

BULLETIN

DU

**Musée royal d'Histoire
naturelle de Belgique**

Tome XXIII, n° 15.

Bruxelles, août 1947.

MEDEDEELINGEN

VAN HET

**Koninklijk Natuurhistorisch
Museum van België**

Deel XXIII, n° 15.

Brussel, Augustus 1947.

**CONSTITUTION ET ÉVOLUTION
DE LA RACINE DENTAIRE DES EUSELACHI.**

**III. — Evolution des principaux caractères
morphologiques et conclusions,**

par Edgard CASIER (Bruxelles).

Au cours de l'étude comparative des types, nous avons vu s'esquisser l'évolution de la structure générale de la racine dentaire des Euselaciens (1).

Dans ses grandes lignes, cette évolution nous apparaît, dès à présent, suivant un plan bien défini : partis du type le plus primitif, celui des formes hybodontoides, à racine simple et de structure amorphe, peu différentes en somme du socle des plaques dermiques, nous avons abouti, en passant par des types intermédiaires, à des racines très différenciées et correspondant à des formes spécialisées en des sens divers.

Plusieurs types se sont dégagés de cette étude et des formes de passage nous ont montré l'existence de véritables orthogénèses.

Ces notions vont se préciser dans un essai, auquel nous procéderons maintenant, de retracer les étapes de l'évolution subie par chacun des principaux caractères morphologiques, ceux relatifs aux canaux, aux foramens, aux cavités et à la protubérance interne de la racine.

(1) CASIER, E., 1947 b.

I. — INTERPRÉTATION ET CLASSIFICATION DES PRINCIPAUX CARACTÈRES ÉVOLUTIFS.

1° **Canaux et foramens.** — Parmi les modifications de structure, nous en remarquerons tout d'abord deux importantes qui se sont succédées comme suit :

a) apparition d'un système de *canaux* et de *foramens* correspondants.

b) formation d'un *sillon* par mise à découvert des canaux médians.

En reprenant brièvement les modalités de ces deux transformations, considérées à travers tout le groupe étudié, nous pouvons concevoir comme suit l'évolution à partir du type hybodontoïde (fig. 1) :

Quelques-uns des canalicules mettant en rapport avec les tissus extérieurs les lacunes de l'ostéodentine, dans ce premier type, se sont différenciés de manière à constituer de véritables canaux. Certaines formes du genre *Synechodus* montrent un tel développement des canaux médio-externe et médio-interne (fig. 1b *c.m.e.*, *c.m.i.*).

Nous avons vu (2) que, dans ces mêmes formes, le premier de ces canaux marque même une tendance à s'ouvrir à la face basilaire et non plus à la face externe de la racine.

Dans le type squatinoidé, nous trouvons complètement réalisé le système des canaux internes, comprenant le canal médio-interne et, de chaque côté de celui-ci, un canal latéral provenant de la différenciation d'un des canalicules latéraux du type primitif. Chacun de ces canaux latéraux a pris, en outre, une direction convergente avec le canal médian, pour aboutir à une petite cavité centrale, représentant ce qui subsiste, au niveau des canaux, de la grande cavité, ou cavité centrale primaire, des types précédents (fig. 1c et e) (3).

Dans la suite [types rhinobatoïde (fig. 1d) et scyliorhinoïde (fig. 1f)], le canal médio-interne s'ouvre, pour donner ainsi naissance à un sillon, la future portion interne (*s. i.*) du sillon caractérisant ces deux types.

(2) CASIER, E., 1947 b, p. 3.

(3) Le reste de cette cavité aura donné la cavité close (*c.cl.*) des formes scyliorhinoïdes appartenant aux familles des *Scyliorhinidae* et des *Carcharinidae* (voir p. 12 et fig. 3c).

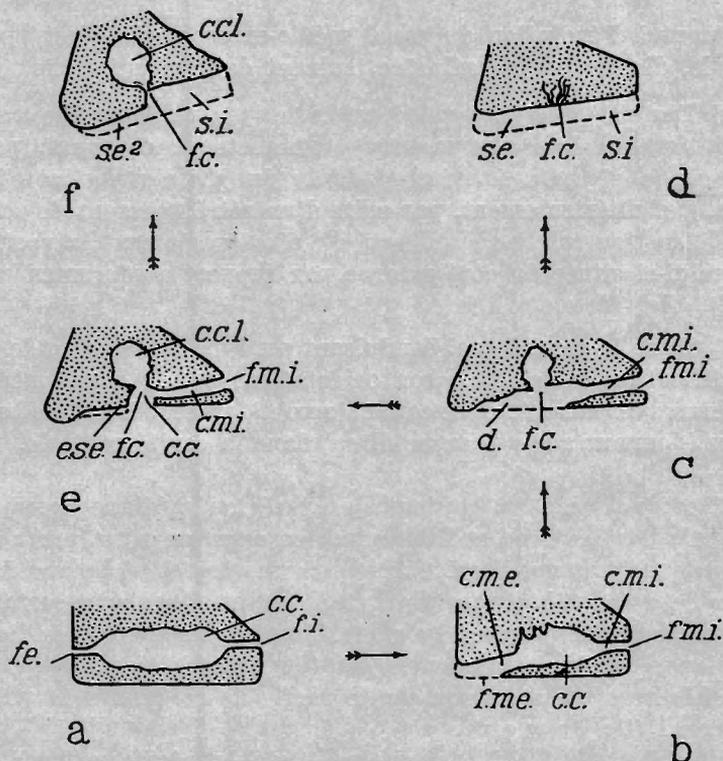


Fig. 1. — Schémas destinés à montrer l'évolution des canaux et la formation du sillon médian, dans l'évolution du type hybodontoïde (a), au type rhinobatoïde (d), d'une part, et au type scyliorhinoïde (f), d'autre part.

Sections médianes et verticales de dents des genres :

a) *Acrodus* (type hybodontoïde); b) *Synechodus* (type hybodontoïde-présquatinoïde); c) *Squatina* (type squatinoïde); d) *Rhynchobatus* (type rhinobatoïde); e) *Ginglymostoma* (type squatinoïde-préscyliorhinoïde); *Scyliorhinus* (type scyliorhinoïde).

(Côté externe à gauche, côté interne à droite; les dimensions sont exagérées environ 10 ×).

- Abréviations: c.c. = cavité centrale primaire
 c.c.l. = cavité close (= c. centrale secondaire)
 c.m.e. = canal médio-externe
 c.m.i. = canal médio-interne
 d. = dépression
 e.s.e. = ébauche de la portion externe du sillon
 f.c. = foramen central
 f.e. = foramen externe indifférencié
 f.i. = foramen interne indifférencié
 f.m.e. = foramen médio-externe
 f.m.i. = foramen médio-interne
 s.e. = portion externe du sillon médian
 s.e.² = sillon externe secondaire
 s.i. = portion interne du sillon médian.

Quant à l'évolution du canal médio-externe, elle s'est poursuivie, dès le type squatinoidé, suivant deux orientations :

a) Dans la première, qui donnera le type rhinobatoïde, cette évolution consiste en l'ouverture complète de ce canal, pour donner la dépression correspondante du genre *Squatina* (fig. 1c, *d*) et ultérieurement, par suite d'un rétrécissement de celle-ci, la portion externe du sillon (ou plus exactement la portion de celui-ci située du côté externe par rapport au foramen central) (fig. 1d, *s.e.*).

b) Dans le second cas, conduisant au type scyliorhinoïde, la modification subie, dans son orientation, par le canal médio-externe s'est achevée et ce canal s'ouvre à présent à la face basilaire, donnant accès presque direct dans la cavité centrale.

L'accroissement en hauteur de la région médiane comprise entre le bord externe et l'ouverture en question n'est probablement pas étranger à cet état de chose, lequel s'observe déjà dans le genre *Ginglymostoma* (fig. 1e) et, dans une certaine mesure, chez des formes du genre *Squatina*. Mais, sur la ligne médiane, cet épaissement n'est toutefois pas complet et il subsiste vers le centre une petite partie de ce qui fut la voûte du canal (fig. 1e, *e.s.e.*).

Ultérieurement, cet épaissement de la région externe de la racine s'accroît. Toutefois, il se limite toujours aux deux aires latérales, de façon à laisser se parfaire le sillon secondaire (fig. 1f, *s. e'*) (4), qui reste toutefois peu profond.

Dans les deux cas, les modifications aboutissent à la formation d'un sillon, dont on peut distinguer deux parties :

a) la partie externe, comprise entre le bord externe de la racine et son foramen central.

b) la partie interne, allant de ce foramen au bord interne.

Mais, alors que, dans les deux cas, la portion interne correspond exactement au canal médio-interne, l'autre partie provient, dans le cas du type rhinobatoïde, de l'ouverture du canal médio-externe, et, dans celui du type scyliorhinoïde, de la for-

(4) En effet, il faut plutôt regarder la dépression qui existe en ce point comme une ébauche d'un sillon externe de formation secondaire des formes plus évoluées que comme un vestige du canal médio-externe (voir toutefois remarque p. 28).

mation d'un sillon secondaire (5). Ainsi s'expliquerait la différence de niveau existant, dans ce dernier type, entre les deux parties du sillon.

Une autre particularité achève de différencier dès le début les deux types en question, c'est la réduction de la portion interne du sillon, et, comme corollaire, le recul du foramen, qui, de central, devient presque interne.

Ultérieurement, dans les formes issues du type scyliorhinoïde, le sillon se réduit à sa partie interne, tandis que, dans l'évolution des formes myliobatoïdes, nous observons une augmentation progressive du nombre des sillons.

Considérons, d'une part, les étapes de l'évolution des canaux et, d'autre part, celle de l'évolution des foramens.

Étapes de l'évolution des canaux :

a) Du type hybodontoiïde au type myliobatoïde, nous avons donc successivement :

- 1) absence de canaux proprement dits (type hybodontoiïde).
- 2) existence d'un canal médio-externe et d'un canal médio-interne, le premier s'ouvrant au bord externe, le second à la face interne (*Synechodus*).
- 3) une dépression antérieure, vestige du canal médio-externe, un canal médio-interne et deux canaux latéro-internes, le tout convergeant vers une petite cavité superficielle centrale (type squatinoiïde proprement dit).
- 4) apparition du mode bifide, par ouverture du canal médio-interne, lequel devient un sillon, dans le prolongement de la dépression antérieure, réduite elle-même à un sillon (type rhinobatoïde).
- 5) dédoublement, suivi de multiplication, du sillon (type myliobatoïde).

Les deux premiers stades de cette évolution sont caractérisés par l'absence de sillon (stade *anaulacorrhize*) (6) (fig. 2a).

Les deux suivants sont respectivement à sillon partiel (stade

(5) Il n'en est pas moins vrai que leur signification anatomique est la même, car il s'agit, dans les deux cas, de l'empreinte, en quelque sorte, d'un même vaisseau nourricier.

(6) ἄν = sans ; αὐλάξ = sillon ; ῥιζα = racine.

hémiaulacorrhize) (fig. 2b) (7) et à sillon complètement constitué [stade *holaulacorrhize* (8) ou bifide] (fig. 2c).

Quant au cinquième, il se caractérise par la multiplication des sillons (stade *polyaulacorrhize*) (fig. 2d) (9).

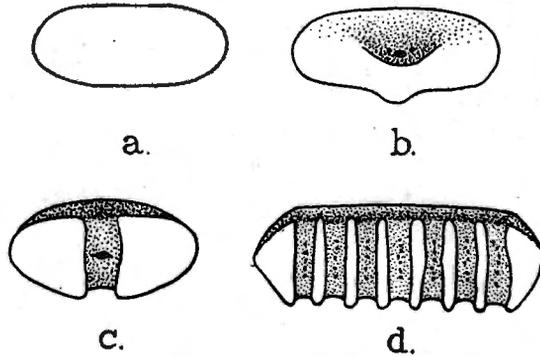


Fig. 2. — Les quatre stades de l'évolution de la racine dentaire chez les *Euselachii* (Schématique).

a) st. anaulacorrhize; b) st. hémiaulacorrhize; c) st. holaulacorrhize; d) st. polyaulacorrhize. (En blanc, le plan basilaire proprement dit.)

Peut-être faut-il voir dans la tendance au découvrément d'une partie des canaux latéro-externes accompagnant celle du canal médio-externe, chez *Synechodus*, un caractère annonçant la polyaulacorrhizie qui apparaîtra plus tard dans l'évolution de la racine.

Le phénomène n'affecte que les files symphysaires (ou médianes) et latéro-internes, principalement les premières. Il en est surtout ainsi dans le genre *Myliobatis*, où les dents des files latéro-externes sont restées à sillon unique, c'est-à-dire au stade holaulacorrhize. Chez certaines espèces (*M. dixoni* L. AGASSIZ notamment), il intéresse uniquement les médianes.

L'évolution de la dentition des *Myliobatidae* se manifeste par un accroissement des dents symphysaires au détriment des éléments des autres files. Au début, l'accroissement des dents et leur polyaulacorrhizie, bien que prépondérante dans les médianes,

(7) ἡμι = à moitié : αὐλαξ = sillon ; ριζα = racine.

(8) ὄλος = complètement ; αὐλαξ = sillon ; ριζα = racine.

