

TABLEAU 3. — TABLEAU GÉNÉRAL DE LA FAUNE MAMMALIENNE

NIVEAUX STRATIGRAPHIQUES	PALÉOCÈNE MOYEN D'ALLEMAGNE	CERNAYSIEN FRANÇAIS = Paléocène supérieur	LANDÉNIEN CONTINENTAL BELGE = fin du Paléocène supérieur
PRINCIPAUX GISEMENTS	Walbeck	Cernay, Berru, Rilly	Dormaal, Erquelinnes (Jeumont), Leval (?), Vinalmont (?), Orp-le-Grand (?)
FAUNE MAMMALIENNE			
MULTITUBERCULÉS	—	×	—
MARSUPIAUX :			
<i>Alacodon</i>	—	—	×
<i>Peratherium</i>	—	—	×
Genre et espèce indét.	—	×	—
INSECTIVORES :			
<i>Nycticonodon</i>	—	—	×
<i>Adunator</i>	×	×	—
<i>Adapisoriculus</i>	—	×	—
<i>Adapisoriculus</i> ?	×	—	—
<i>Diaphyodectes</i>	×	—	—
<i>Adapisorex</i>	×	×	—
<i>Pagonomus</i>	×	×	—
<i>Bessoecetor</i> ?	—	×	—
<i>Remiculus</i>	—	×	—
Erinacéoidé indét.	—	×	—
« <i>Gypsonictops</i> »	—	—	×
<i>Androsorex</i>	—	—	×
<i>Palaeosinopa</i> ?	—	—	—
<i>Entomolestes</i>	—	—	—
Géolabidiné indét.	—	—	—
Amphilémuriné indét.	—	—	—
Mixodectidé indét.	—	—	—
Insectivores indét.	—	—	×
CHIROPTÈRES :			
<i>Palaeochiropteryx</i>	—	—	—
<i>Archaeonycteris</i>	—	—	—
Genre indét.	—	—	—
PRIMATES :			
<i>Plesiadapis</i>	×	×	×
Plesiadapidé indét.	—	—	—
<i>Chiromyoides</i>	—	×	—
<i>Berruvius</i>	—	×	—

N. B. : 1) Dans un but de simplification et sans préjuger de certaines orientations systématiques, il nous a paru indiqué d'appliquer dans ses grandes lignes, la classification de D. E. RUSSELL (1968).

Certaines difficultés persistent pour les Carnassiers, les Primates et les Créodontes.

2) *Spaniella* d'Espagne.

3) Palette près d'Aix est indéniablement yprésien. Nous l'avons placé à la limite, Sparnacien-Cuisien.

PALÉOCÈNE ET DE L'ÉOCÈNE INFÉRIEUR, ANGLO-FRANCO-GERMANO-BELGE.

SARNACIEN FRANÇAIS	CUISIEN FRANÇAIS	LANDÉNIEN ESTUARIEN BRITANNIQUE =fin du Paléocène supérieur	SARNACIEN BRITANNIQUE	CUISIEN BRITANNIQUE
Meudon, Épernay, Mutigny, Pourcy, Avenay, Condé-en-Brie, etc.	Épernay (Sables à Unios et Térédines), Palette (?)	Croydon, Dulwich, Sydenham	Abbey Wood, Kyson, Bennet's End, Herne Bay, Watford Heath Kiln	London Clay (Sheppey) à position douteuse
x	—	—	—	—
—	—	—	—	—
—	—	—	x	—
			—	—
—	—	—	—	—
—	—	—	—	—
—	—	—	—	—
—	—	—	—	—
—	—	—	—	—
—	—	—	—	—
—	—	—	—	—
—	—	—	—	—
—	—	—	—	—
—	—	—	—	—
—	—	—	—	—
—	—	—	—	—
,	—	—	x	—
—	—	—	—	—
—	—	—	—	—
—	—	—	—	—
—	—	—	—	—
, ,	x	—	—	—
—	—	—	x	—
x	—	—	—	—
x	—	—	—	—
—	—	—	—	—
x	—	—	—	—

NIVEAUX STRATIGRAPHIQUES	PALÉOCÈNE MOYEN D'ALLEMAGNE	CERNAYSIEN FRANÇAIS = Paléocène supérieur	LANDÉNIEN CONTINENTAL BELGE = fin du Paléocène supérieur
PRINCIPAUX GISEMENTS	Walbeck	Cernay, Berru, Rilly	Dormaal, Erquelinnes (Jeumont), Leval Vinalmont (?), Orp-le-Grand (?)
Prosimien indét.	—	×	—
<i>Saxonella</i>	×	—	—
<i>Teilhardina</i>	—	—	×
<i>Platychoerops</i>	—	—	—
<i>Pelycodus</i> = <i>Cantius</i> d'après D.E. RUSSELL (67-68)	—	—	—
<i>Phenacolemur</i>	—	—	—
<i>Protoadapis</i>	—	—	—
<i>Dormaalius</i>	—	—	×
<i>Echiromys</i>	—	—	×
<i>Heterohyus</i>	—	—	×
<i>Adapis</i>	—	—	×
PANTODONTES :			
<i>Coryphodon</i>	—	—	×
CONDYLARTHRES :			
<i>Arctocyon</i>	×	—	—
<i>Arctocyonides</i>	×	×	—
<i>Mentoclaenodon</i>	×	—	—
<i>Arctocyonidé</i> indét.	—	×	×
<i>Landenodon</i>	—	—	×
<i>Chriacus</i> ?	—	—	×
<i>Dissacus</i>	—	—	—
<i>Pachyaena</i>	—	—	—
<i>Paratricuspodon</i>	—	—	—
<i>Tricuspidon</i>	—	—	—
<i>Louisina</i>	×	×	—
<i>Paschatherium</i>	—	×	×
<i>Hyopsodontidé</i> indét.	—	×	—
<i>Hyopsodus</i>	—	—	×
<i>Pleuraspidotherium</i>	—	×	—
<i>Orthaspidotherium</i>	—	—	—
<i>Phenacodus</i>	—	—	—
<i>Spaniella</i>	—	—	—
CRÉODONTES :			
<i>Abolylestes</i>	×	×	—
<i>Didelphodus</i>	—	—	—
cf. <i>Oxyaena</i>	—	—	—
<i>Oxyaena</i> ?	—	—	×
<i>Palaeonictis</i>	—	—	—
<i>Tritemnodon</i> ?	—	—	—
<i>Prototomus</i>	—	—	—

SPARNACIEN FRANÇAIS	CUISIEN FRANÇAIS	LANDÉNIEN ESTUARIEN BRITANNIQUE = fin du Paléocène supérieur	SPARNACIEN BRITANNIQUE	CUISIEN BRITANNIQUE
Meudon, Épernay, Mutigny, Pourcy, Avenay, Condé-en-Brie, etc.	Épernay (Sables à Unios et Térédines), Palette (?)	Croydon, Dulwich, Sydenham	Abbey Wood, Kyson, Bennet's End, Herne Bay, Watford Heath Kiln	London Clay (Sheppey) à position douteuse
×	—	—	—	—
—	—	—	—	—
×	—	—	—	—
×	×	—	—	—
×	×	—	×	—
×	×	—	—	—
×	×	—	—	—
—	—	—	—	—
×	×	—	—	—
×	×	—	—	—
×	×	—	—	—
—	—	—	—	—
×	×	—	×	—
—	—	—	—	—
×	—	×	×	—
—	—	—	—	—
—	—	—	—	—
—	—	—	—	—
×	—	—	—	—
—	—	—	—	—
—	—	—	—	—
×	—	—	—	—
—	—	—	—	—
—	—	—	—	—
×	—	—	—	—
—	—	—	—	—
—	—	—	—	—
×	—	—	—	—
×	—	—	—	—
—	—	—	—	—
×	—	—	—	—
×	—	—	—	—
×	—	—	—	—
×	—	—	—	—

NIVEAUX STRATIGRAPHIQUES	PALÉOCÈNE MOYEN D'ALLEMAGNE	CERNAYSIEN FRANÇAIS = Paléocène supérieur	LANDÉNIEN CONTINENTAL BELGE = fin du Paléocène supérieur
PRINCIPAUX GISEMENTS	Walbeck	Cernay, Berru, Rilly	Dormaal, Erquelinnes (Jeumont), Leval (?), Vinalmont (?), Orp-le-Grand (?)
<i>« Sinopa »</i>	—	—	—
<i>Proviverra</i>	—	—	—
<i>Prodissopsalis</i>	—	—	—
cf. <i>Prolymnocyon</i>	—	—	—
Proviverrinés	—	—	×
Créodonte i.s.	—	—	×
CARNIVORES :			
<i>Miacis</i>	—	—	—
<i>Vulpavus</i> ?	—	—	—
n. gen. cf. <i>Viverravus</i>	—	—	—
<i>Didymictis</i>	—	—	—
Miacidés indét.	—	—	—
RONGEURS :			
<i>Paramys</i>	—	—	—
<i>Pseudoparamys</i>	—	—	—
<i>Microparamys</i>	—	—	—
<i>Reithroparamys lousi</i> — <i>Meldimys lousi</i>	—	—	—
<i>Reithroparamys thaleri</i> — Genre indéterminé A ..	—	—	—
<i>Ailuravus</i>	—	—	—
<i>Masillamys</i>	—	—	—
Genre indéterminé B	—	—	—
DERMOPTÈRES :			
Plagioménidé n. gen.	—	—	—
TILLODONTES :			
<i>Esthonyx</i>	—	—	—
PÉRISSODACTYLES :			
<i>Hyracotherium</i>	—	—	—
Hyracothérien	—	—	—
<i>Propachynolophus</i>	—	—	(?)
<i>Lophiaspis</i>	—	—	—
<i>Hyrachyus</i>	—	—	—
<i>Lophiodon</i>	—	—	—
ARTIODACTYLES :			
<i>Protodichobune</i>	—	—	(?)
<i>Microhyus</i>	—	—	×
Artiodactyle indét.	—	—	—

SPARNACIEN FRANÇAIS	CUISIEN FRANÇAIS	LANDÉNIEN ESTUARIEN BRITANNIQUE = fin du Paléocène supérieur	SPARNACIEN BRITANNIQUE	CUISIEN BRITANNIQUE
Meudon, Épernay, Mutigny, Pourcy, Avenay, Condé-en-Brie, etc.	Épernay (Sables à Unios et Térédines), Palette (?)	Croydon, Dulwich, Sydenham	Abbey Wood, Kyson, Bennet's End, Herne Bay, Watford Heath Kiln	London Clay (Sheppey) à position doutense
—	×	—	—	—
×	×	—	—	—
×	×	—	—	—
×	—	—	—	—
—	—	—	—	—
—	—	—	—	—
×	×	—	—	—
×	—	—	—	—
×	—	—	—	—
×	—	—	—	—
×	×	—	—	—
×	—	—	—	—
×	—	—	—	—
×	—	—	—	—
×	—	—	—	—
—	×	—	—	—
—	—	—	—	—
×	—	—	—	—
×	—	—	—	—
×	—	—	—	—
×	—	—	—	—
—	×	—	—	—
—	—	—	—	—
×	×	—	×	—
—	—	—	—	—
—	×	—	—	—
×	×	—	—	—
×	×	—	—	—
—	×	—	—	—
×	×	—	—	—
×	—	—	—	—
—	×	—	—	—

TABLEAU 4.
RÉPARTITION BIOSTRATIGRAPHIQUE DES MAMMIFÈRES EUROPÉENS DU PALÉOCÈNE MOYEN
A L'YPRÉSIE.

Paléocène inférieur	Paléocène moyen tardif (Walbeck)	Paléocène supérieur (Cernay, Rilly, Berru)	Paléocène terminal belge et britannique	Sparnacien français et britannique	Cuisien français et britannique (London Clay ?)	
						Multituberculés
						<i>Diaphyodectes</i>
						<i>Adapisoriculus</i> ?
						<i>Saxonella</i>
						<i>Mentoclaenodon</i>
						<i>Paratricuspodon</i>
						<i>Adunator</i>
						<i>Adapisorex</i>
						<i>Pagonomus</i>
						<i>Arctocyon</i>
						<i>Louisina</i>
						<i>Aboletylestes</i>
						<i>Arctocyonides</i>
						<i>Plesiadapis</i>
						Didelphe indét.
						<i>Adapisoriculus</i>
						<i>Bessoecetor</i> ?
						<i>Remiculus</i>
						<i>Chiromyoides</i>
						<i>Tricuspidon</i>
						<i>Pleuraspidotherium</i>
						<i>Orthaspidotherium</i>
						<i>Berrucinus</i>
						Erinaceoïde indét.
						Prosimien indét.
						Hyopsodontidé indét.
						Arctocyonidé indét.
						<i>Paschatherium</i>
						<i>Diastylus</i>
						<i>Alacodon</i>
						<i>Nycticonodon</i>
						<i>Gypsonictops</i>
						<i>Adapisorex</i>
						Insectivores indét.
						<i>Dormaalina</i>
						<i>Lanodon</i>
						<i>Chriacus</i> ?
						<i>Oxyaena</i> ?
						Proviverrinés
						Créodonte i.s.
						Hyracothérien
						<i>Hypodius</i>
						<i>Thalassiodon</i>
						<i>Coryphodon</i>
						<i>Microhyus</i>
						<i>Peratherium</i>
						<i>Eochiromys</i>
						<i>Heteromyus</i>
						<i>Phenacodus</i>
						<i>Miacis</i>

Paléocène inférieur	Paléocène moyen tardif (Walbeck)	Paléocène supérieur (Cernay, Rilly, Berru)	Paléocène terminal belge et britannique	Sparnacien français et britannique	Cuisien français et britannique (London Clay ?)	
						Miacidés indét.
						<i>Paramys</i>
						<i>Hyracotherium</i>
						<i>Propachynolophus</i>
						<i>Protodichobune</i>
						<i>Entomolestes</i>
						Géolabidiné indét.
						Amphilémuriné indét.
						Mixodectidé indét.
						Chiroptère, genre indét.
						Plesiadapidé indét.
						<i>Adapis</i>
						<i>Pachyaena</i>
						<i>Didelphodus</i>
						cf. <i>Oxyaena</i>
						<i>Palaeonictis</i>
						<i>Tritemnodon</i> ?
						<i>Prototomus</i>
						<i>Prolimnocyon</i>
						<i>Vulpavus</i> ?
						n. gen. cf. <i>Viverravus</i>
						<i>Didymictis</i>
						<i>Pseudoparamys</i>
						<i>Microparamys</i>
						<i>Reithroparamys lousi</i> — <i>Meldimys lousi</i>
						<i>Reithroparamys thaleri</i> — Genre indéterminé A
						Plagioménidé n. gen.
						Rongeur — Genre indéterminé B
						<i>Palaeosinopa</i> ?
						<i>Esthonyx</i>
						<i>Palaeochiropteryx</i>
						<i>Archaeonycteris</i>
						<i>Platychoerops</i>
						<i>Phenacolemur</i>
						<i>Pelycodus</i> = <i>Cantius</i> d'après D. E. RUSSELL (1967, 1968)
						<i>Procadapis</i>
						<i>Proviverra</i>
						<i>Prodissopsalis</i>
						<i>Lophiaspis</i>
						<i>Hyrachyus</i>
						<i>Spaniella</i>
						« <i>Sinopa</i> »
						Artiodactyle indét.
						<i>Ailuravus</i>
						<i>Masillamys</i>
						<i>Lophiodon</i>

TABLEAU 5.
RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET SYSTÉMATIQUE DES MAMMIFÈRES EUROPÉENS DU PALÉOCÈNE MOYEN
A L'YPRÉSIEN.

Paléocène moyen	Paléocène moyen tardif	Paléocène supérieur	Paléocène terminal	Sparnacien	Cuisien	
						MULTITUBERCULATA
						Peratherium
						Alacodon
						Genre et esp. indét.
						MARSUPIALIA
						Nycticonodon
						Adunator
						Adapisoriculus
						Adapisoriculus ?
						Diaphyodectes
						Adapisorex
						Pagonomus
						Bessoecetor ?
						Remiculus
						Erinaceoïde indét.
						« Gypsonictops »
						Androsorex
						Palaeosinopa ?
						Entomolestes
						Géolabidiné indét.
						Amphilémuriné indét.
						Mixodectidé indét.
						Insectivores indét.
						CHIROPTEA
						Palaeochiropteryx
						Archaeonycteris
						Genre indét.
						PRIMATES
						Plesiadapis
						Plesiadapidé indét.
						Chiromyoides
						Berruvius
						Prosimien indét.
						Saxonella
						Teilhardina
						Platychoerops
						Pelycodus = Cantius d'après D. E. RUSSELL (1967, 1968)
						Phenacolemur
						Protoadapis
						Dormaalius
						Eochiromys
						Heterohyus
						Adapis
						Coryphodon
						PANTODONTA
						CONDYLARTHRA
						Arctocyon
						Arctocyonides
						Mentoclaenodon
						Arctocyonidé indét.
						Landenodon
						Chriacus ?
						Dissacus
						Pachyaena
						Paratricuspiodon
						Tricuspiodon

Paléocène moyen	Paléocène moyen tardif	Paléocène supérieur	Paléocène terminal	Sparnacien	Cuisien	
						<i>Louisina</i> <i>Paschatherium</i> Hyopsodontidé indét. <i>Hyopsodus</i> <i>Pleuraspidothierium</i> <i>Orthaspidothierium</i> <i>Phenacodus</i> <i>Spaniella</i>
						<i>Aboletylestes</i> <i>Didelphodus</i> cf. <i>Oxyaena</i> <i>Oxyaena</i> ? <i>Palaeonictis</i> <i>Tritemnodon</i> ? <i>Prototomus</i> « <i>Sinopa</i> » <i>Proviverra</i> <i>Prodissoptalis</i> cf. <i>Prolimnocyon</i> <i>Proviverrinés</i> Créodonte i.s.
						<i>Vulpavus</i> ? <i>Miacis</i> n. gen. cf. <i>Viverravus</i> <i>Didymictis</i> Miacidé (indét.)
						<i>Paramys</i> <i>Pseudoparamys</i> <i>Microparamys</i> <i>Reithroparamys lousi</i> — <i>Meldimys lousi</i> <i>Reithroparamys thaleri</i> — Genre indét. A <i>Ailuravus</i> <i>Masillamys</i> Genre indét. B
						Plagioménidé n. gen.
						<i>Esthonyx</i>
						<i>Hyracotherium</i> Hyracothérien <i>Propachymolophus</i> <i>Lophiaspis</i> <i>Hyrachyus</i> <i>Lophiodon</i>
						<i>Protodichobune</i> <i>Microhyus</i> Artiodactyle indét.

- N. B. : 1) Les traits pointillés doubles correspondent à la présence d'un genre dont l'identification est incertaine.
2) Le point d'interrogation marque le caractère douteux du genre.
3) La situation de la London Clay est incertaine, à la limite du Sparnacien.

Les propriétés des mandibules et des dents inférieures de *Nycticonodon* ne correspondent pas entièrement aux Amphilémuridés, tels qu'ils sont décrits par M. C. McKENNA (1960a, pp. 55-56), entre autres par la répartition et l'allure générale des prémolaires.

Il faut enfin signaler que L. VAN VALEN (1967) classe *Entomolestes* et *Nyctitherium* parmi les Créotarsinés et les Adapisoricidés.

Comme tel, *Nycticonodon* a été rapproché des Chiroptères.

L'objection réside dans la nature même de la formation d'origine (vallées-rivières), qui ne correspond pas aux conditions théoriques de dépôt des Chiroptères.

Quoiqu'il en soit, si on admet une certaine parenté avec les Amphilémuridés, c'est à nouveau la formation Four Mile, qui constitue le niveau stratigraphique le plus valable.

E. — *Teilhardina*. Parmi les Omomyidés, c'est encore avec *Omomys* de l'Éocène moyen et inférieur des États-Unis que *Teilhardina belgica* offre le maximum de ressemblance.

Omomys carteri du Bridger inférieur du Wyoming constitue le meilleur point de comparaison.

Le redressement de la canine, plus importante que l'alvéole uniradiculée de la P_2 (P_1 a disparu), l'existence du cingulum lingual en P_3 , la présence d'un talonide pourvu exceptionnellement de deux cuspidés, la faiblesse de l'épiconide en P_4 , la situation linguale du mésioconide en M_1 , sont des données positives de ressemblance.

Hemiacodon gracilis du Bridger supérieur est déjà plus éloigné.

Une grande similitude morphologique, se manifeste avec un Anaptomorphiné, *Tetonius homunculus* rapporté par F. B. VAN HOUTEN (1945) au Gray Bull.

M. C. McKENNA (1960a, p. 73, fig. 38 et p. 75, fig. 39a) figure deux fragments de *Tetonius homunculus* (mandibule et maxillaire) en provenance de la formation Four Mile, qui montrent de multiples affinités avec *Teilhardina belgica*.

En P_4 , l'épiconide présent, est de faible taille, nettement en retrait de l'éconide.

Le mésioconide est rejeté légèrement du côté lingual, tout en se détachant très peu du corps dentaire.

Au talonide, la fusion du téloconide et du distostylide occupe une place pratiquement médiane.

Un léger endoconide, en retrait, situé à un niveau inférieur, est à signaler.

L'endocrista forme un angle disto-lingual prononcé, puis rejoint l'épiconide.

En M_1 , le trigonide est plus étroit que le talonide.

L'épiconide est subégal en volume à l'éconide.

Le mésioconide, plus bas que les autres constituants du trigonide, se trouve situé pratiquement, sur un axe mésio-distal, passant par les sommets respectifs de l'épiconide et de l'endoconide.

Dans les deux cas, on observe un pivotement lingual du trigonide, allant de pair avec une branche distale de l'eocrista relativement centrée.

Au talonide, Td. est le plus élevé.

En M_2 , la couronne est plus quadrangulaire.

L'épiconide et l'éconide sont plus rapprochés.

Le talonide est en forme de triangle isocèle fortement aplati.

Td. est net, tandis que Z. est peu marqué de même que l'endoconide.

Le talonide en M_3 présente un aspect de triangle isocèle, légèrement plus effilé chez *Teilhardina*.

En M¹ et M², M. C. McKENNA parle d'endocône non différencié chez *Tetoniuss homunculus* ?, alors que chez *Teilhardina*, l'endocône est tuberculé en M¹, quoique de très faible taille, tandis qu'en M², il est réduit à une crête très peu tuberculée.

