

BULLETIN

DU

Musée royal d'Histoire
naturelle de Belgique

Tome IX, n° 41.

Bruxelles, décembre 1933.

MEDEDEELINGEN

VAN HET

Koninklijk Natuurhistorisch
Museum van België

Deel IX, n° 41.

Brussel, December 1933.

NOTES SUR LES MAMMIFÈRES,

par Serge FRÉCHKOP (Bruxelles).

XV. — *Les relations entre les molaires antagonistes
chez les Mammifères végétariens.*

1. Le « quatrième principe » de la théorie odontologique d'OSBORN (1907, p. 5) (1) est celui de « reversed upper and lower triangles ». Cela veut dire que le tubercule correspondant à la pointe unique d'une molaire des ancêtres des Mammifères, tubercule appelé *protocone*, dans la molaire supérieure, et *protoconid*, dans la molaire inférieure, se trouve, le premier, au bord interne, le second, au bord externe de la couronne dentaire respective. Morphologiquement ces bords des molaires antagonistes sont équivalents, car ils présentent, dans les deux cas, le bord vers lequel s'est déplacé, suivant la théorie trituberculaire, la pointe primordialement unique.

Le principe de l'*homodynamie renversée* que nous a révélé l'étude de la morphologie dentaire des Rongeurs (2) et dont nous avons pu retrouver l'application dans les molaires d'autres ordres de Mammifères (3), veut, en plus, que le bord *antérieur* d'une molaire *supérieure* corresponde au bord *postérieur* d'une molaire *inférieure*, et inversement. Nous avons indiqué, d'ailleurs, que la combinaison des deux principes mentionnés était

(1) Voir la liste bibliographique à la fin de cette note.

(2) Voir nos notes IX et XII dans le Tome VIII de ce Bulletin.

(3) Voir notre note XIII dans ce Tome IX.

la seule condition correspondant à la nécessité mécanique de l'engrènement des dents des mâchoires antagonistes (4).

2. Dans notre note sur l'homodynamie renversée nous étions arrivés à la constatation que, dans les molaires des Mammifères que nous avons examinés, l'*hypocone* de la M^s n'était pas *homodynamique* au *talonid* de la M_i , tandis que le *métacone* correspondait au *trigonid* (5).

Antérieurement à notre étude, le Professeur W. K. GREGORY (1916) est arrivé à reconnaître que le *protocone* n'était pas un tubercule primitif et que le sommet unique de la molaire supérieure ancestrale, primordialement à deux racines, se retrouverait plutôt dans le *métacone* (6).

Si nous n'avons pas immédiatement homologué les tubercules des molaires inférieures à ceux des molaires supérieures conformément au rapport que nous avons trouvé entre ces dents, c'est parce que, en dehors des raisons que nous n'examinons pas pour l'instant, nous avons également devant nous l'obstacle suivant : les surfaces triturantes des molaires antagonistes comprennent souvent des nombres différents de tubercules (7).

Dans le présent travail, nous n'avons pour but que d'essayer de nous expliquer la nature de cette inégalité des surfaces triturantes des molaires antagonistes chez les Mammifères végétariens (8).

3. L'inégalité des surfaces triturantes se traduit, dans la série que nous allons examiner, par la présence de trois rangées longitudinales de tubercules dans une molaire supérieure et de deux rangées dans une molaire inférieure.

Dans la nouvelle théorie qu'elle vient de publier, Mademoiselle M. FRIANT (1933) cherche à donner une explication causale à ce rapport de trois contre deux rangées, rapport qui serait, d'après cette théorie, lié à une *multituberculie primitive*; de cet état,

(4) Voir notre note XIII et le travail de A. HÉRPIN (1931).

(5) Note XIII, p. 9 et p. 11. Comparez la fig. 8 du travail de GREGORY (1916) et la fig. 5 de notre note XIII.

(6) GREGORY, op cit., p. 246 et p. 248.

(7) Voir la p. 5 de notre note XIII.

(8) Plus bas nous allons employer, pour les éléments des molaires supérieures, les désignations osborniennes habituelles, mais en ne leur attribuant qu'un sens *topographique*; dans les molaires inférieures, un tubercule analogue, suivant notre conception, à un tubercule donné d'une molaire supérieure, sera désigné par le nom de celui-ci précédé de la lettre grecque α . De cette façon α -*protocone*, par exemple, voudra dire : « l'analogue du *protocone* ».

par une évolution régressive, serait issu le type trituberculé des molaires. Remarquons immédiatement, que bien qu'explicative (9), cette théorie n'a pas pu nous convaincre de la nécessité d'abdiquer à l'origine trituberculaire des molaires des Mammifères.

Le rapport de trois contre deux rangées se rencontre chez les Multituberculés, chez les Rongeurs, chez certains Insectivores, Primates et Ongulés. Notons que ce rapport se présente généralement là, où la mâchoire supérieure emboîte la mâchoire inférieure, c'est-à-dire là, où les arcades supérieures dépassent, dans le sens latéral, les arcades inférieures. Là, où les surfaces triturantes des molaires antagonistes se couvrent entièrement, doit avoir lieu le rapport des rangées longitudinales : 3 contre 3 ou bien 2 contre 2 (symboliquement : 3/3 ou 2/2).

4. La structure des dents des *Multituberculata* (s. *Allotheria*) montre franchement qu'on a affaire ici à des animaux très spécialisés. OSBORN (1907, p. 95) dit : « All the multituberculate types of teeth and jaws are too far specialised to give origin to any of the modern divisions of mammalia, either placental or marsupial », et arrive à la conclusion (ib., p. 103) que « there is quite as much evidence for considering the multituberculate molar as secondary or evolved from a still earlier tritubercular type ».

En 1911, A. S. WOODWARD décrit une dent jugale d'une nouvelle espèce de Multituberculés qu'il appela (+) *Dipriodon valdensis*.

La description de cette dent nous permet d'interpréter la figure que donne WOODWARD et que nous copions ci-dessous (fig. 1), comme étant d'une molaire *inférieure droite* (10). En orientant une molaire inférieure droite, conformément au principe de l'homodynamie renversée, de telle façon, que ses tubercules occupent la position propre aux éléments *analogues* d'une

(9) Voir ANTHONY (1933) et la préface par le même auteur à l'ouvrage de M^{lle} FRIANT (1933).

(10) WOODWARD (1911), p. 278, dit : « It is marked by a median longitudinal depression, which widens into a narrow flattened lip at the rounded end. On either side of the median depression is a row of three blunt cusps, of which those at the apparently internal border are the higher. The latter cusps are obtusely conical, the two at the rounded end being in close connexion, while the third at the truncated end is somewhat larger and well separated from the others by a cleft. The low external cusps approach a transversely-crescentic

molaires *supérieure gauche*, nous désignons les tubercules de la première comme les analogues de la seconde. Par cette désignation nous reconnaissons la dent du fossile en question, comme étant d'*origine trituberculaire* (11).

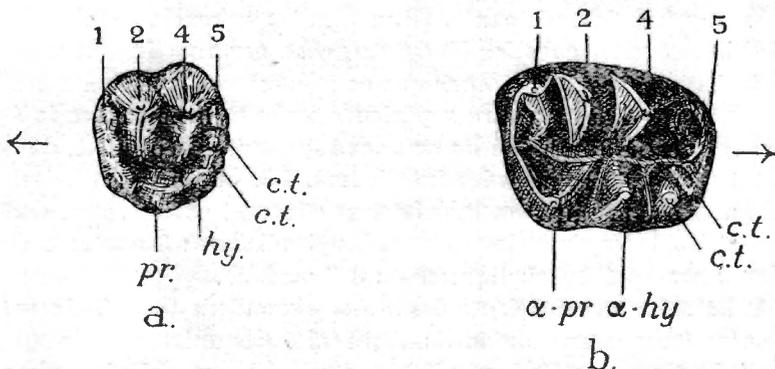


Fig. 1. — a. Molaire supérieure d'un Ecuireuil [*Sciurus (Menetes) berdmorei* BLYTH; d'après FORSYTH-MAJOR, modifié]; b. molaire inférieure du (+) *Dipriodon valdensis* WOODWARD (d'après A. S. WOODWARD, modifié); la grandeur naturelle de cette dent est d'environ 2 mm. suivant la longueur de la couronne. Les désignations signifient: 1 — *parastyle*, 2 — *paracone*, 4 — *métacone*, 5 — *métastyle*, *pr* — *protocone*, *hy* — *hypocone*; (dans le dessin de la dent [inférieure] du (+) *Dipriodon* ces désignations précédées de la lettre grecque α veulent dire les analogues des éléments homonymes d'une molaire supérieure d'un Mammifère à la dentition d'origine trituberculaire); *ct* — tubercules produits par le plissement du *cingulum*. Les flèches indiquent la direction vers la pointe du museau.

L'origine trituberculaire nous est suggérée par la comparaison de la molaire du *Dipriodon valdensis* avec les molaires des Ecu-

shape », etc. Cette dernière circonstance contraint l'auteur à attribuer cette dent « to one of the so-called « selenodont » Multituberculata, of which the Lower Jurassic *Stereognathus* and the Upper Cretaceous *Meniscoessus* and *Selenacodon* are typical examples » (ib. p. 279). Le rapprochement avec le *Meniscoessus* nous suggère à voir dans la dent du *Dipriodon valdensis* une molaire inférieure (cf.: OSBORN, 1907, p. 106, fig. 55; comparez aussi l'inclinaison des tubercules dans les dents représentées sur la fig. 1b et sur la fig. 2 de notre note).

(11) Contrairement à GREGORY (1910) qui attribue aux dents jugales des Multituberculés « a totally independent mode of origin » (l. c., p. 168).

reuil et, plus précisément, avec celles du « III^{me} type » de FORSYTH MAJOR (1897). Or, pour les molaires des *Sciuridae* nous avons reconnu une origine trituberculaire et constaté une *compression transversale* de la couronne qui atteint son maximum dans les molaires du « III^{me} type » (12). La compression transversale et la disposition de tubercules semblable à celle, qui a lieu dans les molaires des Ecureuils (voir la fig. 1 ci-dessus), se retrouvant chez le fossile en question, il nous a semblé permis de supposer une origine trituberculaire pour les molaires de ce dernier également.

5. Remarquons immédiatement qu'OSBORN, dans son ouvrage précité, interprète la dent d'un autre Multituberculé, notamment celle du (+) *Microlestes amphibius*, de la même façon, lorsqu'il rapproche le modèle de celle-ci à celui de la dent du (+) *Amphitherium* (13).

Les dents *prémolaires* des *Multituberculata*, ayant trois ou quatre tubercules seulement (14), semblent également plaider en faveur de l'origine trituberculaire de leurs *molaires*.

Nous croyons ainsi, d'accord avec OSBORN (15), que les Multituberculés présentent un modèle de dents beaucoup plus spécialisé que les dents du type trituberculé (16); de sorte qu'il nous semble très probable que le premier type provient du second, et ceci grâce à une « successive cusp addition from the posterior basal cingulum », — « loi » qui est « entirely analogous to that which occurs in the complicated molars of the Proboscidea » et que nous retrouvons chez les Rongeurs du groupe des Hystricomorphes (17).

6. De même que chez les Mammifères à dents d'origine incontestablement trituberculaire, c'est-à-dire chez les Marsupiaux et les Monodelphes, les dents des *Multituberculata* se conforment au principe de l'homodynamie renversée.

Ainsi, chez le (+) *Meniscoessus* cité plus haut, les tubercules

(12) Voir notre note IX, p. 11 et figures 2 et 3.

(13) OSBORN, op. cit., p. 105.

