

BULLETIN

DU

Musée royal d'Histoire
naturelle de Belgique

Tome VIII, n° 12.

Bruxelles, juin 1932.

MEDEDEELINGEN

VAN HET

Koninklijk Natuurhistorisch
Museum van België

Deel VIII, n° 12.

Brussel, Juni 1932.

NOTES SUR LES MAMMIFERES

par Serge FRECHKOP (Bruxelles).

IX. — *De la forme des dents molaires
des Rongeurs Sciuromorphes.*

1. Quelque nombreuses que soient les classifications proposées jusqu'à présent pour les Rongeurs, il ne semble pas exister jusqu'ici de système fondé sur *la forme* des dents molaires.

La révision que TULLBERG (1) donne dans son ouvrage montre la diversité des caractères mis en ligne de compte, jusqu'à la fin du siècle passé, par différents naturalistes en vue d'établir les relations génétiques des multiples formes de l'ordre des Rongeurs. Lorsque la dentition fut examinée en qualité de critère taxonomique, c'est en premier lieu les incisives qui furent prises en considération et, d'après elles, l'ordre des Rongeurs fut divisé en deux sous-ordres (GERVAIS, LILLJEBORG) ; en outre, il fut tenu compte de la formule dentaire.

La première tentative de classification des Rongeurs d'après la forme des molaires par RANZANI (1820) n'ayant pu être faite selon la théorie de l'origine trituberculaire des molaires, elle ne peut présenter actuellement qu'un intérêt purement historique. Quant à l'emploi en qualité de caractère distinctif des plis d'émail pour les subdivisions inférieures de l'ordre (2), cela

(1) TULLBERG, T., *Ueber das System der Nagethiere*, Upsala, 1899.

(2) Cf. : WATERHOUSE, G. R., *A Natural History of the Mammalia*, v. II, *Rodentia*, London, 1848 (voir la page 4).

n'a pas contribué jusqu'ici à l'établissement d'un schéma général valable pour l'ordre entier.

2. SCHLOSSER (1884) a fait remarquer que la classification des Rongeurs n'est pas basée, contrairement à celle de la plupart des Mammifères, sur la dentition (*i. e.* la forme des molaires). Quelques années plus tard SCOTT a retrouvé le « tritubercular pattern » chez le Rongeur fossile *Plesiarctomys* (= *Paramys*). En même temps SCHLOSSER a appliqué la nomenclature de OSBORN aux molaires des Rongeurs (3) et établit la direction probable de l'évolution des molaires à partir de celles du *Arctomys* (= *Marmota*) jusqu'à celles du *Hystrix* (4).

Néanmoins, TULLBERG trouvait (5) « die Zähne als bei weitem nicht hinreichend, um die Grundlage eines Systemes zu bilden » ; il ne niait cependant pas la grande importance morphologique de la dentition. Le point de vue de TULLBERG, exprimé à la fin du siècle écoulé, semble persister comme une thèse établie.

Quant au sujet de la *base trituberculaire* des molaires de tous les Rongeurs, l'incertitude des expressions employées par OSBORN lui-même (6) témoigne d'un certain doute.

Il nous semble qu'une des causes pour lesquelles la *forme des molaires* n'a pas été jusqu'à présent prise comme *base d'un système* de Rongeurs pourrait se trouver aussi dans l'influence exercée par le travail de FORSYTH MAJOR (7) ; certaines conclusions de cet auteur nous paraissent avoir plutôt discrédité ce critère important.

3. Les notions exactes sur la phylogénie d'autres groupes de Mammifères, obtenues précisément par l'étude attentive de la forme des molaires, nous montrent l'importance primordiale de ce critère pour l'établissement de séries précises des modifications graduelles représentées par différents membres d'un

(3) SCHLOSSER, M., *Die Differenzierung des Säugetiergebisses*, Biolog. Centralblatt, Bd. X, 1890, pp. 250-251.

(4) OSBORN, H. F., *Evolution of Mammalian Molar Teeth*, New-York, 1907 (voir p. 145).

(5) TULLBERG, *op. cit.*, pp. 30-31 ; il rejette là l'idée exprimée encore par TEMMINCK (*Monographies de Mammologie*, Leiden, 1835-1841, tome II, p. 41).

(6) *Op. cit.*, p. 146 et p. 151.

(7) FORSYTH MAJOR, C. I., *On some Miocene Squirrels, with Remarks on the Dentition and Classification of the Sciurinae*, Proc. Zool. Soc., London, 1893, pp. 179-215.

groupe. Il suffit de rappeler la phylogénie des chevaux (8), le schéma général de l'évolution des Marsupiaux établi par BENSLEY (1903) (sur la base de la théorie de COPE-OSBORN, après que DOLLO (1899) eut établi l'origine arboricole de ces Mammifères), etc. C'est toujours l'homologation exacte des éléments des molaires chez différentes formes d'un groupe qui permet d'établir les *séries morphologiques* et, en liaison avec d'autres caractères anatomiques, les séries ou les affinités génétiques.

Etant donné que l'unique travail approfondi examinant la forme des molaires des Rongeurs en qualité de critère de relations génétiques — le travail cité de MAJOR — se rapporte aux Sciuromorphes, nous essayerons d'aborder le problème par un nouvel examen de formes de ce groupe, chez lequel le plan trituberculaire de la structure des molaires se manifeste le plus distinctement parmi les Rongeurs (9).

4. Il est nécessaire de préciser immédiatement ce que nous entendons par Sciuromorphes ou plutôt quelles familles de Rongeurs font l'objet de la présente étude. Il sera question ici en premier lieu des molaires des formes que WEBER (10) réunit dans sa nouvelle classification en une tribu — celle des *Sciuroidea* (*Sciuridae*, *Pteromyidae*, *Xeridae*, *Tamidae* et *Marmotidae*); puis des *Anomaluridae* que FORSYTH MAJOR avait examinés en même temps que les *Sciuridae* (11) auxquels les avait rattachés ALSTON (1875); puis des *Castoridae* rattachés aux Ecureuils par COPE (1883); ensuite, des *Haplodontoidea*. Bien qu'avec ces derniers le cercle des Rongeurs Sciuromorphes se clôtüre, nous examinerons ici aussi les dents des *Myoxidae* qui présentent un état des molaires qui reflète le mieux le type des molaires des *Sciuridae*; les *Myoxidae* ont d'ailleurs déjà été

(8) La plus récente revision de la phylogénie des chevaux se trouve dans le travail de O. ABEL, *Das biologische Trägheitsgesetz*, Biologia Generalis, Bd. IV, Lief. 1-2, 1931.