Un léger facteur d'abrasion peut intervenir dans la différence.

Pour le reste, la morphologie générale est très proche dans les deux cas.

La différence essentielle réside dans la formule dentaire, mandibulaire en particulier :

Teilhardina : 3 I (P), C, 4 P, 3 M.

Tetoniuss : 0 I, C, 3 P, 3 M.

Il est certain que cette réduction complète du groupe incisif, et cette amputation partielle du groupe des prémolaires marque pour *Tetoniuss*, une évolution précoce, et dans le cas des incisives, radicale, qui exclut toute idée d'une phylogenèse rapprochée avec *Teilhardina belgica*.

Au point de vue stratigraphique, *Tetoniuss homunculus* a été rapporté par F. B. VAN HOUTEN (1945) au Gray Bull.

M. C. McKENNA (1960a) constate que les exemplaires de *Tetoniuss homunculus* ? en provenance de la faune du Four Mile sont apparemment plus primitifs.

Il faut encore mentionner la parenté indéniable qui existe, toujours chez les Anaptomorphidés, avec *Anemorphysis minutus* (LOOMIS, 1906), aussi bien au point de vue morphologie que numérique dentaires.

Les pièces originaires de la formation Four Mile figurées par M. C. McKENNA (1960a, fig. 32 et 33) accusent une nette proximité morphologique.

La formule dentaire est un argument supplémentaire puisqu'on constate la présence de 4 prémolaires inférieures, P₁ et P₂ uniradiculées. Par contre, la taille de C et la formule des incisives sont des éléments nettement discordants.

De plus, l'absence des molaires supérieures enlève une partie valable à la comparaison.

Il n'en reste pas moins que *Teilhardina belgica* montre, une fois de plus, des affinités partielles, mais nettes avec les Anaptomorphidés, tout en présentant des caractères indiscutablement plus primitifs.

Un rapprochement intéressant doit encore être effectué avec les Purgatoriinés, en particulier avec le genre *Purgatorius* représenté par deux espèces : *Purgatorius unio* et *Purgatorius ceratops*, originaires, la première du Paléocène inférieur des Etats-Unis (Purgatory Hill), la seconde du Crétacique supérieur (Harbicht Hill).

La morphologie générale de la M² et les dimensions 2,85 mm de diamètre transversal de *Purgatorius unio*, ainsi que la faiblesse apparente de l'endocône, montrent une remarquable parenté avec la M² de *Teilhardina belgica*.

F. S. SZALAY (1968c) considère d'ailleurs *Purgatorius* et *Teilhardina* comme les Primates les plus primitifs au point de vue de la morphologie des molaires.

La comparaison est encore plus évocatrice, si on tient compte de l'origine stratigraphique des Purgatoriinés.

Il suffira de rappeler, une fois de plus, la formule dentaire primitive de *Teilhardina belgica* pour qu'on comprenne la situation privilégiée qu'on attribue à *Teilhardina*, véritable fossile phylogénétique, au Landénien continental.

F. — *Dormaalius*. Il a déjà été mentionné dans plusieurs articles (G. E. QUINET, 1964a, 1966c) que la mandibule type n'appartenait ni à *Omomys*, ni même à *Teilhardina belgica* comme l'avait pensé, avec des restrictions, P. TEILHARD DE CHARDIN (1927a, p. 17).

M. C. McKENNA (1960a) range avec prudence l'actuel *Dormaalius vandebroeki* au sein des Amphilémuridés et insiste sur le fait que les Amphilémuridés présentent des affinités étroites avec les Erinaceoidea.

Entomolestes nitens MATTHEW, 1918, espèce non décrite de la formation Four Mile, est relativement proche de *Dormaalius vandebroeki* par sa formule dentaire (3 prémolaires inférieures uniradiculées), la disposition et le nombre d'incisives, la morphologie pré-molariforme de la P₄, l'allure arrondie de l'endocrista).

Il faut enfin rappeler que E. L. SIMONS (1962a) situait les Amphilémuridés et, par conséquent *Dormaalius*, parmi les « border line Primates », ce qui correspond pratiquement à notre façon de voir.

Toujours dans la systématique de L. VAN VALEN (1967), le genre est placé parmi les Créotarsinés, dans la super-famille des Erinaceoidea.

G. — *Eochiromys*. En tant que tel, le genre avait été classé par M. C. McKENNA (1960a, p. 47) dans le groupe I des Apatémyidés, avec *Teilhardella whitakeri*, *Apatemys kayi*, *Apatemys bellulus* et *Apatemys rodens*.

Les espèces s'étalent stratigraphiquement de la façon suivante :

<i>Apatemys bellulus</i>	Henry's Fork (Éocène moyen).
<i>Apatemys rodens</i>	Bridger.
<i>Teilhardella whitakeri</i> ...	Gray Bull.
<i>Apatemys kayi</i>	Tiffanien (Paléocène).

Finalement c'est avec *Teilhardella whitakeri* du Gray Bull que la parenté s'affirme la plus étroite.

Quant à la position systématique de *Eochiromys landenensis*, ainsi que des Apatémyidés, la discussion figure dans la première partie du mémoire.

H. — *Paramys*. Tous les types de Paramyiné de Dormaal avaient été groupés au sein de deux espèces : *Paramys lemoinei* et *Paramys nanus*.

La distinction de taille a pu être maintenue.

Il a déjà été montré que *Paramys lemoinei* couvrirait des formes vraiment trop éloignées pour être rangées dans une même espèce.

Paramys metacingularis correspond partiellement aux exigences de M. C. McKENNA (1961) pour l'ancêtre pré-paléocène postulé.

Plus ancien donc que *Paramys atavus* du Tiffany, il devait avoir un large cingulum buccal et un léger endocône.

Les conditions sont remplies par *Paramys metacingularis*.

L'espèce serait donc reportée fort loin dans la phylogénèse des *Paramys*.

Le processus de réduction progressive du cingulum vestibulaire est déjà mentionné par M. C. McKENNA.

Paramys atavus serait pour A. E. WOOD (1962a) le point de départ de l'arbre des Paramyidés avec son faible endocône.

On se trouve avec cette espèce en présence d'un Rongeur qui est éloigné de la condition sciuridée.

L'allure des rainures transversales, l'absence de médiostyle, la direction de l'axe de l'éocône et du distocône, la persistance de la branche mésiale de l'eocrista, ne constituent pas des éléments de la dynamique masticatoire sciuridée.

Paramys hemicingularis, est placé par A. E. WOOD (1962a, p. 243) dans un niveau stratigraphique correspondant au Gray Bull, sous le patronyme, *Paramys teilhardi*.

Paramys nanus hemicingularis figure dans la même situation sous le patronyme, *Microparamys nanus*.

Paramys cordicingularis peut être rapproché de la Pd⁴ de *Paramys copei copei*, de la formation Lost Cabin.

En tenant compte de la rigueur de l'enchaînement phylétique, allant de pair avec la succession stratigraphique, et étant donné l'absence de critères de morphologie dentaire identiques aux nôtres, le tableau de A. E. WOOD (1962a, p. 243) ne permet pas temporairement de comparaisons plus valables avec les espèces européennes de Dormaal.

I. — *Hyracotherium* et Hyracothérien. En ce qui concerne la mandibule d'Erquelinnes (Jeumont), on ne peut que déplorer l'absence de la M₃ qui permettrait de résoudre le problème.

Il semble bien que ce soit avec *Hyracotherium index* COPE et WORTMAN, 1896, repris par D. E. KITTS (1956, p. 40) sous le patronyme, *Hyracotherium angustidens etsagicum*, qu'un rapprochement fructueux puisse être ébauché.

On observe, dans les deux cas, l'existence de deux cuspidés au trigonide de P₃; la taille des molaires est pratiquement identique.

Un désaccord existe, qui se marque pour toutes les espèces.

Le mésioconide ou paraconide réduit est toujours situé, dans les espèces américaines, à l'extrémité linguale.

En réalité, si on suit toute la série mandibulaire de P₃ à M₂, on s'aperçoit que le vrai mésioconide serait en situation plutôt vestibulaire.

Les connexions cingulaires apportent d'ailleurs un argument supplémentaire. Il est plus que probable qu'une disposition identique se présente dans les espèces américaines, masquée par l'un ou l'autre phénomène d'abrasion.

Au point de vue stratigraphique, *Hyracotherium angustidens etsagicum* provient du Gray Bull, d'Almagre du New Mexico et de l'Indian Meadows Formation.

M. C. MCKENNA (1960a), précisait que les spécimens d'*Hyracotherium angustidens* de la formation Four Mile étaient de taille plus faible que ceux du Gray Bull.

Homogalax du Wasatch présente un aspect transversal assez semblable de la branche antérieure de l'eocrista, en rapport avec la mandibule d'Erquelinnes (Jeumont).

Toutefois la hauteur presque constante de la branche horizontale mandibulaire est en désaccord formel avec l'aspect du spécimen belge.

G. G. SIMPSON (1952, p. 204) insistait déjà sur la vanité de l'attribution d'une ancienneté plus ou moins grande aux espèces américaines ou européennes.

Toutefois, il faut attirer l'attention une fois de plus sur la M₃ en provenance d'Erquelinnes (Jeumont).

En M₁ et M₂, on observe toujours un hypolophide ou crête transversale distale parallèle à l'épicrête.

Elle est complètement absente sur la M₃ isolée.

L'éocrête aboutit distalement à Z.; Td. et End. sont entièrement indépendants.

La terminaison de l'éocrête est fortement vestibularisée au niveau du trigonide.

Tous ces caractères sont indéniablement primitifs.

Pour P. TEILHARD DE CHARDIN (1927a, p. 28), cette dent représenterait probablement le type de molaire le plus primitif que nous connaissions chez un Hyracothérien.

Nous ne sommes pas loin de partager cette opinion.

J. — *Coryphodon*. E. D. COPE (1877, p. 206), en se fondant sur la présence d'un tubercule supplémentaire lingual à la M₃, classe *Coryphodon eocaenus* dans la première subdivision des *Coryphodons* américains qu'il caractérise ainsi : présence d'un tubercule supplémentaire entre les deux collines du côté interne, à la dernière molaire inférieure.

Le matériel d'Erquelinnes (Jeumont) était jusqu'à présent représenté par un fragment de P³ et par un talonide de prémolaire appartenant d'après P. TEILHARD DE CHARDIN (1927a, p. 28) à *Coryphodon eocaenus*.

Depuis, des fragments de crânes et de mandibules dentés ont été découverts à Orp-le-Grand, en rapport avec nos recherches dans l'ensemble du Landénien continental belge.

La M₃ montre bien l'existence d'un tubercule lingual supplémentaire situé sur l'endocrista entre l'endoconide et l'épiconide.

Il s'agit, plus que probablement, d'un dédoublement de cet endoconide ou d'une cuspidé accessoire du cingulum lingual confondu avec l'endocrista.

M. C. McKENNA (1960a) parle d'un protolophide et d'un hypolophide divergents en M₃.

Si le protolophide correspond à l'épicrête, l'hypolophide, joignant théoriquement Td. et End., est absent dans l'espèce d'Erquelinnes (Jeumont).

Cependant si l'on trace une ligne idéale unissant les deux cuspidés, celle-ci se révèle divergente par rapport à l'épicrête.

La M³, complètement abrasée, donne uniquement des renseignements biométriques, en dehors d'un cingulum lingual fortement marqué.

La M² par contre, à morphologie mieux conservée, montre un cingulum vestibulaire pratiquement complet.

L'épicône est net, et prolongé par une plagiocrête et une épicroête.

En M₂, on observe une crête allant de Td. à une cuspidé linguale.

L'identification de celle-ci est relativement simple.

Il s'agit de Z., ainsi que la connexion du cingulum disto-vestibulaire en fait foi.

Par contre l'endoconide est absent.

A. CAILLEUX (1945, pp. 43 et 44) rapprochait le *Coryphodon eocaenus* européen du *Coryphodon obliquus* américain, originaire du Wasatch du New Mexico (correspondant d'après lui au Sparnacien français).

Les éléments suivants intervenaient : « la taille n'est pas grande; à la dernière molaire inférieure, le tubercule supplémentaire a la forme d'une crête, et non d'une pointe plus ou moins conique; la colline postérieure est nettement oblique; le talon n'est ni très petit, ni très grand ».

M. C. McKENNA (1960a) considère comme caractères primitifs du genre *Coryphodon* les particularités ci-après : grande taille, en M₃, divergence du protolophide et de l'hypolophide, et possession d'un tubercule lingual supplémentaire.

Ces propriétés se retrouvent dans l'espèce d'Orp-le-Grand.

A ce sujet, il est particulièrement indiqué de comparer les tailles respectives des pièces de *Coryphodon lobatus* ? de la formation Four Mile et des échantillons originaires d'Orp-le-Grand :

	<i>Coryphodon lobatus</i> ? (en mm)	<i>Coryphodon</i> d'Orp-le-Grand (en mm)
D.M.D. M ₃	47,0-41,8	44
D.M.D. M ₂	40,9-37,0	39
D.M.D. M ₁	33,2-32,6	33
D.M.D. P ₄	28,8-25,2	29
D.M.D. P ₃	26,9-22,5	25
D.M.D. M ³	34,4	29
D.Tr. M ³	45,9	44
D.M.D. M ²	—	33
D.Tr. M ²	—	43
D.M.D. M ¹	30,3	29,5
D.Tr. M ¹	35,9	33
D.M.D. P ⁴	23,7	21
D.Tr. P ⁴	33,7	33
D.M.D. P ³	—	24
D.Tr. P ³	30	30

En conclusion, tout en rappelant que l'identification spécifique, au sein du genre *Coryphodon*, est très ardue, il semble que le type d'Orp-le-Grand soit proche du *Coryphodon lobatus* ? de la formation Four Mile, et de plus doive être considéré comme primitif.

La P³ en provenance d'Erquelinnes (Jeumont), tout en offrant une morphologie semblable, présente des proportions beaucoup plus réduites :

D.M.D.	18 mm,
D.Tr.	26 mm.

K. — *Paschatherium*. M. C. McKENNA (1960b) rapproche *Paschatherium* (« *Idapisorax* ») *dolloi* de *Proterixoides* de l'Éocène supérieur de Californie (Sespes), qu'il considère comme un Érinacéidé primitif probable.

D. E. RUSSELL (1964) souligne que, pour lui, *Paschatherium* et *Proterixoides* sont des Condylarthres.

Paschatherium, de même d'ailleurs que *Proterixoides*, possède une P⁴ molarisée, ce qui constitue déjà, à lui seul, un facteur d'élimination des Érinacéidés primitifs.

P₄ est également molarisée dans les deux cas.

Toutefois la formule et la radication des prémolaires montrent que *Proterixoides*, d'après nos conceptions des gradients morphogénétiques, est numériquement beaucoup plus évolué que *Paschatherium*.

Le rapprochement des trous mentonniers (antérieur et postérieur) est également un élément évolutif indiscutable.

Si l'aspect relativement bunodonte des cuspides, et la formule dentaire primitive, 3 I, C, 4 P, 3 M nous incitent à classer *Paschatherium*, parmi les Hyopsodontidés et à admettre un cousinage avec *Haplaletes* du Torrejonien et du Tiffanien d'Amérique du Nord, on ne peut pas admettre, pour *Paschatherium* tout au moins, un trigonide large et un talonide étroit aux molaires inférieures.

En M_3 cette observation est valable, non en M_2 , où la différence est faible, tandis qu'en M_1 elle s'inverse.

L. — *Protodichobune*. P. TEILHARD DE CHARDIN (1927a, p. 24) considérait que la M_3 de Dormaal, si sa diagnose était fondée, était la plus ancienne trace d'Artiodactyle connue en Europe.

La relative indépendance de l'éconide et de l'épiconide, la persistance du mésioconide même rabattu vers l'épiconide, la vestibularisation de l'eocrista sont des caractères primitifs suivant notre conception.

Le rapprochement se fait de lui-même avec les Dichobunoidea, plus spécialement avec les Diacodexidés et ainsi avec *Diacodexis metsiacus* (COPE, 1882) du Gray Bull et de la formation Four Mile, en fonction de l'allure de la M_3 .

Diacodexis et *Protodichobune* ont été considérés comme les premiers Artiodactyles immigrés en Europe et en Amérique, de provenance asiatique (?).

L'étude de la faune de la formation Gashato de Mongolie avait plutôt affaibli cette hypothèse. Cependant l'examen des Dichobunidés de l'Éocène moyen de Ganda Kas, tels *Haqueina haquei* DEHM et zu OETTINGEN-SPIELBERG, 1958 et de *Khirtaria dayi* PILGRIM, 1940, révèle les particularités suivantes : quasi-absence du mésioconide, rapprochement marqué de l'éconide et de l'épiconide, disposition centrale de l'éocrête. Cet ensemble peut être considéré comme évolué.

Quoiqu'il en soit, la solution du problème des premiers Artiodactyles américains et européens passe nécessairement par la stratigraphie de la limite entre le Crétacique et le Paléocène.

M. — *Chriacus*. L'allure euthémorphe de l'eocrista, ainsi que l'aspect presque horizontal de la branche initiale de la plagiocrista de ce qu'on peut considérer comme une éventuelle M^2 , autorisent une mise en parallèle avec *Chriacus gallinae*, de la formation Almagre.

N. — *Landenodon*. Des caractères comme la présence d'un mésioconide ou d'un endocône, même peu marqué, doivent être considérés comme réellement primitifs.

Les cuspides bien individualisées, coniques, rappellent certains Condylarthres paléocènes hyposodontidés.

Un tronc commun (Condylarthres-Arctocyonidés) peut être parfaitement conçu au Crétacique.

O. — *Oxyaena ? casieri*. Dans cette confrontation avec les espèces américaines, l'élément essentiel dont il a été tenu compte réside, entre autres, dans la présence et la linguilisation du mésioconide.

Le rapport entre le diamètre mésio-distal et le diamètre transversal médian, joue également un grand rôle.

Chez *Oxyaena forcipata*, ce rapport est très proche de celui d'*Oxyaena ? casieri*.

Le mésioconide est présent, indépendant et médian.

C'est avec cette espèce originaire du Gray Bull, Almagre, etc. que la comparaison se fait le plus aisément.

P. — *Proviverrinés*. La ressemblance globale avec le groupe américain : *Sinopa*, *Tritemnodon* a déjà été longuement mentionnée.

Sinopa strenua du Gray Bull ainsi que *Sinopa multicuspis* (Gray Bull, Lysite) semblent les plus étroitement apparentés.

En raison de la proximité de l'éocène et du distocène, *Prolimnocyon elisabethae*, de la formation Knigt, doit être également mentionné.

Dans le même ordre d'idées, il faut citer la ? PD⁴, cf. *Prolimnocyon atavus*, U.C.M.P. n° 44772 A, de la formation Four Mile (L. VAN VALEN, 1966, pl. 7, fig. 10 et 11) qu'on peut comparer fructueusement avec le spécimen Synt. M. 1358, Planche 6, figure 4, en provenance de Dormaal (G. E. QUINET, 1966h).

On observe la même allure euthémorphe du segment initial de l'eocrista suivi d'un relèvement de l'aileron distostylique marginal.

Il semble qu'une légère parenthèse doive être ouverte dans ce paragraphe.

L. VAN VALEN (1966) place l'ensemble des Oxyaenoidea et en particulier les Proviverrini européens au sein des Deltatheridia.

Il insiste, de plus, sur la parenté étroite des Oxyaenoidea avec les Palaeoryctidés.

Une première remarque doit être faite : la morphologie des molaires des Proviverrinés européens ne se rapproche que faiblement des Palaeoryctidés comme *Didelphodus*, *Palaeoryctes*, etc.

On pourrait évidemment y voir, dans le chef des premiers, un facteur évolutif.

Toutefois il ne nous semble pas que le problème se situe à ce niveau.

G. VANDEBROEK (1961a), G. E. QUINET et X. MISONNE (1965), ont considéré les Palaeoryctidés comme appartenant à l'ordre des Zalambdodontes et à la super-famille des Deltatherioidea.

Le rapprochement des Oxyaenoidea et des Palaeoryctidés revient donc à comparer les premiers aux Zalambdodontes, or la clé de ceux-ci passe nécessairement par les prémolaires P³, P⁴, PD⁴ qui permettent de déterminer les limites de la fosse centrale de la molaire supérieure.

L'examen des quelques P³, P⁴ d'Oxyaenoidea ? « incertae sedis » et de Créodontes indéterminés ne permet pas d'apporter temporairement de solution à ce problème.

Par contre, nous avons été frappés par la ressemblance qui se marque entre certains Insectivores zalambdodontes de l'Oligocène inférieur belge (*Butselia*) et les Miacidés.

Sans la présence caractéristique de l'anticône sur la M¹⁻² de *Butselia*, la confusion serait possible.

Encore une fois, la clé passe par la P³ et la P⁴ qui ne sont malheureusement pas en notre possession.

Q. — Miacidés et *Miacis latouri*. Pour les P⁴ de Miacidés, on citera *Miacis parvivorus* du Bridger inférieur comme repère éventuel.

Toutefois la parenté se marque très étroitement avec *Protictis* (*Protictis*) *haydenianus* du Paléocène moyen (Torrejon).

On peut ainsi confronter la P⁴ d'un Miaciné « incertae sedis » de Dormaal (dans G. E. QUINET, 1966h, pl. 6, fig. 5) avec la P⁴ de *Protictis* (*Protictis*) *haydenianus* figurée par G. T. McINTYRE (1966, pl. 4, fig. 8).

Le bourrelet de l'épicône est cependant légèrement plus fin chez *Protictis* (*Protictis*) *haydenianus*.

De même, la M¹ de *Miacis latouri* de Dormaal (dans G. E. QUINET, 1966h, pl. 6, fig. 10) montre des affinités étroites avec la M¹ de *Protictis* (*Protictis*) *haydenianus* dans G. T. McINTYRE (1966, pl. 4, fig. 5), à part le bourrelet de l'épicône qui est quadrilatère chez le premier.

La présence de l'endocône, faible dans les deux cas, et l'aileron mésiostylique sont des éléments positifs.

La ressemblance est encore plus marquée avec la M¹ d'un Miaciné, temporairement « incertae sedis », en provenance de Dormaal.

En conclusion, on peut dire que les Miacinés de Dormaal possèdent de multiples affinités avec certaines espèces de Miacidés du Paléocène moyen des États-Unis.