(14) Voyez, par exemple, le (+) *Chirox plicatus*, dans OSBORN, op. cit., p. 104, fig. 54.

(15) Op. cit., p. 115.

(16) Notons que dans l'ouvrage de WIEBER (1928), v. II, p. 85) nous trouvons une conception de la morphogénèse dentaire absolument contraire à la nôtre, mais qui constitue la conclusion principale de la théorie de M^{lre} FRIANT.

(17) Voir notre note XII dans ce même Tome.

en forme de croissants transversaux, sont disposés, dans les dents antagonistes, de façon à pouvoir s'engrêner parfaitement (voir la fig. 2).



Fig. 2. — (+) *Meniscoessus*; d'après OSBORN (1907, p. 106, fig. 55, 9; modifiée).

D'autre part, cette homodynamie n'est pas complète ici : il y a le rapport de 3 rangées longitudinales dans les molaires supérieures contre 2 rangées dans les molaires inférieures. Mais ce rapport se retrouve chez les Rongeurs du groupe des Myomorphes, par exemple, chez le g. *Golunda* (fig. 3), où l'inclinaison en sens opposés des tubercules des molaires antagonistes a également lieu.

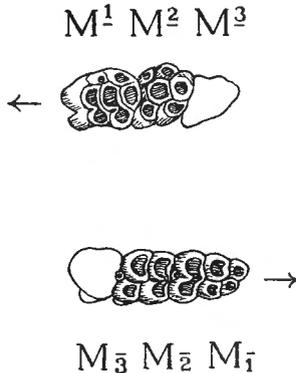


Fig. 3. — Molaires de *Golunda* GRAY (d'après BLANFORD, *The Fauna of Brit. India*, v. II, p. 427, fig. 134; modifié); au-dessus, les molaires supérieures gauches; en bas, les inférieures droites.

Les Myomorphes, auxquels nous comparons ici les Multituberculés, ne se présentent aucunement comme les plus primitifs des Rongeurs; beaucoup de caractères nous obligent de considérer les Myomorphes comme des formes très évoluées (18).

(18) GREGORY, par exemple, dit (1910, p. 326): « The Myomorpha are all obviously more specialized than the more primitive Sciuro-

7. Les *Multituberculata* sont à la tête de quatre groupes, appartenant à trois ordres de Mammifères, chez lesquels, suivant SIMPSON (1933), se présente une dentition du type « *plagiaulacoïde* », comme l'appelle le Professeur O. ABEL (1931, p. 328) (19). Les quatre groupes dans lesquels, d'après SIMPSON, ce type se serait développé indépendamment, sont : les *Plagiaulacoidea* (Multituberculés), les *Caenolestoidea* (Marsupiaux américains), les *Phalangeroidea* (Marsupiaux australiens) et certains *Primates* fossiles [(+) *Carpolestes*, (+) *Carpodaptés*].

SIMPSON définit le type *plagiaulacoïde* « as that in which one or more of the lower cheek teeth are modified into large, simple, laterally compressed blades with serrated cutting edges » (20). Il démontre ensuite (21) que la ressemblance entre les quatre groupes ne se borne pas à ce seul caractère, mais qu'elle se manifeste dans plusieurs caractères de la dentition. « Yet these remarkable functional convergences are accompanied by differences which reveal that these animals come from four very different lines of ancestry », observe l'auteur nommé.

Nous ne croyons pas pouvoir attacher la même importance que SIMPSON au nombre différent des dents jugales, disposées à l'arrière des dents comprimées et coupantes, dans les trois ordres : 2 — chez les *Multituberculata*, 3 — chez les *Primates* cités et chez les *Caenolestoidea*, et 4 — chez les Kanguroos, parmi les *Phalangeroidea*. D'après SIMPSON « this is not due to adaptive reduction but to the fact that the original number of molars in the several groups was different, two in multituberculates, three in placentals, and four in marsupials, and that the teeth are not homologous in every case. No molars have been lost in any of these groups ». La réduction du nombre des dents mâchelières au minimum, chez les Multituberculés, nous semble, cependant, présenter une analogie significative avec la réduction du nombre des molaires chez les *Hydromyinae*, parmi les Rongeurs, chez les *Macroscelididae*, parmi les Insectivores, etc., c'est-à-dire chez des formes très évoluées. Le nombre réduit des dents mâchelières, ne classerait-il pas les Multituberculés comme le groupe le plus évolué des quatre groupes à la dentition *plagiaulacoïde*, comme le nombre minimal des molaires classe, ensemble

morpha in the characters of the skull »; M. WEBER (op. cit.) les classe comme les plus évolués de l'ordre des Rongeurs, etc.

(19) WEBER (1928, v. II, p. 84): « *plagiaulacid* ».

(20) SIMPSON, 1933, p. 97.

(21) L. c., p. 101.

avec d'autres caractères, les *Hydromyinae* et les *Macroscelididae* parmi leurs congénères ?

8. Il est d'importance que les *mouvements masticatoires* furent, chez les *Multituberculata*, antéro-postérieurs, comme ils le sont chez les *Rodentia*, et que, d'autre part, l'un des ordres examinés par SIMPSON, celui des *Marsupialia*, a produit le type du rongeur *sui generis* qu'est le wombat (*Phascolomys*), et que l'était aussi le (+) *Diprotodon*.

Ainsi les Marsupiaux diprotodontes ont pu produire :

- 1) Des « rongeurs » — les wombats et le (+) *Diprotodon* ;
- 2) Des « plagiaulacoïdes » — les kanguroos.

La souche commune renfermait donc les deux potentiellités évolutives, dont chacune s'est manifestée dans l'une des deux branches divergentes (22).

Rien ne nous empêche de supposer par analogie avec la souche commune des *Phascolomyoidea* et des *Phalangeroidea*, une souche également commune pour les *Rodentia* et les *Multituberculata* à dentition plagiaulacoïde. Il est évident que nous n'entendons pas par là, que les deux branches issues de la souche hypothétique, aient une valeur taxonomique égale à celle des deux bran-

(22) Les types « rongeur » et « plagiaulacoïde » se distinguent par la façon de couper les végétaux leur servant de nourriture : les « rongeurs » coupent les parties végétales au moyen des incisives, les « plagiaulacoïdes » — au moyen des dents post-canines comprimées et tranchantes. (Par la substitution d'un organe à l'autre en vue de la fonction de la préhension de la nourriture, les « plagiaulacoïdes », les « rongeurs », les Ongulés cueillant les végétaux avec les lèvres, puis le Rhinocéros des forêts et les Proboscidiens et, enfin, les Primates constituent des stades successifs d'un processus d'*extériorisation progressive* de la fonction préhensive ; la préhension de la nourriture avec la langue, comme le fait l'*Okapi*, par exemple, présente le cas d'un processus dirigé en sens contraire ; les états successifs mentionnés ne se suivent pas phylogénétiquement. D'autre part, avec la gradation citée semble être en corrélation l'ascension des capacités psychiques, c'est-à-dire le développement progressif du cerveau). L'idée des potentialités héréditaires qui se manifestent à différents moments de l'évolution et dans des branches différentes, mais issues d'une même souche, devient actuellement familière dans les conceptions phylogénétiques. Ainsi le Professeur H. F. OSBORN (1931) dit qu'un *genre*, — et cela peut s'appliquer aussi bien à l'*espèce* qu'à des unités supérieures au genre, — « *consists not only of its visible generic characters but of invisible potential characters in the germ which may lie dormant for hundreds or thousands of years until they emerge* ».

ches issues de la souche commune des Marsupiaux diprotodontes. Nous ne voulons pas non plus suggérer par notre hypothèse l'idée, que les Multituberculata auraient pu être des Monodelphes. Notre schéma ne vise qu'à exprimer l'orientation des branches et non à fixer celles-ci à des points précis sur le tronc commun des Mammifères.

9. La thèse de SIMPSON (op. cit., p. 102), d'après laquelle la molaire des Multituberculés serait « unlike anything occurring in any other order », est rendue douteuse par :

1) L'analogie suggérée par la comparaison de la molaire du (+) *Dipriodon valdensis* avec les molaires des *Sciuridae*;

2) La compression bilatérale que dénotent les molaires des Multituberculés;

3) L'addition des rangées transversales de tubercules au bord postérieur de la couronne, chez les Multituberculés, addition analogue à celle qui a lieu chez les Rongeurs hystricomorphes et myomorphes;

4) La réduction du nombre des molaires analogue à celle qui a lieu chez les Rongeurs et chez certains Insectivores; et, enfin,

5) Le rapport 3/2 entre les rangées longitudinales de tubercules des molaires supérieures et des molaires inférieures, rapport qui se retrouve aussi nettement chez certains *Muridae*, parmi les Rongeurs, et chez d'autres Mammifères végétariens, dont il sera parlé plus loin.

La forme des incisives « truly gliriform » (23), et la présence de dents coupantes, identiques à celles qu'on voit chez les Kangaroos, s'ajoutent aux phénomènes énumérés pour nous convaincre, de ce que les Multituberculés ne constituent pas un groupe si isolé des autres Mammifères, comme on le croyait autrefois. Morphologiquement, et peut-être aussi génétiquement, ils se rattachent à l'ensemble des Mammifères végétariens (24).

(23) SIMPSON, l. c., p. 103; l'auteur cite le (+) *Eucosmodon*.

(24) En parlant de la *convergence* que présente la dentition des quatre groupes qu'il examine, SIMPSON dit que celle-ci « must be correlated with function, and in this case, with food-habits, since it concerns the dentition » et cite, en fait d'indication pour le régime des Multituberculés, la ressemblance de leur dentition avec celle des kangaroos-rats (*Betongia*, etc.), « the only living animals with dentition of decidedly plagiaulacoid type »; il ajoute aussi que le régime végétarien des Multituberculés est reconnu par la plupart des autorités (l. c., p. 105). Cfr. BROOM (1914, p. 133). — Il nous semble que la *convergence* (ou le parallélisme) dont parle SIMPSON, est de la catégorie des parallélismes dus à ce qu'OSBORN (1902) a appelé

L'origine trituberculaire des molaires d'autres Mammifères végétariens à la *dentition plagiaulacoïde* nous semble incontestable; nous ne voyons pas de raison d'en attribuer une origine différente aux molaires des Multituberculés ayant la dentition du même type.