(9) Ce groupe de Rongeurs est d'autant plus intéressant que c'est à la majorité de ses membres qu'a pu être appliqué récemment un *nouveau critère* de classification naturelle, notamment la structure du *penis* et du *baculum* (POCOCK, 1923); nous voudrions revenir plus tard à cette question.

(10) WEBER, MAX, *Die Säugetiere*, 2-te Aufl., Jena, 1928, Bd. II.

(11) Les *Sciuridae* de FORSYTH MAJOR (*op. cit.*, p. 189) forment l'ensemble des familles que WEBER réunit dans la tribu des *Sciuroidea*.

rapportés aux Sciuromorphes par WINGE (1881) et par SCHLOSSER (1884) (12).

Vu que notre étude poursuit des buts purement morphologiques, nous nous permettons de simplifier, *d'une façon absolument conventionnelle*, la désignation des espèces. Nous emploierons le nom du genre, sous lequel nos précurseurs avaient cité les espèces examinées par eux et sous lequel la plupart des espèces y rapportées autrefois avaient été décrites; nous citerons cependant *en qualité de sous-genre* le nom du genre ou du sous-genre auquel la systématique moderne rapporte l'espèce donnée.

5. La molaire supérieure des différentes espèces du genre *Sciurus* permet toujours de reconnaître les éléments fondamen-

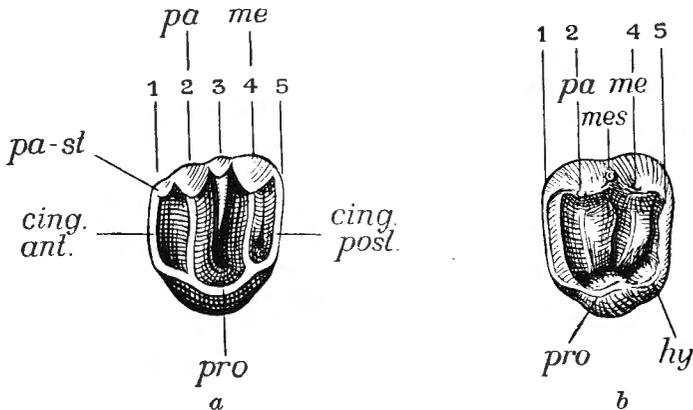


FIG. 1.

Schéma des molaires supérieures (gauches) du *Sciurus vulgaris* (a) et du *Sciurus prevosti* (b); a — d'après MILLER (1912), modifié; b — d'après MAJOR (1893), modifié.

En réalité la grandeur des dents n'est pas égale chez les deux espèces.

cing. ant. — cingulum antérieur; *cing. post.* — cingulum postérieur; *hy* — hypocone; *me* — metacone; *mes* — mesostyle; *pa* — paracone; *pa-st* — parastyle; *pro* — protocone.

(12) W. K. GREGORY (*The Orders of Mammals*, Bull. of the Amer. Mus. of Nat. Hist., v. 27, 1910) rapporte aux Sciuromorphes, en outre des « formes typiques » et des *Haplodontidae* (*Aplodontiidae*), aussi les familles constituant la tribu des *Geomyoidea* de MAX WEBER et, « among the presumable ancestors of this division » [*i. e.* des Sciuromorphes], le fossile *Paramys*. (Nous n'allons pas examiner pour l'instant ni ce fossile, ni les *Geomyoidea*).

taux d'une dent construite d'après le plan trituberculaire (Fig. 1) (13).

Au bord extérieur de la couronne, conformément aux deux racines extérieures, sont nettement développés le *paracone* et le *metacone*.

Deux *crêtes* ou *bourrelets* unissent, chez la plupart des espèces, les deux tubercules externes avec le *protocone* situé au bord interne de la dent; la racine interne correspond à ce tubercule.

Chez certaines espèces, on remarque une petite pointe intermédiaire entre les deux tubercules principaux du bord externe de la couronne — c'est le *mesostyle*.

La couronne est bordée au devant et à l'arrière par des replis d'émail — le *cingulum antérieur* et le *cingulum postérieur*; ces *cingula* s'étendent du bord extérieur de la couronne vers le *protocone*. Ces crêtes marginales peuvent atteindre le *protocone* en restant séparées des bourrelets venant des tubercules principaux du bord externe de la couronne (*Sc. prevosti* DESM.) ou bien après avoir fusionné chacune avec le bourrelet voisin (*Sc. vulgaris* L.). Une petite pointe issue du *cingulum* antérieur permet de reconnaître, chez *Sc. vulgaris*, un *parastyle* au devant du *paracone*.

Aux trois tubercules principaux constituant le triangle fondamental de la molaire vient s'ajouter, chez *Sc. prevosti*, l'*hypocone* ou le tubercule postérieur du bord lingual de la dent. Malgré l'apparition de ce tubercule à côté du *protocone*, la *racine interne*, contrairement à ce qui a lieu, parmi les Romgeurs, par exemple, chez les *Anomaluridae*, ainsi que chez les Mammifères d'autres ordres (chez les *Insectivores*, en premier lieu), ne démontre pas, chez les *Sciuridae*, la tendance de se fendre en deux.

(13) Bien que le matériel dont dispose le Musée et qui a pu être complété, pour les formes africaines, par des crânes prêtés par le Musée du Congo belge à Tervueren, — nous devons cet avantage à son Directeur M. le Dr H. Schouteden, auquel nous nous faisons l'agréable devoir de témoigner ici notre gratitude très vive, — nous permettrait d'illustrer notre travail par des figures originales, nous avons préféré pour la plupart des formes citées ici de reproduire les figures de l'auteur dont l'ouvrage nous a stimulé à faire le présent travail. Nous voulons ainsi montrer que les relations dont nous parlons plus bas étaient aussi bien visible sur le matériel dont disposait FORSYTH MAJOR que sur celui qui est à notre portée.

Chez le *Sciurus vulgaris* et chez certaines autres espèces, le *mesostyle* sert de point de départ à une petite crête qui est vite noyée dans le sillon entre les bourrelets du *paracone* et du *metacone*. Sa présence nous oblige cependant à distinguer cinq crêtes transversales formant la sculpture de la couronne d'une molaire supérieure chez les Ecureuils.