(9) πολλός = plusieurs : αὐλαξ = sillon ; ριζα = racine.

affecte aussi les dents latéro-internes. *Rhinoptera* présente ainsi un stade de polyaulacorhizie non exclusive aux éléments médians de la dentition, et ce stade se retrouve d'ailleurs au cours du développement postembryonnaire des formes actuelles de la famille. Ensuite, l'accroissement des dents médianes et la réduction des files latérales s'accroissent et on ne trouve plus de polyaulacorhizie que dans les rangées médianes. Chez *Aetobatis* enfin, celles-ci seule subsistent et la polyaulacorhizie y atteint son expression la plus grande (10).

TABLEAU I.

Stades de l'évolution de la racine dentaire dans l'orthogénèse des formes rhinobatoïdes-prémyliobatoïdes et myliobatoïdes.

Files dentaires	<i>Hypolophidae</i>	<i>Rhinoptera</i>	<i>Myliobatis</i>	<i>Aetobatis</i>
Médiane (ou symphy-saire)	holaulacorhizie.	polyaulacorhizie avancée.	polyaulacorhizie très avancée.	polyaulacorhizie au maximum.
Latéro-internes	id.	polyaulacorhizie peu avancée.	polyaulacorhizie réduite (2 à 3 sillons) ou holaulacorhizie.	disparues.
Latéro-externes	id.	holaulacorhizie.	holaulacorhizie.	disparues.
	Dentition homotypique (Holaulacorhizie)	Dentitions hétérotypiques (Hol— et Polyaulacorhizie)		Dentition secondairement homotypique (Polyaulacorhizie)

L'étude de l'évolution de la dentition, chez les *Myliobatidae* en cours de croissance, permettrait sans doute d'expliquer la réduction du nombre des files dentaires, qui, pour certains, résulte

(10) Voir CASIER, E., 1947 b, fig. 7.

de la concrescence de files contiguës, tandis qu'elle pourrait s'expliquer aussi bien par la disparition pure et simple de certaines files.

b) D'autre part, dans l'évolution vers le type scyliorhinoïde, on observe, à partir du type squatioïde :

1) disparition totale de la dépression antérieure; il ne subsiste du canal médio-externe que son ouverture dans la cavité centrale, vers le milieu de la face basilaire (*Ginglymostoma*).

2) ouverture du canal médio-interne, comme dans le cas précédent, et formation d'un sillon secondaire dans son prolongement vers le bord externe (*Scyliorhinidae*, *Carcharinidae*).

3) allongement des deux branches nées de cette division de la racine et réduction du sillon à sa portion interne, elle-même très raccourcie (*Odontaspidae*, *Lamnidae*).

La première des étapes aboutit au stade hémiaulacorhize défini ci-dessus. Les suivantes au stade holaulacorhize, lequel persiste, simplement modifié, au cours de la troisième étape.

Dans le type scyliorhinoïde, comme dans le type rhinobatoïde, il se manifeste parfois une tendance à l'anaulacorhizie secondaire. Dans le premier de ces deux types, le genre *Odontaspis* nous en fournit un exemple; dans le second, c'est le cas des *Torpedinidae*.

Étapes de l'évolution des foramens :

En ne considérant que les foramens de la ligne médiane, on peut dresser comme suit le tableau de la succession des stades morphologiques :

1) Le type hybodontoidé ne présente, en principe, aucun foramen individualisé.

2) Dans la forme *Synechodus*, il existe un foramen médio-externe et un foramen médio-interne.

3) Chez *Squatina* et les formes voisines (type squatioïde), il y a un foramen médio-interne et un foramen central, ce dernier au fond d'une petite cavité.

4) Dans le type rhinobatoïde, ce dernier foramen seul subsiste.

5) Il en est de même dans le type scyliorhinoïde, mais ici ce foramen est refoulé du côté interne.

6) Enfin, dans le type myliobatoïde, le foramen central se trouve remplacé par un grand nombre de foramens plus petits, répartis entre les lamelles radiculaires, et il n'y a plus de foramen médian à proprement parler.

En classant ces diverses phases de l'évolution des foramens suivant chacun des quatre grands stades définis plus haut, nous obtenons :

1) *Stade anaulacorhize*. Pas de foramens définis ; en principe rien que des pores.

2) *Stade hémiaulacorhize*. Deux foramens, dont un médio-interne et un central secondaire.

3) *Stade holaulacorhize*. Un foramen central au fond d'un sillon, soit au milieu de celui-ci (type rhinobatoïde), soit en arrière (type scyliorhinoïde).

4) *Stade polyaulacorhize*. Plus de foramen important ; multiplicité de foramens d'importance réduite.

L'homologie des foramens est tantôt réelle, mais peu apparente, comme, par exemple, celle du foramen médian du type scyliorhinoïde avec le foramen central (11) des types rhinobatoïde et squatinoïde, tantôt seulement apparente, comme celle du foramen médio-interne de ces deux types avec le foramen du type scyliorhinoïde (12).

Le tableau II (p. 10) donne la liste des types structuraux rencontrés dans cette série évolutive, celle des familles correspondantes et, en outre, les principaux caractères propres à chacun des types et relatifs aux canaux et aux foramens médians.

(11) Qu'il ne faut pas confondre avec l'ouverture (*o*) reliant la petite cavité centrale superficielle avec l'extérieur, dans le type squatinoïde-préscyliorhinoïde (*Ginglymostoma*) (voir CASIER, E., 1947 b, fig. 5b).

(12) Voir CASIER, E., 1947 b, p. 14.

TABLEAU II.

Stades évolutifs et principaux types de racines dentaires correspondants des *Euselachii*.
(Pour les abréviations, voir légendes fig. 1 et 3).

Stades évolutifs	Nombre des			Principaux types correspondants	Familles principales
	canaux médians	sillons	foramens médians		
<i>Anaulacorhize</i>	absents ou plutôt indifférenciés des canalicules (=0)	absents (=0)	absents ou plutôt indifférenciés (=0)	Hybodontoïde (13)	<i>Hybodontidae</i> <i>Notidanidae</i> (= <i>Hexeptanchidae</i>) <i>Heterodontidae</i> (14)
<i>Hémiaulacorhize</i>	médio-interne seulement (<i>c.m.i.</i>) (=1/2)	antérieur seulement (= 1/2) (15)	<i>f.m.i.</i> + <i>f.c.</i> (=2)	Squatinoïde	<i>Squatinidae</i> <i>Orectolobidae</i>
<i>Holaulacorhize</i>	secondairement nul par ouverture (=0)	complet (16) (=1)	<i>f.c.</i> (=1)	Rhinobatoïde Torpédinoïde Scyliorhinoïde	<i>Rhinobatidae</i> , <i>Pristidae</i> , <i>Rajidae</i> , <i>Dasyatidae</i> , <i>Hypolophidae</i> <i>Torpedinidae</i> <i>Scyliorhinidae</i> , <i>Odontaspidae</i> , <i>Lamnidae</i> , <i>Carcharinidae</i>
<i>Polyaulacorhize</i>	(=0)	multiples (=x)	nuls ou plutôt réduits et dispersés (≥ 0)	Myliobatoïde	<i>Myliobatidae</i> (17) <i>Mobulidae</i>

Le type aberrant désigné précédemment du nom de type *Scymnoïde* se range, par l'absence totale de sillon, dans le groupe des formes anaulacorhizes, mais il présente une différenciation des canaux et des foramens qui en fait une forme au stade intermédiaire entre l'anaulacorhizie et l'hémiaulacorhizie.

2° Cavités. — En même temps que ce dispositif de canaux et foramens, nous avons vu se former, aux dépens de la grande cavité irrégulière du type hybodontoïde (18), une cavité centrale (c.c.), de plus en plus réduite et où convergent les canaux médio-internes et latéro-internes, lesquels ont atteint leur différenciation maxima dans le type squatinoïde. Chez celui-ci, cette cavité est en grande partie mise à découvert par suite de l'ouverture du canal médio-externe. Dans le genre *Ginglymostoma* (type squatinoïde-préscyliorhinoïde), nous avons vu le canal médio-externe déboucher directement dans la cavité en question, au milieu de la face basilaire. Après ouverture du canal médio-interne, on ne retrouve plus de cette cavité qu'un petit élargissement du sillon, au point où apparaît le foramen central, c'est-à-dire en son milieu, dans le type rhinobatoïde, et vers son bord interne, dans le type scyliorhinoïde. Dans le premier de ces deux types, on y voit parfois encore déboucher les deux principaux canaux latéro-internes.

(13) *Sensu lato*, c'est-à-dire y compris le type notidanoïde.

(14) Par leurs dents antérieures (A), les *Heterodontidae* sont au stade hémiaulacorhize, tandis que, par leurs dents latérales, ils sont encore au stade anaulacorhize. Nous verrons plus loin que d'autres faits semblent indiquer que, d'une façon générale, les éléments antérieurs sont plus évolués que les latéraux (v. p. 17).

(15) Dépression (*d*) du type squatinoïde proprement dit (g. *Squatina*), plus ou moins comblée dans le type squatinoïde-préscyliorhinoïde (g. *Ginglymostoma*).

(16) Excepté chez des formes à anaulacorhizie secondaire (CASIER, E., 1947 b, p. 17).

(17) Dent médiane (et latéro-médiane, chez certaines formes); les autres dents latérales sont du type rhinobatoïde (voir tableau I).

(18) Cette cavité est déjà réduite dans le type *Synechodus* (type hybodontoïde-présquatinoïde), où nous la voyons toutefois occuper encore une grande partie de la structure interne de la racine, suivant une position transversale et plus rapprochée de la face interne que de la face externe (CASIER, E., 1947 b, pl. II, fig. 1-2). Chez *Heterodontus*, elle est encore très étendue, même dans les dents antérieures (CASIER, E., 1947 b, p. 6, note 14).

Il faut vraisemblablement considérer le reste de la grande cavité primaire comme ayant été relégué dans la profondeur et ayant donné naissance à la cavité close (19) qui s'observe chez les *Squatinidae* et se retrouve dans certaines formes du type scyliorhinoïde, principalement les *Scyliorhinidae*, exactement comme s'il s'était fait une compartimentation en deux niveaux bien distincts (fig. 3), dont un seul subsiste après ouverture des canaux médians.

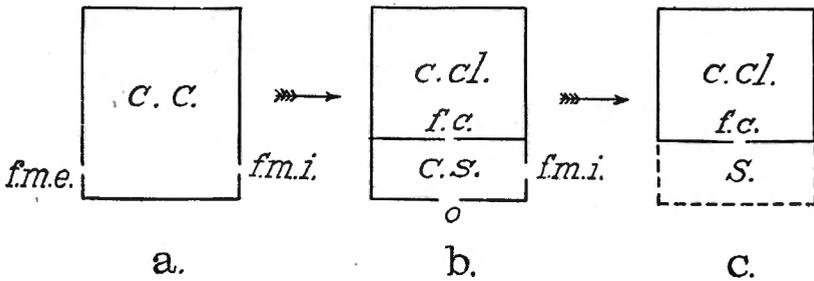


Fig. 3. — Schémas de la transformation de la cavité centrale primaire du stade anaulacorhize (a) en cavité secondaire (cavité close) du stade holaulacorhize (c).

b représente l'état intermédiaire, au stade hémiaulacorhize.

(Coupes schématisées suivant un plan vertical externe-interne et médian; côté externe à gauche et interne à droite).

Abréviations, comme pour la fig. 1 et, en outre :

c.s. = cavité centrale superficielle.

o. = foramen central superficiel (= foramen médio-externe passé à la face basilaire).

s. = partie du sillon médian correspondant à l'ancienne cavité superficielle.

La cavité close n'existe plus dans les types rhinobatoïde et myliobatoïde et disparaît également dans certaines familles du type scyliorhinoïde où elle se trouve remplacée par un noyau d'ostéodentine.

Chez les *Odontaspidae* et *Lamnidae*, le comblement de la

(19) La dénomination de cavité « close » ne correspond à la réalité que d'une manière relative. A vrai dire, la cavité pulpaire, dite close, reste en rapport, par les canaux, avec les tissus entourant la racine. En outre, il s'agit, bien entendu, d'une cavité de la dentine non pas vide mais comblée, à l'état vivant; par du tissu mésenchymateux accompagnant des vaisseaux et des ostéoblastes.

cavité close s'accompagne d'une résorption de l'ouverture qui y conduisait, et, en fait, le foramen, comme le sillon, est devenu virtuellement inexistant dans les formes les plus spécialisées de ce groupe (*Carcharodon*) (20).

Quant à la cavité centrale superficielle, elle est destinée à disparaître, comme nous l'avons vu plus haut, par suite de l'ouverture des canaux médians et de leur transformation en un sillon (fig. 3c s).

3° *Protubérance interne.*

Un autre caractère, apparaissant très tôt et dont on peut suivre l'évolution à travers tout le groupe qui nous occupe, est la formation d'une PROTUBÉRANCE MÉDIO-INTERNE de la racine.

Ce caractère apparaît dès les *Heterodontidae*, où il se manifeste par un renflement de la partie interne, plus précisément l'extrémité angulaire de la saillie en V, des dents antérieures, et apparaît même dans les dents latérales-antérieures, de plus en plus réduit toutefois et d'autant plus reporté sur le côté que la dent est plus latérale (21).

Le caractère se généralise dans le type squatinoïde, avec un maximum de développement dans le genre *Ginglymostoma* (22).

Ultérieurement, la division de la racine entraîne celle de cette expansion en deux protubérances plus petites qui se maintiennent dans les groupes scyliorhinoïde et torpédinoïde, avec altération parfois importante de leur symétrie, comme chez les *Carcharinidae* du genre *Physodon*, et parfois aussi hypertrophie, soit en épaisseur (*Odontaspis*), soit en largeur (*Torpedinidae*).