R. — *Phenacodus*. Si la morphologie générale autorise certaines comparaisons avec *Phenacodus matthewi* (Tiffany — Formation Four Mile) particulièrement pour M_1 et M_2 , l'absence de mésioconide paraît un obstacle majeur.

On peut d'ailleurs se demander avec raison si les phénomènes d'abrasion ne jouent pas un rôle dans cette carence.

V. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

En conclusion de ce chapitre, qui avait pour but la confrontation de la faune mammalienne du Landénien continental belge avec les faunes, française, anglaise, allemande et américaine, il nous paraît indispensable de fixer certaines données :

I. — PRÉCISION DE LA VALEUR INTRINSÈQUE DU MAMMIFÈRE EN TANT QUE FOSSILE DE NIVEAU.

A. — P. TEILHARD DE CHARDIN (1921-1922, p. 81), repris et cité par L. FEUGUEUR (1963, p. 507), espérait distinguer un jour plusieurs zones dans le Sparnacien, en se fondant, entre autres, sur les particularités des genres *Hyracotherium* et *Coryphodon*.

L'optique est théoriquement simple et rationnelle.

Le Mammifère, par la complexité de sa morphologie, par l'éventail de ses potentialités adaptatives, par la rapidité éventuelle du processus évolutif, constitue, par définition, le fossile qui doit permettre une grande finesse dans l'évaluation stratigraphique.

Si le Placentaire ou l'Euthérien représente idéalement un instrument de grande précision corrélative, il offre par contraste des particularités qui doivent, pour lui conférer sa pleine valeur, être préalablement déterminées.

En effet, la notion capitale de caractère, d'entité corrélative doit d'abord être définie, pour être complétée ensuite par ses potentialités évolutives elles-mêmes.

Une hiérarchie de ces caractéristiques doit être établie.

L'idéal, dans l'utilisation du Mammifère, à des fins de corrélations stratigraphiques, serait évidemment la mise en parallèle de squelettes entiers appartenant à des genres différents et provenant des divers gîtes.

La réalité est complètement différente.

Des gisements entiers ne livrent que des dents isolées ou des fragments de mandibules et de maxillaires.

Ce matériel, pratiquement dentaire, sera donc le fondement, l'entité, l'élément même qui servira de base essentielle dans la corrélation stratigraphique.

Cette utilisation renferme en elle-même au moins deux exigences :

1. Une connaissance approfondie et significative de la morphologie dentaire, tant cuspidés que crêtes, et surtout une définition parfaitement claire de la dent tribosphénique.

2. Une prise de conscience complète, non seulement des potentialités évolutives morphologiques de la dent, mais encore de la direction de ses manifestations.

Cette base établie, la présence de deux séries dentaires de morphologie approximativement identique, au sein de deux gîtes fossilifères différents, nous semble insuffisante en elle-même, pour conclure à une coïncidence des moments stratigraphiques. Tout au plus, peut-on admettre, dans ce cas, un synchronisme possible et relatif.

Autrement dit, nous ne pensons pas que l'existence, dans deux ou plusieurs gisements, de dents ou de mandibules dont l'aspect permettrait l'attribution à un genre ou à une espèce donnée, soit suffisante en elle-même, pour jeter les bases d'un parallélisme stratigraphique valable.

De multiples épiphénomènes peuvent intervenir, tels que : le maintien d'une espèce vestigiale, une évolution accélérée, l'ouverture ou la fermeture d'un milieu, qui risquent de fausser les conclusions.

Un cas particulier, qui justifie notre façon de voir, peut être cité : *Teilhardina belgica* a été considéré comme le fossile caractéristique par excellence du Landénien continental belge.

Depuis, *Teilhardina* a été retrouvé en France (1967).

Son rôle capital, essentiel, n'est pas stratigraphique, mais bien faunique; il réside dans son indéniable ancienneté phylogénétique, parmi les pro-Primates.

La faiblesse de l'argument de présence sera accrue considérablement, entre autres, par des données d'ordre stratigraphique (chenaux fluviaux du Landénien continental belge).

Un dernier point doit encore être soulevé brièvement, en rapport avec la notion de caractère évolutif.

On a parlé plus haut de la hiérarchie de ces caractères.

D'une manière générale, c'est l'élément dentaire qui a été envisagé à cause de sa fréquence. D'autres caractères peuvent entrer en ligne de compte qui présenteront des vitesses et des degrés différents d'évolution.

Corrélativement un décalage pourra exister entre eux.

Enfin des genres envisagés peuvent, eux-mêmes, se trouver à des stades évolutifs différents.

B. — Jusqu'à présent, un genre seulement, commun à plusieurs gisements, a été considéré.

On peut légitimement se demander quelles sont les conditions optima autorisant la corrélation stratigraphique valable.

Le biotope, avec l'occupation de ses diverses niches écologiques, associé à une homogénéité de dépôt, constitue la base idéale.

Dans cet ordre d'idées, il est certain que la faune de Cernay, autochtone par excellence, en même temps que diversifiée par l'occupation des niches écologiques, constitue un point de repère de toute première valeur, par opposition relative à celle de Dormaal, plus hétérogène par ses origines géographiques et peut-être chronologiques.

On ne saurait assez répéter combien le fin parallélisme stratigraphique vaut avant tout, par la comparaison de faunes euthériennes aussi diversifiées que possible et homogènes dans leurs dépôts.

A défaut de bases de départ idéales, il faudra avoir recours à des arguments moins complets, mais non dépourvus de valeur :

- 1° le degré partiel, commun, d'occupation des niches;
- 2° le nombre de pièces communes;

3° le volume relatif. Si, en effet, on se trouve en présence d'une fraction biotopique, les pièces de volume important peuvent être beaucoup plus rares que les pièces de faible volume et, en tant que telles, plus significatives;

4° les conditions de dépôt, ainsi que les faunes conjointes de Vertébrés inférieurs et d'Invertébrés.

Il est nécessaire de rappeler, que la qualification de « primitif » qui est adjointe à un genre ou à une espèce, revient, en finale, à l'élément envisagé lui-même.

Une dent euthérienne sera dite « primitive », même si elle a subi un processus de spécialisation au sein d'un groupe zoologique donné, quand sa morphologie se rapprochera du schéma tribosphénique, tel qu'il sera défini dans la suite de l'ouvrage.

I. — CONCLUSIONS STRATIGRAPHIQUES.

Après ce court préambule, il sera possible de fixer avec prudence la situation stratigraphique que l'on attribue au gisement de Dormaal ainsi qu'aux gisements qu'on a considérés comme appartenant au même niveau : Erquelinnes (Jeumont), Leval (?), de même que Vinalmont (?) et Orp-le-Grand (?).

1. Les formations anglaises.

Elles posent, en elles-mêmes, peu de problèmes.

Seuls les Woolwich Beds (Croydon, Dulwich, Sydenham) sont de nature estuarienne.

Dans tous les autres gisements les conditions de dépôt sont marines.

En conséquence, les Euthériens mentionnés peuvent provenir, soit de formations continentales contemporaines et avoir subi un phénomène de drainage vers la mer, soit encore être originaires de gisements continentaux antérieurs et avoir subi des remaniements importants.

Cantius eppi des Blackheath Beds (Abbey Wood) offre de grandes affinités avec *Teilhardina belgica*.

La mandibule de l'*Hyracotherium* d'Erquelinnes (Jeumont) a été rapprochée de l'*Hyracotherium vulpiceps* de la London Clay, qui sous la foi de renseignements ichtyologiques, peut être envisagée comme appartenant à l'Yprésien supérieur et inférieur.

Coryphodon, quant à lui, appartient dans les deux cas à l'espèce *eocaenus* des Blackheath and Oldhaven Beds (Abbey Wood).

De ce qui précède, on voit donc que, si des genres sont communs à la fois aux dépôts anglais et belges, cette communauté ne signifie nullement une possibilité de corrélation des dépôts, puisque la nature de ceux-ci est foncièrement différente (marine-terrestre).

Tout au plus peut-on dire que des formations continentales à faunes très partiellement communes ou apparentées (antérieures ou contemporaines des dépôts marins originaux) ont été peut-être synchrones (avec une très grande marge de sécurité) des formations belges landéniennes.

Compte tenu des arguments complémentaires déjà avancés plus haut, les Woolwich Beds constituent le gisement qui supporte le mieux la confrontation avec le Landénien continental belge.

2. Walbeck et Cernay (sensu lato).

Tout parallélisme avec le premier est exclu, l'état primitif du sédiment étant inconnu.

La succession en elle-même des faunes de Cernay et de Walbeck a été établie par D. E. RUSSELL (1964).

La seconde daterait du début du Thanétien ou plus probablement du pré-Thanétien, autrement dit, d'un âge approximativement paléocène moyen terminal.

Cernay lui, correspondrait au Paléocène supérieur.

Toujours d'après D. E. RUSSELL (1964), les formes de Walbeck seraient, au point de vue évolution intra-générique, plus primitives que celles de Cernay.

Un dernier point mérite encore de retenir l'attention dans la comparaison de ces deux gisements.

En effet, les Mammifères dominant dans la faune de Cernay seraient essentiellement ceux dont on ne connaît pas d'ancêtres dans la faune de Walbeck (D. E. RUSSELL, 1964, p. 280).

P. TEILHARD DE CHARDIN (1921-1922) faisait de la faune cernaysienne une faune de transition caractérisée par un mélange de formes archaïques et d'espèces franchement modernisées.

De toute façon, l'argument fondé sur l'allure propre de *Pleuraspidothorium* et de *Orthaspidothorium* est de peu de valeur, puisqu'on a retrouvé des Méniscothériidés dans le Paléocène nord-américain.

Pour nous, la véritable faune de transition n'est pas celle de Cernay.

Elle serait plutôt représentée par la faune de Dormaal, Erquelinnes (Jeumont), etc.

Une faune de transition doit renfermer un mélange de formes primitives et de formes indéniablement plus évoluées.

On en revient donc à nouveau à cette définition capitale du caractère primitif dentaire, numérique et morphologique :

1. Sera donc considérée comme *primitive* euthérienne, une dent dont la morphologie générale se rapprochera le plus du schéma euthérien tribosphénique clairement établi.

2. Sera donc considérée comme *primitive* euthérienne, la formule dentaire numériquement la plus proche de la formule citée comme classiquement primitive, soit 3 I, C, 4 P, 3 M (encore que le nombre de prémolaires-molaires puisse être, de l'avis de certains, plus élevé).

Tous les obstacles ne seront pas encore levés avec ces précisions.

On peut très bien rencontrer l'association chez un même Euthérien, de molaires tribosphéniques relativement peu différenciées, avec une formule dentaire profondément amputée.

Le cas d'*Eochiromys* dans le Landénien continental belge et des Apatémyidés en général, en fournit un bel exemple.

Les prémolaires sont numériquement très restreintes, la canine a disparu, les incisives sont réduites à un élément énorme.

Il s'agit là évidemment d'un groupe animal précocement hyperspécialisé, ayant pratiquement épuisé son potentiel évolutif.

La faune de Dormaal avec son mélange de formes primitives, de formes primitives à potentialités évolutives, de formes relativement modernes ou annonciatrices par certaines altérations possibles, de formes modernes, est indéniablement plus jeune que celle de Cernay (quoique possédant encore des Arctocytonidés).

Nos conclusions personnelles ne rejoignent pas entièrement les idées provisoires de L. FEUGUEUR (1963, p. 508).

On ne peut admettre que le Landénien supérieur soit égal au Thanétien ou Cernaysien supérieur (Conglomérat de Cernay, etc.).

L'étude approfondie et comparée des faunes respectives exclut cette affirmation.

Si l'opinion de P. TEILHARD DE CHARDIN (1921-1922, p. 54) et de L. FEUGUEUR (1963, p. 508), suivant laquelle la coupure entre le Thanétien et le Sparnacien, est peut-être aussi tranchée que celle qui sépare l'Éocène de l'Oligocène, paraît valable, c'est précisément le rôle de la faune de Dormaal « sensu lato » de combler l'hiatus.

Par ses formes anciennes, elle s'apparente encore au Thanétien; par ses formes modernes et surtout par ses formes à riches potentialités évolutives, elle annonce le Sparnacien, constituant ainsi le pont idéal.

3. Faunes du Sparnacien et du Cuisien.

V. LEMOINE n'a jamais indiqué avec précision ni les localités, ni les niveaux exacts d'où proviennent les fossiles de « l'Agéien », sauf l'indication générale d'Épernay.

Les Sables à gros grains ont été identifiés aux Sables à Unios et Térédines par CH. DEPÉRET et M. LERICHE et attribués au Cuisien.

J. MICHAUX (1964a) considère les Sables à Unios et Térédines comme l'un des faciès classiquement attribués au Cuisien dans la région d'Épernay.

Toutefois, toujours dans la région d'Épernay, il faut séparer les Sables à Unios et Térédines d'Avenay, de ceux du Sud de la Marne.

Les premiers sont à rattacher au Sparnacien, les seconds au Cuisien.

P. TEILHARD DE CHARDIN (1921-1922) a procédé de la façon suivante pour l'examen des Mammifères sparnaciens et cuisien.

Après avoir laissé de côté trois formes sparnaciennes parfaitement étudiées (*Coryphodon*, *Palaeonictis gigantea*, *Pachyaena gigantea*), il décrit :

1. Une faunule du conglomérat de Meudon, sparnacienne.
2. La faune agéienne de V. LEMOINE, mélange de Sparnacien et de Cuisien.

L'étude de l'Éocène inférieur français a été reprise dans les temps récents par des chercheurs éminents (D. E. RUSSELL, D. E. SAVAGE, P. LOUIS, J. MICHAUX, etc.).

De nouveaux gisements ont été découverts : Mutigny, Avenay-Val-d'Or, Pourcy, Condé-en-Brie, Mont-Bernon, Monthelon, Cuis. etc.

Un *Hyracotherium* a encore été découvert à Palette (Aix).

Les faunes ont été étudiées par D. E. SAVAGE, D. E. RUSSELL, P. LOUIS et J. MICHAUX en 1965, 66, 67 et 68.

Leur confrontation avec celle du Landénien continental belge donne les résultats suivants :

1. Un fonds commun de Rongeurs existe au Landénien continental et au Sparnacien, dont *Paramys metacingularis* représente l'ancêtre.
2. Il en est de même pour *Phenacodus*.
3. Le *Protodichobune* annonce indéniablement le *Protodichobune* sparnacien et cuisien.

Le *Coryphodon* belge s'apparente nettement au *Coryphodon eocaenus* des Lignites du Soissonnais.

5. Les « Carnassiers » sont représentés, à côté d'indéniables Arctocyonidés belges, par des Proviverrinés probablement communs.

Il en serait peut-être de même pour les Miacidés.

6. Chez les Équidés, à côté de l'*Hyracotherium* probable, on doit cependant rappeler la M₃ de l'Hyracothérien indiscutablement très primitif.

7. *Teilhardina* se retrouve dans le Sparnacien français sous la forme *Teilhardina ? gallica*.

En conclusion, il semble donc qu'à côté de formes communes, qui présentent cependant un caractère ancestral dans les gisements belges, il existe des groupes indéniablement très primitifs (Arctocyonidés), vestigiaux (*Gypsonictops*), épuisés (*Eochiromys*), propres au Landénien continental belge même.

C'est pourquoi, si nous considérons la faune belge landénienne, il ne nous est pas possible de rejoindre entièrement les idées provisoires de L. FEUGUEUR (1963, p. 508).

Ainsi pour nous, la faune belge est certainement plus jeune que celle de Cernay.

On ne peut admettre que le Landénien supérieur soit égal au Thanétien supérieur ou Cernaysien.

Par contre, le paralléliser avec le Sparnacien paraît également erroné.

De par ses formes anciennes, la faune belge se rattache encore au Thanétien; de par ses formes modernes et surtout par ses formes à riches potentialités évolutives, elle annonce le Sparnacien.

Le Landénien continental, en tant que tel, existe et forme une entité stratigraphique parfaitement valable, cernable par ses conditions de dépôt et par sa faune.

Nous le situons en finale du cycle landénien général et le considérons comme la terminaison du Paléocène supérieur belge et européen.

Deux tableaux généraux des diverses formations du Paléocène et de l'Éocène inférieur de Belgique, de France, d'Allemagne et d'Angleterre clôtureront ce paragraphe et donneront une idée des principales corrélations stratigraphiques que l'on peut établir à ces niveaux. (Tableaux 6 et 7.)

Il est évident qu'aussi bien la faune d'Invertébrés que la faune ichtyologique jouent un rôle essentiel.

Cependant il apparaîtra que dans plusieurs cas, la confrontation des diverses faunes n'est pas suffisante, de sorte qu'un doute persistera sur l'âge réel de l'un ou l'autre niveau.

De même plusieurs observations devront être soulevées au sujet de la nature et des conditions de dépôt et parfois à propos de la nomenclature générale correspondant à certains gîtes fossilifères.

Ainsi :

I. — Les conditions de dépôt, la nature des sédiments (gravier, sable, argile) indiquent pour le Landénien continental belge, un milieu fluvio-continental.

II. — Le Thanétien français (Cernay, Berru, Rilly) correspond à des dépôts de nature et d'âge peut-être légèrement différents.

L'un (Berru) représente un dépôt de rivière, tandis que l'autre (Cernay) contient de nombreuses coquilles marines et des dents de requins, indices d'une sédimentation probablement deltaïque.

Les marnes de Rilly correspondraient à un fourré marécageux.

III. — Le Paléocène moyen terminal d'Allemagne n'a, en fait, qu'une signification zoologique et non stratigraphique sédimentaire.

En effet D. E. RUSSELL (1964) précise bien que le gîte fossilifère, en lui-même, est constitué par une fissure de Muschelkalk inférieur, horizon du Wellenkalk (niveau supérieur du terrain conchylien).

Le matériel de remplissage, renfermant les Mammifères, consiste en un sable marneux, limoneux dans les niveaux supérieurs (Éocène moyen).

La faune fut ultérieurement remaniée au moment de ce dépôt. J. WEIGELT, identifia immédiatement les affinités paléocènes des spécimens mammaliens qu'on lui soumit.

En conclusion donc, on ne saurait assez insister, non seulement sur l'absence de contrôle stratigraphique réel du gisement du Walbeck, mais encore sur son déséquilibre faunistique profond. La qualité de Paléocène moyen terminal revient, en fait, à la faune, compte tenu de ses affinités, et non à l'étagé stratigraphique lui-même.

IV. — Le problème du Sparnacien français, ainsi que du Cuisien, est excessivement complexe.

P. TEILHARD DE CHARDIN (1921-1922), faisait d'abord la distinction entre, d'une part, une faunule originaire de Meudon (conglomérat de Meudon), et une faune en provenance d'Épernay, la faune agéienne de V. LEMOINE, complexe probable de Sparnacien et de Cuisien.

Il en arrivait à la conclusion (1921-1922, pp. 80-82) qu'il fallait admettre au sein de la faune agéienne une partie archaïque provenant d'un niveau profond à lignites, et une partie plus moderne originaire d'un niveau sus-jacent, les Sables à Térédines.

La conséquence se retrouve dans un tableau repris par L. FEUGUEUR (1963, p. 506) qui répartit la faune de Meudon et d'Épernay en deux groupes : la faune sparnacienne (= Yprésien inférieur) et la faune cuisienne (= Yprésien supérieur).

P. LOUIS et J. MICHAUX (1962) découvrent dans les Sables de Pourcy une faune mammalienne variée qu'ils situent dans le Sparnacien et qu'ils parallélisent avec la faune de Dormaal et d'Erquelinnes.

Plus loin, ils placent Pourcy dans le Sparnacien supérieur en liaison avec les Sables de Sinceny.

Toutefois L. FEUGUEUR (1963, p. 508) localise provisoirement Dormaal dans le Thanétien supérieur.

D. E. SAVAGE, D. E. RUSSELL et P. LOUIS (1965) mentionnent l'existence d'*Hyracotherium* à Mutigny et Avenay.

Hyracotherium cf. *cuniculum* conférerait à Palette près d'Aix, un caractère yprésien (cuisien ?) ou sparnacien supérieur. Quant aux conditions de dépôt, elles seraient les suivantes :

Meudon et Épernay (couches profondes).....	fluvio-lagunaires
Pourcy.....	lagunaires, avec possibilité d'irruption de la mer yprésienne, eaux saumâtres.
Mutigny et Avenay.....	eaux saumâtres.
Palette.....	eaux saumâtres.
Épernay (Sables à Térédines).....	formations saumâtres et littorales.

La zonation dans l'Éocène inférieur du Bassin de Paris s'établit de bas en haut comme suit : zone de Meudon (P. RAT, 1965), zone de Mutigny (L. THALER, 1965) et zone de Cuis (P. RAT, 1965).

Pour J. MICHAUX (1968) la zone de Meudon ne peut encore être définie par une faune de Rongeurs.

La zone de Mutigny serait subdivisée de la façon suivante : le gisement de Mutigny serait placé dans la sous-zone inférieure, Avenay et Condé-en-Brie occuperaient la sous-zone supérieure.

V. — Parmi les formations anglaises, seuls les Woolwich Beds (Croydon, Dulwich, Sydenham) sont de nature estuarienne (Landénien).

TABLEAU 6. — PARALLÉLISMES STRATIGRAPHIQUES ENTRE LES PRINCIPAUX GISEMENTS À FAUNES MAMMALIENNES, PALÉOCÈNES ET ÉOCÈNES INFÉRIEURES D'EUROPE ET D'AMÉRIQUE DU NORD, avec quelques références partielles à des formations marines servant de points de repère.

		AMÉRIQUE DU NORD	Divisions stratigraphiques EUROPE			EUROPE			
			A. PAPP et E. THENIUS, 1959	J. W. DURHAM, 1954	J. F. EVERNDEN, 1964	Allemagne	France	Angleterre	Belgique
É O C È N E	M O Y E N	BRIDGERIEN							
	I N F É R I E U R	Supérieur	Yprésien (= Y2)	Cuisien (= Y2)	Yprésien		Cuisien		Y1b
		WASATCHIEN					Sparnacien	Sparnacien	Y1a
		Inférieur		Yprésien (= Sparnacien) (= Y1)	Sparnacien				
P A L É O C È N E		« CLARKFORKIEN »						Landénien estuarien	Landénien continental
		TIFFANIEN	Thanétien (= Cernaysien)	Thanétien (= Cernaysien)	Thanétien (= Cernaysien)		Cernaysien		Landénien marin
		TORREJONIEN				Paléocène moyen terminal			
		DRAGONIEN PUERCIEN	Montien	Montien	Montien				

TABLEAU 7. — CORRÉLATIONS STRATIGRAPHIQUES ENTRE LES PRINCIPAUX GISEMENTS DE MAMMIFÈRES EUTHÉRIENS, PALÉOCÈNES ET ÉOCÈNES D'AMÉRIQUE DU NORD ET D'EUROPE, avec quelques références à des formations marines servant de points de repère.