Les molaires très évoluées des Multituberculés, tels que le (+) *Meniscoëssus*, le (+) *Dipriodon*, etc., nous obligent de leur attri-

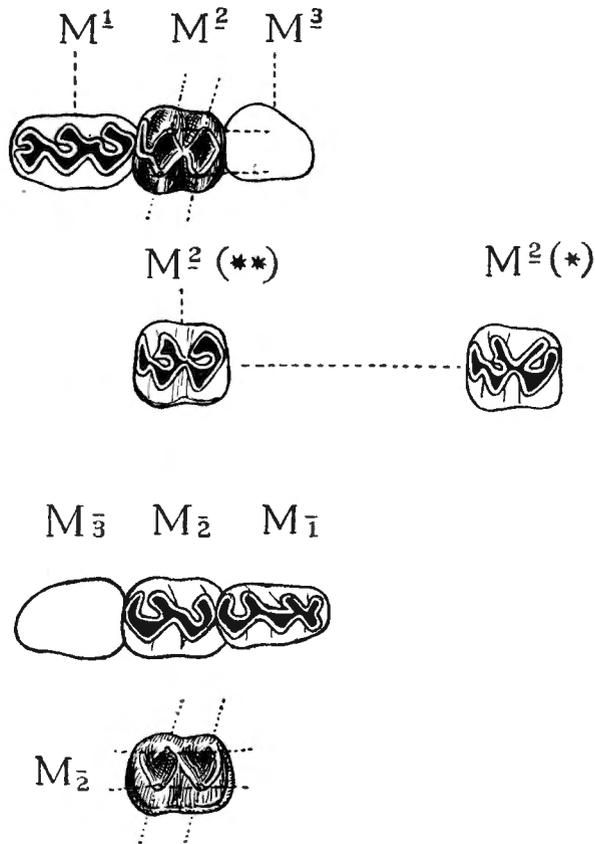


Fig. 4. — Molaires supérieures (gauches) et inférieures (droites) du *Cricetus* (d'après G. S. MILLER, 1912; modifié d'après nature). — $M^2 (*)$ représente le dessin d'usure comme il est rendu par la figure dans l'ouvrage de MILLER; $M^2 (**)$ — le même dessin tel que nous le voyons dans les spécimens à notre portée).

homologie latente ou potentielle; celle-ci explique, croyons-nous, l'*inertie évolutive* établie par ABEL (1928), d'une part, et les « *mutations* » de H. DE VRIES, d'autre part.

buer une évolution avec de nombreux stades, semblables à ceux, par lesquels est passée l'évolution des molaires d'autres végétariens, dont il avait été question plus haut. Nous ne saurions aucunement envisager les molaires des *Multituberculés* comme le point de départ de l'évolution des molaires des Mammifères; nous réfutons absolument les vues de M^{lle} FRIANT et du Professeur R. ANTHONY (1933), antérieurement exprimées aussi par WEBER (1928, II, p. 84).

10. Dans les molaires des *Rodentia*, on retrouve le rapport 3/2 des rangées longitudinales de tubercules; ceci a lieu notamment chez les *Muridae*.

Le nombre de rangées longitudinales des tubercules augmentant, dans les molaires des *Multituberculata*, parallèlement à la réduction progressive du nombre des prémolaires (25), la réduction du nombre de celles-ci à zéro chez les *Muridae*, reçoit à notre point de vue une importance toute spéciale.

Chez la plupart des Rongeurs, les surfaces triturantes des molaires antagonistes se couvrent réciproquement, mais dans la famille des *Muridae* apparaît l'inégalité des surfaces antagonistes en sens transversal des couronnes dentaires.

Parmi les *Muridae*, les *Microtinae* et les *Cricetinae* ont les couronnes des molaires antagonistes d'une largeur égale.

Chez le *Cricetus* on distingue nettement deux rangées longitudinales, aussi bien dans une molaire supérieure que dans une molaire inférieure (fig. 4). Remarquons aussi que le dessin

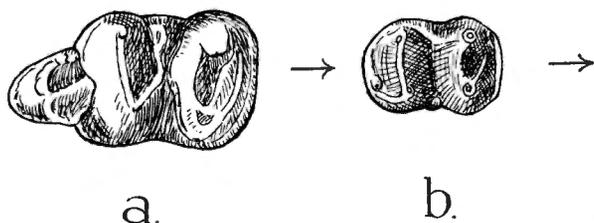


Fig. 5. — Dents jugales inférieures d'un Suïdiens fossile, le (+) *Listriodon larteti*; a — dernière molaire; b — la 3^{me} dent de la série des dents jugales (d'après GIEBEL et LECHE, modifié).

d'usure des molaires antagonistes, chez le *Cricetus*, manifeste parfaitement l'homodynamie renversée.

Les molaires du *Cricetus* sont, en outre, remarquables par le fait que leur couronne présente un modèle qui, en principe, ne constitue qu'une variété de celui des molaires des Kangourous (26), d'une part, et de certains Ongulés, d'autre part (fig. 5).

Dans la sous-famille des *Murinae* on trouve des formes :

1) Telles que le g. *Golunda*, déjà cité plus haut (§ 6, fig. 3), chez lequel les molaires montrent « a peculiar pattern composed of semicircular lobes arranged in a triple row in the upper, and a double in the lower jaw » (27), ce qui constitue une analogie parfaite avec les *Multituberculata* (rapport 3/2) ;

2) Telles que les genres *Epinys*, *Mus*, *Apodemus* (voir la fig. 8 plus bas), etc., à trois rangées nettes, dans les molaires supérieures, et à trois rangées dont l'une — la marginale (labiale) — est peu développée, dans les molaires inférieures ; et, enfin,

3) Telles que le g. *Hapalomyis* aux molaires antérieures à trois rangées longitudinales, aussi bien développées dans les dents de l'arcade inférieure que dans celles de l'arcade supérieure (fig. 6) (rapport 3/3).

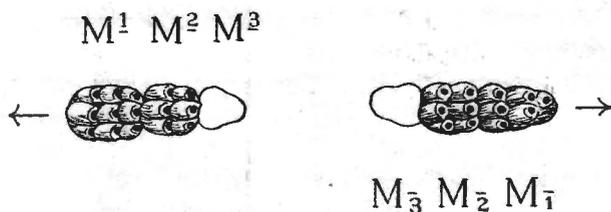


Fig. 6. — Molaires supérieures et inférieures de *Hapalomyis* BLYTH (d'après BLANFORD, op. cit., II, p. 401, fig. 129; modifié).

11. Par analogie avec l'évolution des *Heteromyidae*, dont le modèle des molaires se rapproche beaucoup plus de celui des Myomorphes que de celui des Sciuromorphes (28), nous croyons pouvoir admettre que, chez les *Muridae*, il y a addition d'une troisième rangée longitudinale de tubercules à deux rangées ini-

(26) Voir la fig. 4 dans notre note XIII.

(27) BLANFORD, op. cit., p. 427.

(28) Notons que A. E. WOOD (1933), dont nous puisons les données ici, rapporte les *Heteromyidae* aux Sciuromorphes, parmi lesquels ils occupent la place aussi dans le système de Max WEBER (1928).

tiales : cette troisième rangée se développe du côté lingual, dans la molaire supérieure, et du côté labial, dans la molaire inférieure.

Dans la description d'une nouvelle espèce (de l'Oligocène moyen de l'Amérique) du genre (+) *Heliscomys*, notamment du (+) *H. gregoryi*, A. E. WOOD (1933) donne une nouvelle définition de ce genre, appartenant à la famille des *Heteromyidae*, et indique, par un schéma, le sens dans lequel s'est effectuée l'évolution de celle-ci (29).

La nouvelle espèce, très importante parce qu'elle « helps to fill one of the principal gaps in the dental evolution of this family of rodents » (30) se distingue, entre autres, par ses molaires supérieures, (1^{re} et 2^{de}) qui sont « sextitubercular with the internal cingulum cusps equal in height to the protocone and hypocone » (31).

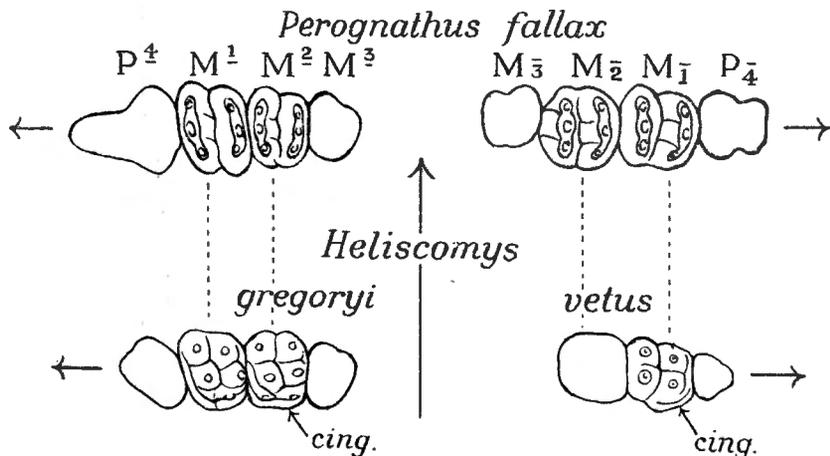


Fig. 7. — Evolution des molaires chez les *Heteromyidae* (d'après A. E. WOOD, 1933; modifié).

(29) A. E. WOOD définit ainsi le (+) *Heliscomys* COPE : « The cheek teeth are tubercular, with a cingulum (internal in the upper jaw, externals in the lower jaw) which develops into a pair of cusps

1 — 2

on M ———. This is the earliest known and most primitive hetero-

1 — 2

myid, the cusps not yet having begun to unite into lophs, although they are aligned into two transverse rows. In this, it differs from all known later forms, to which it is, at least, morphologically ancestral, since it has the fundamental ground pattern for the cheek teeth of all the later members of the family. »

(30) L. c., p. 141.

(31) Ib., p. 136.

Ainsi l'auteur cité considère la molaire à *trois rangées* longitudinales comme dérivée d'une forme ancestrale à quatre tubercules disposés en *deux rangées* longitudinales. Cette direction de l'évolution exprimée par le schéma que donne WOOD, est rendue en abrégé par la fig. 7 ci-dessous (32).

12. Le passage suivant du travail de WOOD est d'un intérêt spécial pour nous. Cet auteur dit (33) que chez les *Heteromyidae* « the first and second upper and lower molars, where known, usually approximate mirror images of each other. *A priori*, it would seem probable that the teeth would begin to resemble each other in this manner as soon as they had reached a quadrilateral plan, ... and that thereafter the resemblance would remain or be accentuated, the two sets of teeth evolving together ». La comparaison des molaires antagonistes disposées l'une par rapport à l'autre conformément au principe de l'*homodynamie renversée*, c'est-à-dire comme elles le sont sur les figures de la présente note, ne fait qu'accentuer l'impression de « mirror images » (ainsi, comme on le voit sur la fig. 7 ci-dessus, le *cingulum* se trouve aux bords *analogues* dans les molaires antagonistes [34]).

La supposition de WOOD, concernant la similitude des molaires antagonistes, fixe le *moment* où, dans l'évolution de la

(32) Remarquons que chez *Cricetus cricetus canescens* NEHRING nous avons pu observer l'ébauche d'un *cingulum* analogue à celui qui donne origine à la troisième rangée de tubercules chez les *Heteromyidae* (voir la fig. 4 plus haut).

(33) L. c., p. 139.

(34) Remarquons que G. RÖRIG et C. BÖRNER (1907) qui ont attentivement étudié la dentition des *Muridae*, désignaient les lobes des molaires de ces animaux par les chiffres 1, 2 et 3, *de l'avant vers l'arrière*, dans les molaires supérieures, et *de l'arrière vers l'avant*, dans les inférieures. Ils homologuaient, cependant, les angles formés par le contour de la couronne dentaire, ceux du bord lingual, dans les molaires supérieures, à ceux du même bord, dans les molaires inférieures, et de même, pour les angles des bords labiaux (voir les pp. 48-49 et la fig. 5 dans le travail de ces auteurs). Ils comparaient, en outre, sur leurs schémas (voir les figures 1, 2 et 5, *ibidem*) les molaires *supérieures gauches* à des molaires *inférieures droites*. Il leur aurait donc suffi d'aligner la M_2 à côté de la M^2 , de manière que les lobes 1, 2 et 3 se suivent dans un même sens sur le dessin, pour pouvoir tirer de la ressemblance frappante des contours de ces deux dents, ainsi disposées, la conclusion que les angles α , β et γ d'une d'elles correspondaient aux angles a , b et c de son antagoniste. Autrement dit, les auteurs cités ont failli établir l'*homodynamie renversée* chez les Myomorphes.

dentition, les molaires antagonistes commencent à s'assimiler pour établir l'*homodynamie renversée* telle que nous l'observons. Ce moment est celui quand les molaires des *Heteromyidae* « had reached a quadritubercular plan » (35) ; ceci est exact pour d'autres Rongeurs et pour tous les Mammifères aux molaires d'origine trituberculaire (36).