En allant d'avant en arrière, nous désignons ces crêtes ou les points (au bord externe de la couronne) où elles prennent naissance par des numéros d'ordre (voir la fig. 1).

Remarquons que tantôt le point d'origine d'une crête (le *parastyle*, chez *Sc. prevosti*), tantôt le bourrelet lui-même (la crête du *mesostyle*, chez la même espèce) peuvent être absents.

6. La base trituberculaire peut être retrouvée aussi aisément dans les molaires supérieures de tous les *Sciuridae*, quelque importantes que soient les modifications d'ordre secondaire qu'elles aient subies, que dans les molaires figurées ci-dessus.

Une série de formes aussi variées que celle des Ecureuils présente une matière exceptionnellement avantageuse pour établir la *succession probable des modifications de la forme des molaires*. Or la succession morphologique établie par FORSYTH MAJOR ne nous semble pas indiquer l'*origine multituberculaire* avancée par cet auteur; elle nous paraît beaucoup mieux tracer le processus des *modifications postérieures* d'une molaire trituberculaire de par l'origine (14).

7. Aussi inexactes que nous paraissent certaines conclusions de FORSYTH MAJOR, nous ne saurions qu'approuver ses constatations initiales suivantes :

1) les dents (*i. e.* les molaires) brachydontes des *Sciurinae* (15) présentent « a very primitive type » (op. cit., p. 179) ;

2) dans la famille des *Sciuridae* (16) « we meet with all pos-

(14) Remarquons ici que tous les dessins des molaires *supérieures* que nous empruntons au travail de FORSYTH MAJOR sont non seulement schématisés, mais que nous les avons tous renversés de façon à ce que les molaires droites présentées par cet auteur deviennent toutes des molaires gauches sur les figures que nous reproduisons.

(15) Les *Sciurinae* de FORSYTH MAJOR comprennent les « genres » : *Rhithrosciurus*, *Xerus*, *Sciurus* (dont *Tamias* serait un sous-genre), *Spermophilus* [= *Citellus*], *Arctomys* [= *Marmota*] et *Cynomys*.

(16) Suivant FORSYTH MAJOR la famille des *Sciuridae* comprend trois sous-familles :

1) les *Sciurinae* — les écureuils proprement dits,

2) les *Pteromyinae* — les écureuils volants, et

3) les *Nannosciurinae* — les écureuils-nains, dont les molaires

sible intermediate stages between the decidedly hypsodont molars of *Eupetaurus* described by THOMAS and the utmost degree of brachyodontism as shown by the molars of the Bornean *Rhithrosciurus* or the Myoxine-like teeth of the group of pigmy Squirrels » (ib., p. 180) ;

3) certaines espèces du genre *Sciurus* et le genre *Xerus* présentent, suivant cet auteur, « a curious form of semi-hypsodontisme inasmuch as the internal moiety of the upper and more or less the external moiety of the lower molars are more elevated vertically than the external moiety above and the internal below » (ib., p. 180).

8. Parmi les formes incluses dans sa subdivision des *Sciurinae*, FORSYTH MAJOR établit les trois « types » de molaires qu'il caractérise comme suit (17).

Le *premier type*, « the most brachydont », possède « a very flate elongate crown, the inner and outer sides of which have a almost equal longitudinal extension ; and a minimum of transverse arrangement of their cusps, which show a tendency towards a longitudinal disposition » (l. c., p. 182).

Dans le *second type*, « a transverse arrangement is already conspicuous. The cusps have partly united to form transverse ridges, so that we see here the beginning of a transition from bunodontism into lophodontism : four more or less transverse ridges, the two median being the stoutest, with three intervening valleys... A characteristic feature of the inner side of the upper molars is an apparently single cusp, » etc. (ib., p. 182).

Le *troisième type*, présenté par les molaires « semi-hypsodontes », comme les appelle l'auteur cité, se distingue du type précédent « by a more complete lophodontism, the crests running in a transverse direction, and the valleys being reduced to narrow but deep fissures. The main difference from Ungulate lophodont molars consists in their having not two, but four or even five crests (18), the anterior and posterior margin of the

« can only be compared with that of the Myoxidae, *Eliomys* and *Graphiurus* ».

Les deux premières de ces trois sous-familles sont reconnues comme étant des familles dans la nouvelle classification de WEBER (1928), tandis que les « *Nannosciurinae* » sont actuellement reconnus comme un ensemble hétérogène.

(17) Pour les détails voir pp. 182-186 du travail cité.

(18) Cet état (de cinq crêtes) dont nous avons parlé plus haut,

molar being as much or almost as much raised as the two medial crests » (19).

La gradation que présentent pour l'auteur cité les trois types mentionnés l'amène aux conclusions suivantes :

1) les dents du type brachydonte, qui sont plus primitives, ont en même temps le caractère bunodonte (l. c., p. 186) ;

2) « the more brachydont a molar is, the more multitubercular it is » (ib., p. 204) ;

3) l'arrangement transversal des tubercules ou des lobes n'est pas un état primitif, mais présente un modèle de couronne spécialisé (ib., p. 205).

9. Les conclusions de MAJOR ne s'accordent malheureusement ni avec les figures qu'il donne dans son travail, ni avec les observations que nous avons pu faire, ni avec les faits établis pour d'autres groupes de Mammifères.

Sur les figures données par cet auteur nous ne trouvons pas dans les molaires supérieures du *premier type* le « minimum of transverse arrangement of their cusps ». Les bourrelets 2 et 4 (cf. fig. 1) sont bien prononcés chez le *Xerus (Myrsilus) aubinnii* GRAY ; ils sont aussi nettement perceptibles, bien que très écartés l'un de l'autre, chez le *Sciurus (Protoxerus) stangeri* WATERH. Bien que chez le *Sciurus (Ratufa) indicus* ERXLEB., dont nous reproduisons la figure de la molaire supérieure (voir la fig. 2 ci-dessous), les deux bourrelets s'estompent dans la surface aplatie de la couronne, leur présence est incontestable et se manifeste encore plus en réalité que sur la figure donnée par l'auteur cité. Mais avec la meilleure volonté nous ne voyons ni sur les figures données par MAJOR, ni d'autant plus sur les crânes dont nous disposons, la « tendance à une disposition longitudinale » des tubercules.