		AMÉRIQUE DU NORD		EUROPE		BELGIQUE	
		Divisions stratigraphiques	Formations	Divisions stratigraphiques	Formations	Divisions stratigraphiques	Formations
É O C È N E	M O Y E N	BRIDGÉRIEN	Huerfano B.	CUISIEN	Sables de Cuis, Sables à Unios et Térédines, Palette (?)	YPRÉSIEN = Y 1b	Sables de Forest et de Mons-en-Pévèle
	I N F É R I E U R	supérieur	Huerfano A., Lost Cabin, Big Horn Basin, Knight Formation	SPARNACIEN	Avenay, Argile d'Orchies, Sables de Sinceny, Faluns de Pourcy, Mutigny, Meudon, Lignites du Soissonnais	YPRÉSIEN = Y 1a	Argile plastique d'Ypres
		WASATCHIEN — inférieur	Lysite, Four Mile, Gray Bull		Formations anglaises : Abbey Wodd, Kyson, Watford Heath Kiln, Herne Bay, Bennet's End		
P A L É O C È N E	S U P É R I E U R	« CLARKFORKIEN »	« Clark Fork »	LANDÉNIEN ESTUARIEN	Woolwich Beds	LANDÉNIEN CONTINENTAL = L2	Sondages des Flandres, Dormaal, Erquelinnes (Jeumont), Orp-le-Grand(?), Vinalmont(?), Leval(?)
		TIFFANIE	Bison Basin, Tiffany, Paskapoo, Silver Coulee	THANÉTIEN	Marin Sables de Châlons- sur-Vesle et de Bracheux, Bottom Beds, Thanet Sands		L1c Sables d'Erquelinnes, Grès de Grandglise et de Blaton
	M O Y E N						
		TORREJONIEN	Torrejon, Rock Bench, Gidley Quarry (Lobo)				
N E	I N F É R I E U R	DRAGONIEN	Dragon				
		PUERCIEN	Puerco, Mantua				

N. B. — La London Clay soulève un certain nombre de difficultés. Elle a été placée à la frontière entre Sparnacien et Cuisien.

VI. — Dans tous les autres gisements anglais, les conditions de dépôt sont marines, de sorte que les Mammifères mentionnés doivent être considérés au point de vue stratigraphique, soit comme contemporains continentaux, drainés par les fleuves vers la mer, soit comme antérieurs et remaniés.

Les Blackheath and Oldhaven Beds (Abbey Wood), les Suffolk Pebble Beds (Kyson), le Basement Bed of the London Clay (Bennet's End, Watford Heath Kiln, Herne Bay) relèvent de l'Yprésien inférieur. Une remarque doit cependant être faite au sujet des Blackheath and Oldhaven Beds. En se fiant à la faune ichtyologique essentiellement marine, ce gisement pourrait être rangé dans le Landénien marin (E. CASIER, 1967).

VII. — Le niveau de la London Clay, quant à lui, toujours en fonction de sa faune ichtyologique, appartient aussi bien à l'Yprésien supérieur qu'inférieur.

Plusieurs remarques doivent suivre ces tableaux :

1. Mutigny est placé dans le Sparnacien français assez basal suivant D. E. SAVAGE, D. E. RUSSELL et P. LOUIS (1965).

2. Avenay est situé sous les sables du Cuisien, d'où sa position dans le Sparnacien supérieur.

3. Palette avec *Hyracotherium* cf. *cuniculum* ou *Propachynolophus* sp. correspond plutôt au Sparnacien supérieur ou à la limite du Cuisien.

4. Les positions respectives de Cernay et de Berru ont été précisées par D. E. RUSSELL (1964).

5. Suivant E. CASIER (1967), la London Clay, toujours en fonction de sa faune ichtyologique, appartient aussi bien à l'Yprésien supérieur qu'inférieur.

6. À Épernay on se trouverait en présence de deux gisements.

En effet, V. LEMOINE, n'a jamais voulu, ou su indiquer les localités précises, ni les niveaux exacts, d'où proviennent les divers fossiles de son « Agéien ».

Un des niveaux (superficiel) s'identifierait aux Sables à Unios et Térédines et en tant que tel serait donc cuisien.

L'autre (profond) appartiendrait au Sparnacien « sensu lato ».

4. Faunes américaines.

Peratherium constans ressemble étroitement à *Peradectes protinnominatus* de la Formation Four Mile.

Nycticonodon se situe à proximité de « *Nyctitherium* » et d'*Entomolestes*, également présents dans la Formation Four Mile.

Dormaalius est fort proche d'*Entomolestes nitens* MATTHEW, 1918, espèce non décrite, de la Formation Four Mile.

Eochiromys offre une parenté certaine avec *Teilhardella whitakeri* du Gray Bull.

Hyracotherium peut être confronté fructueusement avec *Hyracotherium angustidens etsygicum* du Gray Bull et *Hyracotherium angustidens* de la Formation Four Mile.

Coryphodon eocaenus de même s'apparente au *Coryphodon lobatus* ?, toujours de la Formation Four Mile.

Parmi les Dichobunoidea, c'est encore avec *Diacodexis metsiacus* du Gray Bull et de la Formation Four Mile que la comparaison est la plus efficace, en fonction de l'allure de la M₃.

Chriacus se situe en parallèle avec *Chriacus gallinae* de la Formation Almagre.

La parenté globale de l'ensemble des Proviverrinés américains et européens a déjà été relevée à plusieurs reprises.

Prolimnocyon atavus de la Formation Four Mile se place fort près d'un spécimen de Dormaal.

Alacodon, quant à lui, possède une position systématique proche d'*Ectoconodon*, de *Didelphodon* et d'*Alphadon*, originaires du Crétacique supérieur.

Gypsonictops s'apparente de fort près à *Gypsonictops hypoconus* en provenance de la Formation Lance.

Teilhardina offre le maximum de ressemblance avec *Omomys carteri* du Bridger inférieur.

Toutefois la morphologie la plus semblable se retrouve chez *Tetoniuss homunculus* ? de la Formation Four Mile, et chez *Anemorhysis minutus* (Loomis, 1906).

Un rapprochement des plus intéressants doit être signalé avec les Purgatoriinés originaires du Crétacique supérieur et du Paléocène inférieur.

Paramys, quant à lui, avec l'espèce *Paramys metacingularis*, correspond partiellement aux exigences de M. C. McKenna (1961) pour l'ancêtre pré-paléocène postulé.

Il serait donc plus ancien que *Paramys atavus* du Tiffany.

Paschatherium présente un cousinage certain avec *Haplatetes* du Tiffany et du Torrejon.

Miacis latouri et les Miacidés belges sont fort proches de *Protictis* (*Protictis* *haydenianus*) du Torrejon.

Enfin *Phenacodus europaeus* autorise des comparaisons restreintes avec *Phenacodus matthewi* (Tiffany-Formation Four Mile).

On constate donc que le rapprochement avec les types américains les plus proches, offre un éventail stratigraphique allant bien au-delà du Torrejonien, puisque la limite inférieure atteint le Crétacique supérieur, tandis que la frontière supérieure est représentée par le Bridger.

Cet étalement n'a rien de surprenant en soi.

Il a déjà été exposé à maintes reprises que des faunes mammaliennes pouvaient être composées de genres ou d'espèces, arrivés en tant que tels, à des degrés d'évolution différents, qu'on peut globalement admettre, correspondant à des séquences stratigraphiques différentes.

Si on se fie au pourcentage quantitatif de chaque genre ou espèce de l'ensemble du matériel fossilifère du Landénien continental belge et de Dormaal en particulier, *Paschatherium* l'emporte de loin sur tous les autres.

D. E. Russell (1964, p. 274) avait montré les affinités du genre *Haplatetes* du Torrejon et du Tiffany, dont il considérait que la faune présentait un cachet cernaysien ou vice versa.

Toutefois on ne peut nier la présence d'un certain nombre de genres communs ou en tous les cas fort proches, dans la Formation Four Mile et dans le Landénien continental belge.

Il y a là une parenté stratigraphique indéniable, au point que, compte tenu des données multiples, nous placerons le Landénien continental belge, immédiatement en dessous de ce niveau.

Par ailleurs, il est impossible de ne pas être frappé par la similitude faunique existant entre les Mammifères d'Europe et d'Amérique du Nord à l'aube du Tertiaire.

On peut y voir, entre autres, une origine commune possible et donc un centre commun de dispersion et ainsi une connexion terrestre entre les deux continents.

La confirmation ou l'échec de cette hypothèse séduisante dépend d'une meilleure connaissance des affinités plus ou moins étroites des faunes paléocènes d'Asie.

En fait le problème doit être résolu d'après une optique double :

1. Étude de l'indépendance de la faune asiatique, relative ou réelle.
2. Découverte de nouveaux matériaux européens de comparaison.

Pour B. KURTÉN (1967), à la fin du Crétacique et au début du Tertiaire, l'Europe, l'Asie et l'Amérique du Nord n'étaient pas complètement isolées.

Il est, de ce fait, extrêmement difficile de déterminer le lieu d'origine des ordres de Mammifères holarctiques.

Il est possible que les Rongeurs proviennent d'Amérique du Nord et les Lagomorphes d'Asie.

Le cas des Insectivores, Dermoptères, Chiroptères, Condylarthres, etc. resterait douteux.

De toute façon la connexion entre l'Amérique du Nord et l'Europe doit être considérée comme prouvée par la géologie et la géophysique (translations continentales).

Il faut enfin espérer que des faunes mammaliennes européennes plus anciennes que celles de Cernay et de Walbeck seront mises à jour dans l'avenir.

VI. — SOMMAIRE.

Le Landénien continental belge peut être considéré comme la frange terminale du Paléocène supérieur européen, en se fondant sur la faune mammalienne.

Toujours à partir des mêmes critères, il se révèle plus récent que le Cernaysien français et plus ancien que le Sparnacien.

L'examen approfondi de la répartition biostratigraphique des Mammifères européens au Paléocène et à l'Éocène montre pour le Landénien continental l'existence de trois groupes fauniques bien déterminés, comprenant :

- 1) des formes communes au Cernaysien et au Landénien (*Paschatherium*, *Plesiadapis*);
- 2) des formes propres au Landénien continental (*Landenodon*, *Dormaalius*);
- 3) des formes communes au Landénien et au Sparnacien (*Teilhardina*, *Coryphodon*);

Le schéma est d'ailleurs trop général puisqu'il ne tient pas compte de certains genres qu'on pourrait appeler polychroniques qui se maintiennent à travers plusieurs niveaux stratigraphiques (*Paramys*, etc.).

Indépendamment du rôle corrélatif que peuvent jouer les Mammifères du Landénien continental belge, on ne saurait assez insister sur les caractères primitifs de cette faune, évoqués non seulement dans des formes classiquement archaïques, comme des Condylarthres (*Landenodon* et *Paschatherium* constituant plus de 30 % de la faune globale), mais encore dans des formes théoriquement plus modernes (Hyracothériens, *Protodichobune*), qui au sein de leur groupe sont indéniablement fort primitifs.

Certains auteurs français continuent à inclure le Landénien continental dans le Sparnacien.

Ainsi R. LAVOCAT (1964) considère que les Rongeurs n'apparaissent de façon sensible qu'au Sparnacien en Europe.

Or, on retrouve dans le Landénien continental le genre *Paramys* se traduisant par une série d'espèces dont l'enchaînement phylogénétique est clair.

Pour L. THALER (1964), la coupure paléontologique entre Thanétien et Sparnacien est importante, et correspond à une lacune sédimentaire et même à une discordance cartographique franche.

Le même auteur rappelle que le Sparnacien des stratigraphes n'est pas un étage mais un faciès laguno-lacustre du cycle yprésien dont il occupe surtout la base.

Pour nous, le Landénien continental représente la phase terminale du cycle landénien, dont le dépôt a dû se faire au cours de la régression marine. La faune mammalogique, quant à elle, daterait de l'époque où la régression de la mer landénienne débutait.

L. THALER mentionne encore « qu'il faut réserver la possibilité de découvrir une zone de Mammifères intermédiaires, ou davantage ».

Il est certain que la faune de Dormaal représente cet intermédiaire postulé et que le Landénien continental belge constitue une entité stratigraphique valable.

Par rapport aux niveaux américains, il sera placé immédiatement en dessous de la Formation Four Mile, donc à proximité du début du Wasatch inférieur.

TABLE DES MATIÈRES

DEUXIÈME PARTIE

	Pages
I. — INTRODUCTION	42
II. — HOMOGÉNÉITÉ OU HÉTÉROGÉNÉITÉ DU GISEMENT DE DORMAAL	42-47
1. Hétérogénéité d'ordre stratigraphique	43
2. Hétérogénéité d'ordre topographique	43-44
3. Hétérogénéité formelle ou quantitative	44
4. Hétérogénéité évolutive	44-46
5. Hétérogénéité chronologique	47
III. — UNITÉ DU LANDÉNIEN CONTINENTAL	47-48
IV. — CORRÉLATIONS STRATIGRAPHIQUES	49-90
1. Parallélisme avec la faune cernaysienne	49-53
2. Parallélisme avec la faune de Walbeck	53
3. Parallélisme avec la faune anglaise	53-63
4. Parallélisme avec les faunes sparnacienne et cuisienne françaises	63-71
5. Parallélisme avec les faunes américaines	71-90
V. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES	90-101
I. — Précision de la valeur intrinsèque du Mammifère en tant que fossile de niveau	90-92
II. — Conclusions stratigraphiques	92-101
VI. — SOMMAIRE	101-102

TROISIÈME PARTIE

Vérification générale de la théorie de la molaire mammalienne sur le matériel de Dormaal, de Hoogbutsel et de Hoeleden. Extensions de la notion de gradient.

I. — INTRODUCTION.

On peut légitimement se demander pourquoi l'élément dentaire se trouve au centre des préoccupations des paléontologistes des Vertébrés.

La réponse est simple. Le matériel livré par des fouilles multiples, à côté de réussites indiscutables fournissant des squelettes, des crânes, etc, se limite, dans la plupart des cas, à des dents isolées ou à des fragments de maxillaires plus ou moins dentés.

En plus, si le « pattern » crânien ne varie plus chez le vrai Mammifère, où seule la forme évolue, la denture avec la disposition particulière des constituants de ses molaires, caractérise chaque groupe, sans que la structure ne soit fixée.

Les temps géologiques constituent une véritable trame au cours de laquelle se produisent des modifications soit positives et donc constructives, soit encore régressives.

Ainsi paradoxalement l'émail et la dentine, substances d'une dureté élevée, se révéleront malléables et modifiables.

A. — EXIGENCES.

L'édification d'une théorie globale de l'origine de la dent mammalienne « sensu lato », et de la dent euthérienne en particulier, est une tâche fort ardue.

On peut en effet se baser sur des arguments d'ordres divers : (paléontologie, anatomie comparée, embryologie, etc.).

Toutefois ces divers domaines ne fournissent pas que des arguments.

Ils comportent également des exigences propres, à côté d'exigences particulières à d'autres terrains (morphologie, phylogénèse).

De multiples données entrent en ligne de compte :

1. Si les arguments ont une valeur en quelque sorte individuelle, ils peuvent également s'étayer, se confirmer l'un l'autre ou encore malheureusement, s'infirmer. Ainsi une observation embryologique peut renverser une base paléontologique mal établie, encore que le soutien embryologique soit relativement faible puisque, en fait, morphologie et numérique dentaires, sont globalement prédéterminées au sein d'un groupe animal. Par contre l'ordre d'apparition des cuspides peut être théoriquement élucidé à partir d'un fait embryologique.

2. Les arguments en eux-mêmes ne sont pas naturellement purs. Par exemple l'argument d'anatomie comparée fondé sur la répétition partielle ou plus ou moins complète, dans une mâchoire quelconque, des divers paliers de passage de la dent haplodonte à la dent euthérienne tribosphénique, doit être vérifié sur le terrain actuel et sur le terrain paléontologique.

Tableau d'après G. VANDEBROEK, 1969.

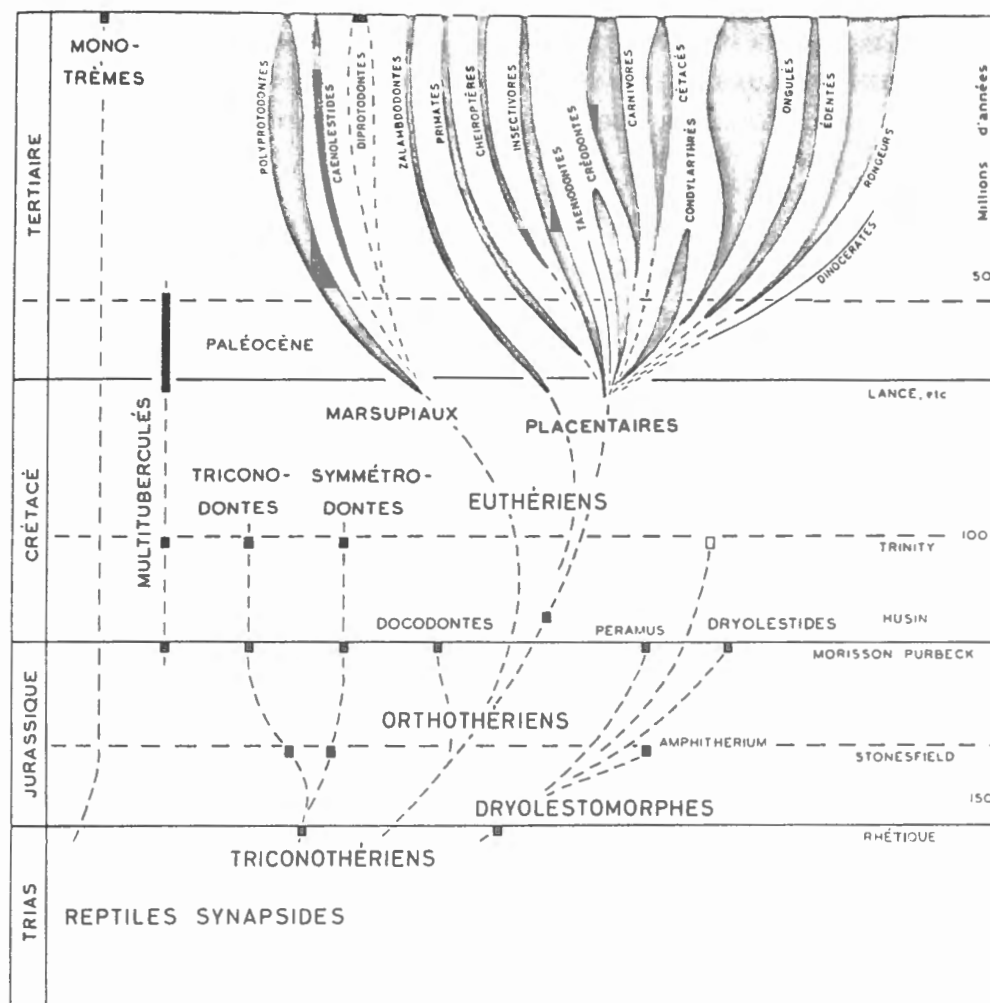


Tableau indiquant les couches dans lesquelles des Mammifères mésozoïques ont été trouvés ainsi que l'expansion des Euthériens pendant le Tertiaire.

3. Celui-ci engendre des difficultés et doit donner lieu à de multiples précisions. Le point de départ vers la plurituberculation est de toute façon la dent haplodonte. A partir de ce fondement commun, différentes lignées mammaliennes se sont matérialisées et se sont traduites par des lignées indépendantes non apparentées.

Ces lignées mammaliennes ne sont que des étapes successives, parfois contemporaines vers la plurituberculie euthérienne dont les manifestations vont subir ultérieurement des spécialisations multiples. Autrement dit, le fondement étant la dent haplodonte, en fait reptilienne de caractéristiques, les différentes lignées dentaires mammaliennes ne sont que des réussites plus

ou moins avortées, des tendances diversement exprimées, indépendantes et plus ou moins couronnées de succès vers la pluricuspidation euthérienne.

En somme, toute théorie de la molaire tribosphénique euthérienne s'élaborera sur des arguments de nature diverse et devra également se poser des objectifs de même nature :

I. — Exigences et objectifs morphologiques.

Une connaissance intégrale de la dent devra être réalisée (crêtes et cuspides). La liaison entre les deux devra être comprise non seulement au point de vue descriptif, mais encore au point de vue dynamique et évolutif. Il faudra également tenir compte des *homologies* des dents supérieures et inférieures.

II. — Exigences embryologiques.

Celles-ci ne peuvent aller à l'encontre des arguments d'une autre nature.

Ainsi les premières cuspides à se calcifier sont, d'après la terminologie de COPE-OSBORN, le paracône supérieur et le protoconide inférieur (P. M. BUTLER, 1956a).

A côté de cela, les faits embryologiques sont toutefois de portée limitée puisque, comme il a été dit plus haut, numérique et morphologie dentaires sont en quelque sorte prédéterminées au sein d'un groupe mammalien.

III. — Exigences d'anatomie comparée.

Il est impossible de ne pas remarquer au sein d'espèces actuelles, par exemple, le type de transition qui se présente sur une mandibule animale depuis la dent unicuspidée, jusqu'à la molaire plurituberculée. Plus l'espèce sera primitive, au point de vue numérique et morphologique, et plus cette récapitulation se révélera complète. Cette exigence pourra, en elle-même, servir d'argument plausible dans l'idée d'une véritable répétition morphologique.

IV. — Exigences paléontologiques.

Elles sont de deux ordres :

a) D'une part les mêmes phénomènes récapitulatifs doivent être observés et expliqués avec d'autant plus d'acuité que le genre, par exemple, sera plus primitif.

b) Les stades successifs incomplètement réalisés par les diverses lignées de Mammifères seront expliqués dans une optique en quelque sorte progressiste vers la molaire tribosphénique euthérienne.