13. En ce qui concerne les *Muridae*, le rapport 3/3 a lieu chez telles formes de *Murinae* dont la couronne dentaire subit une *lamellation*, c'est-à-dire tend à se diviser en des lames transversales ; or, ce sont des formes qui tendent à devenir *hypsodontes*. D'autre part, le rapport 2/2 a lieu chez des formes nettement *brachyodontes*, tel le Hamster (*Cricetus*) (37). Ainsi l'état de 3/2

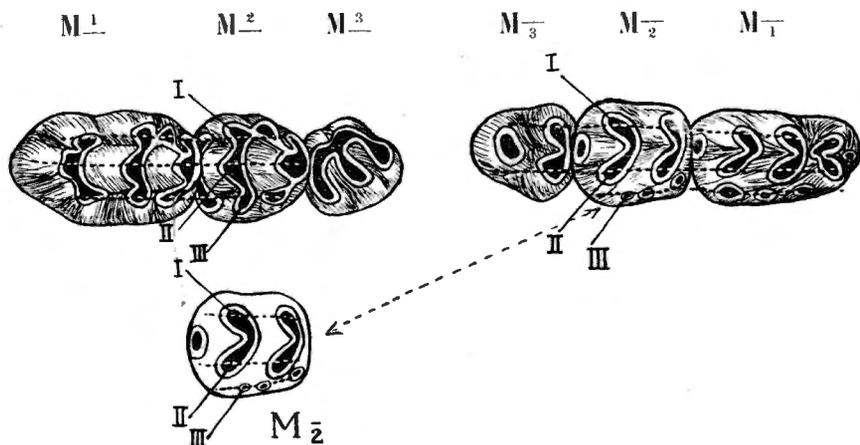


Fig. 8. — Molaires supérieures et inférieures de l'*Apodemus epimelas* d'après MILLER, 1912 ; modifié). La rangée longitudinale III de tubercules correspond à la rangée issue du *cingulum*, chez les *Heteromyidae* (cf. fig. 7).

(35) La constatation de l'*homodynamie renversée* à l'état trituberculé aurait été d'ailleurs plus difficile.

(36) Celle-ci nous semble être absolument générale pour les molaires de tous les Mammifères, à l'exception de ceux qui se sont détachés de la souche commune à un stade où les dents jugales ne comportaient qu'une seule pointe, tels les Cétacés.

(37) Le Hamster est particulièrement intéressant du point de vue de la forme primitive de ses molaires, car il est en outre un dernier venu dans notre faune des *Muridae*. Venant de l'Est asiatique et ayant de nombreux congénères en Amérique du Nord, sa résidence en Belgique date à peine d'un siècle. (Voir au sujet de sa propagation en Belgique l'importante contribution de Ch. DUPOND [1932]).

rangées longitudinales de tubercules dans les molaires se montre ici comme un état intermédiaire entre l'état plus primitif de 2/2 et l'état plus évolué de 3/3. Cet état intermédiaire est encore perceptible, parmi nos *Murinae*, chez l'*Apodemus* (fig. 8).

Ainsi, chez les Rongeurs, l'état de trois rangées longitudinales de tubercules dans les molaires nous semble être un état secondaire et non un état initial. Ce dernier se montre comme étant, chez les Myomorphes, celui de quatre tubercules. Rien n'appuie l'hypothèse d'une multituberculie initiale. Par contre, l'état de quatre tubercules étant celui qui suit immédiatement l'état trituberculé des molaires, les Myomorphes, de même que les Sciuromorphes et les Hystricomorphes, dont la forme des molaires tient l'empreinte de l'origine trituberculaire, — se rangent par leurs molaires franchement dans la série des Mammifères végétariens (*Pecora*, *Perissodactyla*, *Proboscidea*, *Sirenia*) ou omnivores, tendant à devenir végétariens (*Suoidea*, *Anthropoidea*). Ce rapprochement des Rongeurs avec les Ongulés, etc., d'après le modèle dentaire, ne vise qu'à faire ressortir le degré semblable atteint par l'évolution de la dentition chez ces animaux et ne correspond aucunement aux affinités génétiques qui existent entre eux.

14. Nous avons déjà parlé de la ressemblance qui existe entre les molaires du *Cricetus* et celles des Kanguroos. Cette ressemblance se base sur le nombre égal de tubercules qui est de quatre dans une molaire typique (38) ; ces tubercules s'unissent en deux crêtes transversales et la couronne se divise ainsi en deux parties ou lobes. Le début de la division de la couronne en deux lobes a lieu déjà chez certains Mammifères omnivores et est nette chez les Mammifères phytophages. Comme l'on sait bien, les molaires bilobées se rencontrent chez :

- Les *Xenarthra* ([+] *Myiodon*, etc.) ;
- Les *Marsupiala* (*Phascolomys*, (+) *Diprotodon*; *Macropodidae*; *Thylacomys*) ;
- Les *Rodentia* (*Lagomorpha*, certains *Hystricomorpha*, certains *Sciuromorpha*, certains *Myomorpha*) ;
- Les *Proboscidea* et } ([+] *Mærittherium*) ;
- Les *Sirenia* } |
- Les *Ungulata* (*Suidae* primitifs, *Ruminantia*) ;

(38) C'est la $M^2_{2/3}$, chez le *Cricetus*, la $M^1_{1/1}$ et la $M^3_{3/3}$ étant modifiées en rapport avec leur position extrême dans la série des dents jugales.

Les *Insectivora* (certains *Macroscelididae* ([39]) ;

Les *Primates* (certains *Anthropoidea*).

Or, en ce qui concerne les Marsupiaux phytophages, nous croyons que dans le modèle de leurs molaires ne se trouvent que les quatre tubercules principaux, c'est-à-dire qu'il n'y a que deux rangées longitudinales de tubercules. Nous ne pourrions pas insister sur cette affirmation pour les Wombats (*Phascolumys*), n'ayant à notre disposition que des crânes à dents fortement abrasées ; mais nous en sommes bien certains pour les *Phalangeridae* (fig. 9) et les *Macropodidae* (40) ; les deux familles nous semblent présenter nettement le rapport primitif de 2/2.

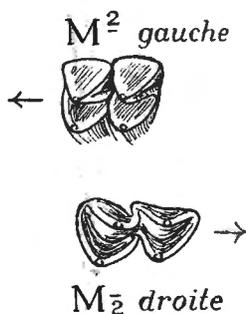


Fig. 9. — Molaires supérieure et inférieure de *Phalanger* sp. ; orig.

15. En 1899, F. AMEGHINO avait exprimé l'idée que les *Rodentia* « may represent a side branch of the Diprotodonts, which originated towards the middle of the Cretaceous period » (41) ; il la développait en 1903. Trouvant quatre tubercules, — correspondant aux tubercules que nous avons désignés, chez les Rongeurs, par les chiffres 1, 2, 4, 5, — d'un côté de la couronne, et deux tubercules au bord opposé, AMEGHINO croyait voir (42), dans les deux tubercules extrêmes de la série de quatre, des tubercules d'une rangée *longitudinale médiane* qui se seraient déplacés vers le bord de la couronne. Il y aurait donc primordia-

(39) Nous espérons pouvoir exposer plus tard les raisons pour lesquelles nous croyons pouvoir les ranger parmi les omnivores.

(40) Voir la fig. 4 de notre note XIII dans ce Tome.

(41) AMEGHINO, 1899, pp. 560-561.

(42) AMEGHINO, 1903, p. 83.

lement *trois* rangées longitudinales, composées de deux tubercules chacune.

On reconnaîtra aisément dans les molaires des Rongeurs fossiles que présente la fig. 10, le modèle que constitue une molaire de *Coendu*; ce dernier modèle, d'autre part, peut être facilement ramené à celui présenté par la molaire du *Muscardinus*. Celle-ci, de même que les molaires d'autres *Myoidea*, dénote une origine trituberculaire, comme nous l'avons tâché de démontrer (43).

Ainsi, nous sommes amenés à reconnaître, dans les tubercules désignés comme « médians » par AMEGHINO, des éléments équi-

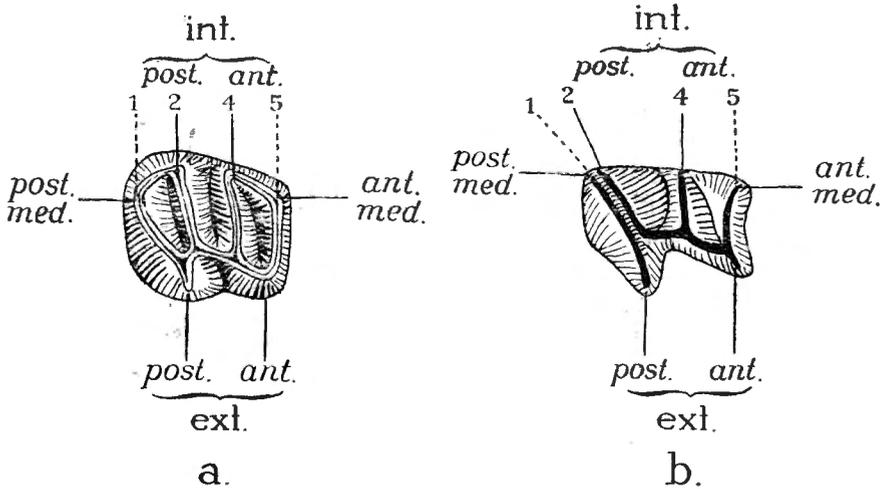


Fig. 10. — Molaires inférieures: *a* — de (+) *Steiromys detensus* AMEGH., *b* — de (+) *Cephalomys prorsus* AMEGH.; d'après AMEGHINO, 1903; modifié. — Les désignations veulent dire, conformément à l'interprétation des éléments structuraux de ces dents par AMEGHINO, les tubercules *internes*: *postérieur* et *antérieur*; *médians*: *postérieur* et *antérieur*; *externes*: *postérieur* et *antérieur*. Les chiffres 1, 2, 4 et 5 indiquent la signification que nous-mêmes attribuons à ces tubercules (cf. fig. 1).

valents aux crêtes 1 et 5; les points d'origine de ces crêtes au bord de la couronne correspondent aux *styles* des molaires (44) d'autres Mammifères (cf. fig. 10 et fig. 1).

AMEGHINO réunissait en un super-ordre des « Diprotodonta »

(43) Voir notre note XII dans le Tome VIII de ce Bulletin.

(44) Aux *parastyle* et *métastyle*, dans les molaires supérieures, et aux α -*parastyle* et β -*métastyle*, dans les molaires inférieures.

les « *Hypsiprymnoidea* », les *Plagiulacoidea* et les *Rodentia*. Les dents représentées sur la figure 10, rattachent les fossiles auxquelles elles appartiennent, à des vrais *Rodentia* et notamment à la famille des *Erethizontidae*, et ne dénotent aucun caractère qui les rattacherait aux Marsupiaux australiens ou aux Multituberculés.

16. La ressemblance existant entre les molaires des *Phalangeridae* et celles des *Artiodactyla* nous permet de concevoir ces dernières de la même façon, dont nous concevons les premières.

Chèz les *Artiodactyles* plus primitifs, nous sommes en présence du stade *quadrituberculé* des molaires. La figure 11 ci-dessous permet de reconnaître l'homodynamie renversée et le rapport 2/2, dans les molaires antagonistes de quelques Ruminants fossiles ([+] *Oreodontidae*, (+) *Hypertragulidae*).