Par contre, nous trouvons dans les molaires supérieures du

nous semble présenter le développement parfait d'une molaire lophodonte de Rongeurs. Nous apprécions les cas de crêtes moins nombreuses comme étant des cas de développement incomplet ou réduit (cf. notre désignation de crêtes sur la fig. 1).

(19) A la page 181 du travail cité, MAJOR indique les espèces se rapportant à chacun de ces trois types ; étant donné qu'il désigne plus loin le 2^e et le 3^e comme ceux du *Sciurus vulgaris* et du *Xerus* respectivement, le 1^{er} peut être désigné, d'après la première forme récente qu'il cite parmi celles qui s'y rapportent, comme celui du *Rhithrosciurus*.

second type non seulement « le début d'une transition du bunodontisme en lophodontisme », mais un lophodontisme nettement prononcé, surtout sur la figure qui représente la molaire du *Sciurus (Calbosciurus) prevosti* DESM. (voir fig. 1). Dans la molaire du *Sc. (Tomeutes) lokroides* HODGS. (voir fig. 2) les

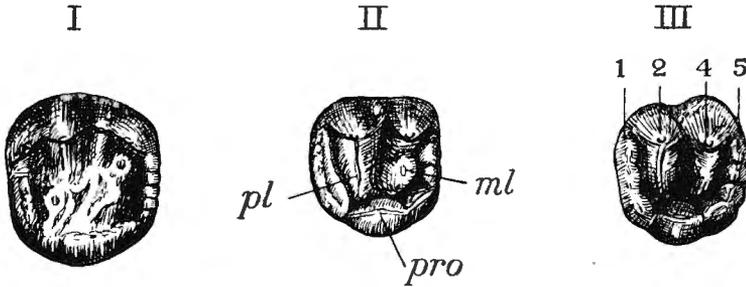


FIG. 2.

Constriction progressive de la couronne dans le sens indiqué par les trois types établis par MAJOR. *ml* — *metaconulus*; *pl.* — *paraconulus*; *pro* — *protocone*.

bourrelets 2 et 4 permettent de distinguer le *paraconulus* et le *metaconulus* qui tendent à reprendre leur indépendance (20).

La particularité des molaires du 2^d type de MAJOR est, suivant lui, la présence d'un « apparently single cusp » sur le bord lingual de la molaire. Ce caractère démontre, selon nous, un état *tricuspidé*, lorsque le développement de l'*hypocone* n'a pas encore atteint l'importance qui l'assimilerait aux trois tubercules principaux. Ainsi, au point de vue de la théorie de la tritubercularité, la dent du 2^d type de MAJOR, au contour plus triangulé, pourrait être considérée comme plus primitive que celle du 1^{er} type, « the inner and outer sides of which have a almost equal longitudinal extension », ou, en d'autres termes, dont le contour est plus quadrangulé.

Le lophodontisme « plus complet » qui distinguerait les molaires du 3^{me} type de celles du 2^d, est dû à ce que les sillons

(20) Ce dégagement du *paraconulus* et du *metaconulus* nous paraît être dû à un processus secondaire, succédant à la fusion préalable de ces deux tubercules avec le *paracone* et le *metacone* respectivement en deux crêtes transversales; ce point de vue est expliqué plus bas.

entre les crêtes transversales deviennent plus profonds, comme le montre, par exemple, la molaire du *Sc. (Menetes) berdmorei* BLYTH (voir fig. 2).

Ce dernier caractère — la profondeur des sillons séparant les crêtes — semble réellement constituer une distinction importante. A ce point de vue les trois dents appartenant aux trois types distingués par MAJOR et reproduites sur notre fig. 2, présentent en effet une certaine gradation. Par contre, nous ne trouvons pas le passage d'un état polybuniqué à un état lophodonte dans la gradation établie par l'auteur nommé (l. c., p. 204) et représentée par la fig. 2 ci-dessus; cette gradation nous semble indiquer l'inverse comme il sera exposé plus bas.

Il nous paraît encore plus difficile de retrouver la moindre ressemblance entre les molaires du 1^{er} type et celles des *Multituberculata*, auxquelles MAJOR était enclin à rattacher les Ecureuils. Remarquons que les molaires des *Multituberculata* étaient beaucoup *plus longues que larges*, tandis que les couronnes des dents des Ecureuils du 1^{er} type de MAJOR sont plus grandes transversalement que dans le sens longitudinal.

10. L'évolution de la structure des molaires des Ecureuils se résume, suivant MAJOR, par la succession de trois stades :

1) l'état primitif — « the arrangement of cusps in longitudinal series, separated by longitudinal grooves or valleys » (l. c., p. 206) ;

2) l'état intermédiaire de bunodontie présentant le passage entre l'arrangement précédent et

3) l'état définitif constitué par l'arrangement transversal des tubercules de la couronne.

Les figures données par l'auteur en question sont cependant en désaccord avec ses conclusions.

Les couronnes allongées *transversalement* (plus larges que longues) du *Sc. (Ratufa) indicus* ERXLEB., du *Sc. (Protoxerus) stangeri* WATERH. et du *Sc. (Myrsilus aubinni* GRAY (type 1 de MAJOR) ne permettent pas d'apercevoir un arrangement longitudinal des tubercules (21). C'est plutôt la couronne du 2^d type (voir fig. 2, *Sc. (Tomeutes) lokroides*) qui permet d'admettre (grâce au *paraconulus* et au *metaconulus* qui se dégagent des bourrelets à la constitution desquels ils avaient participé antérieurement) la présence de trois rangés longitudinales sui-

(21) Voir le tableau VIII du travail cité de MAJOR; la molaire de la première de ces trois espèces est reproduite ci-dessus sur la fig. 2.

vantes : la rangée externe comprenant le *paracone* et le *metacone*, la rangée médiane constituée par le *paraconulus* et le *metaconulus*, et la rangée interne formée par le *protocone* auquel vient s'ajouter l'*hypocone*. Le caractère *polybuniqué* est encore accentué par le plissement du bourrelet 5 (*cingulum* postérieur). Ce caractère se manifeste encore plus dans la molaire du 3^{me} type — chez le *Sc. bermorei* (voir fig. 2) — où le *cingulum* antérieur démontre lui aussi la tendance de se subdiviser en des tubercules arrondis.