Le caractère apparaît très nettement dans le type rhinoba-toïde (23) et se maintient dans quelques formes dérivées de

(20) Nous verrons toutefois (page 35) les remarques à faire quant à l'attribution des *Odontaspidae* et *Lamnidae* au type scyliorhinoïde.

(21) Il n'y a d'ailleurs symétrie absolue que dans les dents de la file symphysaire de chaque mâchoire (CASIER, E., 1947 b, fig. 2 c).

(22) CASIER, E., 1947 b, fig. 5 b, *p.i.*; pl. III, fig. 4-5, *p.i.* Pour chacun des genres, le développement plus ou moins grand de la protubérance interne constitue un bon caractère spécifique. Par exemple : *Squatina squatina* (L.) (Récent) présente par rapport à *S. prima* (T. C. WINKLER), de l'Éocène, la même différence, en ce qui concerne la protubérance interne, que *Ginglymostoma magrebianum* n. sp. par rapport à *G. thielensi* (T. C. WINKLER).

(23) CASIER, E., 1947 b, fig. 4 c; pl. V, fig. 1. Et même, chez *Squatirhina lonzeensis* nov. g. nov. sp., forme mi-squatinoïde, mi-rhino-

celui-ci (*Rajidae*). Il finit même par représenter à peu près toute la partie saillante de la racine (*Dasyatidae*). Enfin il se réduit, dans la lignée des formes rhinobatoïdes conduisant au type myliobatoïde, par suite de l'acquisition d'une forme rhomboïdale, puis hexagonale et découpée en lamelle, de la partie saillante de la racine (24). Toutefois, il s'agit là moins d'une disparition réelle des protubérances internes que d'une résorption de leur limite avec le reste de la racine, par suite d'un épaississement général.

A côté de ces modifications, il y a lieu d'en noter de moins importantes, dont quelques-unes seront néanmoins passées brièvement en revue :

Ainsi que nous l'avons vu, l'échancrement de la racine est à regarder comme un phénomène indépendant de la division de celle-ci, bien qu'en fait les deux caractères se confondent à peu près chez les *Odontaspidae*. Il apparaît une première fois, avant l'organisation du système de canaux, dans le type hybodontoïde, avec le genre *Aerodus*, et cet échancrement est peut-être l'ébauche de celui, plus net, du genre *Anacorax*. Nous le trouvons une seconde fois, après l'organisation de ce système, dans le type scymnoïde et, dans une certaine mesure, dans le type squatinoïde, principalement dans les dents antérieures des formes appartenant à celui-ci. Cette tendance réapparaît, pour s'accroître même, dans les formes évoluées du type scylliorhinoïde, et, encore une fois, d'une façon plus marquée dans le cas des dents antérieures.

Comme on le voit, cette tendance se manifeste d'une manière plus marquée dans les files dentaires antérieures. Nous y reviendrons un peu plus tard au sujet de la différenciation de la racine, suivant la position des éléments dans une même dentition.

L'échancrement apparaît indépendamment de l'existence d'un sillon, puisqu'il se forme déjà dans des formes anaulacorhizes (*Anacorax*) antérieures même à la formation d'un canal médian. On peut le considérer comme la conséquence d'un développement des parties latérales de la racine dans le sens de la

batoïde, dont il a été question dans ma note précédente [CASIER, E., 1947 b, p. 13, fig. 4 b et pl. V, fig. 2) et non pl. III, fig. 3 b, comme il a été indiqué à tort dans le texte de cette même note (p. 13)].

(24) CASIER, E., 1947 b, fig. 7.

hauteur (25), autrement dit d'un accroissement en hauteur n'affectant que les parties latérales de la racine.

Ceci nous amène à considérer un autre caractère commun à quelques cas de spécialisation : la *compression* générale de la racine, accompagnant une transformation correspondante de la couronne et affectant divers types, tant au stade anaulacorhize qu'au stade holaulacorhize. Il a pour résultat une modification notable de l'angle que la face basilaire forme avec le plan de la face externe de la couronne. Dans les types hybodontoïde et squatinoïde, cet angle s'écarte peu de 90°. Il se réduit beaucoup dans les formes scyliorhinoïdes telles que celles du genre *Scyliorhinus*. Dans des cas extrêmes, comme chez les *Scymnorhinidae* et les *Notidanidae* (= *Hexeptanchidae*), il se réduit à très peu de chose et, dans ce cas, il n'est plus guère permis de discerner les limites précises de la face basilaire avec la face interne de la racine.

Le résultat de cette modification est d'assurer une fixation convenant mieux à des formes chez lesquelles la préhension constitue le rôle principal de la dentition. Le même résultat est déjà obtenu d'ailleurs par l'épaississement de la région antérieure ébauché dans le type squatinoïde-préscyliorhinoïde et achevé dans le type scyliorhinoïde proprement dit, tandis que l'accroissement prépondérant de la région interne de la racine caractérise les formes présquatinoïdes et squatinoïdes proprement dites, pour ne se conserver, plus avant dans l'évolution, que dans le type rhinobatoïde.

Les deux phénomènes, accroissement en hauteur et compression, sont d'ailleurs intimement liés.

II. — VARIATIONS EN RAPPORT AVEC LE POLYMORPHISME DENTAIRE. FORMES HOMO- ET HÉTÉROTYPIQUES.

1° Variations chez un même individu.

Ainsi que cela s'observe souvent dans les lignées évolutives, les modifications de la racine intéressent plus particulièrement certains éléments de la dentition (26). Tantôt il y a différen-

(25) L'inverse, en somme, de ce qui s'observe parfois chez certaines formes conchyphages, où c'est la région médiane de la racine qui s'épaissit d'une manière prépondérante (CASIER, E., 1947 a, fig. 2 a-b).

(26) Ce qui rappelle, dans une certaine mesure, des faits déjà remarqués, notamment dans la lignée évolutive la plus classique.

ciation entre les deux dentitions supérieure et inférieure (cas des *Scymnorinidae*, chez lesquels les dents de la mâchoire supérieure sont du type hybodontoïde échancré). Il y a non seulement différence de forme, mais aussi de disposition. Tantôt, et c'est le cas le plus fréquent, les différences portent sur certaines files d'une même mâchoire. Il en est ainsi notamment chez les *Heterodontidae* où les dents antérieures de chacune des deux mâchoires sont nettement différenciées du type hybodontoïde et ont même, dans une certaine mesure, des caractères squatinoides (27), tandis que les latérales ont conservé davantage les caractères généraux du premier de ces types. Rappelons à ce propos que, chez les *Heterodontidae*, l'existence d'une protubérance médio-interne est, en principe, un caractère propre aux dents symphysaires, antérieures et latéro-antérieures.

Chez les *Scymnorhinidae*, dont les dents inférieures sont imbriquées, les éléments de la file symphysaire se distinguent des autres, non seulement par leur symétrie absolue, mais par la particularité qu'ils présentent de porter, à la même face interne, deux empreintes intéressantes en même temps la couronne et la racine, alors que les autres dents de cette mâchoire offrent, du côté antérieur, une telle empreinte à la face externe, et, de l'autre côté, une seconde empreinte à la face opposée.

Nous venons de voir, d'autre part, que, chez les *Odontaspidae*, les dents antérieures présentent un échancrement plus marqué que les latérales; il en est de même dans les autres groupes.

Notons encore la multiplication des sillons qui, dans l'orthogénèse des formes polyaulacorhizes, affecte d'abord les rangées médianes et latéro-médianes (*Rhinoptera*), puis exclusivement la rangée médiane (*Myliobatis*), qui subsiste seule dans le genre *Aetobatis* marquant le terme de cette évolution.

Comme corollaire, chez de nombreuses formes, s'observe la

celle des *Equidae*, dont les membres postérieurs précèdent les antérieurs dans leur évolution et, d'une façon générale, semble-t-il, une obéissance à une loi de non-simultanéité des modifications affectant un même caractère dans des éléments homodynames. Mais ici se pose le délicat problème de la signification à donner, à ce point de vue, à la spécialisation des éléments d'une même dentition en fonction de la position sur les mâchoires.

(27) Existence, notamment, d'une dépression antérieure subtriangulaire et d'un foramen central, à l'extrémité postérieure de celle-ci.

conservation de caractères primitifs, tant de la racine que de la couronne des éléments les plus reculés de la dentition.

C'est ainsi que, dans certaines espèces du genre *Ginglymostoma* et en particulier chez *G. africanum* (LERICHE), les dents postérieures ont l'aspect de celles du genre *Hybodus* (28).

Les dents latérales de certains *Scyliorhinidae* accusent des affinités remarquables avec celles du genre *Synechodus*. Chez ce dernier lui-même, les dents latérales sont encore nettement hybodontoides, tandis que les antérieures ont les caractères décrits plus haut comme intermédiaires entre ceux du type hybodontoïde proprement dit et ceux du type squatinoides.

Chez *Scymnus*, les dents latérales inférieures ont, tant en ce qui concerne la racine qu'en ce qui concerne la couronne, des caractères intermédiaires entre ceux des dents antérieures du même genre et ceux des dents correspondantes des formes du genre *Squalus*, lesquelles s'écartent peu, à ce point de vue, du type hybodontoïde proprement dit (29).

Chez les *Myliobatidae*, ce sont les dents de la rangée symphy-saire qui se différencient et ces dents sont au stade polyaulacorhize, tandis que, en général, les latérales sont encore plus ou moins au stade holaulacorhize (tableau I). Mais le cas le plus typique est celui des *Heterodontidae* dont les particularités ont déjà été données en détails (30), les dents antérieures étant au stade hémiaulacorhize, tandis que les latérales sont encore anaulacorhizes. Alors que les cas cités précédemment sont ceux de formes à dentitions homotypiques, quoique hétéromorphes, les *Myliobatidae* et les *Heterodontidae*, eux, nous montrent ainsi des exemples de formes hétérotypiques (31).

Dans l'évolution des formes rhinolatoïdes-prémyliobatoïdes vers le type myliobatoïde parfait, il y a eu retour à l'homotypie après passage par un stade hétérotypique (voir tab. I).

(28) Cf. LERICHE, M., 1929, p. 401. La racine des dents de cette espèce est d'ailleurs encore peu engagée dans l'évolution vers le stade préscyliorhinoïde, et la racine des dents antérieures est assez semblable à celle des dents correspondantes des *Heterodontidae*.

(29) C'est avec ces réserves que j'ai inscrit, au tableau III, la famille des *Squalidae* dans le groupe des formes scymnoïdes.

(30) CASIER, E., 1947 a, p. 13, fig. 1 et 1947 b, p. 5, fig. 2.

(31) Par anomalie, certains individus appartenant à des formes normalement homotypiques présentent un certain degré d'hétérotypie (ex. : les formes rhinobatoïdes présentant un dédoublement anormal du sillon dans l'un ou l'autre des éléments de la dentition. (CASIER, E., 1947 b, pl. V, fig. 6 c et 7 c.)

L'évolution plus grande de la racine coïncide avec une spécialisation portant d'avantage sur les files antérieures que sur les latérales, avec décroissance graduelle vers les files latéro-postérieures. C'est le cas, du moins, pour les formes considérées ci-dessus et d'autres appartenant à des groupes pélagiques de mœurs macrophages (*Pleurotremata*).

Toutefois, chez les *Heterodontidae*, la chose se présente différemment. Nous avons vu ci-dessus que, chez ces derniers, la spécialisation de la racine porte principalement sur les files antérieures, mais, au point de vue de la couronne, les dents latérales portent la marque d'une grande spécialisation, surtout chez les espèces très évoluées comme *Heterodontus philippi* (LACÉPÈDE) (32).

Chez ces Poissons à dentition composite, la spécialisation est en somme double, une gradation reliant toutefois entre eux les divers éléments de chaque demi-mâchoire, tant en ce qui concerne la racine qu'en ce qui concerne la couronne. Mais seule la racine des dents antérieures marque une tendance vers la forme plus évoluée.

Chez les *Ptychodontidae*, qui, à coup sûr, dérivent directement des *Heterodontidae*, il y a prédominance de la spécialisation latéro-postérieure, témoignant d'un régime franchement conchyphage et d'une vie certainement benthique. Il subsiste néanmoins, chez eux, un souvenir de l'hétérodontie sous la forme d'une disposition en V, encore assez nette, chez certaines espèces, de la racine des dents antérieures.

Ainsi que nous l'avons vu, le dimorphisme est parfois très marqué entre les dents, suivant la mâchoire considérée. Dans certains genres de *Carcharinidae* (*Carcharinus*, *Physodon*), ce dimorphisme est très accusé. Chez *Carcharinus*, il affecte plutôt la couronne que la racine. Inversement, chez *Physodon*, la différenciation consiste principalement en un épaississement très grand de la racine des dents inférieures, accompagné d'un développement extrême de la protubérance interne.

Nous avons déjà vu plus haut l'exemple particulièrement remarquable d'un tel polymorphisme que fournissent les *Scymnorhinidae*.

Enfin, il y a parfois disparition d'une partie de la dentition, comme chez les *Mobulidae* (ou *Cephalopteridae*), qui, issus de formes benthiques, ont acquis une vie pélagique secondaire et

(32) CASIER, E., 1947 a, fig. 1 b.

perdu la dentition de l'une des mâchoires, fait en rapport d'ailleurs avec des mœurs planctophages (33).

A propos du polymorphisme dentaire chez un même individu, il convient aussi de considérer la *symétrie* et la *dissymétrie* dentaires dans leurs rapports avec les caractères de la racine, sans pouvoir toutefois s'appesantir sur ce sujet dans le cadre de cette note.