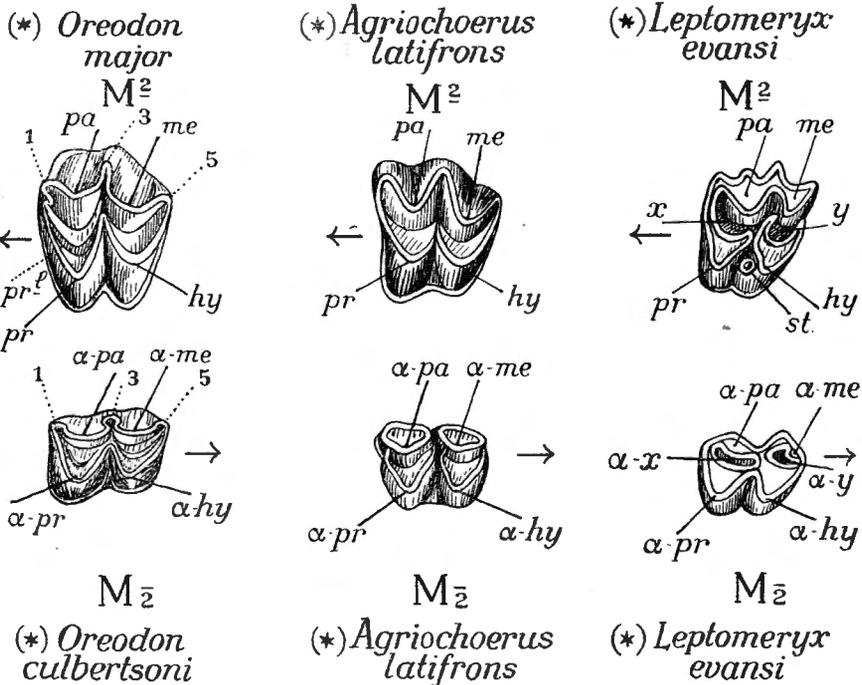


Fig. 11. — Molaires de quelques *Artiodactyles* fossiles des familles des (+) *Oreodontidae* et (+) *Hypertragulidae*; d'après GIEBEL et LECHE, modifié. — 1 — parastyle, 3 — mésostyle, 5 — métastyle; pr^l — protoconule; st — style; pa — paracone; me — metacone; hy — hypocone; la lettre α désigne les éléments des molaires inférieures analogues aux tubercules homonymes des molaires supérieures.

Chez l'un de ces fossiles, le (+) *Leptomeryx*, on voit, dans la molaire supérieure, entre le *protocone* et le *hypocone* une pointe (un *style*), dont l'analogue, suivant notre concept, est absente dans la molaire inférieure (45). Ce *style*, issu du *cingulum* à la base de la couronne, ne forme pas une troisième rangée longitudinale de tubercules de la couronne; il appartient à la rangée du *protocone* et du *hypocone*, comme le *parastyle*, le *mésostyle* et le *métastyle*, se rapportent à la rangée du *paracone* et du *métacone*. Chez d'autres Ruminants (voir la fig. 12 ci-dessous), l'équivalent du *style* en question est présent aussi dans les molaires inférieures.

S'il y a, chez les Artiodactyles, formation d'une troisième rangée longitudinale de tubercules, cela semble être dû au développement *secondaire* d'une rangée *médiane* — de celle du *protoconule* et du *métaconule*. L'ébauche d'une telle rangée est perceptible dans la présence d'un *protoconule* dans les molaires

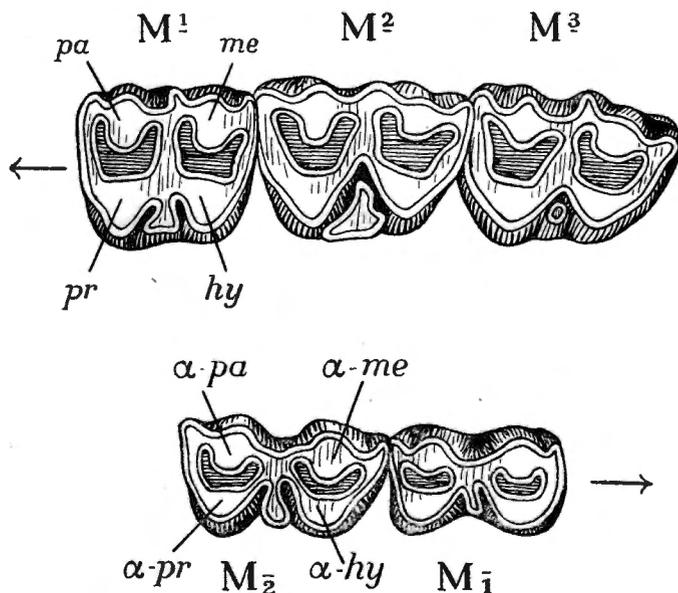


Fig. 12. — Molaires d'un Bison [(+) *Bison alleni* MARSH; d'après HAY, 1914; modifié].

(45) ABEL (dans WEBER, 1928, II, p. 575) note que dans les molaires inférieures des *Cervidae* primitifs se trouve une « sehr bezeichnende » Paläomeryxfalte «...», die in einer Schmelzfaltenbildung an der Hinterseite des Vorderjoches oberhalb des in das Tal zwischen beiden Jochen vorspringenden Aussenpfeilers besteht. »

supérieures du (+) *Oreodon* (voir la fig. 11) (46). Ainsi, chez les Artiodactyles, nous avons également le rapport 2/2 en qualité d'état initial; il tend à se transformer en celui de 3/2, chez des formes semblables, sous ce rapport, à l'*Oreodon*.

17. Dans certains cas, par exemple chez les *Bovinae* (fig. 12), le rapport 2/2 étant maintenu et l'homodynamie renversée parfaitement observée, les surfaces triturantes des molaires supérieures sont devenues plus larges que celles des molaires inférieures. Ceci est dû à une compression transversale des molaires inférieures, plus forte que dans les molaires supérieures, ce qui présente une tendance générale chez les Mammifères, et ce qui est la cause primaire empêchant une rangée médiane à se développer dans les molaires inférieures (47).

S'il n'y a pas de compression transversale plus forte dans les molaires inférieures, et que celles-ci peuvent développer au même degré que les molaires supérieures une troisième rangée longitudinale, le rapport 2/2 se transforme en celui de 3/3, sans que l'équivalence des surfaces triturantes des molaires antagonistes soit troublée (*Potamochoerus*, etc.).

Notons que, contrairement aux Rongeurs, notamment aux *Heteromyidae* et aux *Muridae*, où a lieu l'addition d'une rangée marginale aux deux rangées longitudinales primitives, chez les Artiodactyles le rapport 2/2 se transforme en celui de 3/2 ou 3/3 à la suite de l'addition d'une rangée longitudinale médiane. Il en est de même pour les Périssodactyles.

18. Chez les Artiodactyles, l'équivalence, au point de vue du nombre de tubercules composant la couronne des molaires antagonistes (voir les fig. 11 et 12), n'est troublée qu'en cas où il y a formation du *protoconule* (fig. 11, *Oreodon*) ou du *protoconule* et du *métaconule* (48), dans les molaires supérieures, les molaires inférieures ne formant pas une rangée longitudinale médiane de tubercules.

Chez les Périssodactyles l'équivalence en nombre de rangées

(46) Remarquons que la formation de la rangée médiane est ébauchée dans les molaires de certains *Insectivora*, tels que, par exemple, les *Erinaceidae* (*Gymnura*, etc.).

(47) L'emboîtement de la mâchoire inférieure dans la mâchoire supérieure semble conditionner cette tendance.

(48) Au sujet du rôle important de tubercules de la rangée longitudinale médiane, surtout du *métaconule*, dans l'évolution des molaires des Artiodactyles, voyez les vues de STEHLIN exposées dans WEBER, 1928, II, p. 529 et figs. 357 et 409; nous voudrions revenir à cette question plus spécialement plus tard.

longitudinales de tubercules est plus souvent rompue et le rapport de 3/2 se manifeste nettement.

Cet état de choses contribue à obscurcir l'homodynamie renversée dans les molaires antagonistes des Chevaux.

Dans la série morphologique représentée sur la figure 13 ci-dessous, on voit, en allant du bas vers le haut, qu'au cours de l'évolution des *Equidae*, les tubercules secondaires, constituant la rangée longitudinale médiane, le *protoconule* et le *métaconule*, gagnent en importance et jouent, en fin de compte, respectivement les rôles du *protocone* et du *métacone* qu'ils tendent à éliminer de la surface triturante.

Ainsi, dans une molaire supérieure du (+) *Miohippus* (fig. 13, A), le *protoconule*, dans le *protoloph*, et le *métaconule*, dans le *métaloph*, ont presque la même importance dans la constitution de ces crêtes que le *protocone* et le *métacone*. Dans la molaire inférieure du même fossile (fig. 13, A¹), les tubercules analogues, suivant notre conception, aux *protoconule* et *métaconule* de la molaire supérieure, sont à peine ébauchés.

Les molaires inférieures, subissant au cours de l'évolution une compression bilatérale plus forte que les molaires supérieures, les tubercules précités deviennent oblitérés, de sorte que le nombre des rangées longitudinales est ramené à nouveau à deux (fig. 13, B¹ et D¹).

Dans les molaires supérieures du (+) *Pliohippus* (fig. 13, B), le *protoconule* et le *métaconule* acquièrent une importance plus grande que le *protocone* et l'*hypocone*; ces derniers tendent à s'isoler du *protoloph* et du *métaloph* respectivement. Enfin, chez le (+) *Merychippus*, par exemple (fig. 13, C), le *protocone* est complètement éliminé du *protoloph* et l'*hypocone* est sur le point de le devenir dans le *métaloph*. Chez le (+) *Hipparion*, genre géologiquement plus jeune et n'appartenant pas à la même série génétique que les trois genres précités, nous retrouvons, dans la molaire supérieure, un état semblable à celui d'une molaire du (+) *Merychippus*.

19. On comprend d'après notre schéma, qu'après l'isolement complet du *protocone*, déjà réalisé chez le (+) *Merychippus* et le (+) *Hipparion*, et l'isolement facile à supposer de l'*hypocone*, la surface triturante de la molaire supérieure serait constituée par le *paracone*, le *métacone*, le *protoconule* et le *métaconule*, tandis que le *protocone* et l'*hypocone* deviendraient des colonnes indépendantes au bord lingual de la couronne (fig. 13, C, D, H). Si nous supposons maintenant, que la formation d'un *ectoloph*