Le caractère *polybuniqué* s'accroît donc dans la série des trois types de MAJOR dans le sens du 1^{er} au 3^{me}.

Etant donné que la succession des trois types distingués par MAJOR est parallèle au développement progressif du *hypsodontisme* (i. e. du « semi-hypsodontisme »), le « polybunisme » accroissant que nous venons de voir, est un phénomène secondaire, dû à un processus dynamique agissant au cours de l'évolution des molaires des Ecureuils.

11. Le processus qui nous semble avoir eu lieu parallèlement à l'*hypsodontisme* accroissant est la *constriction progressive de la surface mastiquante* des molaires.

La diminution relative de l'area entre les sommets des tubercules principaux de la couronne (c'est-à-dire entre les bords latéraux de celle-ci) et les *cingula* antérieur et postérieur, les étranglements de ces derniers et la profondeur croissante des sillons entre les crêtes transversales notée par MAJOR, tous ces phénomènes vont progressivement dans le sens indiqué par la succession des trois types distingués par cet auteur.

La constriction de la couronne se produisant dans le sens centripète, la partie centrale de celle-ci s'enfoncé. Lorsque la constriction se produit régulièrement, le processus aboutit à la forme de la couronne présentée par la molaire du *Sc. bermorei* (fig. 2) ; un excédent de forces agissant dans le sens transversal conduit à une *compression transversale* de la couronne, — état dont l'extrême expression présente la molaire du *Sc. (Lariscus) hosei* THOMAS (fig. 3) : l'area centrale est ici serrée entre le bord externe (le *paracone* et le *metacone*) et le bord interne (le *protocone*) de la couronne (22).

(22) Remarquons que la constriction ou la compression transversale de la couronne des molaires accompagne l'*hypsodontisme* progressant aussi dans l'évolution d'un autre ordre de Mammifères.

La *constriction* de la couronne nous semble se trouver en rapport d'équilibre avec l'*hypsodontisme* progressif et la *profondeur des invaginations* verticales de l'émail dans les parois des molaires.

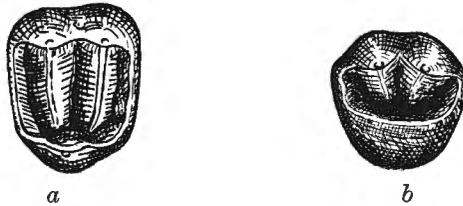


FIG. 3.

Schéma montrant la compression transversale et l'enfoncement du centre et des crêtes transversales de la couronne de la molaire supérieure du *Sciurus hosei* (b), comparée avec la couronne d'une molaire correspondante du *Sc. prevosti* (a). Les figures sont empruntées à MAJOR (1893) et modifiées.

12. Les plis de l'émail qui se forment sur les parois verticales des molaires, présentent, dans les dents usées des Sciuriformes, des *invaginations* très profondes. Ces invaginations, simples au début, peuvent, au cours de l'évolution (dirigée dans le sens de l'*hypsodontisme* progressif) être renforcées par des plissements secondaires. De ce chef, le dessin que forment les plis d'émail à la surface usée des molaires devient plus compliqué.

Les figures que donne dans son travail MAJOR et dont une partie nous a servi pour l'exécution du tableau ci-dessous (fig. 4), nous permettent de constater que les trois invaginations du bord externe de la molaire supérieure des écureuils pénètrent à l'intérieur de la dent entre les lobes correspondant aux bourrelets 1, 2, 4 et 5 (cf. fig. 1). Le bourrelet 3 n'étant qu'ébauché chez la plupart des écureuils, l'invagination médiane annule sa présence.

En effet, nous voyons, chez les Chevaux, le *cingulum* de la molaire se transformer en éléments croissant verticalement — les « styles », tandis que les tubercules principaux *tendent* à se joindre, au centre de la couronne, en une voûte (cf. fig. 21 du travail précité de O. ABEL). La compression bilatérale se prononce très nettement dans la phylogénie des Equidés et semble atteindre son maximum chez l'âne.

Nous désignons les trois invaginations du bord externe de la couronne, en allant de l'avant vers l'arrière, par *a*, *b* et *c*. L'état le plus simple est représenté par la molaire du *Sciurus (Menes) bermorei* BLYTH (Voir p. 14, fig. 4, A).

Cette espèce et le *Sciurus (Rhinosciurus) laticaudatus* M. et SCHL. (23), toutes deux propres à la Région orientale, sont les espèces dont les molaires, suivant MAJOR (l. c., p. 185) « agree with those of *Xerus* and the above named Ethiopian squirrels (24), not only in their semi-hypsodontism, but likewise in their lophodontism ». Ces deux espèces orientales nous serviront pour la comparaison avec les espèces africaines, dont les molaires sont représentées sur la fig. 4.

13. Les relations entre les lobes externes et les anses formées par les invaginations de l'émail peuvent, pour la molaire supérieure du *Sciurus bermorei*, être exprimées par le symbole

$$\text{conventionnel suivant : } \frac{1\ 2 - 4\ 5}{a\ b\ c} \quad (\text{cf. fig. 4, A}).$$

Pour comprendre l'état que représente la molaire supérieure du *Sc. laticaudatus*, nous devons admettre, au cours de l'évolution, un stade hypothétique Ab (fig. 4), auquel les pointes 4 et 5 se confondent et un « îlot », issu de l'anse *c*, se détache du bord extérieur de la dent. Ainsi se forme l'état du *Sc. laticau-*

$$\text{datus (fig. 4, B) au symbole } \frac{1\ 2 - (4\ 5)}{a\ b\ (c)}.$$

Le même symbole est valable pour le *Sciurus (Funisciurus) pyrrhopus* F. CUV. (fig. 4. C) chez lequel la pointe de l'invagination *b* est recourbée vers l'arrière.

Chez le *Sc. (Funisciurus) pyrrhopus anerythrus* THOMAS (25), la pointe de l'anse *b* ayant atteint l'îlot *c*, une fusion se produit entre la première et le second, ce qui donne lieu à un état (fig. 4, D) qui s'exprime par le symbole

$$\frac{1\ 2 - (4\ 5)}{a\ (b\ c)}.$$

(23) MAJOR rapportait le *Rhinosciurus* GRAY à son sous-genre *Eoxerus*; actuellement (cf. WEBER, op. cit.) le genre *Xerus* est considéré comme propre à l'Afrique uniquement.