V. — Exigences phylogénétiques.

A défaut d'autres éléments, l'entité dentaire doit permettre l'établissement d'une phylogénèse au sein d'un groupe mammalien. Les notions de primitif et d'évolué doivent être définies sans recours constant à la stratigraphie.

Ces préalables étant posés, il sera intéressant de revoir rapidement les diverses théories de l'origine et de l'évolution de la molaire mammalienne, pour enfin en arriver à la théorie générale défendue par G. VANDEBROEK et nous-même.

B. — ANCIENNES THÉORIES.

I. — THÉORIE DE LA CONCRESCENCE

(A. GAUDRY, 1878; FL. AMEGNINO, 1884, 1896, 1899, 1904;
W. KÜKENTHAL, 1892; C. RÖSE, 1892*a* et *b*, 1894*a* et *b*, 1898; A. D'ETERNOD, 1911).

Les dents pluricuspidées proviennent de la fusion de dents unicuspidées de type reptilien de sorte que, en principe, chaque cuspide pourvue d'une racine correspond à une unité dentaire.

La dentition des Mammifères, somme toute assez faible numériquement, proviendrait de la condescence de multiples dents reptiliennes.

Finalement la fusion des germes dentaires serait due au raccourcissement des mâchoires chez le Mammifère.

Cette thèse est basée sur des observations indéniables de condescence observées chez des Sélaciens *Myliobatis* et *Aetiobatis*, chez des Téléostéens *Diodon* et *Tetrodon*, chez des Dipneustes *Ceratodus* et *Protopterus*. *Sphenodon*, lui-même, possède deux dents antérieures incisivi-formes provenant de trois dents fusionnées.

Les objections sont d'ordres divers :

1. *Histologique* : Les dents en plaques adultes montrent une structure telle que la distinction des germes individuels est possible.

2. *Embryologique* : Certaines images ont pu faire croire à une fusion des germes dentaires.

Les observations de H. BRABANT, L. KLEES et R. J. WERELDS (1958) sur les anomalies des dents humaines sont évocatrices à ce sujet.

3. *Paléontologique* : Si dans les divers groupes, on assiste en effet à une complication progressive de la dent haplodonte à la molaire plurituberculée, il est impossible d'expliquer ce phénomène par la condescence, particulièrement dans les formes les plus primitives.

II. — THÉORIE EMBRYOLOGIQUE.

Cette théorie est encore fondée sur l'axiome ancien de l'ontogenèse, récapitulation de la phylogenèse.

Les travaux de C. RÖSE (1892*a*) sur l'Homme, de J. TAEKER (1892) sur des Ongulés, de H. M. W. TIMS (1896) sur le Chien, et de bien d'autres, ont amené ces auteurs à considérer que le paracône et le protoconide étaient les premières cuspides à se calcifier.

H. F. OSBORN (1904) répliquait que l'examen approfondi des molaires de *Dryolestes* (Jurassique) montrait que la cuspide principale des molaires supérieures sur le côté lingual, était sur la même ligne que les apex des prémolaires. Cette question sera envisagée à nouveau et en détail lors de la discussion de la théorie de COPE-OSBORN et de l'exposé de la théorie synthétique.

Quoiqu'il en soit, on peut dire dès à présent, que cet argument embryologique est d'un poids certain.

III. — THÉORIE DES DIMÈRES

(L. BOLK, 1911, 1913, 1914, 1917, 1919, 1924).

1. La dent reptilienne haplodonte actuelle tirerait son origine d'une dent primitive trituberculée.

L'embryon de *Crocodylus porosus* aurait d'abord une génération unique de dents triconodontes non éruptives, suivie de multiples générations de dents unicuspidées.

2. La dent mammalienne proviendrait de la fusion de deux dents triconodontes reptiliennes originaires de deux lignées successives.

La première est le protomère (vestibulaire); la seconde (linguale) est le deutéromère.

Ainsi la dent résultante serait dimère.

Un processus de concentration dans le temps suivrait ensuite chez le Mammifère.

Toutes les dents (incisives à molaires) seraient équivalentes, primitivement hexacuspidées. Elles subiraient ultérieurement un processus de réduction partielle.

La molaire pourvue d'un tubercule de Carabelli, serait trimère chez l'homme.

Les dents des Multituberculés et des Éléphants seraient polymères.

Sans entrer dans les détails on peut mentionner les objections suivantes :

1. Dans le domaine embryologique : les images que L. BOLK admet comme significatives de la duplicité du germe dentaire des Mammifères ont été interprétées différemment par d'autres auteurs.

Ainsi le septum de l'organe de l'émail ne serait que le cordon de l'émail qui ne cloisonnerait pas complètement le germe.

2. La valeur explicative de la théorie serait encore restreinte aux Primates et à de rares Mammifères.

3. Au point de vue paléontologique, on peut se demander, chez les Proboscidiens par exemple, comment on peut passer de la dent du *Moeritherium* à la molaire de l'Éléphant actuel, théoriquement polymère.

IV. — THÉORIE DE LA MULTITUBERCULIE

(R. ANTHONY, 1934a, b et M. FRIANT, 1932a, b, 1933).

La forme mammalienne serait une régression à partir d'une forme hexatuberculée.

G. G. SIMPSON (1928c) considérait les Multituberculés comme sous-classe (*Allothériens*) de Mammifères dérivés indépendamment d'autres ordres mésozoïques et leur déniait tout caractère ancestral vis-à-vis des Marsupiaux diprotodontes et des Rongeurs.

Cette opinion ayant trait spécialement à l'indépendance de la lignée des Multituberculés, est celle de G. VANDEBROEK (1964) et la nôtre.

M. FRIANT choisissait la molaire supérieure de *Tritylodon* (Triasique supérieur) comme point de départ de sa théorie.

Il faut d'ailleurs remarquer que *Tritylodon* n'est plus classé comme Multituberculé mais comme Reptile ictidosaurien (?).

Le gabarit trituberculaire serait dû à une perte des mouvements de la mandibule dans le plan horizontal.

Il est évident que la principale objection réside dans la prétention de faire dériver la molaire fortement spécialisée de Rongeurs comme *Geomys*, par exemple, de la dent hexacuspide de *Tritylodon*.

Quant à la descendance de *Paramys* à partir d'un type classiquement tuberculo-sectorial, il ne peut persister aucun doute à ce sujet.

V. — THÉORIE DE LA DIFFÉRENCIATION PROGRESSIVE

(E. D. COPE, 1871, 1883a; H. F. OSBORN, 1888b).

OU THÉORIE DE COPE-OSBORN ET COMPLÉMENTS.

La conception de la genèse de la molaire mammalienne à partir de la dent haplodonte, donc typiquement reptilienne, procède de l'acceptation de l'idée d'évolution.

Tout le problème résidait évidemment dans le passage de l'une à l'autre et dans les intermédiaires éventuels.

L'idée maîtresse de la théorie peut s'exprimer comme suit : E. D. COPE avait conçu que dans une dent de type trituberculé (tubercules en rangée mésio-distale), se produisait un véritable phénomène de rotation de deux cuspides, la mésiale et la distale.

Ce mouvement avait lieu vers l'extérieur à la dent supérieure, vers l'intérieur à la dent inférieure, de sorte que la cuspide principale devenait linguale en haut (protocône), vestibulaire en bas (protoconide).

Les genres *Melanodon* et *Spalacotherium* qui servaient de base à la théorie ont été rapportés par G. G. SIMPSON aux Symmétrodontes, par allusion à la disposition presque symétrique des cuspides principales du trigonide des molaires inférieures.

On aboutissait donc, en finale, à une dent mammalienne primitive qualifiée plus tard par G. G. SIMPSON de « tribosphénique », point de départ de toutes les molaires euthériennes.

La molaire supérieure était qualifiée de « trituberculaire » et associée à une molaire inférieure « tuberculo-sectoriale ».

H. F. OSBORN en 1907 résumait toute la théorie de la « trituberculie » en quatre axiomes paraphrasés par G. G. SIMPSON (1936c) de la façon suivante :

1. La plupart des molaires de Mammifères supérieurs dérivent de molaires du type « trituberculé » à la mâchoire supérieure, du type « tuberculo-sectorial » à la mâchoire inférieure.

2. La molaire trituberculaire s'édifie, à partir d'une dent haplodonte, par addition de cuspides antérieures et postérieures, suivie ultérieurement d'un mouvement de rotation de celles-ci vers le dehors ou le dedans.

3. De nouvelles cuspides apparaissent par suite du développement de la couronne, et non par la fusion d'éléments.

4. Il existe une véritable homologie inversée entre les tubercules des molaires supérieures et inférieures.

Avant de poursuivre l'exposé et les développements de cette théorie de COPE-OSBORN, il nous paraît indispensable de prendre déjà position vis-à-vis de ces quatre principes.

1. Vis-à-vis du premier, notre attitude ne peut que reprendre celle de W. B. SCOTT (1892b). L'idée est valable pour les Euthériens « sensu lato », même si les séries phylétiques ne sont pas encore établies.

2. Le second principe ne satisfait pas les exigences de la dent tribosphénique. Deux réserves doivent être formulées :

1° Les Symmétrodontes sont une application parfaite du second point.

2° Les Zalambdodontes et les Dryolestoides constituent deux cas spéciaux où la molaire se bâtirait peut-être par rotation des styles — mésial et distal — en dehors ou en dedans, par rapport à la cuspidé principale.

3. Le quatrième principe est entièrement faux pour la dent tribosphénique.

En fait il serait plus rationnel de formuler les principes de COPE-OSBORN modifiés au moyen d'un énoncé simple qui peut emporter l'adhésion générale :

1° Les divers types de dents mammaliennes proviennent d'une dent unicuspidée par divers mécanismes, mais surtout pas par fusion d'éléments séparés.

2° La corrélation est étroite entre la structure fondamentale des dents supérieures et inférieures.

3° Les molaires des Euthériens les plus élevés dérivent globalement du type tribosphénique.

Si l'on en revient maintenant aux multiples détours et annexes de la théorie de COPE-OSBORN, on aboutit fatalement à cette fameuse impasse de la « théorie de l'analogie », encore compliquée par le « paradoxe des prémolaires ».

W. B. SCOTT (1892b) arrivait à la conclusion que les prémolaires des Mammifères de l'Éocène basal ou inférieur montraient les stades de passage de la simple prémolaire à la structure plus compliquée de la molaire.

Cette idée a été reprise par G. VANDEBROEK (1961a) et étendue par nous-même, puisque les étapes de passage ont été conçues à partir de la dent haplodonte. Si, au sein d'une lignée, certains intermédiaires font défaut, il suffit pour retrouver le fil conducteur vers la molaire tribosphénique classique, de chercher parmi d'autres lignées la solution des déficiences éventuelles.

Toutefois W. B. SCOTT, respectueux de la théorie de COPE-OSBORN, d'après laquelle les Dryolestoides constituaient les seuls ancêtres jurassiques possibles de la structure mammalienne, aboutissait directement au paradoxe insoutenable des prémolaires.

En effet tandis qu'à la molaire le protocône occupait, d'après W. B. SCOTT, une situation linguale, à la prémolaire il se maintenait en position vestibulaire.

On arrivait donc à une impasse double :

1. Disparition de l'homologie entre dents supérieures et inférieures.
2. Disparition de l'homologie entre prémolaires et molaires.

Il est évident qu'une semblable situation était insoutenable.

La réaction se manifestait sur deux plans :

- I. — Le plan embryologique.
- II. — Le plan de l'anatomie comparée.

I. — Quoique l'optique embryologique soit relativement peu importante, on ne peut négliger les découvertes de C. RÖSE (1892a, b), J. TAEKER (1892), et de bien d'autres cités par P. M. BUTLER (1956a), qui confirment toutes, que le paracône au-dessus, et le protoconide en dessous, sont les premières cuspides en voie de calcification.

II. — La perspective de l'anatomie comparée possède une base beaucoup plus large puisqu'elle permet de suivre les séquences non seulement au sein d'une lignée, mais encore autorise la comparaison avec d'autres lignées.

J. L. WORTMAN (1902) admettait que la molaire était parfaitement *homologue*, en toutes ses parties, de la dernière prémolaire molarisée.

J. W. GIDLEY (1906) défendait l'idée de J. L. WORTMAN sur l'origine du paracône.

Toutefois il commettait deux erreurs capitales :

1. Si la première molaire est, dans sa globalité, l'*homologue* de la dernière prémolaire molarisée, l'analogie des prémolaires est dépourvue de toute signification.

2. Chez les Dryolestoïdes la cuspide externe supérieure n'est pas la cuspide principale.

Ce dernier point était en contradiction avec les idées, de H. F. OSBORN (1888a et b, 1907), G. G. SIMPSON (1929a), P. M. BUTLER (1939b) et G. VANDEBROEK (1961a).

W. K. GREGORY (1934, pp. 305-306) rejetait les conceptions de J. L. WORTMAN et J. W. Gidley et arrivait à la conclusion que :

a) dans un stade pré-jurassique non encore découvert, les sommets des protocônes des molaires supérieures s'étendaient progressivement vers l'intérieur, tendant à remplir les espaces interdentaires entre les trigonides inférieurs;

b) la molarisation des prémolaires et des molaires déciduales au Paléocène et aux époques plus tardives, étaient des processus plus anciens qui produisaient finalement dans certaines lignées une identité de convergence, mais non d'homologie de structure, entre les prémolaires supérieures et les molaires.

P. M. BUTLER (1939a) montre que la molarisation inclut non seulement les molaires mais également les prémolaires.

Il insiste particulièrement sur l'homologie évidente, non seulement entre prémolaires et molaires, mais aussi entre molaires supérieures et inférieures.

Pour la molaire inférieure les difficultés étaient moins spectaculaires. En effet : la cuspide externe du trigonide était le protoconide; mais avec le métaconide, les choses se compliquaient à nouveau.

D'après la théorie de COPE-OSBORN, cette cuspide, par suite du phénomène de rotation, était homologue de la cuspide distale des Symmétrodontes.

W. B. SCOTT (1892b), concluait à l'apparition « in situ » de ce tubercule aux prémolaires, et du coup niait l'homologie de cette cuspide avec celle correspondante de la molaire,

J. W. GIDLEY (1906) soutenait l'opinion de W. B. SCOTT.

En finale on aboutissait à nouveau au cul-de-sac du paradoxe des prémolaires et des molaires.

P. M. BUTLER (1939a) montrait l'homologie des dents supérieures et inférieures.

Le même auteur (1956a, pp. 50-51) signalait que la première cuspide s'ajoutant au protoconide était le métaconide qui se développait sur le flanc lingual du précédent.

Après ce bref historique de l'origine de la molaire tribosphénique euthérienne, il est indiqué de passer à des considérations plus pratiques.

La théorie de COPE-OSBORN, en elle-même, ne peut plus satisfaire les paléontologistes.

Tout le monde connaît ses faiblesses et ses lacunes sur lesquelles il sera revenu en fin de ce paragraphe.

Toutefois elle s'est concrétisée en une nomenclature des cuspides et de certaines crêtes, qui est encore couramment employée à l'heure actuelle, pratiquement comme un aveu d'impuissance.

Nous avons reporté intentionnellement l'exposé de cette nomenclature, dans le chapitre consacré à la dernière théorie que nous avons nommée *synthétique*, afin de mettre en parallèle les deux nomenclatures.

D'autres auteurs se sont évidemment rendus compte du caractère anormal de la situation précitée.

Il est en effet étonnant de rejeter une théorie mais de continuer à utiliser son mode d'expression « faute de mieux ».

L. VAN VALEN (1966) présente une nouvelle terminologie fort complète tenant compte des cuspides et des crêtes.

G. T. MCINTYRE (1966) utilise une nomenclature standard, assortie de quelques modifications, mais signale que P. M. BUTLER (1956a) ne considérerait pas les crêtes dentaires comme des éléments primaires stables alors que dans la conception de G. VANDEBROEK et dans la nôtre, elles constituent un des éléments capitaux de la molaire tribosphénique euthérienne.

Cette nécessité de renouvellement de la nomenclature est essentielle. Elle ne suffit cependant pas en elle-même.

Avant de passer à la dernière partie de ce chapitre, il nous paraît indispensable de condenser d'une manière succincte les objections que l'on peut faire à la théorie de COPE-OSBORN, ainsi qu'à sa nomenclature :

I. — De par son essence même, elle aboutit à cet insupportable paradoxe des prémolaires, et nie toute homologie possible entre prémolaires et molaires, tant pour les dents supérieures que pour les dents inférieures, alors que cette homologie (mêmes structures, mêmes origines, mêmes fonctions) est admise par tous les auteurs modernes.

II. — L'idée d'une origine du trigonide et du trigone par rotation inversée des deux cuspides — mésiale et distale — n'est appuyée par aucune évidence actuelle.

III. — Elle postule que la molaire tribosphénique euthérienne tire son origine des Dryolestoides avec, comme point de départ, les Symmétrodontes. En réalité, plutôt que de parler de Mammifères, il serait plus logique de parler de grades ou d'étages mammaliens, atteints par des lignées diverses et *i n d é p e n d a n t e s*, à base unique, les Reptiles synapides.

Dans la conclusion de ce mémoire, on évoquera l'idée du polyphylétisme mammalien, au minimum tétraradié.

L'élément de base tribosphénique euthérien (marsupial et placentaire) n'est pas représenté par la molaire dryolestoïde mais bien par une dent haplodonte, qui évoluera dans la direction euthérienne en suivant certaines étapes qui lui sont propres.

IV. — L'argument embryologique, quoique de valeur secondaire, entre tout de même en ligne de compte.

Or le paracône et le protoconide sont normalement les premières cuspides à subir le processus de calcification.

Les mêmes recherches ont permis de mettre en évidence avec une certaine généralité l'ordre d'apparition des cuspides.

Cette base n'est évidemment valable que si les observations sont faites sur un groupe animal moderne à morphologie dentaire peu évoluée (c'est-à-dire dont la molaire est la plus proche du schéma tribosphénique primitif), pour la raison simple, qu'avec l'intervention des phénomènes évolutifs et des modifications morphologiques subséquentes, la présence et l'identification même des cuspides peut prêter à des controverses.

V. — L'incompréhension des liens primitifs fondamentaux unissant crêtes et cuspides entraîne des difficultés multiples :

1° l'absence de relation constante avec la dent haplodonte et les intermédiaires, et donc un manque de relation avec ce qu'on pourrait appeler une base de genèse;

2° l'impossibilité de comprendre la dynamique masticatoire, en particulier chez l'Euthérien;

3° il a déjà été mentionné à plusieurs reprises que les dents constituaient le matériel paléontologique le plus fréquent. Elles devront donc servir de base à l'établissement de phylogénèses futures. Or on sait pertinemment bien que la conception de COPE-OSBORN est fausse, aussi bien dans ses idées que dans sa nomenclature.

Sur quels critères valables pourra-t-on se baser ? Quels enchaînements pourra-t-on édifier et sur quels soutiens ?

Des renseignements précieux seront fournis par la stratigraphie (conditions et natures des dépôts, faunes d'accompagnement, etc.).

Toutefois, il est impossible, au sein d'un arbre phylogénétique de confondre d'une manière absolue l'ancienneté stratigraphique et l'ancienneté évolutive.

Il faudra donc nécessairement avoir recours à la morphologie dentaire.

Il paraît inconcevable, en appliquant les grands principes de COPE-OSBORN, d'établir une phylogénèse valable, ne serait-ce qu'en raison de la conception erronée et incomplète de la molaire tribosphénique euthérienne.

Et on peut se poser en finale la question capitale : comment, en dehors de l'élément corrélatif stratigraphique, justifiera-t-on valablement, au sein d'une famille zoologique, dans certaines limites chronologiques données, le qualificatif de primitif ou d'évolué ?

Dans la dernière théorie exposée, on tentera de répondre à toutes ces objections de nature diverse.

VI. — La plupart des homologues, telles qu'elles sont exprimées dans la nomenclature de COPE-OSBORN sont fausses (G. VANDEBROEK, 1961a, pp. 284-285).

Cette erreur de base rend tout travail de comparaison sur la structure des dents, difficilement praticable, particulièrement dans la confrontation des Euthériens et des Mammifères mésozoïques.

II. — THÉORIE SYNTHÉTIQUE.

d'après G. VANDEBROEK (1961a et 1969), reprise par l'auteur.

I. — INTRODUCTION.

L'intérêt de cette théorie réside, avant toute chose, dans une conception intégrale de l'élément dentaire.

L'exploitation de celui-ci, qu'on peut espérer aussi vaste que possible, doit aller de pair avec une connaissance complète de ses structures, d'abord descriptive, ensuite synthétique et enfin évolutive.

La liaison cuspides-crêtes est le fondement capital de la nouvelle théorie dont les conceptions générales peuvent s'énoncer comme suit :

1. Au sein d'un groupe animal on observe, dans une série dentaire continue, un passage progressif de la dent haplodonte à la molaire.

2. L'homologie des cuspides des dents d'une série dentaire sera précisément établie grâce à l'existence des crêtes les unissant.

3. L'allure due aux cuspides et aux crêtes est typique pour les formes mésozoïques et paléocènes.

4. Dans toutes les dentitions, existe une crête principale mésio-distale.

5. Les éléments constitutifs essentiels de la dent haplodonte sont :

1° la cuspide principale unique,

2° le cingulum vestibulaire et lingual,

3° la crête mésio-distale,

4° deux styles apparaissant aux points de contact de la crête unique avec le cingulum.

6. De nombreuses dentitions présentent une crête transversale vestibulaire, linguale, ou les deux, courant de l'apex de la cuspide principale vers le cingulum.

7. Le phénomène de molarisation chez les Euthériens placentaires sauf chez les Zalambdodontes se réalise de la façon suivante :

a) À la mâchoire supérieure, a lieu une extension transversale allant de pair avec l'apparition de l'épicône.

Secondairement, un accroissement mésio-distal correspond à l'apparition du distocône.

L'endocône placentaire est primitif, mais en fait très secondaire volumétriquement et lié à une soudure distale du cingulum.

b) À la mâchoire inférieure, l'ampliation est complexe, en majeure partie mésio-distale, partiellement transversale en direction linguale avec la formation de l'épiconide, en direction vestibulaire avec le trigonide et l'angulation de l'éocrête.

