène du groupe des *Tubulidentata*. (*Bull. du M., 2<sup>e</sup> série, T. V*, n° 2, *Paris*.)
- GIEBEL, C. G., 1874-1900. — Säugetiere (*in Bronns Klassen u. Ordnungen des Tierreiches*, p. 147, *Leipzig*.)
- GREGORY, W. K., 1910. — The orders of Mammals. (*Bull. of the Amer. Mus. of Nat. Hist.*, vol. XXVII.)
- , 1934. — Polyisomerism and Anisomerism in Cranial and Dental Evolution among Vertebrates. (*Proc. Nat. Ac. Sc. Wash.*, v. 20, n° 1.)
- HEUSER, P., 1913. — Ueber die Entwicklung des Milchzahngebisses des Afrikanischen Erdferkels. (*Zeits. f. Wissensch. Zool.*, Bd. CIV, Heft 4.)
- JAEGER, H. F., 1913. — Anatomische Untersuchung des *Orycteropus capensis*. (*Stuttgart*.)
- JEPSEN, G. L., 1932. — *Tubulodon taylori*, a Windriver Eocene Tubulidentate from Wyoming. (*Proc. Amer. Phil. Sc.*, 71, n° 5.)
- LESSON, R. R., 1840. — Spécies des Mammifères, suivi d'un mémoire sur les Oryctéropes. (*Paris*.)
- LÖNNBERG, E., 1908. — On a new *Orycteropus* from Northern Congo and some remarks on the dentition of the *Tubulidentata*. (*Ark. för Zool. Band 3*, n° 3, *Upsala & Stockholm*.)
- OWEN, R., 1842. — Odontography. (*London*.)
- , 1868. — On the Anatomy of vertebrates. (V. III. *Mammals*, p. 272, *London*.)
- PARKER, W. K., 1885. — On the structure and development of the Skull in the *Mammalia*. (*Part II. Edentata. Proc. R. Soc. London*, vol. XXXVII, pp. 773-82.)
- POUCHET, G. et CHABRY, 1884. — Contribution à l'odontologie des Mammifères. (*J. de l'Anat. et de la Physiol.*, vol. XX, 3, *Paris*.)
- RAPP, W., 1843. — Anatomische Untersuchungen über die Edentaten. (*Tübingen*.)

- SIMPSON, G. G., 1931. — A new classification of Mammals. (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. LIX, art. V, pp. 259-283.)
- SMITH, G. ELLIOT, 1899. — The brain in the *Edentata*. (*Trans. Linn. Soc. London*, VII.)
- SONNTAG, Ch. F., 1925. — A monograph of *Orycteropus afer*. I. Anatomy except the Nervous System, Skin and Skeleton. (*Proc. Zool. Soc. London*, pp. 331-437.)
- and WOOLLARD, H., 1925. — Id. II. Nervous system, Sens. organs and Hairs (*Ibid.*, pp. 1185-1235.)
- and LE GROS-CLARK, W. W., 1926. — Id. III. (*Ibid.*, p. 445.)
- THOMAS, O., 1890. — A milk dentition in *Orycteropus*. (*Proc. R. Soc. London*, XLVII.)
- VIRCHOW, H., 1934. — Das Gebiss von *Orycteropus Aethiopicus* (*Z. Morphol. und Anthropol.*, 34, pp. 413-435.)
- , 1934. — Das Gebiss von *Orycteropus Aethiopicus* (*Zschr. f. Anat. und Entw. Gesch.*, Bd. 103, pp. 694-730.)
- , 1935. — Zusätzliches über das Gebiss von *Orycteropus*. (*Sitz. Ber. Ges. Naturf. Fr. Berlin*, pp. 1-23.)
- WEBER, M., 1904. — Die Säugetiere. (1<sup>te</sup> Aufl., Iena.)
- 1928. — Die Säugetiere. (2<sup>te</sup> Aufl., Iena, G. Fischer.)
- WINDLER, B. C. A. and PARSONS, F. G., 1899. — The Myology of the Edentates. (*Proc. Zool. Soc.*, 1899, pp. 990-1017.)
-



GOEMAERE, Imprimeur du Roi, Bruxelles.