(24) Ces espèces sont : *Xerus getulus*, *Sciurus palliatus*, *Sc. cepapi*, *Sc. pyrrhopus*, *Sc. congicus*, *Sc. lemniscatus*, *Sc. isabella* et *Sc. boehmi*.

(25) Sive : *Sciurus (Funisciurus) anerythrus* THOMAS.

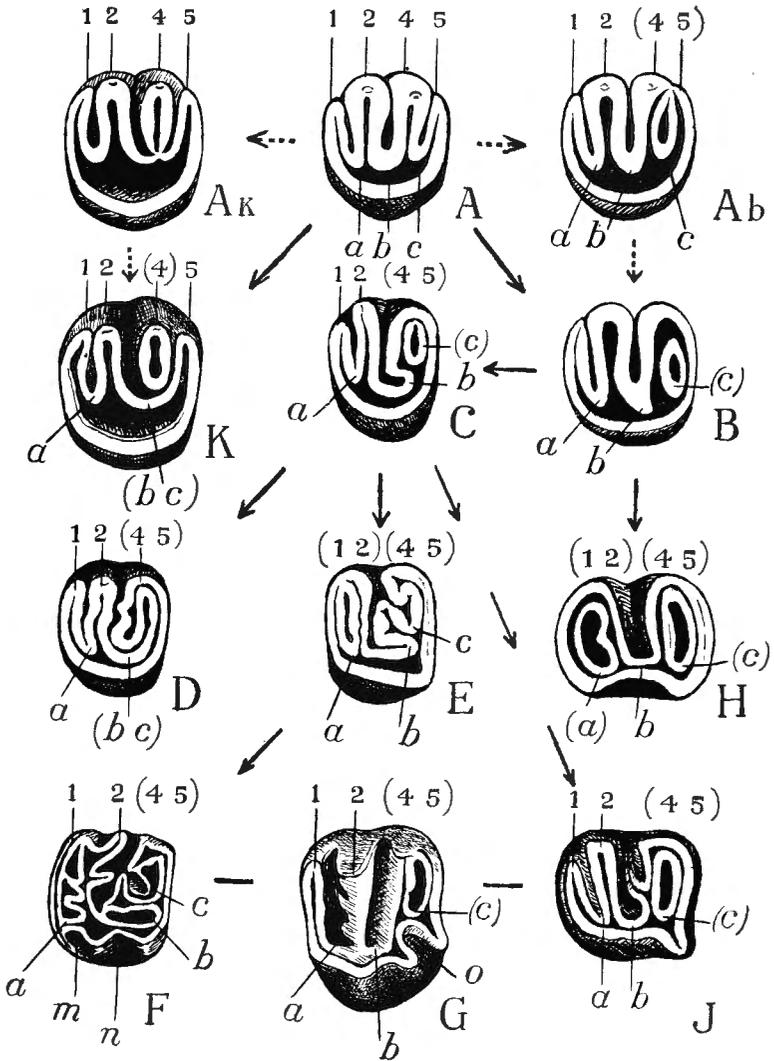


FIG. 4.

Succession morphologique de différentes formes de la première molaire supérieure (gauche) chez les *Sciuridae*, les *Pteromyidae* et les *Anomaluridae*.

A — *Sciurus bermmorei*;

Ab — stade hypothétique;

B — *Sciurus laticaudatus*;

C — *Sc. pyrrhopus*;

D — *Sc. anerythrus*;

E — *Sc. isabella*;

F — *Sciuropterus pearsoni*;

G — *Pteromys leucogenys*;

H — *Anomalurus beecrofti*;

I — *Anomalurus fraseri*,

(prémolaire);

K — *Xerus erythropus*;

Ak — stade hypothétique.

Ce tableau est composé, ainsi que celui de la fig. 5, de figures empruntées au travail de MAJOR et modifiées.

On pourrait croire qu'après ce dernier stade une disjonction secondaire des pointes 4 et 5 soudées déjà au cours du stade Ab puisse avoir lieu, ce qui dégagerait l'îlot extérieur 4 dans la molaire du *Xerus (Euaerus) erythropus* E. GEOFF. (fig. 4, K),

$$1\ 2 - (4)\ 5$$

dont l'état des plis d'émail se symbolise par : $\frac{\quad}{a\ (b\ c)}$.

Cependant, l'observation faite sur des crânes de cette espèce nous a montré que l'îlot extérieur 4 provient par suite d'une simple fusion des anses *b* et *c*, ce qui dégage l'îlot en question. Ainsi l'état K provient de l'état initial A, en passant simplement par le stade hypothétique Ak (fig. 4). L'état K doit donc être exclu de la série des modifications graduelles représentées par les stades A, B, C et D.

Le stade C sert encore de point de départ pour une tendance évolutive autre que celle aboutissant au stade D. Notamment, si le bord antérieur de l'îlot *c* s'accôle à la lamelle voisine de l'anse *b* et si une communication s'établit entre leurs « creux », tandis que les pointes des lobes 1 et 2 se confondent, le dessin du plissement de l'émail de la molaire du *Sc. (Funisciurus) isabella* GRAY (fig. 4, E) se constitue. Cet état peut être

$$(1\ 2) - (4\ 5)$$

exprimé par le symbole : $\frac{\quad}{a\ [b\ c]}$, dans lequel *c* correspond

à un îlot communiquant avec le « creux » de l'anse *b*.

14. Nous ne pouvons nous arrêter ici davantage sur les détails qui distinguent entre elles les molaires supérieures des différentes espèces d'écureuils (26) ; notons seulement que les molaires de la plupart des espèces du genre *Xerus* se rapportent au « 3-me type » de MAJOR, comme il l'a noté ; tandis que celles du *Tamias* et du *Citellus* nous semblent se rattacher au type présenté par les molaires du *Sciurus vulgaris* (« 2^d type » de MAJOR).