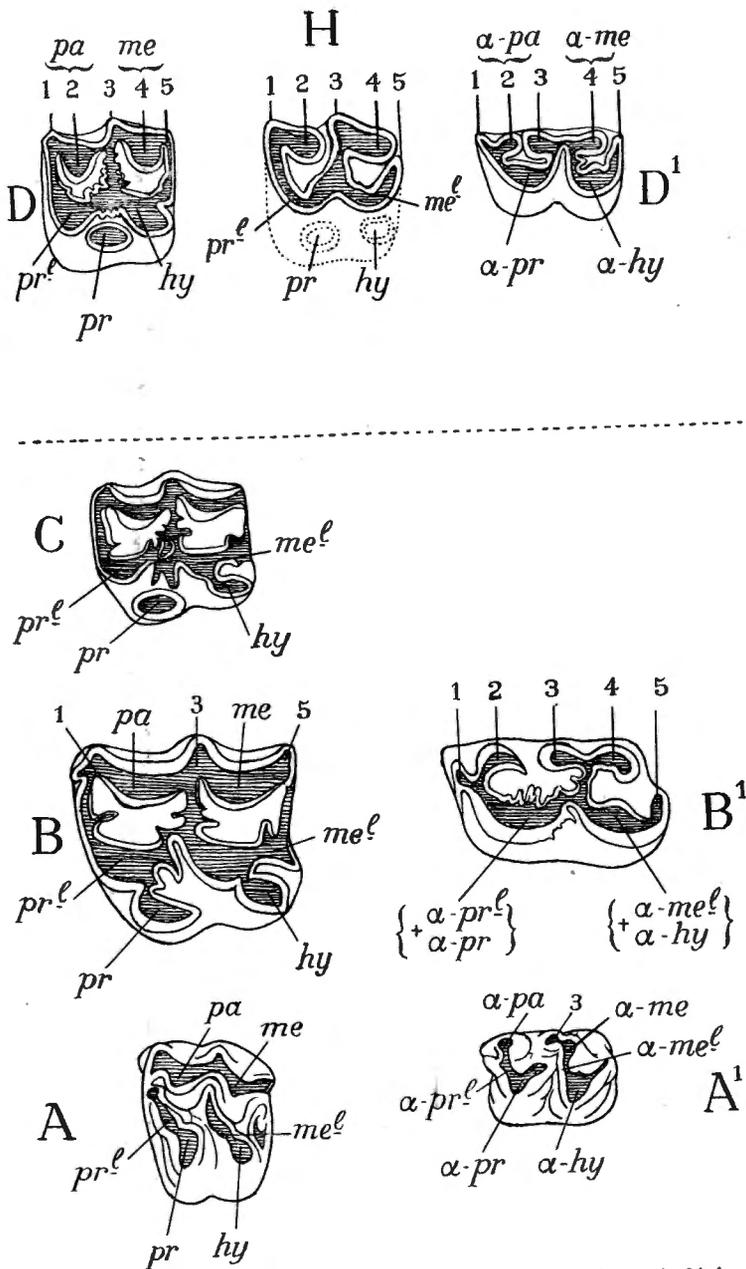


Fig. 13. — Molaires supérieures (colonne gauche) et inférieures (colonne droite) des *Equidae* fossiles :

AA¹ — (+) *Miohippus gemmarosae* OSBORN ;

BB¹ — (+) *Pliohippus leidyani* OSBORN ;

C — (+) *Merychippus paniensis* COPE ;

d'après ABEL, 1928 ; modifié ;

DD¹ — (+) *Hipparion* (d'après WEBER, ex GAUDRY) ;

H — Schéma d'un état hypothétique, transitoire entre D et D¹ ; (orig.) ;

1 — le parastyle, 2 — le paracone, 3 — le mésostyle, 4 — le métacone, 5 — le métastyle ; pour les autres désignations, cf. figures précédentes.

continu au bord labial de la même couronne dentaire fût empêchée, — de façon à retarder la soudure entre les pointes 2 et 3 et les pointes 4 et 5, — nous obtenons alors l'état hypothétique, qui est représenté par le dessin H de la figure 13.

Cette spéculation nous aide à comprendre l'homodynamie des tubercules de la molaire inférieure avec ceux de la molaire supérieure, chez le *Hipparion*, et, par là, chez tous les *Hippoidea*; elle permet aussi de se rendre compte de la façon dont s'établit, chez les Périssodactyles, le rapport 3/2.

L'homodynamie des tubercules des molaires antagonistes chez l'*Hipparion* s'exprime, suivant notre désignation des éléments d'une molaire inférieure, comme suit :

$$\mathbf{M}^s \left\{ \begin{array}{l} pa \\ pr^t \\ pr \end{array} \right. \begin{array}{l} me \\ me^t \\ hy \end{array} \left\{ = \left\{ \begin{array}{l} \alpha - pa \\ \alpha - pr \end{array} \right. \begin{array}{l} \alpha - me \\ \alpha - hy \end{array} \right\} \mathbf{M}_i$$

20. La formation précoce de l'*ectoloph*, dans les molaires supérieures des Périssodactyles examinés, empêche de voir l'identité du principe structural qui préside dans la formation des molaires des arcades antagonistes. Cependant, le dessin en **LL** que démontre la surface d'usure de la molaire inférieure du *Miohippus* (fig. 13, A¹) peut être aisément retrouvé dans la molaire supérieure du même animal (fig. 13 A). Remarquons que le dessin en **LL**, comme nous l'avons déjà désigné chez les Kanguroos, peut être envisagé comme un dérivé du dessin en **W** des molaires du type appelé, chez les Insectivores, *dilambdodonte* (49).

Chez les *Tapiroidea* et les *Rhinoceroidea*, l'équivalence du dessin dans les molaires antagonistes, ressort immédiatement (fig. 14).

Remarquons, que chez ces Périssodactyles, la couronne dentaire ne subissant pas une compression bilatérale aussi forte que chez les Chevaux, le *protoloph* et le *métaloph* ne forment pas d'étran-

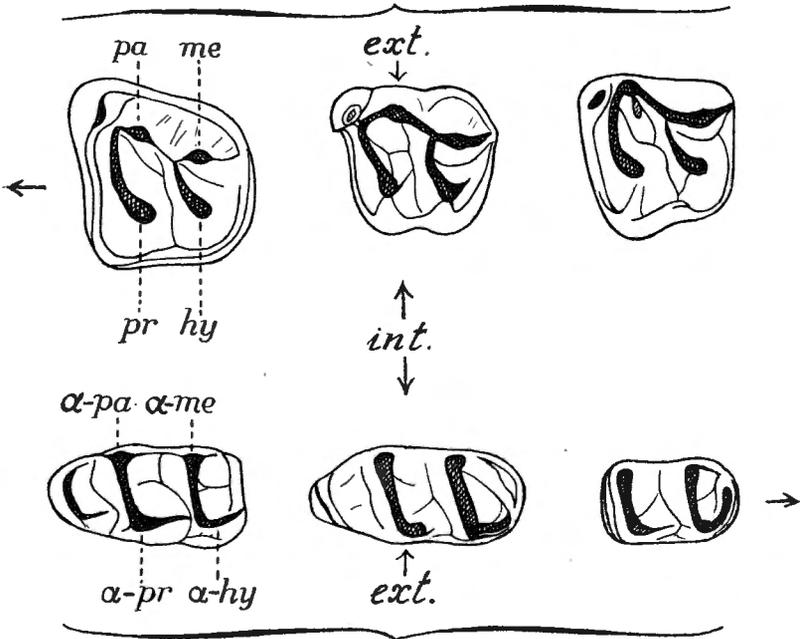
(49) Voir notre note XIII, p. 7. Le dessin **LL** est évidemment un dérivé du dessin **W** dans les molaires inférieures; pour ce qui concerne les molaires supérieures, le dessin **W** ne comprend qu'une partie de la surface triturrante de la molaire « dilambdodonte ». Nous nous proposons de révoir dans une étude postérieure la forme des molaires des Insectivores, à laquelle nous avons consacré une note antérieurement (voir notre note VIII dans le Tome VIII de ce Bulletin).

gements qui dégageraient à nouveau les tubercules qui participèrent à la formation de ces crêtes.

21. Du point de vue du nombre des rangées longitudinales de tubercules dans les molaires supérieures des Périssodactyles, il est intéressant de jeter un coup d'œil sur le processus de la molarisation des prémolaires chez ces Mammifères.

Suivant la théorie de COPE-OSBORN, l'origine de la molaire supérieure *quadrītuberculée* est due à l'addition aux trois tubercules principaux d'un quatrième tubercule, — de l'*hypocone*, — à l'arrière du « *protocone* ».

Protapirus Lophiodon Hyrachyus
M supérieures



M inférieures

Fig. 14. — Molaires des *Tapiroidea* [(+) *Protapirus*, (+) *Lophiodon* et des *Rhinoceroidea* [(+) *Hyrachyus*]; d'après OSBORN, modifié. — Le dessin LL, net dans les molaires inférieures, est moins développé dans les molaires supérieures : on voit les barres verticales des lettres LL, les barres horizontales de celles-ci étant légèrement indiquées seulement dans la molaire supérieure du (+) *Lophiodon*. — *int.* — bord interne, *ext.* — bord externe des couronnes dentaires.

Nous croyons, que le tubercule initialement unique de la rangée longitudinale linguale d'une dent supérieure, n'est pas nécessairement le *protocone*.

En comparant les molaires supérieures des *Equidae* de l'Eocène de l'Amérique à leurs prémolaires (voir la fig. 15 ci-dessous), le Prof. O. ABEL constate que la « molarisation » de la 3^{me} prémolaire s'effectue tout autrement que ce même processus dans la 4^{me} prémolaire (50).

(50) ABEL, O., (1928, pp. 24-26) dit : « Die Veränderungen im Gebisse betreffen in erster Linie die fortschreitende Molarisierung der oberen Prämolaren... *Merkwürdigerweise vollzieht sich jedoch die Molarisierung des dritten Prämolaren auf ganz anderem Wege als die des vierten* [souligné par nous]. Die Molarisierung des oberen vierten Prämolaren... kommt dadurch zustande, dass sich bei *Orohippus*... aus dem hinteren Basalbande, ein wenig innerhalb vom hinteren Zwischenhöcker [c'est-à-dire, du *metaconule*], ein kleiner Höcker als Oriment löst. Er tritt zum ersten Male bei *Orohippus atavus* GRANGER... in Erscheinung [voir la fig. 15, C, *hy*, dans la P⁴], erreicht aber hier noch nicht die Innenwand der Krone, sondern bleibt zurück, so dass der Kronenumriss hier noch nicht quadratisch, sondern nur trapezoidal ist. Erst bei *Orohippus progressus* GR.... rückt der neue Höcker weiter gegen die Innenwand des vierten Prämolaren vor und damit wird die Quadratform der Krone zwar noch nicht vollständig, aber doch beinahe erreicht, so dass die Kronenform als subquadratisch zu bezeichnen ist.

» Im Gegensatze dazu findet jedoch die Molarisierung des dritten oberen Prämolaren bei beiden genannten Arten von *Orohippus* in der Weise statt, dass der vordere Zwischenhöcker [le *protoconule*], der schon bei *Eohippus borealis* GRANGER [fig. 15 A] weiter gegen den Innenrand des dritten Prämolaren verschoben erscheint, als dies am vierten Prämolaren der Fall ist, bei *Eohippus venticolus* COPE [fig. 15, B]... bedeutend verstärkt und weiter nach innen verschoben ist als bei *Eohippus borealis*. Dies steigert sich bei *Orohippus atavus* GR. und erreicht bei *Orohippus progressus* GR. einen so hohen Grad, dass bei dieser Art der dritte Prämolare einen fast quadratischen Umriss erhalten hat, indem der vordere Zwischenhöcker noch weiter gegen die Innenwand der Krone verschoben erscheint. » Le Prof. O. ABEL résume la différence entre la molarisation de la P⁴ et celle de la P³ en termes suivants: « Die Molarisierung des vierten Prämolaren erfolgt also durch Entstehung eines neuen Höckers aus dem Basalbande an der Hinterwand des Zahnes und dieses Oriment verstärkt sich allmählich und rückt nach innen und hinten; dagegen entsteht die subquadratische Gestalt des dritten Prämolaren durch eine Verschiebung des vorderen Zwischenhügels nach innen und vorne.. *Es führen also zwei ganz getrennte Wege zu demselben Ergebnisse, das in der zunehmenden Molareähnlichkeit der Prämolaren liegt.* »

Puisque, suivant ABEL, la forme presque carrée de la P³ est atteinte par le développement du *protoconule* (« vordere Zwischenhügel »), qui se déplace « vers l'intérieur et vers l'avant », nous croyons devoir comprendre, que le *protoconule* parvient à occuper la place qu'occupe, dans une M (molaire), le *protocone*. Mais alors, le coin interne postérieur de la couronne de la P³ ne peut être occupé par autre chose, que soit par un *protocone*