8. *Euthémorphe* qualifie une crête primaire rectiligne.

Zalambdomorphe caractérise une crête principale en λ .

Les premières formes se rencontrent au Jurassique supérieur (*Docodon*).

9. La dent haplodonte est l'origine de *toutes* les molaires supérieures et inférieures.

10. Les molaires supérieures et inférieures sont parfaitement homologues, jusque dans l'orientation de leurs constituants.

11. L'homologie entre les dents permanentes et déciduales est certaine.

12. La molaire essentielle appartient par définition au type tribosphénique présent chez les Placentaires primitifs.

13. Les crêtes transversales principales (plagiocrista et epicrista) sont présentes dans les plus anciennes molaires tribosphéniques (crétaciques et paléocènes).

14. On avait admis d'une manière générale que la molaire supérieure et inférieure tribosphénique dérivait d'une dent plus ou moins taillée en V.

Au contraire, l'examen de séries de dents adjacentes ne montre pas de traces d'une rotation ou d'un glissement, redressés ultérieurement lors de la molarisation.

Ces quatorze principes sont valables pour les Euthériens placentaires, exception faite des *Zalambdodontes*.

Ceux-ci, ainsi que les Marsupiaux seront examinés dans la suite du chapitre.

G. VANDEBROEK rejetant la théorie de COPE-OSBORN et considérant les pseudo-homologies entraînées par celle-ci comme non valables, répudie l'ancienne nomenclature que tout le monde considère comme un pis-aller, et propose une nouvelle nomenclature avec tous les aléas que cet acte peut entraîner.

Les cuspides et les crêtes y sont répertoriées. Dans un but pratique, nous allons associer l'ancienne et la nouvelle nomenclature pour faciliter la compréhension des termes.

II. — NOMENCLATURE.

1. NOMENCLATURE CLASSIQUE.

En ce qui concerne la nomenclature ancienne, l'introduction de P. TEILHARD DE CHARDIN (1921-1922) semble toute indiquée, puisqu'elle sera reprise telle quelle dans l'ouvrage consacré aux Mammifères éocènes de Dormaal (1927a).

Les dessins eux-mêmes sont empruntés au premier travail.

Explication des termes employés pour la désignation des tubercules dentaires.

A. — MAXILLAIRE SUPÉRIEUR.

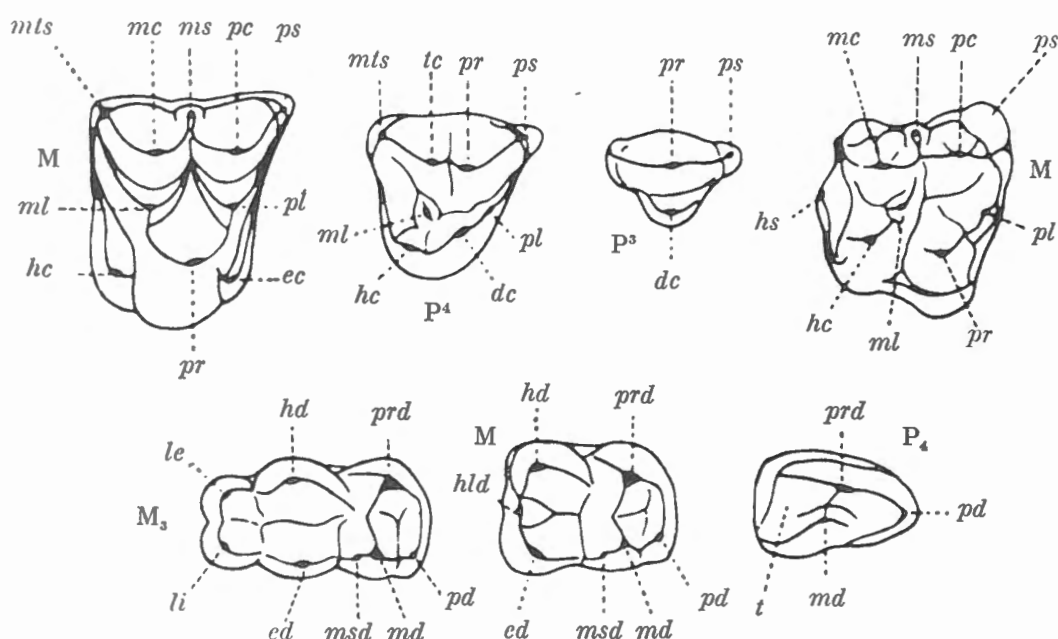
Molaires (trituberculées ou bilobées) (M) *ps* : parastyle; *pc* : paracône; *ms* : mésiostyle; *mc* : métacône; *mts* : métastyle; *pl* : paraconule; *ml* : métaconule; *pr* : protocône; *ec* : ectocône (lobe cingulaire antérieur); *hc* : hypocône; *hs* : hypostyle.

Prémolaires (P^4 et P^3) *dc* : deutérocône; *tc* : tritocône; les autres tubercules comme sur les molaires.

B. — MAXILLAIRE INFÉRIEUR.

Molaires (M_3 et M) : *prd* : protoconide; *pd* : paraconide; *md* : métaconide; *msd* : métastylide; *hd* : hypoconide; *ed* : endoconide; *hld* : hypoconulide; *le* et *li* : tubercule externe et interne du troisième lobe.

Prémolaires (P_4) : même notation que pour les molaires; *t* : talonide.



D'après P. TEILHARD DE CHARDIN (1921-1922).

Il faut ajouter à cette terminologie cuspidienne, les dénominations qui avaient été attribuées ultérieurement à certaines crêtes, dont cependant la véritable signification n'avait pas été comprise.

Antérolophe : A.L. : cingulum mésial supérieur.

Antérolophide : A.L.D. : cingulum mésial inférieur.

Postérolophe : P.C.L. : cingulum distal supérieur.

Postérolophide : P.C.L.D. : cingulum distal inférieur.

Ectolophe : eocrista supérieure « sensu lato ».

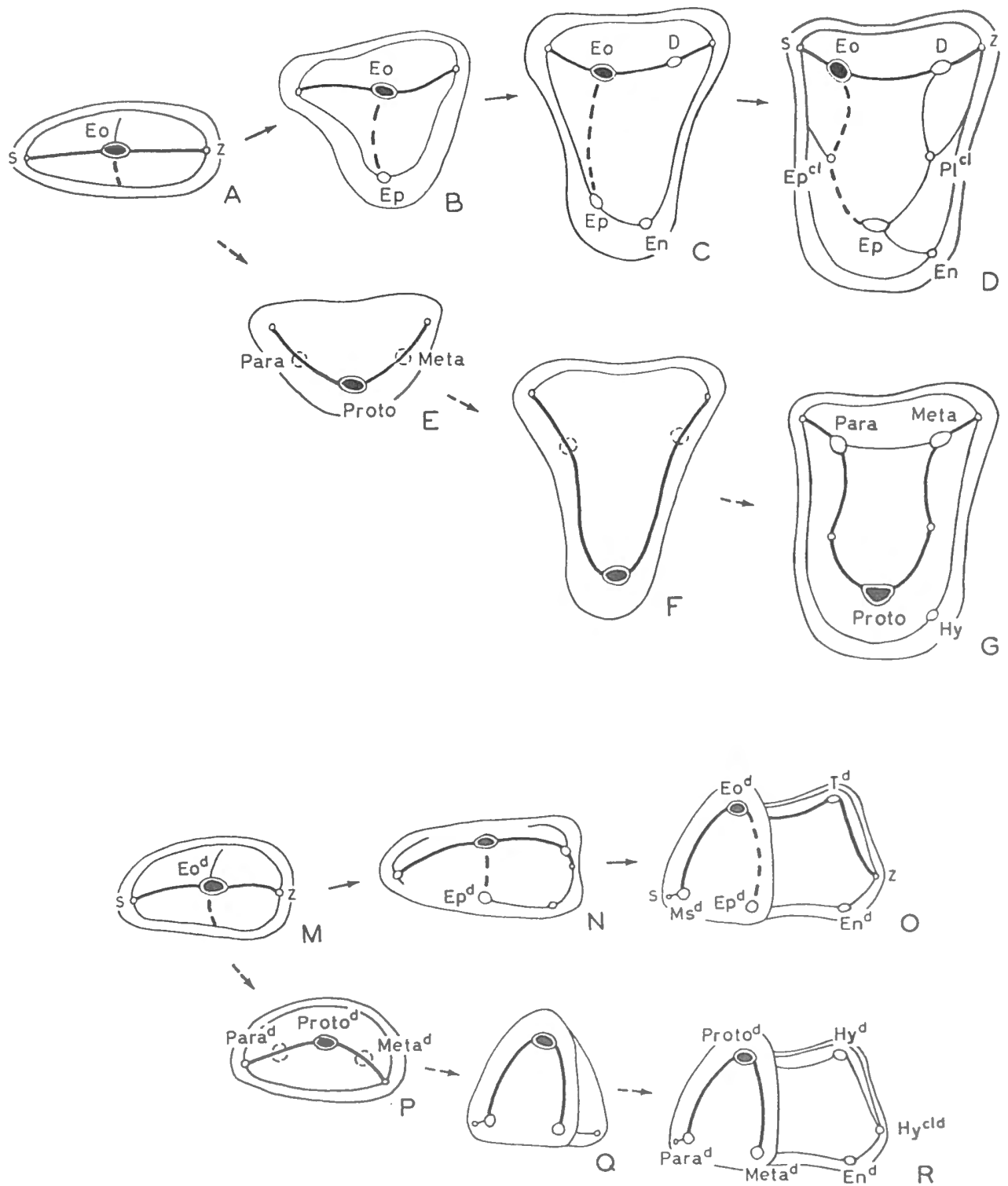
Protolophe : epicrista supérieure « sensu lato ».

Métalophide : eocrista inférieure (branche distale).

Paralophide : eocrista inférieure (branche mésiale).

Protolophide : epicrista inférieure.

Hypolophide : crête joignant *hyd.* et *ed.*



1. Dessins schématiques permettant de comparer l'origine des cuspides de la molaire tribosphénique supérieure : A, B, C, D, d'après la comparaison de dents adjacentes ; A, E, F, G, d'après la théorie de COPE et OSBORN.
Nomenclature de COPE et OSBORN : Hy, hypocône ; Méta, métacône ; Para, paracône ; Proto, protocône.

(D'après G. VANDEBROEK, 1967).

2. Dessins schématiques permettant de comparer l'origine des cuspides de la molaire tribosphénique inférieure : M, N, O, d'après la comparaison des dents adjacentes ; M, P, Q, R, d'après la théorie de COPE et OSBORN.

(D'après G. VANDEBROEK, 1967).

2. NOMENCLATURE MODERNE.

Nomenclature des crêtes.

Eocrista : crête principale, sur la pente mésiale et distale de la cuspidé principale.

Epicrista : crête transversale interne qui court à son origine de la cuspidé principale au cingulum interne ou lingual.

Anticrista : crête transversale externe qui court à son origine depuis la cuspidé principale jusqu'au cingulum externe ou vestibulaire.

Endocrista : crête interne mésio-distale, souvent non séparée du cingulum.

Plagiocrista et crista obliqua : court de l'épicône au distocône.

Nomenclature des cuspides.

Cuspidé principale	Dents supérieures		Dents inférieures	
	Éo.	Éocône	Éod.	Éoconide
Autres cuspides sur l'eocrista :				
du côté mésial	Ps.	Plésiocône	Psd.	Plésioconide
du côté distal	D.	Distocône	Dd.	Distoconide
à l'extrémité mésiale	Ms.	Mésiocône	Msd.	Mésioconide
à l'extrémité distale	—	—	Td.	Téloconide développé à partir du distostylide
Cuspides développées au point de contact de l'eocrista avec le cingulum :				
du côté mésial	S.	Mésiostyle ou mésiostylide		
du côté distal	Z.	Distostyle ou distostylide		
Cuspides développées au point de contact de la crête transverse avec le cingulum :				
du côté interne (epicrista)	Ép.	Épicône	Épd.	Épiconide
du côté externe (anticrista)	An.	Anticône	And.	Anticonide
Cuspides développées sur l'endocrista :				
du côté mésial	Ms. En.	Mésioendocône	Ms. End.	Mésioendoconide
du côté distal	En.	Endocône	End.	Endoconide
Cuspides supplémentaires parfois développées sur l'eocrista :				
du côté mésial	Ms. An.	Mésioanticône	—	—
du côté distal	D. An.	Distoanticône	—	—

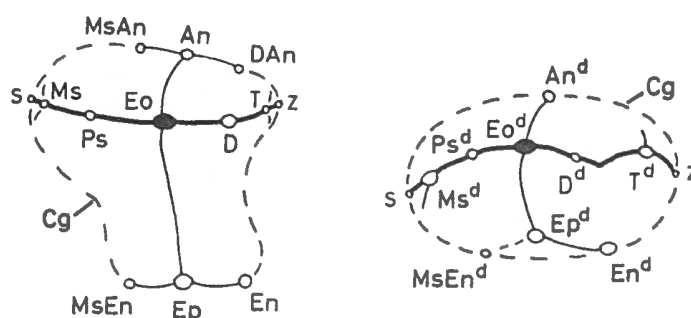


Schéma montrant toutes les cuspidales
qui peuvent se développer sur une dent primitive.
Elles ne sont jamais présentes simultanément. — Traits épais : éocrête.

D'après G. VANDEBROEK (1969).

On ajoutera encore les termes suivants utilisés pour des cuspidales accessoires (pré-molaires et molaires) :

Sciuroïde : situé sur l'éocrista entre l'éoconide et le téloconide des dents inférieures des *Paramys*.

Médiostyle : se rencontrant au milieu du cingulum vestibulaire des dents supérieures (prémolaires et molaires) des *Paramys* entre autres.

Plagioconule : marquant la bifurcation de la plagiocrista, correspondant au métaconule.

Épiconule : marquant la bifurcation de l'epicrista, s'identifiant au paraconule.

Le tableau ci-après, extrait de l'ouvrage de G. VANDEBROEK (1961a), indique l'équivalence des termes de la nomenclature de H. F. OSBORN (et P. M. BUTLER) avec ceux de la nouvelle nomenclature (abréviations). Toutes les homologues des cuspidales supérieures et inférieures exprimées par la nomenclature d'OSBORN sont fausses.

Dents supérieures		Dents inférieures	
S.	(Parastyle)	(Parastylide)	S.
Ms.	(Cuspide antérieure accessoire)	Paraconide	Ms ^d .
Eo.	Paracône	Protoconide	Eo ^d .
D.	Métacône	Cuspide postérieure accessoire	D ^d .
—	—	Hypoconide	T ^d .
Z.	(Métastyle)	Hypoconulide	Z.
Ep.	Protocône	Métaconide	Ep ^d .
End.	Hypocône	Endoconide	En ^d .
An.	(Cuspide buccale)	—	An ^d .

I. — On peut résumer les éléments marquants de la nouvelle nomenclature de la façon suivante :

a) La cuspide principale à la molaire supérieure est l'éocône ; la cuspide principale à la molaire inférieure est l'éoconide.

b) La crête principale est l'éocrista.

c) La cuspide se développant à partir d'une saillie de la partie mésiale de l'éocrista est le mésiocône ou mésioconide.

En réalité nous montrerons que le mésioconide est en quelque sorte engendré par le mésiostylide aux molaires inférieures.

d) La cuspide se développant sur la pente distale de l'eocrista est le distocône ou le distoconide.

e) Les styles apparaissant aux points de contact de l'eocrista avec le cingulum sont mésialement le mésiostyle ou mésiostylide, distalement le distostyle ou distostylide.

f) La crête transverse s'étendant du sommet de l'éocône au cingulum constitue l'epicrista; la cuspide apparaissant au point de contact de cette crête est appelée l'épicône ou l'épiconide.

g) Les cuspides se formant dans une région plus distale du cingulum lingual que l'épicône et l'épiconide seront l'endocône ou l'endoconide.

h) Un mésioendocône peut parfois se former mésialement sur le cingulum lingual à la molaire supérieure.

i) À l'epicrista transversale et linguale peut correspondre une crête transversale vestibulaire, l'anticrista.

Le point de contact entre cette crête et le cingulum vestibulaire est marqué par un anticône ou un anticonide.

j) À la molaire supérieure, sur le cingulum vestibulaire, peuvent apparaître un mésioanticône et un disto-anticône.

k) La crête joignant l'épicône à l'endocône et parfois au mésioendocône, où l'épiconide à l'endoconide est l'endocrista.

l) La cuspide marquant la coudure de la partie distale de l'eocrista à la molaire inférieure est le télôconide.

II. — La situation, l'allure et le dessin de ces diverses crêtes et cuspides, sont repris dans les schémas de la molaire tribosphénique supérieure et inférieure euthériennes, notamment page 118, fig. D et O.

III. — Après cette prise de contact avec la nomenclature, suivra un exposé purement théorique, dans lequel on distinguera deux parties :

- la première plus morphologique, descriptive et explicative aura pour conclusions, les schémas types des diverses molaires mammaliennes (placentaire, zalambdodonte, marsupiale).
- la seconde traitera plus particulièrement de la morphogenèse et de la numérisation dentaires.

III. — MORPHOLOGIE.

A. — ARGUMENT MORPHOLOGIQUE PUR.

La classification des Mammifères est en grande partie basée sur la structure dentaire.

Une comparaison fructueuse des divers groupes réclame des données susceptibles de préciser l'homologie des cuspides.

L'objectif capital réside dès lors dans une analyse aussi poussée que possible de la morphologie des cuspides et des crêtes, ainsi que des relations qui les unissent, et dans un examen des modifications évolutives que celles-ci peuvent subir.

La grande innovation consiste dans le rôle primitif alloué aux crêtes joignant les cuspides.

P. M. BUTLER (1956a) les considérait comme moins stables que les cuspides et conseillait de les utiliser avec précaution comme guides dans l'homologie des cuspides.

Il est certain que plus la dent est évoluée, et plus le dessin des crêtes et les connexions cuspidiennes peuvent subir de modifications.

Ces crêtes se retrouvent dans les types les plus primitifs, dans le cas de dents non abrasées évidemment, et la comparaison de dents successives d'une même dentition permet de comprendre plus aisément l'homologie des cuspides.

La morphologie comparée de la dentition fournit ici une base d'appréciation, qui sera reprise ultérieurement.

B. — ARGUMENT EMBRYOLOGIQUE.

Il a déjà été répété que la base embryologique était relativement faible, puisqu'en fait, la morphologie de la dent est en quelque sorte prédéterminée à ce stade.

Il n'est toutefois pas sans intérêt de souligner qu'en accord avec les observations embryologiques qui rapportent la calcification initiale du paracône (éocône) et du protoconide (éocônide), ces deux cuspides sont considérées comme principales et homologues, à la molaire supérieure et inférieure euthérienne.

C. — ARGUMENT D'ANATOMIE COMPARÉE.

Lorsqu'il s'agira de comprendre, d'expliquer le passage et les étapes qui ont mené de la dent haplodonte à la dent plurituberculée, l'attitude suivante sera adoptée :

A. — Pour les Placentaires et les Marsupiaux, examiner la molaire des divers ordres (pro-Primates, Créodontes, Insectivores, etc.) provenant du Paléocène, du Crétacique et éventuellement du Jurassique supérieur (*Endotherium* SHIKAMA, 1947).

B. — 1. Il est indéniable qu'au sein d'une espèce mammalienne, même actuelle, particulièrement euthérienne, dont la spécialisation n'est pas trop poussée, il existe une gradation indéniable le long d'une série dentaire continue, depuis la dent haplodonte, jusqu'à la molaire plurituberculée.

Plus l'espèce sera primitive (au point de vue de la numérisation dentaire et de la morphologie) et plus les stades intermédiaires seront nombreux et par conséquent évocateurs des étapes successives allant de l'incisive, de la canine et des prémolaires pour aboutir à la molaire.

On ne saurait assez insister sur le caractère inestimable de ce phénomène qu'on pourrait appeler « récapitulatif ».

2. Il faut également insister sur l'allure constamment fragmentaire de cette répétition. Il serait vain de vouloir retrouver sur la même série dentaire tous les degrés intermédiaires.

Certains manquent au sein d'un groupe et se retrouvent chez d'autres types, où ils sont exprimés d'une manière plus claire. Ces types peuvent avoir suivi une direction évolutive différente et en conséquence avoir conservé d'autres étapes.

En résumé, on dira que, dans certaines limites de spécialisation, on peut observer le passage de C à P¹ et P², de P³ à P⁴ et finalement à M¹ et M².

Si on se trouve en présence d'une espèce très spécialisée, certains types intermédiaires peuvent avoir été éliminés. Ces points de jonction seront alors cherchés dans d'autres groupes ayant subi un autre type de spécialisation et corrélativement une autre modalité d'amputation.

Il est certain, par exemple, que l'animal ayant perdu la P^1 et la P^2 , ne donnera pas l'image des intermédiaires morphologiques entre C et P^3 et P^4 .

D'autre part, un animal à forte spécialisation dentaire, mais à formule primitive, ne fournira aucun renseignement valable, par suite des connexions nouvelles ou de l'apparition de tubercules nouveaux qui masqueront le canevas primitif.

D. — ARGUMENT PALÉONTOLOGIQUE.

Les deux méthodes esquissées au paragraphe précédent s'appliquent parfaitement en paléontologie.

La théorie de la « récapitulation partielle et complémentaire » permettra de reconstituer les différentes étapes qui seront envisagées en détail.

Au préalable, il ne sera peut-être pas inutile de rappeler certains points précis :

I. — Les appuis apportés par l'étude du matériel seront fatalement restrictifs. En effet en se basant sur les types fournis par le Landénien continental belge, on disposait d'une faune diversifiée mais limitée aux Euthériens (Placentaires et Marsupiaux).

II. — L'origine de la molaire supérieure et inférieure euthérienne, réside dans la dent haplodonte simple ($P_{1,2}^{1,2}$) dont les constituants sont les suivants (page 118, A et M) :

éocône, (éocônide),
éocrête,
cingulum lingual et vestibulaire,
mésiostyle (ide) et distostyle (ide) ou S. et Z.

III. — Certaines étapes intermédiaires sont partiellement hypothétiques; leur caractère sera mentionné comme tel.

Il ne nous a pas semblé que ces points de moindre résistance puissent nuire gravement à l'enchaînement global des phénomènes.