Pour gouverner, il ne faut pas confondre la symétrie bilatérale des éléments dentaires pris isolément et celle de l'ensemble de la dentition, qui elle, sauf anomalie, est générale (34). C'est seulement de la première qu'il s'agira ici.

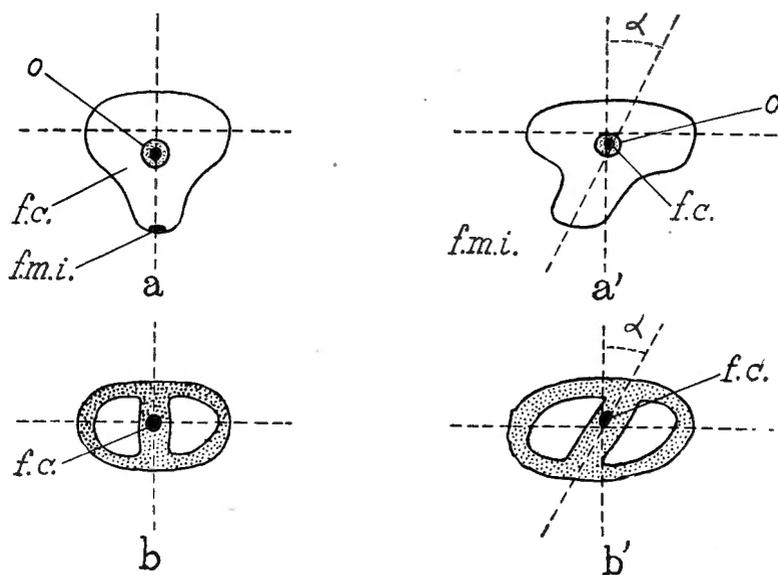


Fig. 4. — Exemple de variations de l'angle de dissymétrie radiale (α):

a et a' — chez une forme au stade hémiulacorhize (*Ginglymos-toma*);

b et b' — chez une forme au stade holaulacorhize (*Raja*);

(en a et b, $\alpha = 0^\circ$; en a' et b', $\alpha =$ environ 30°) (schématique).

(33) Chez certains Cétacés primitifs (*Scaldicetus*) on voit également une perte partielle de la dentition (la dentition supérieure) annoncer, en quelque sorte, la perte totale de celle-ci caractérisant le groupe des Mysticètes.

(34) Dans certains cas, en effet, l'anomalie dentaire affecte la symétrie de l'ensemble de la dentition. C'est le cas pour la denti-

La symétrie, comme la dissymétrie d'ailleurs, peut être normale ou anormale. Examinons successivement les quatre cas :

1) SYMÉTRIE NORMALE : c'est celle des éléments des files symphysaires, ce terme étant compris ici dans son sens le plus étroit, c'est-à-dire appliqué à la file exactement médiane existant chez certaines formes (*Heterodontus*, *Notidanus*), à divers stades évolutifs (35).

Dans ces cas, les foramens médians (*f.m.i.*, *f.c.*) sont exactement sur la ligne médiane et disposés sur une ligne perpendiculaire à l'axe transversal de la dent (fig. 4a).

Dans le cas du type holaulacorhize, c'est le sillon qui indique la position de cette ligne par rapport à cet axe, et elle est également perpendiculaire à celui-ci (fig. 4b).

2) SYMÉTRIE ANORMALE : sans être absolument parfaite, celle-ci se manifeste parfois et deux cas peuvent se présenter :

a) la dentition présente une file symphysaire, alors que normalement l'espèce n'en présente pas. C'est apparemment le cas de dents de *Lamnidae* du Néogène du Congo décrites récemment et dont la couronne est parfaitement symétrique, tandis que la racine, unifide, est nettement asymétrique (36).

b) la dentition comporte une file latérale formée d'éléments symétriques (ou plutôt subsymétriques), alors que, normalement, les éléments latéraux sont plus ou moins dissymétriques. C'est à ce cas que se rapporte le soi-disant « *Ginglymostoma trilobata*, LERICHE » (37). Nous avons vu que l'anomalie affecte les deux parties de la dent, couronne et racine, mais, dans les deux cas, il y a imperfection de la symétrie.

tion supérieure de l'*Heterodontus philippi* (LACÉPÈDE) dont j'ai donné d'autre part une figure schématique et la formule dentaire (CASIER, E., 1946, p. 44, fig. 13 dans le texte).

(35) Il existe en effet des cas de files dites « symphysaires » disposées latéralement à la file symphysaire médiane, ou même des cas de files symphysaires en nombre pair. Dans ce cas, il n'y a pas de vraie file symphysaire. Il conviendrait, je crois, de réserver le terme symphysaire aux éléments de la file impaire exactement médiane, quitte à donner un autre nom (parasymphysaires) aux autres files disposées dans la région symphysaire, mais non médianes.

(36) DARTEVELLE, E. et CASIER, E., 1943, p. 142, pl. X, fig. 14-15.

(37) CASIER, E., 1947 b, p. 10, note 24, pl. II, fig. 3 d-e.

3) DISSYMMÉTRIE NORMALE. Elle intéresse inégalement la couronne et la racine. Pour la couronne, il s'agit d'une inclinaison plus ou moins marquée vers l'arrière, ainsi que d'une différence dans l'allure du bord postérieur comparée à celle du bord opposé. En ce qui concerne la racine, c'est une forme générale asymétrique et une obliquité, plus ou moins accusée suivant les espèces et selon la position dans la dentition, du sillon ou de la ligne des foramens médians, par rapport à l'axe transversal. Cette obliquité se traduit par l'existence d'un angle (α) plus ou moins ouvert, angle que nous désignerons du nom d'*angle de dissymétrie radiculaire* (fig. 4 a'-c').

La position médiane des foramens médio-interne, centraux et médio-externe, est donc tout à fait relative. Exactement médians dans les éléments symphysaires et accompagnant une symétrie parfaite de ceux-ci, ils sont plus ou moins excentriques dans les dents plus éloignés de la symphyse, l'angle de dissymétrie α croissant suivant un gradient antéro-postérieur. Il y a exception toutefois à cette règle d'accroissement de la dissymétrie vers l'arrière, chez *Heterodontus*, où les dents des files latéro-médianes présentent, outre une certaine symétrie, un retour du foramen médio-interne à sa position normale (du moins dans le cas où ce foramen est différencié des autres foramens internes (38)).

Dans certains cas, la dissymétrie se manifeste aussi dans le nombre des foramens latéraux différenciés.

Il est à rappeler que, dans une même forme, la dissymétrie est parfois propre à l'une des deux mâchoires, tandis que l'autre ne porte que des éléments symétriques (*Carcharinus*).

(38) A ce point de vue, les variations de la racine semblent être fonction de la position par rapport à l'axe antéro-postérieur de l'individu. Or, chez *Heterodontus*, les rangées dentaires ne sont pas disposées suivant une parabole, mais suivant une courbe sinusoïdale, particularité d'où résulte une position des dents latéro-médianes très différentes de celles des éléments correspondants dans les autres groupes. C'est sans doute à ce fait que les dents en question doivent d'être à peu près symétriques et d'offrir parfois, comme c'est le cas pour la dent que j'ai figurée précédemment (CASIER, E., 1947 b, note 9 et fig. 2 a dans le texte), un foramen médio-interne parfaitement médian.

Toutefois, la forme apparemment symétrique de la racine de ces dents résulte d'une exagération de l'asymétrie ébauchée dans les branches du V des dents antérieures parasymphysaires et il n'y a donc pas retour à cette disposition.

4) DISSYMMÉTRIE ANORMALE. La dissymétrie est anormale, ou du moins anormalement accrue, dans le cas des dents à racine de type rhinobatoïde présentant, comme anomalie, un dédoublement du sillon (39).

Dans d'autres cas [certains *Myliobatidae* tels que *Myliobatis dispar* LERICHE (40)], la dissymétrie des dents médianes participe d'une dissymétrie générale de la dentition. Dans ces cas encore, la racine, aussi bien que la couronne, en est affectée.

2° Variations entre individus.

a) A position correspondante, il faut noter des *variations intraspécifiques*, toutefois inférieures en amplitude à celles qu'on peut observer dans une même dentition, entre les éléments des files extrêmes. Pour être précisées, ces variations devraient faire l'objet d'une étude sur des éléments plus nombreux.

b) Quant au *dimorphisme sexuel*, ainsi qu'on le sait, il intéresse parfois aussi la dentition. Le fait est déjà connu, du moins en ce qui concerne la couronne, dans le genre *Raja*, et a pu être observé chez une forme éocène de ce genre [*Raja duponti* (T. C. WINKLER)] (41).

Pour autant qu'on puisse en juger par l'observation des quelques dents connues de cette espèce, ce dimorphisme intéresserait principalement, sinon exclusivement, la couronne dentaire des éléments antérieurs, laquelle est beaucoup plus élevée et plus acuminée chez les mâles que chez les femelles (42).

(39) CASIER, E., 1946, p. 102, pl. III, fig. 2 g-h; 1947 b, p. 20, pl. V, fig. 6c et 7 c. Les dents du type rhinobatoïde qui, par anomalie, présentent un double sillon (CASIER, E., 1947 b, pl. V, fig. 7 c) ont un angle de dissymétrie différent pour les deux sillons, celui du sillon supplémentaire étant, dans sa partie interne du moins, plus ouvert que celui du sillon normal.

(40) LERICHE, M., 1913, p. 75, pl. VIII, fig. 2. Toutefois l'auteur a considéré qu'il n'y a pas d'anomalie dans ce cas et il donne à cette dissymétrie une valeur spécifique. Je crois, pour ma part, que la dissymétrie générale d'une dentition est toujours anormale.

(41) LERICHE, M., 1905, p. 179.

(42) Cette constance plus grande des proportions de la racine se remarque aussi dans le cas des éléments appartenant à des files dentaires ayant subi une évolution régressive (files intermédiaires et dernières files latérales des *Lamnidae* (CASIER, E., 1947 b, pl. IV,

En fonction de la position des éléments considérés, les racines présentent, en général, dans l'un comme dans l'autre sexe, les mêmes variations, à vrai dire assez importantes (43).

Du fait que le dimorphisme porte, tout au moins d'une manière prépondérante, sur la couronne, il résulte une grande différence dans le rapport de la hauteur (et du volume) de la racine à celle de la couronne, envisagées dans les deux cas. La forme acuminée de la couronne des dents antérieures des mâles pouvant être regardée comme un caractère primitif par rapport à ce qui s'observe dans l'autre sexe, il semble qu'il faille en déduire que, dans le cas de ces *Rajidae* tout au moins, la couronne des dents est moins évoluée que leur racine, caractère que ceux-ci partageraient, dans ce cas, avec le nouveau genre rhinobatoïde du Crétacique auquel j'ai récemment donné le nom de *Squatirhina* (44).

III. — RÔLE DES CARACTÈRES DANS LA FIXATION ET LA VASCULARISATION.

Les caractères étudiés sont en relation, d'une part, avec la fonction de fixation et, d'autre part, avec la vascularisation de la dent.

1° *La fixation* est assurée différemment suivant les groupes éthologiques considérés :

Dans les formes macrophages, le rôle des dents consiste surtout à saisir et à retenir les proies. La couronne de ces dents est élevée, généralement cuspidée, et, à ce caractère, correspond un accroissement en hauteur de la racine, principalement du côté externe.

fig. 3 a). Toutefois, l'atrophie de la racine des dents symphysaires se manifeste souvent par une perte totale ou partielle du caractère bifide de cette partie de la dent et par la disparition complète du sillon médian.

(43) S'il existe une différence, c'est plutôt dans le sens d'un plus grand développement des branches radiculaires des dents attribuables à des individus femelles, ce qui est de nature à accentuer l'écart dans le rapport précité. Certaines dents symphysaires de *Raja duponti* (T. C. WINKLER), à couronne pointue, et regardées, pour cette raison, par M. LERICHE, comme ayant appartenu à des mâles, ont une racine plus réduite que celle de n'importe quelle autre des dents connues de l'espèce.

(44) CASIER, E., 1947 b, p. 13, pl. V, fig. 2.

Cet accroissement de la hauteur se manifeste dès le stade anaulacorhize. Certaines formes hybodontoïdes en portent déjà la⁵ marque.

Au stade hémiaulacorhize, il se manifeste dans le type squatoïde-préscyliorhinoïde (*Ginglymostoma*), tandis que le type squatoïde proprement dit (*Squatina*) en est dépourvu, et ceci bien que la couronne soit cuspidée (45).

L'accroissement s'accroît dans les formes scyliorhinoïdes telles que les *Odontaspidae*, principalement dans les éléments antérieurs. Il s'accompagne de l'échancrement [lequel n'est autre chose, d'ailleurs, qu'une conséquence d'une limitation de l'accroissement en hauteur aux régions latérales de la dent (46)] et il est variable, comme d'ailleurs la hauteur de la couronne, en fonction de la position des dents sur les mâchoires, mais, sauf dans le cas des éléments atteints par l'usure fonctionnelle et de ceux appartenant à des files atrophiées (files intermédiaires), il y a, chez un même individu, une certaine constance dans le

$$\text{rapport } \frac{\text{hauteur couronne}}{\text{hauteur racine}}.$$

Dans les formes benthiques et conchyphages, les dents sont généralement du type broyeur et le rôle de la racine est alors essentiellement différent de celui joué dans le cas des formes du groupe précédent. Cette partie de la dent tend au contraire à présenter une plus grande surface d'appui sur les tissus sous-jacents. C'est le cas pour les formes anaulacorhizes spécialisées (*Ptychodontidae*) dérivées du type hybodontoïde. C'est le cas aussi pour les familles dérivées du type rhinobatoïde. Chez celles-ci, non seulement il n'y a pas échancrement, mais il y a quelquefois épaissement médian (*Myliobatidae*) (47).