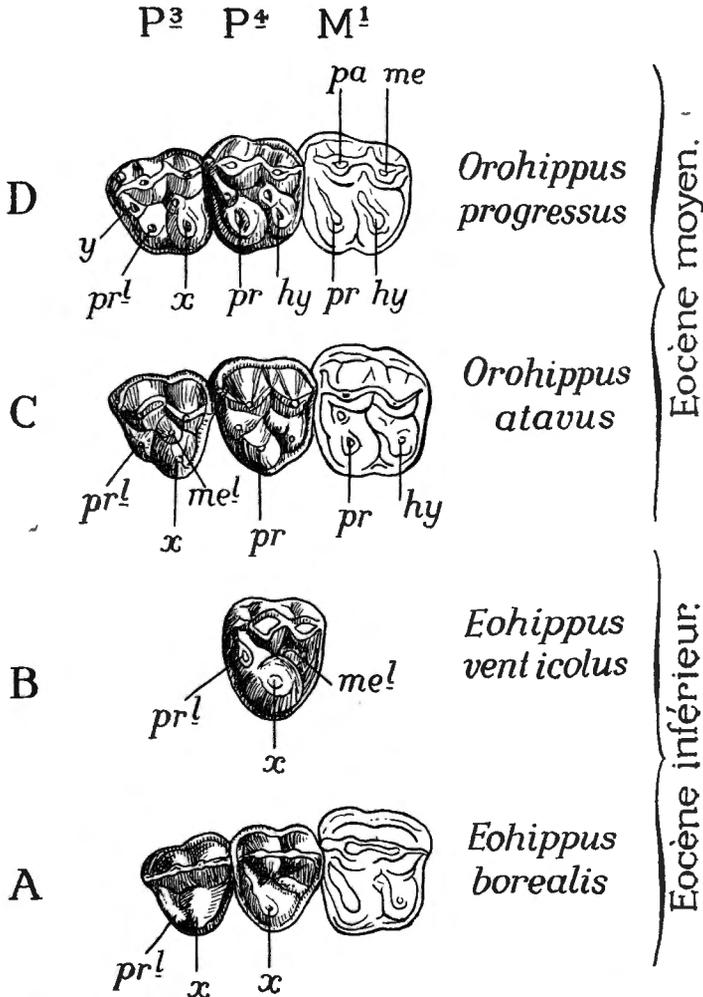


Fig. 15. — Prémolaires et la 1^{re} molaire supérieure des *Equidae* fossiles (d'après ABEL, 1928; modifié. — Pour les désignations voir le texte.

refoulé en arrière, soit par un vrai *hypocone*, le *protocone* n'existant pas du tout dans ce second cas. Le tubercule dont la détermination, dans la P³, est incertaine, est désigné par *x* sur la figure 15 ci-dessus.

Cependant, dans la P⁴, la forme quadrangulée serait atteinte de la même façon, qu'elle le fut au cours de l'évolution des *molaires* trituberculées en *molaires* quadrituberculées.

22. Si nous ne présumons pas la valeur du tubercule *x* dans la P³, nous arrivons aux deux conclusions importantes suivantes, toutes deux résultant de la constatation faite par ABEL :

1) Le tubercule *x* reçoit la valeur d'un *protocone*, lorsqu'un *hypocone* se développe et le déplace vers l'avant, comme c'est le cas dans la P⁴ (voir la fig. 15, C et D) ; il reçoit la valeur d'un *hypocone*, lorsqu'un *protoconule* se développe (fig. 15, A et C) et prend la place propre, dans une *molaire* quadrituberculée, au *protocone*, comme cela se produit dans la P³ du (+) *Orohippus*, *progressus* (fig. 15 D) ; dans ce dernier cas, un nouveau tubercule (*y*, sur la fig. 15 D) se développe pour substituer le *paraconule* transformé en « *protocone* » (51).

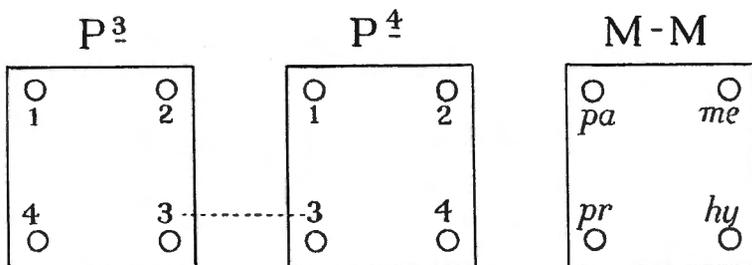
2) Si la valeur du tubercule *x* est réellement déterminée par la position que lui attribue le développement d'autres éléments de la couronne dentaire, en d'autres termes, si le tubercule *x* de la P³ est réellement équivalent au tubercule *pr* de la P⁴, nous aurions dans les deux prémolaires (P³ et P⁴) du (+) *Orohippus* un parallélisme remarquable avec ce que STEHLIN (1910) a constaté dans les molaires des *Caenotheriidae*, d'une part, et dans les molaires des *Euartiodactyla* et des *Hypoconifera*, d'autre part (52).

En faveur de l'équivalence du tubercule *x* de la P³ avec le tubercule *pr* de la P⁴, chez les Chevaux fossiles, témoignent aussi, nous semble-t-il, les constatations faites par TAEKER, chez les

(51) Remarquons qu'il nous semble impossible d'attribuer au tubercule *y* la valeur d'un *protoconule* en même temps que celle d'un *protocone* au tubercule *x* (voir P³ sur la fig 15, D), ce qui conduirait à reconnaître en *pr*² le *péricone* de RUETIMYER (1891), *sive* le *protostyle* (OSBORN). (Cf.: ABEL, 1931, pp. 20 et 171-172; OSBORN, 1907, pp. 158-159.)

(52) Suivant STEHLIN (vide WEBER, 1928, II, p. 529), dans les molaires supérieures des *Caenotheriidae* le *protocone* occupe l'angle interne *postérieur* de la couronne, c'est-à-dire la place de l'*hypocone*, tandis que dans les molaires des *Euartiodactyla* et des *Hypoconifera* ce tubercule occupe l'angle interne *antérieur* de la couronne.

Artiodactyles. Suivant TAEKER (53), les tubercules des prémolaires se développent au cours du développement embryonnaire des Artiodactyles dans l'ordre indiqué sur le schéma ci-dessous par les chiffres :



Ainsi chronologiquement l'« hypocone » de la P³ et le « protocone » de la P⁴ des Artiodactyla sont équivalents, comme le sont au point de vue de leur volume, les tubercules *w* de la P³, et le tubercule *pr* de la P⁴ des Périssodactyles qui viennent d'être examinés (54).

23. Toutefois la « molarisation » chez les Périssodactyles consiste dans l'addition aux trois tubercules primitifs présents dans les prémolaires — le *paracone* et le *métacone*, dans la rangée externe, et le tubercule de la rangée interne (« protocone »), — de tubercules suivants : 1) un au-devant ou à l'arrière du tubercule interne (du « protocone »), ce qui constitue 2 tubercules dans la rangée linguale, et 2) de tubercules secondaires qui forment la rangée médiane, intercalée entre la rangée labiale et la rangée linguale. Contrairement à la théorie de M^{lle} FRIANT, chez les Ongulés, la couronne dentaire à trois tubercules, se transforme graduellement en une couronne polybunodonte, et ceci progressivement et parallèlement à l'augmentation de la taille des animaux dans la série des formes ancestrales.

Lors de l'état des molaires supérieures à trois tubercules, formant deux rangées longitudinales de tubercules, le rapport des molaires antagonistes ne pouvait être autre que celui de 2/2.

24. Les Ongulés ont dû, comme on le sait, modifier au cours de leur évolution, la dentition du type *insectivore* en dentition du type nettement *végétarien*. Or, chez certains Ongulés, tels que

(53) Vide: WEBER, 1928, II, p. 528.

(54) Remarquons que l'ordre du développement des tubercules établi par TAEKER pour les dents inférieures s'explique comparativement mieux lorsqu'on applique aux tubercules de celles-ci notre désignation résultant de l'homodynamie renversée.

les *Condylarthra*, les *Amblypoda*, etc., les molaires ont dû passer par des stades ressemblant extrêmement à ceux des molaires des *Primates* fossiles. Cette ressemblance nous contraint d'examiner plus bas les molaires des *Primates*, bien que ce ne soient pas des végétariens accomplis, et que la structure des molaires y soit, plutôt, du type *omnivore*.

Cependant, d'autres Ongulés ont sûrement dû passer du régime *insectivore* au régime végétarien plus directement, le stade *omnivore* ayant été très bref dans la modification de la forme de leurs molaires, *respice* — dans leur phylogénie. Ceci se rapporte plus spécialement aux ancêtres des Périssodactyles, car nous trouvons un parallélisme frappant dans la transformation directe des molaires nettement *insectivores* en des molaires du type « lophodonte », c'est-à-dire en des molaires d'un type nettement *végétarien*, chez un groupe des *Insectivora* récents.

Notamment, chez les *Macroscelididae*, nous voyons la transformation d'une couronne dentaire aux pointes aiguës en une couronne qui, à l'état abrasé (voir la M¹ du *Petrodomus* représentée sur la fig. 16 ci-dessous), permet de retrouver l'*ecto-*, le *proto-* et le *métaloph* et les « fossettes » d'une dent cabaline (cf. la prémolaire supérieure du (+) *Merychippus* représentée sur la fig. 17 ci-dessous) (55).

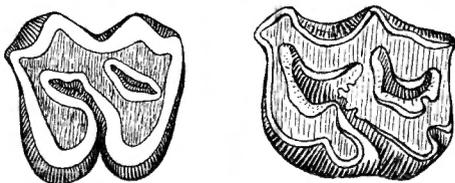


Fig. 16. — M¹ gauche abrasée de l'*Insectivore* africain récent, *Petrodomys* (*Macroscelididae*); d'après une photographie, orig.

Fig. 17. — Prémolaire supérieure gauche du (+) *Merychippus*, un Cheval fossile du Miocène de l'Amérique (d'après OSBORN).

(55) Le parallélisme que présentent les *Macroscelididae* avec les Ongulés, parallélisme que nous avons déjà fait ressortir antérieurement (voir notre note V dans le Tome VII de ce Bulletin), nous contraint à distinguer ces *Insectivores* africains, d'après la forme de leurs molaires par rapport aux *Insectivores* *Zalambdodontes* et *Dilambdodontes*, comme des *Insectivores* *Paralophodontes*. Nous espérons, d'ailleurs, pouvoir revenir plus spécialement sur les *Macroscelididae*.

25. On peut envisager, du point de vue morphologique mais non phylogénique, les molaires des Primates comme se trouvant, en quelque sorte, à un stade inférieur à celui, où se trouvent les molaires des Ongulés récents, et supérieur à celui, où se trouvent les molaires des Insectivores (autres que les *Macroscelidi-*

I.(+) *Pelycodus*. II.(+) *Notharctus*. III. *Homo*.