IV. — Différents schémas de la molaire supérieure tribosphénique euthérienne, qui sera étudiée en premier lieu, ont été proposés antérieurement.

*
**

Il est indispensable de rapprocher ces diverses représentations pour comprendre les modifications profondes apparues dans l'élaboration de la notion de tribosphénie.

- Le premier schéma sera emprunté à H. G. STEHLIN et S. SCHAUB (1950). Planche 3, figure 3, A.
- Le second à J. HÜRZELER (1958). Planche 3, figure 3, B.
- Le troisième à C. A. W. KORENHOF (1960). Planche 3, figure 3, C.
- Le dernier à G. VANDEBROEK (1964). Planche 3, figure 4.

Les différences essentielles porteront, principalement, sur la question du cingulum.

H. G. STEHLIN et S. SCHAUB, de même que J. HÜRZELER, ne mentionnent pas l'existence d'un cingulum continu, encerclant complètement la molaire supérieure trituberculaire primitive.

Pour C. A. W. KORENHOF, se fondant sur les Créodontes et plus particulièrement sur le genre *Paratriiodon*, originaire de l'Éocène supérieur du Honan, et sur *Claenodon*, du Paléocène du Montana, le cingulum serait complet, ce qui nous renverrait au schéma trois.

La conception qui sera défendue dans cet ouvrage sera globalement proche de celle proposée par G. VANDEBROEK.

Il a toutefois paru indispensable de préciser combien l'attention devrait être attirée sur la nature du cingulum mésio-lingual et distal.

Cette observation, revêtira toute son importance dans l'explication de certaines structures secondaires, comme l'énigmatique bourrelet cingulaire mésio-lingual.

Les différents paragraphes envisagés sont les suivants.

IV. — APPLICATION À LA MOLAIRE EUTHÉRIENNE.

1. Origine de la molaire supérieure tribosphénique placentaire.
2. Origine de la molaire supérieure tribosphénique marsupiale.
3. Conclusions sur la molaire supérieure tribosphénique euthérienne.
4. Origine de la molaire inférieure tribosphénique placentaire.
5. Origine de la molaire inférieure tribosphénique marsupiale.
6. Conclusions sur la molaire inférieure tribosphénique euthérienne.
7. La molaire zalambdodonte supérieure et inférieure.
8. Conclusions générales sur la molaire euthérienne primitive.

1. ORIGINE DE LA MOLAIRE SUPÉRIEURE TRIBOSPHÉNIQUE PLACENTAIRE.

D'une manière générale, on peut observer en P³, l'apparition d'une crête transversale qui forme un épaissement à son point de contact avec le cingulum lingual.

Cette amorce représente le futur épïcône, tandis que la crête s'étendant du sommet de l'éocône à l'épïcône constituera l'épicrête.

L'illustration de ce stade primitif se retrouve, entre autres, à la P³ de *Palaechthon alticuspis*, figurée par G. VANDEBROEK (1961a, p. 228, fig. 3).

Parfois une crête se développe sur la pente vestibulaire de l'éocône, symétriquement par rapport à la précédente.

Il s'agit d'une anticrête, tandis que le point de contact avec le cingulum vestibulaire est l'anticône.

Cette formation se retrouve également à la P⁴ de *Palaechthon alticuspis*, figurée par G. VANDEBROEK (1961a, p. 228, fig. 3).

Ce pro-Primate du Paléocène américain a été choisi électivement par suite de la carence en matériel du Landénien continental en P³ et P⁴ suffisamment évocatrices de ce stade.

A partir de cette base vont se dérouler les étapes successives :

Première étape :

Elle peut se rencontrer aussi bien en P³ qu'en P⁴. La couronne a subi un étirement transversal en accord avec l'apparition de l'épïcône.

Les constituants de la dent, P³ ou P⁴, sont les suivants :

cuspidés : S. et Z., éocône, épicoône;

crêtes : éocrête, epicrête, cingulum vestibulaire, mésial et distal.

Le cingulum lingual disparaît initialement. Il peut très rapidement se reconstituer (P⁴ de *Teilhardina belgica*).

Le phénomène le plus important réside dans la coudure linguale que va subir le cingulum distal, de sorte que les deux branches cingulaires, mésiale-distale, primitivement sub-égales en P¹ et P² perdent leur aspect symétrique.

Par suite de l'angulation distale, ce segment va prendre un développement plus important que son correspondant.

De plus, l'angle lui-même peut être le siège de l'apparition d'une cuspide de taille réduite (l'endocône) qui entrera ainsi dans le schéma futur de la molaire tribosphénique placentaire.

Exemples :

P³ de *Teilhardina belgica* : Syntype M. 56, Planche 2, figure 4.

P⁴ de *Teilhardina belgica* : Syntype M. 1270, Planche 2, figure 5; Planche 3, figure 5.

Deuxième étape :

Egalement en P³ ou en P⁴.

Le distocône marque l'éocrista, sans cependant que son existence ne soit liée à la formation de la plagiocrista.

G. VANDEBROEK (1961a, p. 233) semblait admettre la liaison nécessaire entre la crête et la cuspide.

G. E. QUINET (1966g) partageait cette opinion.

En réalité, la plagiocrista n'est pas le duplicata parfait de l'epicrista (crête transversale par excellence).

Il serait séduisant de considérer que le distocône naît sur le flanc distal de l'éocône, par un véritable dédoublement de celui-ci.

Rien ne permet de confirmer une telle prise de position.

La plagiocrista, quant à elle, proviendrait d'un pli transversal secondaire, fermant le mortier central où doit venir s'encaster Td.

Elle est non seulement secondaire par rapport à l'epicrista, mais encore, son origine est différente, quoique « mutatis mutandis », ses connexions se révèlent symétriques.

Il est certain qu'avec la formation de la plagiocrista, le processus de molarisation est déjà en route.

Exemples :

P^{3, 4} de *Gypsonictops dormaalensis* : Syntype M. 1321, Planche 2, figure 6; Planche 4, figure 1.

P^{3, 4} d'*Oxyaenoidea* ?, « incertae sedis » : Syntype M. 1361, Planche 1, figures 1, 2, 3; Planche 4, figure 2.

La séquence suivante montre une variation du thème précédent.

Le distocône est absent. Par contre, l'epicrista présente une angulation très nette vers le cingulum mésial primaire, au point qu'on peut pratiquement dire que les deux éléments se sont fusionnés.

La partie linguale du cingulum mésial, donc secondaire, s'est déjà reconstituée, ainsi que le cingulum lingual lui-même.

Une amorce d'épiconule pourrait même être signalée.

Un phénomène d'abrasion mésial empêche une reconstitution absolument nette de la branche mésiale de l'eocrista rejoignant le cingulum. L'amorce est présente sur le spécimen figuré.

Exemple :

P³ de Créodonte indéterminé : Syntype M. 1362, Planche 1, figures 4, 5, 6; Planche 4, figure 3.

Un cas présentant une certaine similitude avec le précédent doit être signalé, avec les caractéristiques qui l'en différencient :

1° présence d'un faible distocône sur la pente de l'eocrista, sans existence de la plagiocrista;

2° absence de l'endocône;

3° absence du cingulum lingual secondaire;

4° l'épicrista fusionnée partiellement avec le cingulum mésial primaire, qui montre une certaine discontinuité;

5° absence d'épiconule.

Exemple :

P^{3, 4} de Créodonte indéterminé : Syntype M. 1363, Planche 1, figures 7, 8, 9; Planche 4, figure 4.

Les étapes suivantes sont simples dans leur conception.

Par suite d'un pli transversal, une connexion : la plagiocrête, s'établit entre l'épicône et le distocône.

Il serait alors normal de supposer que cette plagiocrête ait subi une parallélisation, suivie d'une fusion partielle avec le cingulum distal, allant de pair avec l'apparition d'un plagiocône.

En réalité, l'observation des Mammifères paléocènes ne permet pas de justifier une optique semblable.

Si, par exemple, une P⁴ de Créodonte pouvait paraître à première vue illustrer un tel processus de formation symétrique avec l'épicrista (P⁴ de Créodonte indéterminé, Syntype M. 1364, Planche 2, figures 1, 2, 3; Planche 4, figure 6), il faut immédiatement rappeler que l'endocône est absent dans ce cas et que des phénomènes évolutifs ultérieurs propres à la famille se sont déroulés.

Il est dès lors logique de présenter un stade intermédiaire, hypothétique mais rationnel (Planche 4, fig. 5).

Certaines molaires supérieures placentaires sont pourvues d'un mésioendocône marquant un bourrelet cingulaire mésial secondaire.

On peut retrouver ce mésioendocône dans des types assez disparates :

Nycticonodon du Landénien continental, *Androconus verlindeni* du Tongrien de Hoogbutsel, *Tarsius spectrum* actuel, en sont des exemples.

L'origine de ce mésioendocône serait purement cingulaire.

Le terme final sera une molaire supérieure placentaire, pourvue parfois d'un mésioendocône marquant un bourrelet cingulaire secondaire (Planche 5, fig. 1).

2. ORIGINE DE LA MOLAIRE SUPÉRIEURE TRIBOSPHÉNIQUE MARSUPIALE.

L'absence d'un matériel adéquat dans le Landénien continental, nous a contraint pour les premiers stades, à recourir au travail de G. VANDEBROEK (1961a, pp. 234-236). Partant d'une forme actuelle *Didelphis*, il énonce les caractéristiques bien particulières de la molaire supérieure tribosphénique marsupiale.

Il est intéressant de signaler ici, l'usage de la théorie de la récapitulation morphologique appliquée à une espèce moderne.

Le point de départ sera la P³ haplodonte, à laquelle seront comparées la Pd⁴ (seule dent déciduale) et la M¹ adjacente.

La Pd⁴ montre non seulement l'existence d'une épicroète et d'un épicoène crescentiforme, mais encore l'éclatement de l'éocrète en deux branches.

Pour reprendre l'auteur : « l'eocrista court du mésiostyle à l'éocône ».

» Elle éclate alors en deux et chaque branche se dirige vers le sommet d'une cuspidé, pour atteindre ensuite le distostyle. »

La seule explication logique de ces deux cuspidés distales est l'éclatement du distocône.

Au stade de la molaire, les propriétés sont les suivantes :

1° Éclatement de l'éocône et du distocône, en rapport avec un véritable dédoublement de l'eocrista en deux éléments : un interne et un vestibulaire. Dans les formes avancées, ce dernier prend l'allure d'un cingulum pourvu de conules. L'éclatement de l'éocône et du distocône va de pair avec l'apparition d'un endéocône et d'un exéocône, d'un endodistocône et d'un exodistocône restant connectés entre eux.

2° Absence d'endocône.

Plusieurs arguments militent en faveur de cette interprétation :

1. Si l'on compare Pd⁴ et M¹ de *Didelphis* et M¹ et M² de *Dasyurus*, les parties distales sont identiques pour les deux paires.

Par contre sur la M¹ de *Didelphis* et sur la M² de *Dasyurus*, les crêtes, exocrista et endocrista, ne rejoignent plus mésialement un éocône unique mais bien un exéocône et un exodistocône, pour atteindre en finale le mésiostyle.

2. Des cas plus spéciaux peuvent être cités.

Ainsi la Pd⁴ de *Chironectes minimus* montre l'éclatement de l'eocrista après l'éocône (plus distalement).

3. Les cuspidés vestibulaires ne peuvent pas dériver du cingulum. On trouve en effet un cingulum vestibulaire sur la pente externe de l'exéocône à la M¹ de *Didelphis*.

Une anticrista et un anticône sont parfois présents.

4. L'examen de Marsupiaux crétaciques, *Alphadon*, *Didelphodon*, *Ectoconodon*, permet d'observer aux molaires supérieures, un éclatement de l'eocrista.

5. Dans certaines formes avancées et même dans les dernières molaires les plus primitives, l'exéocône et l'exodistocône marquent un cingulum confondu avec la branche vestibulaire de l'eocrista.

Une remarque fort importante doit être ajoutée à propos de l'epicrista et de la plagiocrista, particulièrement au sujet des segments immédiatement adjacents à l'épicône.

Trois faits attirent l'attention lorsqu'on compare le schéma de la molaire supérieure tribosphénique placentaire et le schéma de la molaire supérieure tribosphénique marsupiale (Planche 5, fig. 3) :

1. L'absence de l'endocrista.
2. L'absence de l'endocône.
3. La nature des parties linguales de l'epicrista et de la plagiocrista.

Chez le *Placentaire*, l'epicrista présente une angulation nette vers le cingulum mésial primaire, puis, dans un stade suivant les deux éléments se fusionnent.

L'exemple le plus frappant est fourni par la P³.⁴ de Créodonte indéterminé (Planche 4, fig. 4) où l'on voit l'epicrista fusionnée partiellement avec le cingulum mésial primaire.

A la molaire même on identifiait le fragment de l'epicrista compris entre l'épicône et l'épiconule comme provenant du cingulum primitif fusionné avec l'epicrista.

Il eût été logique de supposer que les phénomènes se déroulaient de façon identique au niveau de la plagiocrista.

L'observation des Mammifères paléocènes ne permet pas de justifier cette optique, même si certaines images peuvent en donner l'illusion.

Chez le *Marsupial*, le phénomène de symétrisation se manifeste pleinement.

Le segment de l'epicrista compris entre l'épicône et l'épiconule provient de la fusion du cingulum mésial primitif et de la branche linguale de l'epicrista.

Le segment de la plagiocrista, quant à lui, serait très probablement constitué par la fusion du cingulum distal primitif et de la branche linguale de la plagiocrista.

De la sorte, le cingulum mésio-lingual, lingual, et disto-lingual serait secondaire dans sa manifestation éventuelle.

Le Marsupial et le Placentaire se sépareraient donc par plusieurs points :

1. Absence de l'endocône.
2. Éclatement de l'eocrista.
3. Absence de l'endocrista.
4. Nature différente d'une partie de la plagiocrista.
5. Nature du cingulum.

G. VANDEBROEK (1969) groupe les Placentaires et les Marsupiaux au sein des Euthériens et les rattache pratiquement à une même souche, qui partant de la limite supérieure du Jurassique, rejoint finalement les Reptiles synapsides.

Les données que nous venons de préciser ne permettent pas d'infirmer cette opinion mais semblent indiquer une grande plasticité d'évolution dans le groupe euthérien même.

3. CONCLUSIONS SUR LA MOLAIRE SUPÉRIEURE TRIBOSPHENIQUE EUTHÉRIENNE.

I. — Nature et origine de l'endocône.

De multiples théories ont assigné à l'endocône une origine variée dont on montrera que la diversité n'est qu'apparente.

C. A. W. KORENHOF (1960, p. 55) les reprend brièvement :

1. Endocône ou hypocône provenant d'un épaissement du cingulum distal.
2. Développement à partir de la pente distale du protocône ou épicône. On parle alors d'un pseudo-hypocône.

3. Un endocône-amphicône dérivant partiellement du cingulum et de l'épicône existerait également.

4. Origine à partir d'un métaconule ou plagioconule déplacé en direction linguale.

5. Renforcement et glissement mésio-lingual du protoconule ou épiconule et déplacement en direction distale de l'épicône.

Avec la nouvelle représentation de la molaire tribosphénique supérieure, les trois premiers cas peuvent être fusionnés en un seul.

Il est par trop subtil de parler d'une cuspidé dérivant de la pente distale de l'épicône.

L'angulation type du cingulum distal primitif descendant de l'apex de l'épicône, peut tout simplement se marquer par une tuberculation dont la nature intime est claire.

G. VANDEBROEK (1961a, p. 288) répond aux deux derniers points.

Il est évident qu'en rapport avec les directions évolutives, des connexions nouvelles peuvent apparaître et ainsi masquer le plan primitif.

Echinosorex, entre autres, est cité pour la liaison de l'endocône et de la plagiocrista.

Les cas de *Pongo*, *Gorilla* et *Pan* sont également mentionnés, avec tous les intermédiaires.

L'auteur conclut que « toutes ces modifications, particulièrement fréquentes dans les formes évoluées, doivent être considérées comme des phénomènes secondaires ».

Pour G. VANDEBROEK (1961a, p. 263), l'endocône peut se développer, soit par un épaississement au point de contact de la crête distale de l'épicône avec le cingulum, soit directement à partir du cingulum.

G. E. QUINET (1966g) examinant *Teilhardina belgica* originaire de Dormaal, concluait à un épaississement au point de contact de la crête distale de l'épicône avec le cingulum (cf. P⁴).

Pour *Paramys* et *Paschatherium*, l'origine semblait plus cingulaire.

En élargissant la conception de la molaire tribosphénique, et en se basant sur l'enchaînement des diverses étapes, on arrivera à l'idée d'une origine purement cingulaire, dans son sens primitif, de l'endocône chez le Placentaire évidemment, puisque le Marsupial en est dépourvu.

Il nous paraît donc que l'endocône, tirant son origine du « former cingulum », a sa place dans le schéma de base de la molaire placentaire supérieure tribosphénique.

Une preuve supplémentaire de la nature cingulaire de l'endocône peut encore être trouvée dans le fait du dédoublement ou du détriement purement cingulaire de la cuspidé se manifestant par exemple chez *Paramys metacingularis*.

II. — Mésioendocône.

L'extrémité linguale du bourrelet cingulaire mésial est parfois marquée par une légère tuberculation, pendant de l'endocône, le mésioendocône, que P. TEILHARD DE CHARDIN (1921-1922, p. 86) appelait ectocône.

Le tubercule de Carabelli chez l'homme en serait une marque.

A Dormaal, *Paramys hemicingularis* et *anacingularis*, ainsi que *Nycticonodon minimus*, en sont pourvus.

En fait, sa présence est liée à l'existence du bourrelet cingulaire mésial. Dans le paragraphe suivant, la nature elle-même du cingulum sera précisée.

III. — Le cingulum.

Il est nécessaire de préciser que la notion même de cingulum cache en réalité deux composants différents : un élément primitif ou « former cingulum » qui va jouer un rôle capi-

tal à partir de la dent initialement haplodonte, et un élément secondaire, en quelque sorte reconstitué, qui apportera la preuve de la possibilité, particulière au cingulum, d'un pouvoir de régénération.

À première vue, il serait logique de considérer comme primitive une molaire supérieure classique à cingulum périphérique complet.

Si on reprend le schéma de la molaire supérieure tribosphénique, on devra y faire les distinctions suivantes au sujet du cingulum périphérique :

Seront considérés comme primitifs, en se basant naturellement sur la formation et sur l'enchaînement des diverses étapes menant à la molaire supérieure, les éléments segmentaires suivants :

1° la région vestibulaire, ainsi que les parties, mésiale et distale, immédiatement adjacentes à S. et Z.;

2° de l'apex de l'endocône, remonte en direction vestibulaire un élément cingulaire qui reste parfois à faible distance de la partie cingulaire primitive proche de Z.;

3° l'endocrista généralement estompée mais présente.

Seront considérés comme secondaires :

1° le cingulum lingual;

2° le cingulum mésial.

En liaison avec cette étude approfondie du cingulum, la nature de la plagiocrista et de l'épicrista doit être naturellement envisagée.

IV. — Epicrista et plagiocrista.

La première, crête transversale par excellence, se présente comme une crête interne, dont le point de contact avec le cingulum lingual est marqué par l'épicône.

Elle est constituée de deux parties :

1° un élément compris entre l'épicône et l'épiconule, formé par la fusion d'un fragment cingulaire mésial primitif et d'un fragment de l'épicrête primitive;

2° un élément rejoignant l'éocône et représentant l'épicrête en tant que telle.

N.B. — L'élément descendant de l'épiconule appartient au cingulum primitif.

La plagiocrista joint théoriquement l'apex de l'épicône et le sommet du distocône.

En réalité, le problème serait plus complexe, car on peut observer sur la P^{3, 4} de *Gypsonictops dormaalsensis* et sur la P³ attribuée à *Paschatherium s'jongersi*, l'apparition d'un distocône à vrai dire fort restreint, non lié à la présence d'une plagiocrista (?).

On voit donc qu'il y a ici une sorte de rupture d'enchaînement.

V. — Plagioconule et épiconule.

D'une façon générale, le premier est de plus grande taille que le second et peut subir un dédoublement, entre autres chez *Paschatherium* et chez *Paramys*.

En M³, ils sont généralement faiblement représentés (*Paschatherium* et *Teilhardina*).

Quant à leur rôle, il est mis en évidence chez *Paramys*, où on peut leur conférer une fonction d'arrêt dans les mouvements d'avant en arrière de la mandibule.

VI. — Eocrista.

Elle est la vraie et l'unique crête primitive de la dent haplodonte.

Courant sur le versant distal et mésial de l'éocône, elle se termine à S. et à Z., mésio-style et distostyle.

Naturellement euthémorphe dans la dent haplodonte, elle le restera dans la molaire tribosphénique supérieure primitive.

P. M. BUTLER (1941) et B. PATTERSON (1956) avaient postulé que la molaire supérieure et inférieure tribosphénique avait son origine dans une dent plus ou moins taillée en V.

G. VANDEBROEK (1961a, p. 312) rejette cette assertion et considère au contraire la dentition euthémorphe comme primitive.

Dans la faune de Dormaal, G. E. QUINET (1966g) observait que la majorité des groupes examinés est euthémorphe, avec cependant de légers redressements vestibulaires dans les segments immédiatement au contact de S. et de Z.

Les Marsupiaux (*Peratherium* et *Alacodon*) sont dilambdodontes ainsi que *Nyctoconodon*.

Si les séquences successives menant de la dent haplodonte à la molaire tribosphénique sont admises, il est clair que l'eocrista demeure euthémorphe.

Un dernier mot doit encore être dit au sujet de la présence effective de l'eocrista.

En effet, dans les groupes à dynamique masticatoire complexe, il est légitime de s'attendre à une disparition fonctionnelle de l'eocrista et c'est en effet ce qu'on peut observer chez *Paramys*.

Ainsi, chez *Paramys metacingularis*, l'eocrista a complètement disparu, tandis qu'elle peut persister chez *hemicingularis* et *anacingularis*.

Les formes modernes, *Heterosciurus concolor*, *Callosciurus*, *Parasciurus*, en montrent la présence, mais très fortement vestibularisée.

La complexité des mouvements mandibulaires, associée au type d'alimentation, peut raisonnablement être rendue responsable des divers degrés de disparition.