Il y a toutefois des exceptions à cette règle concernant la forme générale de la racine et, dans ce cas, certains caractères de la couronne peuvent jouer un rôle auxiliaire dans la fixation.

(45) A noter que l'absence de ce caractère coïncide, dans ce cas du moins, avec des mœurs benthiques.

(46) Accroissement prépondérant en avant et sur le côté. En avant, il détermine la disparition de la partie externe du sillon médian latéralement il entraîne la formation des branches radiculaires, parfois extrêmement développées.

et, latéralement, la formation des branches radiculaires, parfois extrêmement développées.

(47) CASIER, E., 1947 a, fig. 2 a-b, dans le texte.

Il en est ainsi du *tablier* existant dans les formes anaulacorhizes (*Squalus*) et hémiaulacorhizes (*Squatina*, *Ginglymostoma*) et des expansions latéro-externes de la couronne des formes torpédoïdes. Ces dernières, à dents élevées, comme celles des formes scyliorhinoïdes, sont caractérisées, par la conservation de l'allure générale de la racine du type squatoïde, et ceci, bien qu'elles soient au stade holaulacorhize (48). En somme, la face basilaire est restée dans le plan de la face correspondante du type squatoïde, c'est-à-dire à peu près à 90° avec celui de la face externe de la couronne. C'est celle-ci qui, par son accroissement en profondeur, réalisé par le développement des deux expansions de sa base, a joué, dans la fixation et le maintien en équilibre de l'ensemble, le rôle assuré, dans le type scyliorhinoïde, par l'épaississement prépondérant de la partie correspondante de la racine.

Dans les formes à dentition mixte (*Heterodontidae*), la racine présente une conformation en rapport avec les deux rôles joués, dans ce cas, par la dentition : la racine des dents symphysaires et antérieures, qui jouent un rôle de préhension, est relativement plus élevée que celles des dents latérales, qui servent au broiement, mais leur épaississement se manifeste dans la région postérieure (ou interne) et non, comme chez les formes scyliorhinoïdes, dans la région externe, laquelle est, chez eux, au contraire extrêmement déprimée.

A propos de la fixation, il y a lieu de noter que celle-ci serait renforcée, dans certains cas du moins, par l'existence de ligaments. Chez des *Carcharinidae*, J. J. THOMASSET (49) parle d'une cavité du milieu de la base (il s'agit, sans doute, du sillon médian), « destinée à recevoir l'insertion d'un ligament ».

2° A côté du rôle de la fixation, nous avons à considérer le

(48) Toutefois, il faut peut-être regarder la petite protubérance médio-externe existant chez *Eotorpedo* (CASIER, E., 1947 b, p. 23, fig. 10 dans le texte et pl. IV, fig. 4 b et d, *p.m.s.*) comme une réalisation partielle de l'accroissement en épaisseur de la région externe et comme jouant aussi un rôle auxiliaire dans la fixation (il y aurait, dans ce cas, homologie de ce caractère avec la crête médio-basale observée chez certaines formes du genre *Ginglymostoma*).

(49) THOMASSET, J. J., 1930, p. 78, tandis que CAWSTON, F. G. (1938, p. 576) signale que, chez *Carcharinus sorrah*, MÜLLER et HENLE, un muscle prendrait attache sur des crêtes, du côté externe (« there were ridges for the attachment of muscles in front of the teeth »).

double problème de la *succession* et de la *vascularisation* dentaires, auquel l'étude qui précède est de nature à apporter, je crois, une certaine contribution, l'architecture de l'élément basal de la dent étant le reflet de la conformation du système de vascularisation des files dentaires et supposant, par conséquent, une conformation correspondante.

La position des canaux et foramens nous permet, par exemple, de déduire celle des points de pénétration de vaisseaux afférents et des points de sortie de vaisseaux efférents, mais l'examen détaillé de cette question ne pouvant être envisagé ici dans le détail, je devrai me borner à indiquer les quelques points principaux s'imposant à l'attention :

La constitution de canaux bien définis indique celle de rameaux vasculaires également individualisés et l'apparition d'un sillon doit être la conséquence d'un isolement progressif de l'élément dentaire : au lieu de traverser la dent, le vaisseau médian lui est devenu tangent, inséré toutefois dans le sillon, lorsque celui-ci subsiste, et n'envoyant plus qu'une branche secondaire dans la dent.

Précédant cet état final, un premier stade correspondrait au stade anaulacorhize et ne montrerait pas de tendance, si ce n'est dans les formes intermédiaires comme *Synechodus*, à l'isolement des vaisseaux.

Un second état de l'évolution de la vascularisation, ainsi conçue, correspondrait au stade hémiaulacorhize de l'évolution de la racine avec la partie afférente seule libre. En ce qui concerne celle-ci, il est à noter quelques différences suivant les cas : chez *Squatina* la région antérieure ou externe de la face basilaire est déprimée. Il n'en est pas de même, nous l'avons vu, dans la forme préscyliorhinoïde du type squatinoïde (*Ginglymostoma*), où la dépression antérieure fait place à un épaississement progressif. Or, chez certaines espèces comme *G. magrebianum* CASIER (50), nous avons vu que l'épaississement épargne la région médiane et qu'il s'y manifeste la formation d'un sillon secondaire, tandis que, chez *G. thietensi* (WINKLER), également figuré précédemment (51), non seulement il n'y a pas de sillon, mais, dans certains cas, il y a au con-

(50) CASIER, E., 1947 b, pl. III, fig. 5 et fig. 5'b dans le texte.

(51) *Loc. cit.*, pl III, fig. 4.

traire un épaississement médian, déterminant la formation d'une crête médiane (52).

Il est à remarquer que la première disposition coïncide avec l'existence d'une forme bifide et la seconde avec celle d'une forme simple du tablier, faits paraissant indiquer une conformation différente de la vascularisation efférente, simple dans le premier cas, double dans le second.

Le deuxième cas étant accompagné de caractères plus évolués (53), il semble qu'il faille le regarder comme également plus avancé dans l'évolution (54).

Ici se pose donc le problème du raccordement des observations faites, en ce qui concerne la morphologie de l'élément radiculaire de la dent, dans ce type, avec la constitution, non étudiée à ma connaissance du moins, de la vascularisation dentaire (55), et les autres types nous fourniraient d'autres problèmes du même ordre.

Quant au caractère dont il a été question plus haut au sujet de la symétrie des dents symphysaires et de la dissymétrie plus ou moins forte des dents latérales, à savoir l'obliquité plus ou moins accusée de la ligne des foramens médians et central (ou du sillon, dans les formes au stade holaulacorhize), il est à attribuer à l'obliquité plus ou moins accusée des files dentaires et des vaisseaux qui le parcourent. Le cas d'*Heterodontus*, dont il a été question plus haut (p. 21, note 38) comme d'une exception à la règle, peut s'expliquer par le fait que les dents des rangées postérieures sont disposées de manière que leur face interne se trouve orientée dans un sens presque transversal

(52) *Loc. cit.*, pl. III, fig. 4 a (*cr*).

(53) Une espèce du Paléocène d'Afrique que j'ai décrite récemment, *Ginglymostoma dartevellei* (CASIER, E., 1946, p. 61, note 162), semble dériver de *G. africanum* LERICHE. Or celle-ci est à tablier double, tandis que *G. dartevellei* est à tablier simple.

(54) Peut-être la crête médiane est-elle représentée chez *Eotorpedo* par la petite protubérance médio-externe [CASIER, E., 1947 b, pl. IV, fig. 4 b et d (*p.m.e.*)] et, dans ce type, il n'y a pas de tablier, ou bien celui-ci se réduit à presque rien, les deux expansions latérales de la couronne ne devant certainement pas être regardées comme homologues du tablier.

(55) Ceux des divers travaux sur la structure dentaire que j'ai pu consulter ne m'ont pas fourni de renseignements à cet égard.

et que c'est apparemment l'incidence des vaisseaux qui détermine la position relative des foramens et des sillons par rapport à l'axe longitudinal de l'individu.

Les caractères morphologiques, en relation, d'une part, avec la fixation, d'autre part avec la vascularisation, se confondent parfois du fait de l'interdépendance des deux fonctions: c'est ainsi que la formation du sillon, dans les types hémiaulacorhize et holaulacorhize, est subordonnée à l'épaississement des régions de la partie basilaire situées de part et d'autre d'un vaisseau médian (et d'un ligament?). Dans les formes du mode bifide, l'architecture de la racine est, en effet, le résultat de l'influence de deux facteurs: a) épaississement, b) maintien d'une dépression (ou sillon), par suite de la présence d'un vaisseau (et d'un ligament?); de sorte que sont assurées à la fois la fixation et la nutrition de la dent, de la manière répondant le mieux aux diverses exigences éthologiques.

Et ceci me rappelle ce que j'ai dit au sujet de l'ébauche d'un sillon, supposé secondaire, de certaines formes du genre *Ginglymostoma*, à savoir l'impossibilité de décider s'il s'agit de l'ébauche d'un nouveau sillon ou d'un vestige du canal médio-externe mis à découvert et non complètement disparu, puisqu'en somme cette « ébauche du sillon » n'est en réalité que l'empreinte d'un rameau vasculaire qui n'a jamais cessé d'exister (56). Les canaux et sillons ne sont en fait que des solutions de continuité de l'ostéodentine formée autour de ces vaisseaux.

IV. — DONNÉES POUR LA PHYLOGÉNIE.

Les données acquises par l'étude qui précède constituent une base assez solide pour servir à l'échafaudage d'un tableau de l'évolution des principaux caractères observés, caractères portant, davantage que ceux des autres parties des dents et peut-être mieux que la plupart des autres éléments conservables à l'état fossile, l'empreinte de la Phylogénie.

Avant de chercher à fixer la valeur, à cet égard, des observations faites, il convient de jeter un coup d'œil sur certaines formes, les unes de passage, d'autres aberrantes, de même que sur quelques cas de pure convergence (57).

(56) Cf. p. 5, note 5.

(57) Le terme *formes* est pris ici dans son sens le plus large et s'applique aussi bien à des structures différentes, chez un même

Ce sont ces derniers cas que nous examinerons dès maintenant, de manière à les éliminer :

1° *Formes convergentes* :

Bien que relativement faciles à dépister, les convergences ont été parfois causes d'erreurs d'interprétation (58), aussi méritent-elles qu'on s'y attache quelque peu.

La forme pseudo-notidanoïde de la racine des *Scymnorhinidae*, nous l'avons vu, se ramène à un type plus évolué, au point de vue de la structure radriculaire, que le type notidanoïde, simple variante en somme du type hybodontoïde (59). Dans l'un comme dans l'autre cas, la forme de la racine résulte d'une compression dans le sens externe-interne.

Le genre *Anacorax* nous montre également une convergence, par compression de la racine, avec le type notidanoïde. Ici, toutefois, les rapports phylogéniques avec les *Notidanidae* seraient plus étroits, ces formes paraissant dériver directement du même type hybodontoïde et étant également au stade à foramens indifférenciés.

L'acquisition de la forme comprimée apparaît ainsi à trois reprises, au même stade anaulacorhize :

a) une première fois, avant individualisation des foramens et sans échancrement (type notidanoïde) ;

b) une deuxième fois, également avant individualisation des foramens, mais avec échancrement, dans le type spécial au genre *Anacorax* ;

c) une troisième fois enfin, avec échancrement et après différenciation des foramens, dans le type scymnoïde (*Scymnorhinidae*).

D'autres formes, appartenant à des types divers, ont en commun une forme très déprimée de la région externe de la racine. Il en résulte, chez elle, la disparition de la face externe de celle-ci et, dans ce cas, les foramens externes se trouvent reportés à la face basilaire, à proximité toutefois de son bord externe.

individu, qu'à celles caractérisant des genres ou d'autres groupes systématiques.

(58) Ce fut le cas pour *Isistius trituratorus* (T. C. WINKLER), pris par T. C. WINKLER pour une forme du genre *Corax* (= *Anacorax*).

(59) Cf. CASIER, E., 1947 a, p. 9, fig. 3 b et 1947 b, p. 7.

C'est ce que nous avons vu dans les genres *Squalus* (CASIER, E., 1947, b, pl. II, fig. 3b), *Heterodontus* (dents antérieures) [CASIER, E., 1947 a, fig. 1a (f.e.); 1947 b, fig. 2c (f.e.) et pl. III, fig. 1 (f.e.)] et *Etorpedo* (CASIER, E., 1947 b, fig. 10 (f.e.) et pl. IV, fig. 4).

Alors que, dans le cas des formes à racine comprimée dont il vient d'être question, la face basilaire est approximativement dans le plan de la face interne de la racine, sans limites précises de séparation, dans le cas des formes à racine déprimée, c'est l'inverse qui s'observe, et la face externe s'y confond virtuellement avec la face basilaire.

Dans le cas des dents antérieures de certains *Carcharinidae* du genre *Hemipristis*, c'est principalement la racine qui permet d'éviter leur confusion avec les éléments correspondants d'*Odontaspidae*, les caractères de la couronne étant encore plus ressemblants que ceux de la racine.