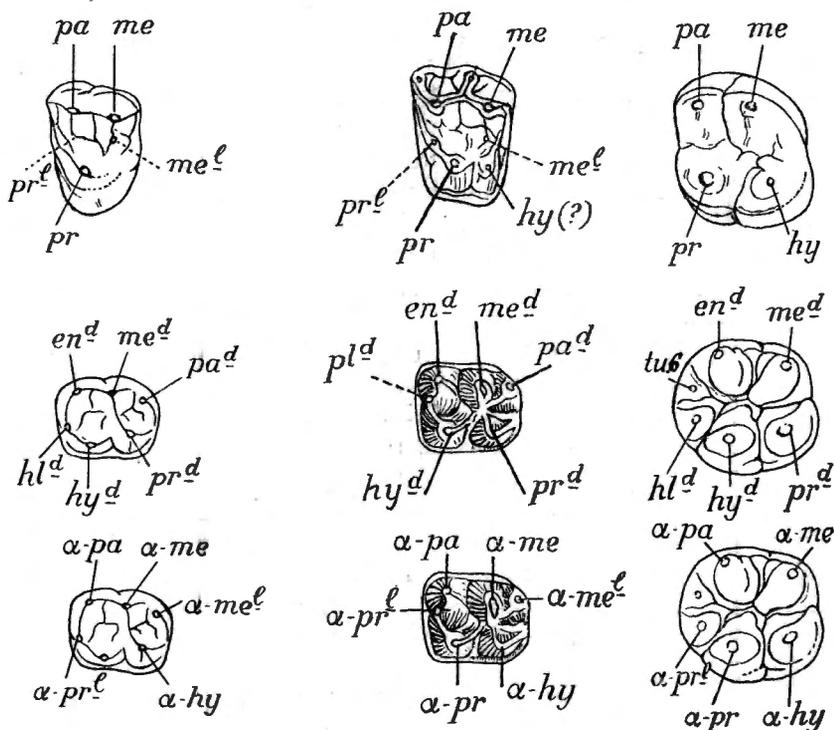


Fig. 18. — La M^2 et la M_2 des Primates (d'après ABEL, 1931, et GREGORY, 1916; modifié). — Pour les désignations, voir le texte.

dae). (56). Nous croyons donc bien fondé d'envisager ici, sous l'angle qui nous intéresse, les molaires des Primates, évoluant du type *insectivore* vers le type *omnivore*, ce dernier dénotant, à son tour, la tendance vers le type *végétarien* (phyllophage, car-

(56) OSBORN (1907, p. 101) dit que les *Primates*, en général, « are transitional between an earlier insectivorous and a frugivorous and herbivorous diet; thus the study of their teeth forms an admirable introduction to the study of the teeth of the Ungulata ».

pophage, etc.). Le schéma ci-dessus (fig. 18) nous épargne la nécessité d'un long exposé.

La rangée supérieure représente les molaires *supérieures gauches* se trouvant à trois stades successifs : I. triangulé, II. quadrangulé et III. quadrangulé-arrondi.

La rangée médiane (horizontalement) représente les molaires *inférieures droites*; aux tubercules de ces molaires sont appliquées les désignations osborniennes (57).

Enfin, dans la rangée inférieure, les tubercules des mêmes molaires inférieures droites, sont désignés conformément à notre interprétation des relations entre les molaires antagonistes.

De même que dans les molaires supérieures des Périssodactyles, nous retrouvons, chez les Primates, *trois* tubercules dans la moitié antérieure d'une molaire supérieure (*paracone*, *protoconule* (58), *protocone*). Le même nombre se retrouve dans la moitié postérieure des molaires inférieures (*entoconid*, *hypococonulid*, *hypoconid* ou, suivant notre désignation, α -*paracone*, α -*protoconule*, α -*protocone*).

Dans la moitié postérieure d'une molaire supérieure, et dans la moitié antérieure d'une molaire inférieure, le nombre de tubercules n'est pas toujours égal à trois. Notamment, il est égal à 2, dans la moitié postérieure de la M^s du (+) *Pelycodus* et dans la même moitié de la M^s et, dans celle, qui lui correspond dans la M_i, chez l'*Homme*. Chez ce dernier, la suppression de la rangée longitudinale médiane, dans la M^s, et la tendance à disposer l' α -*protoconule* en une rangée avec les tubercules α -*protocone* et α -*hypocone*, est la suite d'une compression bilatérale de la couronne, compression, dont nous avons souvent parlé dans cette note.

Ainsi, il nous semble, que le principe de l'*homodynamie renversée* s'applique aux molaires des Primates aussi bien qu'aux molaires d'autres Mammifères examinés. Nous ne trouvons, d'autre part, rien, dans l'évolution des molaires des Primates, qui pourrait nous indiquer la provenance de celles-ci des ancêtres polybunodontes, comme le voudrait la théorie de M^{lle} FRIANT.

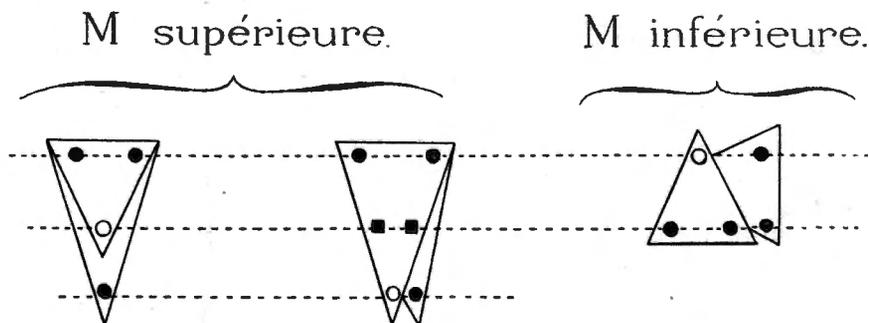
26. Dans tous les groupes des Mammifères examinés au cours de ce travail, il nous a été aisé d'interpréter les éléments des

(57) Comme cela a lieu aussi dans les ouvrages de W. R. GREGORY (1916) et de O. ABEL (1931) auxquels nous empruntons les dessins de la fig. 18 ci-dessus.

(58) Le *protoconule* est oblitéré dans la molaire humaine.

molaires inférieures comme analogues aux éléments des molaires supérieures, conformément au principe de l'*homodynamie renversée*.

Cette interprétation nous a permis de comparer, en quelque sorte quantitativement, les surfaces triturantes des molaires antagonistes, et de constater, que dans aucun de ces cas le rapport $3/2$ n'est dû à une « multituberculie » initiale. Au contraire, ce rapport $3/2$ découle nettement de l'état initial *trituberculé* : le *talon*, dans la molaire supérieure, vient s'ajouter au *trigon* initial du côté lingual de la couronne, comme nous l'avons fait ressortir chez les *Didelphyidae*, les *Insectivora*, etc. (59) ; c'est le tubercule du *talon* qui forme alors la 3^e rangée longitudinale : ou bien, si l'« *hypocone* » se range en une ligne avec le « *protocone* », une rangée médiane constituée par le *protoconule* et le *métaconule*, porte également le nombre de rangées longitudinales de tubercules à trois ; tandis que, dans la molaire inférieure, les deux tubercules du *talonid* s'ajoutent au *trigonid* par l'arrière, et s'alignent, — l'un, avec les deux tubercules internes du *trigonid*, l'autre, avec l'unique tubercule externe de ce dernier, — de sorte que le nombre de rangées longitudinales dans les molaires inférieures reste égal à deux, comme le montre le schéma suivant (60) :



Lorsque le rapport $3/2$ s'est établi, des modifications postérieures peuvent assimiler les molaires antagonistes les unes aux

(59) Le schéma de la fig. 1 de notre note XIII est applicable aux molaires de tous les Insectivores, des Creodontes, des Carnivores, des Ongulés primitifs, des Lemuroïdes et des ancêtres des Anthropoïdes.

(60) L'attribution d'une origine « plurituberculée » (FRANT, 1933) aux molaires des Mammifères pour l'explication du rapport $3/2$ qui s'y présente paraît ainsi vraiment superflue.

autres. Il s'établit de cette façon : le rapport 3/3 (certains *Murinae*, *Suidae*) par assimilation des MM inférieures aux supérieures ou bien le rapport 2/2, soit par élimination de la rangée linguale (tendance de l'évolution des Equidés), soit par la suppression dans les MM supérieures de la rangée longitudinale médiane (Anthropoïdes, *Homo*).

OUVRAGES CONSULTÉS.

- ABEL, O., (1928), *Das biologische Trägheitsgesetz*. (Biologia Generalis, Band IV, Lief. 1-2, pp. 1-102.)
 — (1931), *Die Stellung des Menschen im Rahmen der Wirbeltiere*. (Jena, G. Fischer.)
- AMEGHINO, F., (1899), *On the Primitive Type of the Plexodont Molars of Mammals*. (Proc. Zool. Soc. London, pp. 555-571.)
 — (1903), *Los Diprotodontes del orden de los Plagiaulacoideos y el origen de los Roedores y de los Polymastodontes*. (Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, Série III, Tome II, pp. 81-192.)
- ANTHONY, R., (1933), *La Théorie dentaire de la « Multituberculie »*. (Revue anthropologique, 43^e année, N° 1-3, pp. 95-101.)
 — *Préface à l'ouvrage de M^{lle} FRIANT (vide infra)*.
- BLANFORD, W. T., (1888-1891), *The Fauna of British India, etc., Mammalia*. (London, 1888-1891.)
- BROOM, R., (1914), *On the Structure and Affinities of the Multituberculata*. (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., v. 33, pp. 115-134.)
- DUPOND, Ch., (1932), *La propagation du Hamster en Belgique*. (Bull. du Musée royal d'Hist. nat. de Belg., Tome VIII, n° 26.)
- FORSYTH MAJOR, C. I., (1893), *On some Miocene Squirrels with Remarks on the Dentition and Classification of the Sciurinae*. (Proc. Zool. Soc. London, pp. 179-215.)
- FRIANT, M., (1933), *Contribution à l'Etude de la Différenciation des Dents jugales chez les Mammifères*. (Publications du Muséum National d'Histoire Naturelle, n° 1, Paris, 1933.)
- GIEBEL, C. G., et LECHE, W., *Mammalia*, in: *Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, Leipzig, 1874-1914.
- GREGORY, W. K., (1910), *The Orders of Mammals*. (Bull. of the Amer. Mus. of Nat. Hist., v. 27.)
 — (1916), *Studies on the Evolution of the Primates*. (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., v. 35, pp. 239-355.)
- HERPIN, A., (1931), *De la Molarisation*. (Archives du Muséum d'Hist. Natur., Paris, 6^e Série, Tome VII, pp. 135-146.)
- MILLER, G. S., (1912), *Catalogue of the Mammalia of Western Europe, etc.* (Brit. Museum.)

- OSBORN, H. F., (1902), *Homoplasy as a Law of Latent or Potential Homology*. (American Naturalist, v. XXXVI.)
- (1907), *Evolution of Mammalian Molar Teeth*, etc. (New-York).
- (1931), *New Conceptions of Species and Genera, and Classification, discovered in the Evolution of the Titanotheres*. (Journal of Mammalogy, Balt., v. 12, n° 1, pp. 1-12.)
- RÖRIG, G., und BÖRNER, C., (1907), *Studien über das Gebiss mitteleuropäischer recenter Mäuse*. (Arbeiten aus der Kaiserlichen Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft, V Band, pp. 37-89. Berlin, 1907.)
- SIMPSON, G. G., (1933), *The « Plagiaulacoid » Type of Mammalian Dentition*. (Journal of Mammalogy, Balt., v. 14, n° 2, pp. 97-107.)
- TULLBERG, T., (1899), *Das System der Nagethiere*. (Upsala.)
- WEBER, M., (1928), *Die Säugetiere* (2^{te} Auflage). (Jena, G. Fischer.)
- WOOD, A. E., (1933), *A New Heteromyid Rodent from the Oligocene of Montana*. (Journ. of Mammalogy, Balt., v. 14, n° 2, pp. 134-141.)
- WOODWARD, A. S., (1911), *On some Mammalian Teeth from the Wealden of Hastings*. (Quart. Journ. Geol. Soc., vol. 67, pp. 278-281.)

GOEMAERE, imprimeur du Roi, Bruxelles.