Les molaires des *Marmotidae* (*Marmota*) présentent la parti-

(26) Bien que pour l'instant nous suivions autant que faire se peut la classification de MAX WEBER (1928), il nous semble impossible de séparer les formes rapportées au genre *Xerus* des autres écureuils en qualité d'une famille à part ; de même le rapprochement du g. *Tamias* avec le g. *Citellus* nous paraît aussi peu justifié ; nous entendons donc ici par « écureuils » l'ensemble des formes constituant dans la classification de WEBER les « familles » des *Sciuridae*, des *Xeridae* et des *Tamiidae*.

ularité de la prépondérance des bourrelets 2 et 4 à côté de l'absence absolue du *mesostyle* et au détriment des *cingula* (bourrelets 1 et 5), dont l'antérieur, présenté sur le bord externe de la couronne par un *parastyle* fortement développé, n'atteint pas le *protocone*, tandis que le postérieur est presque absorbé par le bourrelet 4. Ce sont, en outre de la dimension plus grande, les seuls caractères qui distinguent les molaires de la marmotte du type de la molaire du *Sciurus vulgaris*.

15. D'après le caractère des plis de l'émail, les molaires des *écureuils volants* se rattachent au type du dessin présenté par la molaire supérieure du *Sciurus isabella* (fig. 4, E). Ainsi dans la molaire supérieure du *Sciuropterus pearsoni* GRAY (fig. 4, F) nous retrouvons les anses *a* et *b* et l'îlot *c*, celui-ci réuni par un passage étroit avec le « creux » de l'anse *b*.

La complication du dessin des plis de l'émail semble être due à une constriction plus forte de la couronne. Cette constriction se traduit par la compression transversale amenant le plissement des parois du bourrelet 2 (voir la fig. 4, F), ainsi que la soudure des lamelles de l'émail de l'anse *b* à l'endroit où celle-ci se replie en arrière; d'autre part, une compression dans le sens antéro-postérieur a comme résultat la soudure des lamelles formant le bourrelet 1 et la formation de *légères invaginations au bord interne* de la couronne.

Il est facile de reconnaître la structure propre au *Sciuropterus* dans la molaire du *Pteromys leucogenys* TEMM., excepté que la prolongation de l'anse *b* est empêchée ici par une invagination assez profonde (*o* — sur la fig. 4, G) du bord interne de la molaire; aussi faut-il noter l'îlot *c* qui ne communique pas avec le « creux » (invisible sur le dessin) du bourrelet 4. (Remarquons que la molaire du *Pteromys* présentée par le dessin, est moins usée que celle du *Sciuropterus*.)

Le *plissement des parois du bourrelet 2* et l'ébauche des *invaginations au bord interne des molaires supérieures* des *Pteromyidae*, présentent des caractères importants pour reconnaître dans la structure de ces molaires un stade de l'évolution secondaire à celui dans lequel persistent les molaires des *écureuils non-volants*.

Quant à la molaire hypsodonte de l'*Eupetaurus*, nous l'examinerons un peu plus loin.

16. Bien que les figures des dents des *Anomaluridae* données par MAJOR permettraient de rattacher morphologiquement

L'*Anomalurus fraseri* WATERH. (fig. 4, I) à quelque stade antérieur à celui du *Sciurus isabella* (fig. 4, E), la dent du premier (27) a déjà acquis l'angle marginal (postéro-interne) nettement accentué par l'invagination o'chez le *Pteromys leucogenys*.

D'autre part, la molaire de l'*Anomalurus beecrofti* FRAS. (fig. 4, H) pourrait être considérée comme figurant un stade plus avancé que celui présenté par la molaire du *Sciurus laticaudatus* (fig. 4, B), dont elle diffère par la confusion des pointes 1 et 2, avec dégagement de l'ilot *a*, et par la tendance de se diviser en deux lobes par suite de l'élargissement de l'invagination externe *b* (symbole de la molaire du *A. beecrofti* : (1 2) — (4 5)

(a) b (c)

Certains détails omis sur les figures de MAJOR et que nous avons pu remarquer sur les crânes de plusieurs espèces du genre *Anomalurus* (28), ainsi que sur les figures de la monographie de HUET (29), ne peuvent pas être examinés ici. Remarquons seulement que les molaires des *Anomaluridae* ont la couronne semblable à celle des molaires *hypsodontes* d'autres groupes, qu'elles sont cependant pourvues de racines et que la racine interne a nettement une tendance à se diviser en deux. N'oublions pas aussi que les deux rangées de molaires, la droite et la gauche, courbées vers l'extérieur, chez les *Sciuroidea*, ont, chez les *Anomaluridae*, la courbe dirigée vers le plan sagittal du crâne, — caractère accompagnant généralement, chez les Rongeurs, l'hypsodontisme.

17. La fig. 5 ci-dessous représente les dessins modifiés de MAJOR des molaires inférieures de quelques espèces dont il a été question plus haut. On voit par ce tableau que la succession morphologique que permettent d'établir les molaires supérieures n'est pas infirmée par les modifications parallèles des molaires

(27) MAJOR a représenté pour l'*Anomalurus fraseri* la prémolaire et c'est cette dent que nous avons reproduite (modifiée) sur la fig. 4 et que nous comparons avec les molaires d'autres espèces.

(28) Nous avons pu examiner les espèces suivantes : *A. beecrofti* FRAS, *A. pelii* TEMM., *A. chrysosphaenus* A. DUBOIS, *A. jacksoni* DE WINT. et *A. pusillus* THOMAS.

(29) HUET, M. *Observations sur le genre Anomalurus*, etc., Nouv. Arch. du Muséum d'Hist. Nat., 2^{me} série, Tome 6, pp. 277-297, Paris, 1883.

inférieures. L'emploi des mêmes lettres pour la désignation de mêmes espèces sur les deux tableaux (fig. 4 et fig. 5) nous évite la nécessité d'explications. Nous n'allons pas non plus nous arrêter ici sur l'homologie ou l'homodynamie des molaires supé-