Je citerai encore, comme exemple de convergence, celui résultant de l'échancrement de la face basilaire (voir p. 14), échancrement qui, dans les groupes évolués, reste toutefois propre aux formes nectiques macrophages et accompagne un développement plus ou moins important de la couronne en hauteur.

A côté de ces cas de convergence normale, il existe aussi des cas de convergence par anomalie, par exemple celui des dents symphysaires surnuméraires de *Lamnidae* dont la racine peut être unifide et pseudo-anaulacorhize (36).

Il y a aussi convergence par anomalie dans le cas des dents de formes au stade holaulacorhize présentant une polyaulacorhizie anormale (voir p. 17).

En ce qui concerne la constance relative des caractères décrits ci-dessus il faut dire qu'il y a beaucoup de variabilité intraspécifique. La variabilité est grande aussi chez un même individu, non seulement suivant la position, mais aussi suivant les éléments considérés d'une même file dentaire (cette variabilité n'affecte toutefois pas le plan général). Lorsqu'il y a anomalie, le plus souvent celle-ci n'est pas bilatérale. En particulier, les anomalies qui affectent le tracé des canaux ne se présentent qu'unilatéralement (60).

(60) CASIER, E., 1947 b. La fig. 2 d de la pl. V montre ainsi, chez *Squatirhina lonzeensis* sp. nov., une division anormale du canal latéro-interne, bien visible grâce à sa mise à découvert par usure *post mortem*.

2° *Formes aberrantes:*

A côté des formes réalisant parfaitement les types, plutôt théoriques, qui ont été définis précédemment, il en est qui sont d'un caractère indépendant de l'évolution suivie par la racine en général et qui n'ont pas été à l'origine de nouvelles lignées (ex. : type torpédoïde).

La racine des *Scymnorhinidae* s'apparente directement aux formes hybodontoides, mais présente à la fois une tendance vers la forme squatoïde et une compression externe-interne analogue à celle subie par la même partie de la dent dans le type notidanoïde; autrement dit : t. scymnoïde = t. hybodontoïde-présquatoïde comprimé (convergence avec le type hybodontoïde comprimé ou notidanoïde), de sorte que c'est à la fois un type aberrant et une forme intermédiaire, à certains points de vue, entre les stades an- et hémiaulacorhize (cf. p. 11).

3° *Formes intermédiaires:*

Deux cas peuvent se présenter :

a) Formes intermédiaires se présentant, à côté de la forme typique, dans la dentition d'un même individu. Nous avons vu de ces cas au sujet des variations en rapport avec l'hétérodon-
tie et noté qu'il peut y avoir hétérotypie (voir p. 17).

b) Formes intermédiaires proprement dites. Ce sont celles auxquelles a été donné plus haut une dénomination double, rappelant, d'une part, l'appareil au type directement inférieur dans l'évolution et, d'autre part, la tendance vers la réalisation d'un type plus évolué: par exemple, le genre *Synechodus*, désigné comme appartenant à un type intermédiaire *hybodontoïde-présquatoïde*.

Autre exemple : si le genre *Ginglymostoma* a été considéré comme appartenant au type squatoïde, il s'écarte de la forme typique de celui-ci (*Squatina*) par l'épaississement important de la région externe de la racine, annonçant le type scyliorhinoïde, et certaines de ses espèces montrent, en outre, une tendance à la division de la racine en deux branches. C'est pourquoi, j'ai appelé ce type de structure type *squatoïde-présyliorhinoïde*, par opposition au type squatoïde proprement dit, représenté par le genre *Squatina*.

Les *Hypolophidae*, de leur côté, bien que nous montrant, en

principe, des caractères de formes rhinobatoïdes, comportent des formes nettement engagées dans l'évolution vers le type myliobatoïde, en ce qui concerne du moins la polyaulacorhizie.

Parmi les formes intermédiaires (qu'il ne faut pas nécessairement considérer comme phylogéniquement intermédiaires), il en est d'ailleurs qui sont plus ou moins avancées dans leur évolution, suivant les caractères considérés :

Le genre *Squatirhina* (61) en est un exemple, car, bien qu'au stade holaulacorhize par sa racine, il a conservé le tablier des formes squatinoides et la couronne est d'ailleurs restée assez analogue, dans son ensemble, à celle des *Squatinidae* (62).

Dans la catégorie des formes intermédiaires, il y a lieu de mentionner enfin celles constituées par les éléments dentaires appartenant à des formes juvéniles.

Parmi le matériel étudié, la plupart des éléments appartient à des individus adultes. La connaissance des éléments correspondants des formes juvéniles ne constitue que l'exception. Deux cas sont toutefois à citer en exemple :

1) Le premier, intéressant le type scyliorhinoïde, est celui des dents latérales postérieures d'*Odontaspidae* non adultes figurées dans la partie descriptive de cette étude (63). Ces dents présentent un sillon très marqué, analogue, à tous points de vue, à celui des formes de type scyliorhinoïde non altéré (*Scyliorhinus*, etc.), tandis que, dans les dents d'individus adultes, le sillon est plus ou moins effacé, même dans les files les plus reculées.

Nous sommes, dans ce cas, en présence de la résultante du concours de deux phénomènes :

a) retard dans l'évolution des éléments latéraux de la dentition, par rapport aux éléments antérieurs (gradient antéro-postérieur du degré d'évolution en raison inverse du gradient d'accroissement de l'angle de dissymétrie) ;

b) modification de ce gradient au cours de l'accroissement postembryonnaire (loi de SERRES!).

Nous aurons d'ailleurs l'occasion d'y faire appel au sujet de la Phylogénie.

(61) CASIER, E., 1947 b, p. 13, pl. V, fig. 2.

(62) Ce caractère est même conservé chez certains *Rajidae* qui, sont cependant des formes typiquement rhinobatoïdes.

(63) CASIER, E., 1947 b, pl. IV, fig. 3 a et b.

2) Le second cas à citer en exemple est celui des dents de *Platyrhina ypresiensis* CASIER, dont j'ai donné récemment la description (64) et chez lesquelles j'ai noté une différence notable entre celles de petite taille et les grandes, en ce qui concerne le développement des expansions médio-internes de la racine.

Enfin, certains types sont même, à certains points de vue, intermédiaires entre deux stades de l'évolution de la racine : nous avons vu, au sujet des formes aberrantes (p. 31) le cas du type scymnoïde qui, en même temps, est à un stade intermédiaire entre l'anaulacorhizie et l'hémiaulacorhizie.

Formes types et formes de passages nous ont permis une reconstitution de l'histoire de la racine dentaire dans tout le groupe des *Euselachii*. De l'observation des faits, semble devoir être tirée une règle générale : le caractère plus primitif des éléments latéraux dans un genre donné, par rapport aux antérieurs, et l'existence d'un gradient antéro-postérieur.

Dans les grandes lignes, le tableau que l'on peut à présent dresser de cette évolution nous montre, d'ailleurs, une coïncidence assez parfaite avec celui de la chronologie (tableau III) (65).

Il n'en est pas toujours de même en ce qui concerne les données phylogéniques généralement admises, ou du moins telles qu'elles sont interprétées par d'aucuns, et c'est pourquoi nous passerons rapidement en revue quelques cas encore sujets à discussion :

1) les *Notidanidae* constituent un groupe spécialisé au point de vue dentaire, dérivant directement du type hybodontoïde. Il en est de même des genres *Anacorax* (= *Corax* Ag.) et *Pseudocorax*, attribués par les uns aux *Lamnidae* (66) et regardés par d'autres comme des *Notidanidae* (= *Hexeptanchidae*) (67), mais les raisons que j'ai exposées précédemment (68)

(64) CASIER, E., 1946, p. 95, pl. II, fig. 5.

(65) Si ce n'est toutefois l'apparition tardive du type présquati-noïde par rapport à celle du type squati-noïde. Mais il est permis de supposer l'existence, dès le Jurassique, d'une forme présquati-noïde encore inconnue, du moins au point de vue de la racine dentaire.

(66) A. S. WOODWARD, 1889, p. 422; 1932, p. 77.

(67) LERICHE, M., 1929, p. 219.

(68) CASIER, E., 1947 b, p. 8.

Tableau III, donnant les relations phylogéniques des types dentai
 D. = Dévonien; C. P. = Carboniféro-Permien; T. = Trias; J. I.
 tacé inférieur; C. S. = Crétacé supérieur; Eo. = Eocène; Ol. =

Stades	Types	Familles
POLYAULA-CORHIZE	MYLIOBATOÏDE	{ Mobulidae Myliobatidae
HOLAULACORHIZE	TORPÉDINOÏDE	Torpedinidae
	RHINOBATOÏDE	{ Hypolophidae Dasyatidae Rajidae Pristidae Rhinoobatidae
	SCYLIORHINOÏDE	{ Carcharinidae Odontaspidae Lamnidae Scyliorhinidae
HÉMAULA-CORHIZE	SQUATINOÏDE { PRÉSCYLIORHINOÏDE PROPR. DIT	Orectolobidae Squatinae
ANAULACORHIZE	SCYMNÔÏDE	{ Scymnorinidae Squalidae
	PRÉSQUATINOÏDE	Synechodontidae
	HÉTÉRODONTE	Heterodontidae
	PSEUDO-SCYLIORHINOÏDE	Anacoridae
	NOTIDANOÏDE	Hexeptanchidae
	PROPR. DIT	Hybodontidae

(69) Pour accorder la nomenclature utilisée dans ce tableau avec celle proposée par L. BERTIN (1939), il y aurait lieu d'y apporter deux modifications : 1° au terme *Torpedinidae* (déjà utilisé plus haut, notamment au tableau II) devrait se substituer celui de *Torpedidae* (*loc. cit.* p. 7) et c'est donc type *torpédoïde* qu'il faudrait dire plutôt que t. *torpédinoïde*; 2° la famille des *Notidanidae* est représentée ici, à tort, par son synonyme *Hexeptanchidae*. A remarquer, en outre, que les *Orecto-*

me les font regarder comme étant dérivés du type hybodontoïde parallèlement avec les *Notidanidae* et comme représentant une famille à part (*Anacoracidae*).

2) Nous avons vu (p. 18) qu'il faut ranger les *Ptychodontidae* parmi les formes hybodontoïdes. On a pris autrefois ces Poissons pour des *Myliobatidae* (70), mais il n'y a là que convergence et ces familles sont en réalité aux deux stades extrêmes de l'évolution de la racine : le stade anaulacorhize, d'une part, et le stade polyaaulacorhize, de l'autre. Tout montre que la spécialisation a porté, dans le premier cas, sur les éléments latéraux de la dentition, et, dans le second cas, sur les éléments antérieurs, avec prépondérance, allant jusqu'à l'exclusivité, sur ceux des files symphysaires.

Ptychodontidae et *Myliobatidae* se trouvent ainsi, à double titre, à l'opposé les uns des autres et n'ont comme point commun qu'une forme dentaire convergente, témoignant d'une éthologie semblable. On doit considérer les *Ptychodontidae* comme des *Heterodontidae* chez lesquels la spécialisation des éléments latéraux de la dentition a été poussée à l'extrême et où les dents antérieures et symphysaires elles-mêmes ont évolué dans le sens de cette spécialisation, tout en gardant les traces de la progression de la lignée vers l'hémiaulacorhizie (71).

Ajoutons que les liens avec les *Heterodontidae* se sont confirmés déjà par l'accord des observations histologiques, les dents étant constituées dans les deux cas par de la syndentine (72).

3) Le genre *Ginglymostoma*, pris comme base de la description du type squatinoïde-préscyliorhinoïde, est placé par les uns dans la famille des *Scyliorhinidae* (73), par d'autres parmi les *Orectolobidae* (74) tandis que d'autres encore (75) en font le

(70) WOODWARD, A. S., 1889, p. 132.

(71) Le genre *Ptychodus* a d'ailleurs été placé dans les *Cestraciontidae* ou *Heterodontidae* (in ZITTEL, K. A., 1893, p. 77, notamment) avant d'être pris comme type d'une famille distincte (*Ptychodontidae*).

(72) THOMASSET, J. J., 1930, p. 136. Cet auteur ne donne toutefois que la constitution histologique des dents latérales. Il dit lui-même « en est-il de même des dents pointues qui sont en avant de sa mâchoire? »

(73) WOODWARD, A. S., 1932, p. 76. L. BERTIN (1939, p. 13) comprend tous les *Orectolobidae* dans la famille des *Scyliorhinidae*.

(74) WHITE, E. G., 1937, p. 36, fig. 17.

(75) JORDAN, D. S., 1923.

type d'une famille distincte, à laquelle ils donnent le nom de *Ginglymostomidae*. E. G. WHITE, qui a adopté leur classement parmi les *Orectolobidae*, attribue à cette famille l'origine des « *Carcharidae* » (76), mais non des *Carcharinidae* que l'auteur place, avec les « *Catulidae* » ou *Scyliorhinidae s. s.*, dans une toute autre lignée. Les caractères qui font de *Ginglymostoma* une forme de passage entre celles du type squatinoïde proprement dit et les *Scyliorhinidae* (ou *Catulidae*) et *Carcharinidae* (*s.l.* = *Galeorhinidae* + *Carcharinidae s.s.*) ne seraient donc pas d'une valeur phylétique et indiqueraient seulement, s'il faut accepter cette interprétation, une constitution morphologiquement intermédiaire (77).

4) Le genre *Squatirhina*, décrit dans la note précédente, est placé ici dans la famille des *Rhinobatidae* avec lesquels il présente le plus d'affinités, du moins en ce qui concerne sa racine dentaire, mais il semble se continuer par les *Rajidae*, dont certains seraient plus primitifs, par leurs couronnes, que les *Rhinobatidae* évolués. Cette forme ferait ainsi partie intégrante de la souche commune aux *Rajidae* et aux *Rhinobatidae*.