VII. — La molaire supérieure marsupiale.

Ses caractéristiques bien particulières ont déjà été énoncées :

- 1° absence de l'endocône,
- 2° éclatement de l'éocône et du distocône.

Les étapes successives de passage montrant le dédoublement de l'eocrista ont été clairement exposées par G. VANDEBROEK (1961a, pp. 234, 237, pl. 5).

VIII. — Mésiocône-anticône et anticrête.

Ces formations ont été peu observées sur les spécimens de Dormaal et jouent un rôle peu important dans le schéma de la molaire tribosphénique classique.

4. ORIGINE DE LA MOLAIRE INFÉRIEURE TRIBOSPHÉNIQUE PLACENTAIRE.

REMARQUE PRÉLIMINAIRE.

On perd souvent de vue et ce, d'une manière générale, que les cuspidés dentaires, le relief d'une couronne, le dessin des crêtes, le mode d'imbrication des tubercules supérieurs et inférieurs, le type de mouvements permis par cette occlusion, sont en rapport direct avec les

conditions d'alimentation naturellement en voie d'amélioration (broyage, cisaillement), puis secondairement, avec un type de spécialisation alimentaire.

En fait les dents acquièrent de nouvelles cuspides, de nouvelles crêtes, et les types d'engrènement se compliquent en liaison avec les tendances suivantes :

A. — Dents supérieures.

Le développement se fait maximal suivant l'axe transversal, étant donné la présence de la voûte palatine. Il se caractérise par l'apparition d'une épicroète et d'une anticrête aboutissant respectivement à un épiconide et à un anticônide.

La croissance mésio-distale se traduira par un distocônide et un endocônide.

En fait, la plagicroète est secondaire.

Elle provient d'un pli transversal postérieur.

B. — Dents inférieures.

L'extension se manifeste fatalement dans le sens mésio-distal, donc par un allongement.

L'accroissement transversal, limité par la masse linguale, se concrétisera en direction linguale, par une épicroète et un épiconide, distalement par un endocônide, et en direction vestibulaire, par une anticrête et un anticônide ainsi que par un téléconide qui joue un rôle capital dans l'occlusion.

L'anticônide et le distocônide présentent peu d'intérêt.

Le premier n'offre aucune importance.

Le second pourrait jouer un rôle dans le phénomène de cisaillement chez certains Carnassiers (*Canis vulpes*, par exemple).

G. VANDEBROEK (1964, pp. 147 et 148) avait d'ailleurs souligné le rôle de cisaillement des épicroètes des molaires.

La seconde cisaille serait formée par la partie antérieure de l'éocrête de la molaire inférieure et la crête oblique de la dent supérieure.

La présence d'un distocônide à la P_4 de *Canis vulpes*, le parallélisme de la branche mésiale de l'éocrête inférieure de M_1 avec le segment d'éocrête de la P_4 compris entre l'éocônide et le distocônide, ainsi que l'absence d'épiconide, vont de pair avec un rôle secondaire mais réel dans le phénomène de cisaillement.

Accessoirement, l'existence de ce distocônide amorcé en P_3 , net en P_4 , pratiquement inexistant en M_1 , chez *Canis vulpes*, serait un argument à l'appui de l'existence du gradient de prémolarisation tel qu'il a été mentionné par G. VANDEBROEK.

En ce qui concerne l'élaboration de la molaire inférieure euthérienne, les grandes étapes suivantes devront être envisagées :

A. — Point de départ à partir de la dent haplodonte munie d'un cingulum vestibulaire et lingual, d'un éocônide et d'une éocrête, de S. et de Z.

B. — Apparition du trigonide plurituberculé.

C. — Apparition du talonide également plurituberculé.

Les deux dernières étapes se traduiront par un certain nombre de séquences dont l'enchaînement ne sera pas rigoureux.

Divers stades se chevaucheront, ou encore ne se matérialiseront pas dans un ordre chronologique absolu.

Au fond, deux hypothèses seront à la base du schéma de constitution de la molaire inférieure placentaire :

1. Le mésioconide prend son origine à partir du mésiostylide de la dent haplodonte.
2. Le talonide dans sa globalité tirera sa complexité du distostylide de la dent haplodonte.

Cette conception peut paraître révolutionnaire. Elle est basée sur l'identité des connexions cuspidiennes (crêtes et cingulum) depuis la dent unituberculée jusqu'au type plurituberculé.

Ainsi distalement, Z. reste la terminaison et le point d'aboutissement à la fois de l'éocrête, du cingulum vestibulaire et du cingulum lingual, confondu dans sa partie distale avec l'endocrista. Il doit donc représenter l'élément capital dans la constitution du talonide de la molaire inférieure.

Mésialement, le mésioconide perd d'une manière générale sa liaison avec le cingulum vestibulaire, tandis que l'eocrista (branche mésiale) et le vestige de cingulum lingual maintiennent leur contact.

En fait, divers paliers intermédiaires peuvent être observés :

1. Disparition complète du segment d'union cingulaire vestibulaire médian, et isolement d'un bourrelet cingulaire mésio-vestibulaire oblique.
2. Apparition d'une crête verticale, de nature ambiguë, descendant de l'apex du mésioconide en direction mésiale, rejointe par le cingulum vestibulaire.
3. Le cingulum lingual conservant son contact direct avec l'apex du mésioconide ou rejoignant également cette crête verticale.
4. Les deux cingulums (vestibulaire et lingual) rejoignant l'apex du mésioconide et prouvant ainsi la validité de la théorie.

Une dernière remarque doit encore être faite :

Le cingulum lingual et le mésiostylide sont des éléments qui peuvent être soit reconstitués, soit réapparaître secondairement.

En réalité, la réapparition du cingulum lingual est un phénomène secondaire. Les différentes étapes énumérées doivent être envisagées, sans cependant que l'ordre dans lequel elles sont mentionnées ait une implication de succession chronologique.

Chaque stade sera illustré par des types ne possédant pas nécessairement tous, les particularités exigibles et appartenant à des groupes zoologiques différents.

On ne saurait assez répéter que si l'examen d'une série dentaire se révèle extrêmement fructueux, il faut chercher fréquemment dans d'autres séries un ou plusieurs intermédiaires manquants.

Ces stades seront les suivants :

Premier stade : dent haplodonte munie de ses composants classiques.

Deuxième stade : individualisation du talonide qui est marqué très précocement par un distostylide, qui représente la terminaison de l'eocrista.

Ultérieurement, cette cuspe acquiert une individualité en accord avec un certain détachement de la masse de l'éconide.

L'endoconide peut apparaître, de même qu'une certaine angulation vestibulaire peut se manifester au niveau de la partie distale de l'eocrista. Cette disposition peut être absente.

Dans certains cas, le téloconide marque précocement le talonide. Ceci entraîne une faible angulation de l'eocrista.

La présence du téloconide peut précéder celle de l'épiconide.

On voit donc une fois encore, combien les diverses étapes ne suivent pas un enchaînement chronologique rigoureux.

Les connexions cingulaires du mésiostylide sont maintenues.

Troisième stade : l'épiconide apparaît. Le virage lingual du mésioconide-mésiostylide sera amorcé. Les connexions cingulaires sont variables :

- 1° maintien intégral avec ou sans processus de molarisation;
- 2° maintien partiel.

Quatrième stade : un véritable talonide se développe en accord avec le processus de molarisation.

L'eocrista est pliée. L'épiconide se situe en retrait de l'éconide.

Cinquième stade : le vrai mésioconide, élément capital du trigonide, augmente de volume et manifeste sa personnalité cuspidienne suivant diverses modalités :

- 1° connexions générales persistantes;
- 2° connexions générales partiellement maintenues;
- 3° connexions générales disparues sauf l'eocrista.

L'importance relative du trigonide et du talonide subit des modifications ultérieures, en fonction de la nature de la spécialisation.

Un certain nombre d'illustrations correspondront maintenant aux diverses étapes.

Première étape.

Les constituants de base sont toujours les mêmes :

cuspidé : éconide;

crête : eocrista;

cingulum : vestibulaire et lingual.

Planche 6, figure 1.

Deuxième étape.

Le talonide s'individualise.

L'endoconide, cuspidé cingulaire par excellence, marque l'endocrista. Simultanément, la partie distale de l'eocrista se coude très légèrement, quoique cette angulation puisse ne pas être mentionnée dans d'autres cas.

Il semble bien que l'endoconide puisse précéder l'épiconide, de fort peu, il est vrai.

Td. pourrait se manifester avant celui-ci. Le mésiostylide conserve toutes ses liaisons.

Exemples :

1. *Landenodon woutersi* : P₃. Syntype M. 1346, Planche 2, figure 7.

Endoconide.

Mésiostylide.

Angulation légère de l'éocrête.

Pas d'épiconide.

2. *Teilhardina belgica* : P³. Syntype M. 1264, Planche 2, figure 8; Planche 6, figure 2.
 Endoconide.
 Mésiostylide faible.
 Éocrête dans l'axe mésio-distal.
 Pas d'épiconide.

Troisième étape.

L'épiconide se manifeste au point de contact de l'épicrête transversale et du cingulum lingual qui, suivant l'ampleur de l'épiconide, s'estompe plus ou moins.

Le mé시오conide-mésiostylide s'affirme plus nettement en tant que cuspidé, en accord avec un déplacement lingual.

Les liaisons cingulaires sont variables.

Td. peut être absent. Le processus de molarisation peut s'affirmer.

L'éocrête peut être rectiligne, légèrement angulaire ou suivre un trajet propre à la molaire.

Exemples :

1. *Landenodon luciani* : P₄. Syntype M. 1349, Planche 2, figure 9.
 Angulation légère de l'éocrête.
 Endoconide.
 Td. non individualisé par rapport à Z.
 Épiconide amorcé.
 Mé시오conide rejeté légèrement du côté lingual.
 Maintien des connexions cingulaires du mé시오conide.
2. *Teilhardina belgica* : P₄. Syntype M. 1265, Planche 2, figure 10; Planche 6, figure 3.
 Eocrête pratiquement rectiligne.
 Endoconide.
 Td. non individualisé par rapport à Z.
 Épiconide faible.
 Mé시오conide à situation faiblement linguale.
 Connexion cingulaire maintenue du côté lingual et perdue du côté vestibulaire.

Quatrième étape.

Elle est caractérisée par un véritable processus de pré-molarisation dans le sens immédiat de la vraie molaire, en accord avec l'affirmation d'un vrai trigonide et d'un vrai talonide.

Exemple :

- Paschatherium dolloi* : P₄. Syntype M. 1247, Planche 2, figure 11; Planche 6, figure 4.
 Angulation de l'éocrête relativement centrée.
 Endoconide bas.
 Td. et Z. individualisés.
 Épiconide conséquent et légèrement plus distal que l'éococonide.
 Mé시오conide en bourrelet faiblement lingualisé.
 Connexions cingulaires complètes pour le mé시오conide.

Le cas de la P₄ de *Paschatherium dolloi* offre l'occasion de discuter à la fois de l'origine et de l'ordre chronologique d'apparition des trois cuspidés : 1. Endoconide; 2. Épiconide; 3. Td.

1. L'endoconide se forme assez rapidement puisqu'on signale déjà sa présence à la phase deux.

Quant à sa provenance, elle est incontestablement cingulaire.

2. L'épiconide semble secondaire par rapport à l'endoconide.

Sa nature est un compromis cingulum-crête puisqu'il naît au point de contact de l'épicrête avec le cingulum.

3. Td. peut se matérialiser assez précocement (deuxième étape).

Son origine s'éclaire une fois de plus, grâce aux liaisons que conserve le distostylide (Z.).

En effet, et le fait sera partiellement visible à l'étape suivante, Td. se forme à partir d'une couture de l'éocrête.

Le cingulum vestibulaire, lorsqu'il est encore décelable, contourne entièrement la base de Td., pour rejoindre l'apex de Z. déjà atteint par le cingulum lingual.

Cinquième étape. (Planche 6, figure 5.)

Le phénomène de molarisation, déjà annoncé par la P_4 molarisée de *Paschatherium dolloi*, est parvenu à son plein épanouissement.

Le mésioconide parfaitement tuberculé, élément capital du trigonide, indéniablement formé aux dépens du mésiostylide primitif, subit une lingualisation progressive.

Ses connexions, et surtout les modalités des connexions, permettront d'éclaircir son origine.

Les faits seront envisagés plus en détail dans les conclusions générales sur la molaire inférieure tribosphénique placentaire.

De toute façon, le développement de Td. sur l'éocrête se verra confirmé.

Exemples :

M_1 , M_2 de *Myotis misonnei* du Tongrien de Hoogbutsel.

M_1 , M_2 de *Landenodon* du Landénien de Dormaal.

M_1 , M_2 de *Teilhardina belgica* de Dormaal :

M_1 . — Syntype M. 1266, Planche 2, figure 12.

M_2 . — Syntype M. 1267, Planche 2, figure 13.

A partir de ce schéma de base vont intervenir de multiples modifications, en rapport avec les types variés de spécialisation et, par conséquent, d'évolution.

Un exemple parmi les plus simples sera fourni par le volume ultérieur relatif du trigonide et du talonide.

Il est bien évident que, dans le cadre du développement initial de la molaire inférieure tribosphénique, le trigonide représente l'élément le plus important vis-à-vis du talonide à formation au fond ultérieure.

Cette proportionnalité peut s'inverser, et il est fort fréquent de voir un talonide de M_1 dont le diamètre transversal est plus fort que celui du trigonide. Le cas est d'ailleurs figuré à la planche 6, figure 5.

Un dernier mot est à dire au sujet de la destination, de la présence, de la nature et de la signification de S. réapparaissant dans la molaire définitive.

Cette question sera envisagée dans les conclusions générales.

5. ORIGINE DE LA MOLAIRE INFÉRIEURE TRIBOSPHÉNIQUE MARSUPIALE.

(Planche 6, figure 6.)

Le problème est rendu plus complexe, par la pauvreté en séries dentaires du matériel de Dormaal et de Hoogbutsel.

On y palliera, en étudiant les pièces originaires d'autres formations (Quercy, Ronzon, etc.) ainsi que des genres modernes considérés comme capitaux : *Didelphis*, *Phascogale* et *Dasyurus*.

Au fait, toute la question se résume aux trois points essentiels :

- I. — Origine de Td. et de End., et par conséquent, rôle du cingulum.
- II. — Origine du mésioconide.
- III. — Origine de l'épiconide.

I. L'endoconide est naturellement d'origine cingulaire.

Td. provoque par contre des difficultés.

G. VANDEBROEK (1961a, p. 242) remarque qu'en P_3 de *Phascogale* et en P_4 de *Didelphis*, l'eocrista décrit une légère courbe à convexité vestibulaire. Ceci peut être considéré comme le premier pas vers l'apparition à la partie externe du talonide d'une cuspidé, Td.

Ceci appuie également la thèse défendue dans ce travail, de la provenance de Td. à partir de l'éocrête.

Z., lui-même, est refoulé en position linguale.

L'auteur précise qu'il n'y a pas de cingulum à la base de Td. ni chez *Phascogale*, ni chez *Didelphis*.

L'examen des Pérathériens de Dormaal, de Hoogbutsel, du Quercy, permet de combler cette lacune. Le cingulum vestibulaire contourne bien Td., pour finalement rejoindre l'apex de Z.

On en profitera pour mentionner que le talonide régulièrement tricuspidé, offre une disposition en triangle rectangle chez le Marsupial, dont Z. représente le sommet de l'angle droit.

Cette cuspidé, sur les spécimens non abrasés, forme elle-même une espèce de saillie distale du talonide.

Cette formation pourrait être considérée comme une des caractéristiques essentielles de la molaire inférieure marsupiale.

Malheureusement, les Chiroptères offrent une disposition proche.

II. — L'origine du mésioconide va nécessiter une optique axée sur deux plans :

a) plan fossile et actuel,

b) plan de la morphologie dentaire propre, où seront examinées, dans la mesure du possible, P_3 , P_4 et M_1 .

Chez *Peratherium constans* du Landénien continental de Dormaal, chez *Peratherium hoogbutselense major*, du Tongrien de Hoogbutsel, chez les Pérathériens des Phosphorites du Quercy, les observations suivantes sont faites en M_1 , au niveau de la partie mésiale du trigonide :

1. De l'apex du mésioconide descend une crête vestibulaire qui aboutirait à un mésio-stylide (P).

2. Le bourrelet cingulaire mésio-vestibulaire reste à une certaine distance et à mi-hauteur de cette crête verticale.

3. Les connexions avec le cingulum lingual sont décelables (apicales ou terminales).

4. En P_4 , on observe un léger mésioconide-mésiostylide, plus clairement mésiostylide que mésioconide, déjà partiellement lingualisé, et en liaison cingulaire directe mésiale et vestibulaire.

Dans les genres actuels, *Didelphis* et *Phascogale*, M_1 conserve le même schéma que plus haut.

Dasyurus, lui, offre une allure un peu particulière, puisqu'au lieu de l'indéniable mésioconide, on constate l'existence d'une très faible tuberculation à l'extrémité inférieure de la branche mésiale de l'eocrista, légèrement arquée lingualement.

De plus, les connexions cingulaires, vestibulaire-linguale, sont présentes.

En M_2 , la disposition est de nouveau normale avec un mésioconide bien marqué.

Ce cas est assez troublant, parce qu'il semblerait indiquer que le gradient de molarisation, au moins chez certains Marsupiaux, ne se traduit pas par une expression morphologique complète, puisque le véritable mésioconide fait défaut au trigonide, tandis que le talonide est trituberculé.

On pourrait même, en se basant sur ce fait et en se rendant compte de son caractère probablement occasionnel, penser qu'en réalité la M_1 marsupiale ne serait qu'une P_4 ayant subi un processus de molarisation, dont la réalisation ne serait que partielle, dans l'exemple ci-dessus.

L'examen de la Pd_4 de *Didelphis* est de relativement peu de valeur, parce qu'en fait, elle a déjà subi la molarisation, au moins partiellement, de sorte qu'en principe, les composants classiques sont en place, même si la position du mésioconide se situe lingualement en M_1 .

La P_4 de *Didelphis*, la P_3 de *Dasyurus* et la P_3 de *Phascogale* montrent une allure arciforme, à convexité vestibulaire, de la branche mésiale de l'eocrista.

L'extrémité inférieure de cette courbure, à un niveau plus ou moins haut, porte la trace d'une légère cuspidation linguale.

Il s'agit évidemment de la première amorce du futur mésioconide.

Les liaisons cingulaires sont présentes.

De ce qui précède, il ressort clairement que le mésioconide est en quelque sorte engendré par le mésiostylide.

Avec le stade intermédiaire, mésioconide-mésiostylide, on n'est plus en présence d'un mésiostylide, mais pas encore en présence d'un mésioconide.

Dans la conclusion de ce chapitre, les modalités d'individualisation du mésioconide, allant de pair avec la persistance ou le maintien de certaines connexions seront exposées.

III. — Origine de l'épiconide. — Celle-ci est cingulaire, au point de contact du cingulum lingual et de l'épicrète.

La M_1 de *Dasyurus*, la P_4 de *Didelphis* en fournissent de beaux exemples.

6. CONCLUSIONS SUR LA MOLAIRE INFÉRIEURE TRIBOSPHENIQUE EUTHÉRIENNE.

I. — PROCESSUS DE MOLARISATION.

On le rencontre à Dormaal chez *Paschatherium* où les dents P_4 et P^4 sont pratiquement molarisées.

Conçu dans le cadre de la dynamique morphogénétique, le phénomène de molarisation

se comprend clairement, si l'on tient compte du rôle capital du facteur chronologique, qui permettra également d'expliquer la morphologie fréquemment molariforme des dernières prémolaires déciduales.

Caractérisé, pour les molaires inférieures, par l'individualisation tricuspidienne du trigonide et du talonide, et pour les molaires supérieures, par la structure typiquement tétracuspidée, il sera suivant l'expression de G. VANDEBROEK (1961a, p. 222) : « l'expression du même stade de développement des gradients à deux places voisines de la série dentaire ».

II. — EOCRISTA.

Dans la dent haplodonte, l'eocrista est axiale, flanquée à ses extrémités, mésiale et distale, de S. et Z.

Les modifications de trajet qu'elle va subir seront en rapport avec l'apparition du talonide et du trigonide, due elle-même, à l'individualisation cuspidienne progressive.

Le développement et le déplacement lingual du mésioconide vont donner à la branche mésiale de l'eocrista, immédiatement rectiligne, une allure arciforme à concavité linguale et à rayon plus ou moins réduit, en rapport avec l'intensité de la lingualisation du mésioconide.

La branche distale de l'eocrista subira une coudure distale, en accord avec le développement de Td., aux dépens de cette eocrista, et aboutira finalement au distostylide.

Le segment joignant Td. au trigonide et théoriquement au sommet de l'éconide, se dirige fréquemment vers le sommet de la partie la plus basse de l'epicrista, quoique dans la conception primitive il doive au moins buter sur le flanc distal de l'éconide. Il est évident que différents facteurs parmi lesquels, l'importance relative du trigonide et du talonide et l'obliquité linguale de l'axe transversal du trigonide, jouent un rôle dans cette disposition.

III. — EPICRISTA ET ÉPICONIDE.

Par définition, l'épicrête est la crête transversale, avec son correspondant vestibulaire d'importance beaucoup moins considérable, l'anticrête.

La direction primitive de cette anticrête n'est d'ailleurs pas purement transversale.

Elle est également distale, sans pour cela rejoindre le cingulum distal. Exemple : la P₃ de *Teilhardina belgica*.

Au stade ultérieur, P₄ de *Teilhardina belgica*, l'épicrête s'est mésialisée, raccourcie, tandis que le cingulum lingual s'est fortement relevé. Au point de contact épicrête-cingulum lingual apparaît l'épiconide.

Dans certains cas, il semblerait que l'épiconide puisse se former indépendamment du cingulum.

G. VANDEBROEK (1961a, p. 246, pl. 22) mentionne le cas de *Echinosorex* où l'épiconide apparaît sur l'epicrista, près du cingulum mais indépendamment de lui.

Il s'agit évidemment, d'un phénomène secondaire en rapport avec la potentialité cingulaire de renouvellement et de néo-formation.

Dans la description de la molaire inférieure, il a été fait mention à plusieurs reprises de segments cingulaires secondaires.

Un même phénomène de reconstitution se rencontre à la molaire inférieure où le cingulum peut contourner à nouveau l'épiconide.