5) Selon J. J. THOMASSET (78), les Sélaciens squaloïdes peuvent se ranger en deux groupes, au point de vue de la microstructure dentaire :

- a) groupe des formes à noyaux d'ostéodentine,
 - b) groupe des formes à noyaux de pseudodentine,
- qu'il croit s'être développés parallèlement à partir du genre *Hybodus* et qui, selon lui, ne pourraient dériver l'un de l'autre, de sorte que, suivant cet auteur, les *Lamnidae*, appartenant au premier groupe, ne pourraient provenir des formes scyliorhinoïdes telles que les *Scyliorhinidae* et les *Carcharinidae*, qu'il place dans le deuxième groupe, et ils seraient issus, indépendamment de ceux-ci, du type hybodontoïde.

De fait, certains caractères sont de nature à rendre la racine dentaire des *Lamnidae* (*s. l.*, c'est-à-dire y compris les *Odon-*

(76) WHITE, E. G., 1937, tab. VI.

(77) Bien que plaçant le genre *Ginglymostoma* parmi les *Orectolobidae*, il ne faut nullement en déduire que j'attribue à tous les *Orectolobidae* les caractères décrits ici d'après ce seul genre. A noter, à ce propos, que *Ginglymostoma*, de même que *Nebrodes*, sont des formes primitives d'*Orectolobidae*.

(78) THOMASSET, J. J., 1930, p. 133.

taspidae) voisine de celle des *Hybodontidae*, disons même *pseudo-hybodontoïde* : la régression du sillon confère, en effet, à cette racine une anaulacorhizie secondaire. Mais, comme nous l'avons vu (p. 32) les dents latérales postérieures d'individus jeunes que j'ai examinées montrent un sillon parfaitement constitué, indiquant un passage par le stade holaulacorhizie (79), et ce fait plaide en faveur du rattachement des *Lamnidae* au groupe des formes scyliorhinoïdes, au sens que j'ai défini (80).

D'autre part, la famille des *Carcharinidae* nous montre une semblable réduction du sillon, notamment dans le genre *Carcharinus*.

Le type torpédoïde, étudié sur *Eotorpedo hilgendorfi* (JAEKEL) (81), nous a montré, de même, une anaulacorhizie secondaire par régression du sillon et c'est un dérivé du type rhinobatoïde.

6) C'est aussi à ce dernier type qu'il faut rattacher le genre crétacique *Parapalacobates*, pris par W. WEILER (82) pour un Hétérodontidé, en raison de sa structure histologique, tandis que A. S. WOODWARD (83) lui a reconnu depuis, toutefois avec doute, une place parmi les *Trygonidae* (= *Dasyatidae*).

Si la couronne a pu faire croire qu'il s'agissait d'un Hétérodontidé, c'est aussi parce qu'elle présente une crête analogue à celle existant dans ce genre, mais il s'agit là d'un caractère primitif qui n'est pas propre aux *Heterodontidae*.

De son côté, la racine me paraît s'apparenter aux formes prémyliobatoïdes du type rhinobatoïde et plus particulièrement à celle des *Hypolophidae*.

Certaines formes de passage, au point de vue dentaire (généralement le seul connu, dans le cas des formes éteintes), sont d'un classement difficile dans les familles connues, aussi bien que dans les types avec lesquels elles nous montrent plus ou moins

(79) CASIER, E., 1947 b, pl. IV, fig. 3 a-b. Dans les dents figurées, le sillon est encore très semblable à celui des formes de type scyliorhinoïde proprement dit et notamment des *Scyliorhinidae*.

(80) D'après certains auteurs, les « *Isuridae* » (= *Lamnidae* s.s.) proviennent des *Orectolobidae*, tandis que les *Catulidae* (= *Scyliorhinidae*) ont donné naissance aux *Carcharinidae* (cf. P. DE SAINT-SEINE, 1946, p. 673).

(81) CASIER, E., 1947 b, p. 22, pl. IV, fig. 4 a-e et fig. 10 dans le texte.

(82) WEILER, W., 1930, p. 16.

(83) WOODWARD, A. S., 1932, p. 83.

d'affinités (84). Il en est ainsi pour *Synechodus* qui n'est pas un Hétérodontidé à proprement parler, mais une forme morphologiquement intermédiaire, au point de vue qui nous occupe, entre les *Heterodontidae* et les *Squatinidae*. Nous venons de voir l'incertitude subsistant aussi quant au classement, parmi les *Rhinobatidae*, du genre *Squatirhina* qui constitue également une telle forme de passage.

Seul de tous les types, le type Hybodontoïde est éteint, et encore peut-il être regardé comme représenté dans la nature actuelle par les types notidanoïde et hétérodonte qui n'en sont que des variantes (85), représentant, du fait même, le stade anaulacorhize. D'autre part, toutes les familles éteintes appartiennent à des types à ce stade (86).

V. — REMARQUES SUR LA MORPHOLOGIE DANS SES RAPPORTS AVEC L'ÉTHOLOGIE.

Au point de vue éthologique, les types les plus primitifs semblent correspondre à des groupes hétérogènes. C'est ainsi qu'au type hybodontoïde, le plus ancien, appartiennent des genres nettement benthiques et conchyphages comme les *Ptychodontidae* ou franchement nectiques et macrophages comme les *Notidaniidae* et les *Anacoracidae*. Il convient toutefois de rappeler que ces formes sont, en quelque sorte, des variantes (plus ou moins aberrantes) de ce type auxquelles j'ai donné plus haut la valeur de types distincts.

Ces formes sont au stade anaulacorhize.

Aux stades plus avancés correspondent des types nettement spécialisés dans le sens d'une éthologie déterminée :

a) Au stade hémiaulacorhize on trouve déjà, à côté des *Squatinidae* benthiques, les *Orectolobidae* engagés vers une vie nectique et macrophage.

b) Au stade holaulacorhize s'apparentent des formes nettement spécialisées suivant deux courants et les deux types principaux qui lui sont attribuables nous montrent, dès leur origine, une spécialisation très nette vers des modes de vie essentiellement différents, bien qu'ils dérivent tous deux du type squatinoïde. Ce sont les types scyliorhinoïde et rhinobatoïde.

(84) En somme, ces formes présentent simultanément les caractères répartis dans les formes qui leur succéderont.

(85) Cf. CASIER, E., 1947 a, p. 9; 1947 b, p. 7.

(86) Je n'ai pu toutefois étudier de formes de la famille éteinte des *Protospinacidae*.

Dans leur faciès primitif, ces deux types présentent encore une ressemblance très grande, mais ils évoluent ensuite, l'un vers les formes de racines étendues en largeur qui caractérisent les formes benthiques les plus spécialisées du groupe des *Hypotremata*, l'autre vers les formes de racines développées surtout dans le sens vertical et correspondant à la dentition des formes nectiques entrant dans la constitution du groupe des *Pleurotremata* (voir p. 24).

Tableau IV, donnant les relations phylogéniques des types principaux de racines dentaires d'*Euselachii* et la répartition éthologique des formes évoluées de cet ordre prises comme exemple.

Stades	Types représentés par des formes benthiques et conchyphages	Types représentés par des formes nectiques et macrophages (87)
POLY-AULACORHIZE	t. myliobatoïde (<i>Myliobatidae</i>) ↑ (<i>Mobulidae</i>)	
HOL-AULACORHIZE	[t. rhinobatoïde-prémlyliobatoïde] ↑ (<i>Hypolophidae</i>) t. rhinobatoïde (<i>Rhinobatidae</i> , <i>Rajidae</i> , <i>Pristidae</i> , <i>Dasyatidae</i>)	t. scyliorhinoïde anaulacorhize secondaire (<i>Lamnidae</i> , <i>Odontaspidae</i>) ↑ t. scyliorhinoïde s.s. (<i>Scyliorhinidae</i> (88) <i>Carcharidae</i>)
HÉMI-AULACORHIZE		[t. squatoïde-préscyliorhinoïde] (<i>Ginglymostoma</i>) ↑ t. squatoïde (<i>Squatinae</i>)
AN-AULACORHIZE	t. hétérodonte (<i>Heterodontidae</i> † <i>Ptychodontidae</i>) ↑ t. hybodontoïde s. s. († <i>Hybodontidae</i>)	t. scymnoïde (<i>Scymnorhinidae</i> <i>Squalidae</i>) ↑ (t. hybodontoïde-présquatoïde) († <i>Synechodus</i>) ↑ t. hybodontoïde échancré († <i>Anacoracidae</i>) ↑ t. notidanoïde (<i>Hexeptanchidae</i>)

(87) Ou secondairement microphages [*Cetorhinus*, que je n'ai pas examiné, mais qui est compris ici dans la famille des *Lamnidae*, alors que, avec les auteurs modernes, il convient d'en faire le type d'une famille distincte (cf. BERTIN, L., 1939, p. 17)].

(88) Les *Scyliorhinidae* sont encore benthiques, mais leur dentition, comme d'ailleurs leur allure générale, annoncent celles des formes nectiques macrophages.

Enfin, du premier des deux groupes dérive le stade polyaulacorhize, représenté par des formes essentiellement benthiques et conchyphages.

Nous avons donc le tableau ci-contre (tableau IV).

Les formes aux stades an- et hémiaulacorhize y occupent une position destinée à mettre en évidence leur éthologie réelle ou probable, en supposant, pour les formes éteintes, une identité de celle-ci avec celle des formes avec lesquelles elles présentent une certaine convergence [par exemple les *Ptychodontidae* avec les *Myliobatidae* (voir p. 36)].

VI. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

L'étude qui se termine ici ne constitue, certes, qu'un essai, mais, du moins, aura-t-elle eu pour résultat d'apporter la solution à certains problèmes et, en outre, d'ouvrir la voie à des recherches ultérieures, dont certaines sortent trop du cadre des recherches paléontologiques pour qu'il soit permis de les aborder dans un travail de ce genre.

Voyons successivement ces deux points :

1° *Buts atteints* :

a) Le plus important de ceux-ci est une meilleure connaissance de la morphologie de la racine dentaire des Euselaciens fossiles et vivants, les caractères se trouvant précisés pour chaque type et les données acquises constituant, en particulier, une base plus solide pour l'étude descriptive et l'établissement de diagnostics, avec emploi d'une terminologie adéquate.

b) L'étude des stades évolutifs nous fournit, d'autre part, quelques données en ce qui concerne les affinités de formes peu connues, tant éteintes que vivantes, et est susceptible d'ouvrir de nouveaux horizons au regard de la Phylogénie. Considéré sous cet angle, le problème de l'évolution de la dentition des *Euselachii* nous apparaît déjà plus net que par le passé.

c) L'occasion m'a été donnée de décrire quelques formes nouvelles et de procéder à une rectification de détermination.

d) Quelques conclusions d'ordre général peuvent être tirées des observations faites en ce qui concerne l'évolution des formes :

C'est d'abord le fait que, dans un groupe donné, la racine pré-

sente plus de constance que la couronne, bien qu'il y ait, dans les deux cas, influence du polymorphisme.

Le fait le plus important est le retard, dans l'évolution de la racine, des éléments les plus reculés de la dentition par rapport aux plus antérieurs et celà, même dans les cas où la spécialisation a porté surtout sur les éléments latéraux et nous avons vu l'existence d'un gradient antéro-postérieur d'accroissement de ce retard.

Un autre fait à souligner, c'est le retard de la couronne dans l'évolution d'une lignée par rapport à la racine. Nous l'avons vu chez les *Rhinobatidae* et il en est de même chez certains *Rajidae*, de même que dans d'autres groupes.

Notons encore que la spécialisation peut avoir pour effet une homogénéisation de dentitions hétérotypiques.

2° Recherches corrélatives à envisager :

a) Dans cet essai, je m'en suis tenu à l'examen des formes les plus classiques, mais il y aurait lieu d'étendre l'étude détaillée à d'autres genres qui, pour être moins connus, n'en présentent pas moins un réel intérêt, en ce qu'ils sont susceptibles de nous éclairer sur des affinités restées douteuses ou même tout à fait ignorées.

En effet, quelques *Euselachii* n'ont pas été considérés dans cette étude. Ce sont notamment, parmi les formes paléozoïques, les *Edestidae*; parmi les genres mésozoïques, des formes encore peu connues, *Phorcynis*, *Cyclobatis*, etc. Il en est même parmi les formes encore actuelles: des *Orectolobidae*, qu'il y aurait lieu d'examiner au point de vue de la racine dentaire, etc.

b) D'autre part, les considérations émises dans les paragraphes qui précèdent nous indiquent l'orientation à donner à l'examen de certaines questions.

Au point de vue morphologique, il ne nous ont en effet montré qu'une résultante de l'évolution du système vasculaire desservant les files dentaires. La plupart des groupes étudiés étant encore représentés dans la nature actuelle, il ne serait pas impossible, à priori, d'en faire l'étude, encore que la réalisation d'un tel projet suppose de réelles difficultés d'ordre technique.

Des recherches sur l'irrigation dentaire des *Euselachii* à divers stades rendraient possible une compréhension plus grande des faits exposés ici et permettraient un essai de synthèse des no-

tions acquises jusqu'ici, au triple point de vue anatomique, histologique et embryologique.

c) C'est aussi par l'étude de formes actuelles que pourraient être précisées les variations que subissent les caractères, non seulement dans une même espèce, chez des individus différents (de façon à déterminer la valeur de ces caractères pour la systématique), mais aussi celle des caractères existant chez un même individu en raison de la spécialisation différente, ou différemment accentuée, des files dentaires. Il conviendrait, pour cela, d'appliquer les recherches à des séries importantes. En effet, le problème posé par la variabilité serait à résoudre par la biométrie appliquée aux caractères maintenant définis. En particulier, l'examen statistique des fluctuations du

rapport $\frac{\text{longueur}}{\text{largeur}}$ de la face basilaire permettrait l'établis-

sement d'une courbe individuelle et, par application à un grand nombre d'individus, d'une courbe spécifique moyenne (89).

En outre, il y aurait lieu de rechercher les corrélations pouvant exister entre ces données et celles relatives aux fluctuations intraspécifiques et individuelles de l'angle de dissymétrie défini plus haut (90).

Il y aurait lieu de joindre à ces observations celles qui pourraient être faites sur des individus d'âges différents. En ce qui concerne les formes actuelles, tout au moins les plus courantes, il serait relativement facile de faire des relevés statistiques sur les variations dues à l'accroissement en taille, au cours du développement postembryonnaire.

d) Enfin, une étude conjointe de l'évolution de la couronne et de la racine s'impose, en considérant l'évolution de chacun des deux éléments dans un même groupe.

Il ne pouvait malheureusement être question, dans le cadre de cette note, de faire plus que d'indiquer les divers points pouvant donner lieu à des recherches connexes. La portée de celles-ci serait de fournir une base plus stable encore à l'étude

(89) Les moyennes pourraient être utilement inscrites en indices à la suite des symboles entrant dans la composition des formules dentaires.

(90) Voir p. 21, fig. 4, α .

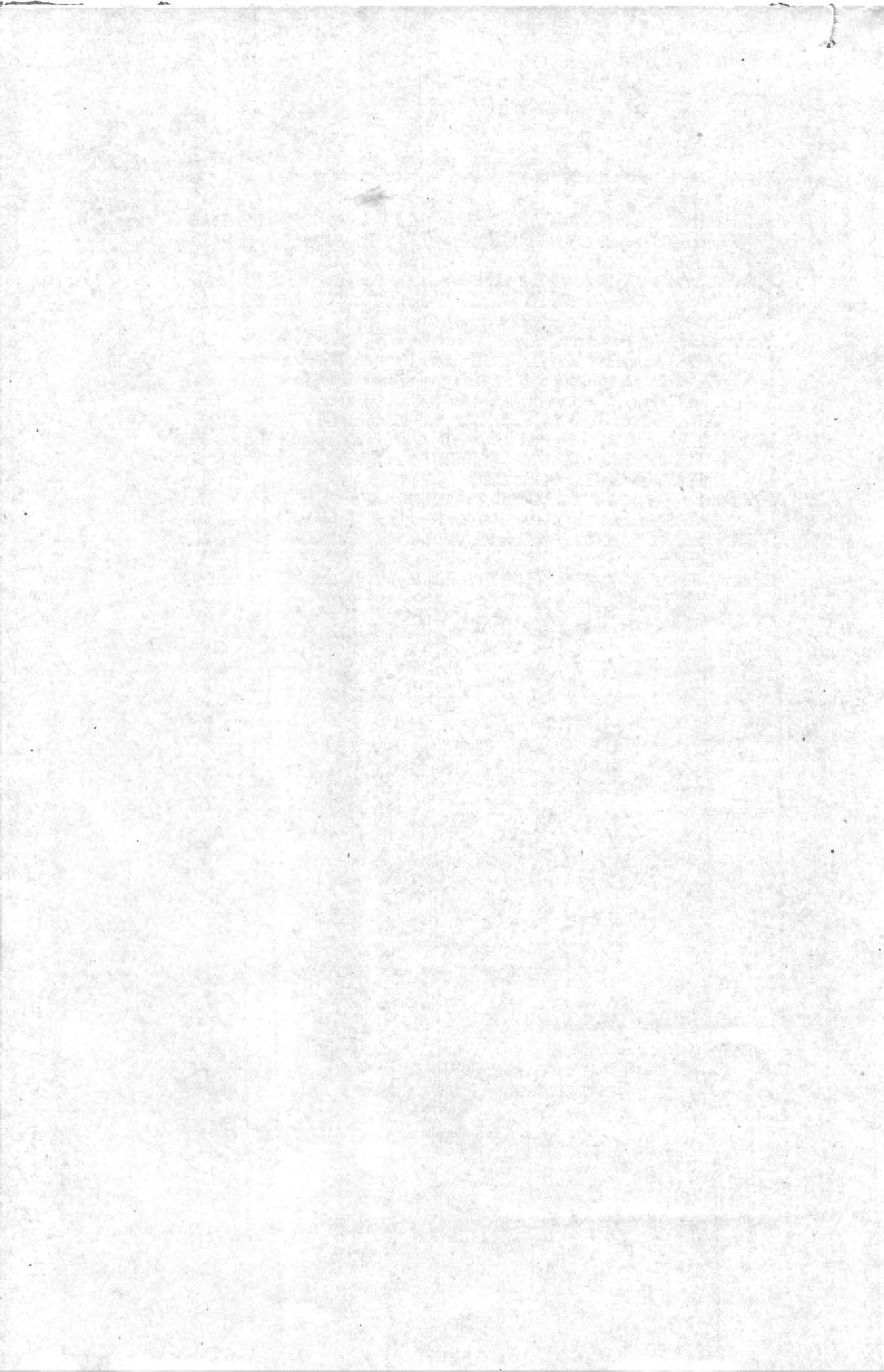
des formes fossiles, bien souvent connues seulement par les dents, en même temps que de renforcer la connaissance des formes actuelles auxquelles il aura éventuellement été fait appel. Ce serait peut-être le principal résultat atteint par ce travail d'avoir suscité des recherches de cet ordre.

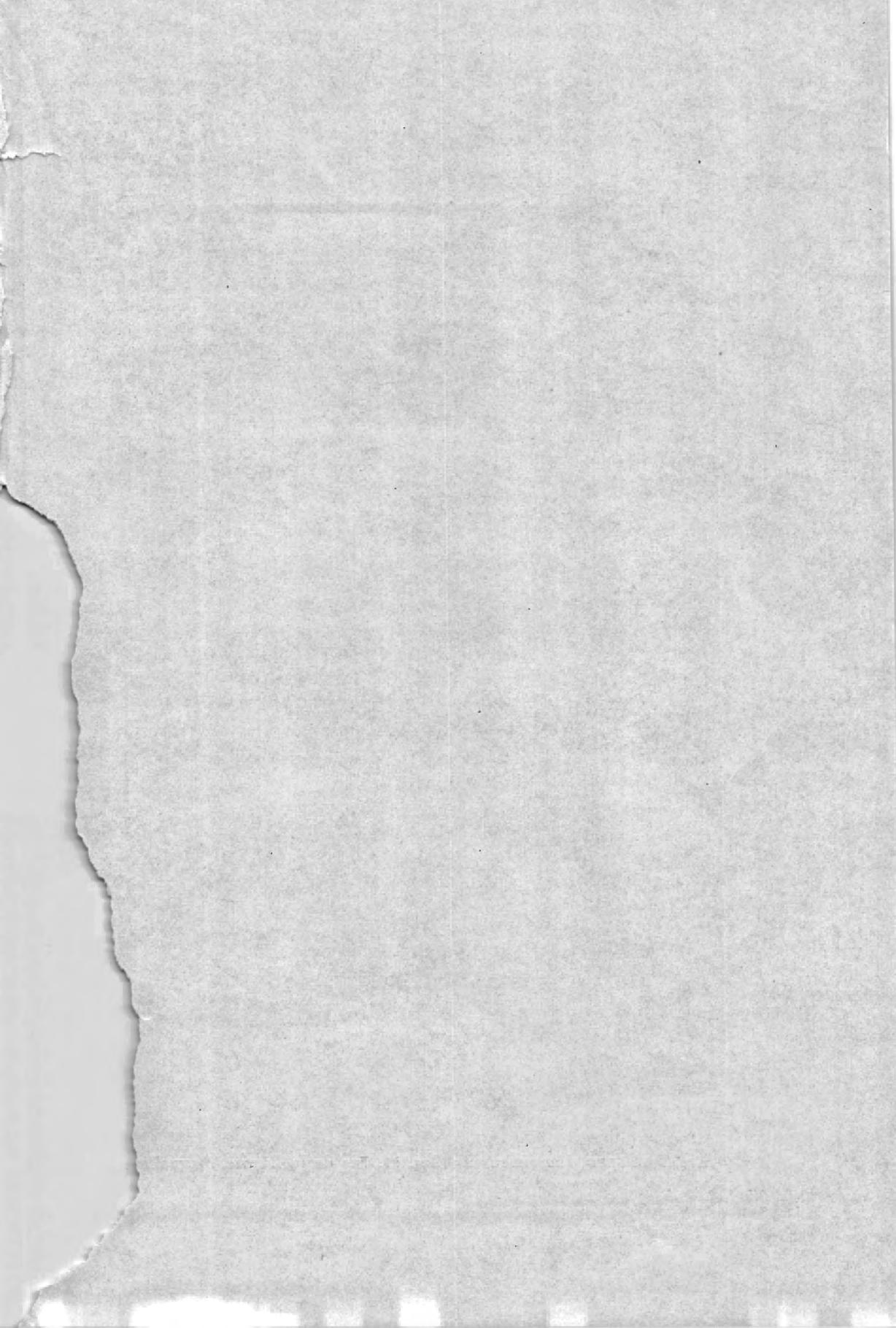
MUSÉE ROYAL D'HISTOIRE NATURELLE DE BELGIQUE.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

- BERTIN, L., 1939, *Essai de classification et de nomenclature des Poissons de la Sous-classe des Sélaciens*. (Bull. Inst. océanogr. Monaco, n° 775.)
- CASIER, E., 1943, *Contributions à l'étude des Poissons fossiles de la Belgique*. IV. *Observations sur la faune du Landénien*. (Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg., t. XIX, n° 36.)
- CASIER, E., 1946, *La faune ichthyologique de l'Yprésien de la Belgique*. (Mém. Mus. roy. Hist. nat. Belg., n° 104, pp. 1-267, pl. I-VI, 19 fig. dans le texte.)
- CASIER, E., 1947 a, *Constitution et évolution de la racine dentaire des Euselachii*. I. *Note préliminaire*. (Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg., t. XXIII, n° 13.)
- CASIER, E., 1947 b, *Constitution...* II. *Etude comparative des types*. (Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg., t. XXIII, n° 14.)
- CAWSTON, F. G., 1938, *Succession of teeth in Sharks, Selachii*. (British Dental Journal, 65, pp. 573-580.)
- DARTEVELLE, E. et CASIER, E., 1943, *Les Poissons fossiles du Bas-Congo et des régions voisines*. — *Première partie. Les gisements de Poissons fossiles*. — *Description des Elasmobranches*. (Ann. Mus. Congo belge, Géol., Pal., Min., série III, t. II, fasc. I, pp. 1-200, pl. I-XVI.)
- GUDGER, E. W., 1937, *Abnormal Dentition in Sharks, Selachii*. (Ann. Mus. Nat. Hist., 73, Art. 2, pp. 249-280.)
- JORDAN, D. S., 1923, *A Classification of Fishes* [Stanford Univ. (California)].
- LERICHE, M., 1905, *Les Poissons éocènes de la Belgique*. [Mém. Mus. roy. Hist. nat. Belg., t. III (n° 11)].
- LERICHE, M., 1913, *Les Poissons paléocènes de Landana (Congo). Les gisements de Poissons paléocènes et éocènes de la côte occidentale d'Afrique*. (Ann. Mus. Congo belge, Géol., Pal., Min., sér. III, t. I, fasc. I, pp. 67-92, pl. VIII-X.)
- LERICHE, M., 1929, *Les Poissons du Crétacé marin de la Belgique et du Limbourg hollandais (note préliminaire). Les résultats stratigraphiques de leur étude*. (Bull. Soc. belge Géol., Pal., Hydr., tome XXXVII (1927), pp. 199 à 299.)

- SAINT-SEINE, P. DE, 1946, *Les Squales de Cerin (Ain) et l'origine des Squales de l'Ordre des Galea*. (C. R. Séances Acad. Sc. Paris, t. 222, n° 12, 18 mars 1946, pp. 673-674.)
- THOMASSET, J. J., 1930, *Recherches sur les tissus dentaires des Poissons fossiles*. (Arch. Anat., Hist. Embr., t. XI, (Strasbourg), pp. 6-153, 60 fig. dans le texte.)
- WEILER, W. in STROMER, E. et WEILER, W., 1930, *Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Agyptens. VI. Beschreibung von Wirbeltier — Resten aus dem Nubischen Sandsteine Oberägyptens, etc.* (Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math. NaturW. Abt. n. f. 7, pp. 1-42, tab. I-IV.)
- WHITE, E. G., 1937, *Interrelationship of the Elasmobranchs with a Key to the Order Galea*. (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. LXXIV, Art. II, pp. 25-138.)
- WOODWARD, A. S., 1889, *Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum. (Natural History)*, vol. I (London).
- WOODWARD, A. S., 1932, in ZITTEL, *Text-book of Palaeontology. II.* (London.)
- ZITTEL, K. A., 1893, *Traité de Paléontologie*, p. 1, t. III (Paris).
-





AD. GOEMAERE Imprimeur du Roi, 21, rue de la Limite, Bruxelles