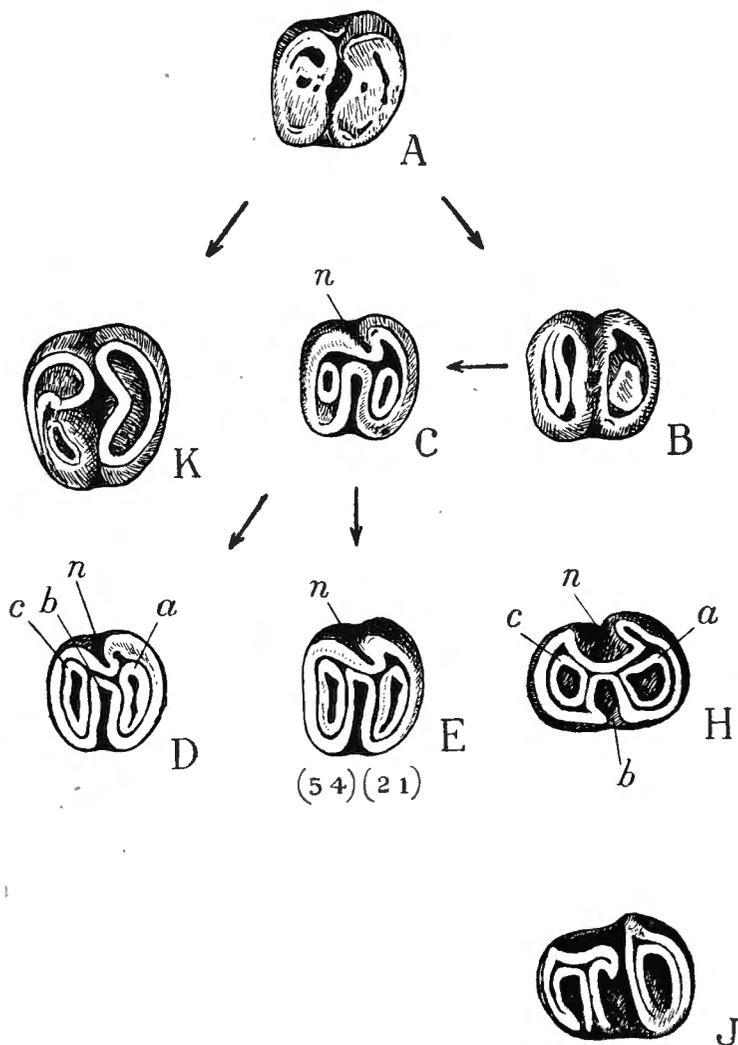


FIG. 5.

Les lettres majuscules de ce tableau correspondent aux espèces désignées par les mêmes lettres dans la fig. 4. Les figures H et I présentent la *prémolaire* supérieure (droite), les autres — la première *molaire* (droite). Pour la désignation des plis de l'émail, voir le § 18 et la fig. 6. (Le bord antérieur des dents est à gauche sur toutes nos figures.)

rieures et inférieures, car celle-ci est exprimée plus explicitement chez d'autres Rongeurs dont il sera question plus loin. Notons seulement que chez les formes examinées, *la tendance des molaires à se diviser en deux lobes* est plus prononcée dans les molaires inférieures; remarquons aussi *l'invagination du bord externe de la molaire inférieure* et la part que cette invagination prend dans la tendance à la division en deux lobes de la molaire.

18. Un nouveau phénomène entre en jeu dans la formation des molaires supérieures chez le *Castor*. C'est l'apparition d'une *invagination profonde au bord interne de la molaire supérieure* (30).

La désignation des plis de l'émail employée sur la fig. 6 ci-dessous pour la molaire supérieure du *Castor* établit l'identité

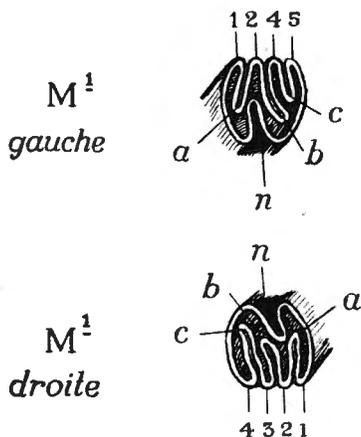


FIG. 6.

La première molaire supérieure *gauche* et la première molaire inférieure *droite* du *Castor fiber*.

Errata : le dessin inférieur représente la M_1 et non pas la M^1 ; les chiffres sous ce dessin doivent se lire 5, 4, 2, 1, au lieu de 4, 3, 2, 1.

de ces plissements avec ceux des molaires supérieures des *Sciuridae* (cf. fig. 6 et fig. 4, A).

Quant à la molaire inférieure du *Castor*, elle présente le dessin renversé de la molaire supérieure; c'est pourquoi nous nous permettons de désigner les invaginations de la molaire

(30) L'ébauche des invaginations du bord interne des molaires supérieures est perceptible déjà chez certains *Pteromyidae*, comme nous l'avons vu (fig. 4).

inférieure par les mêmes chiffres et lettres que pour les molaires supérieures. Nous présumons ainsi l'*homodynamie renversée* des dents des mâchoires opposées chez les Rongeurs — question à laquelle nous reviendrons plus loin.

L'invagination *n* (du bord opposé aux invaginations *a*, *b* et *c*) existant dans les molaires supérieures et inférieures, chez le *Castor*, est absente dans les molaires supérieures des Écureuils. Elle est cependant déjà nettement indiquée dans les molaires inférieures des *Sciuridae* (voir § 17 et la fig. 5, C et E). Ainsi, au point de vue de la formation de l'invagination *n*, les molaires inférieures des *Sciuridae* ont devancé leurs molaires supérieures et tendent à atteindre au niveau des dents du *Castor*.

Cependant, comparée aux molaires des *Sciuridae* (ainsi que des *Anomaluridae*), la molaire du *Castor* montre, au point de vue de l'isolement des anses *a* et *c*, un stade moins avancé que celui auquel se trouvent certains écureuils; en effet, chez beaucoup d'entre eux (de même que chez les *Anomaluridae*) les deux anses latérales se sont détachées et présentent les îlots *a* et *c*, aussi bien dans les molaires inférieures que dans les molaires supérieures (cf. fig. 6 et figs. 4 et 5).

Ainsi, plus avancées par la formation de l'invagination *n*, ainsi que par l'hyposodontisme parfait, les molaires du *Castor* se montrent plus en retard par les invaginations du bord initialement coupant des molaires. Cet état de choses fournit des indications pour l'établissement de l'ancienneté relative de la spécialisation des branches de Rongeurs ayant donné l'origine aux familles examinées plus haut.

Notons qu'une fusion éventuelle des invaginations opposées *b* et *n*, dans les molaires du *Castor*, amènerait la division de la molaire en deux lobes. Celle-ci échappe à une telle division grâce à ce que les anses *b* et *n* en pénétrant à l'intérieur de la dent se cèdent mutuellement le passage.

19. Bien que les Rongeurs Hystricomorphes ne fassent pas l'objet de la présente étude, il nous semble utile de noter ici que les molaires supérieures du porc-épic américain, du *Coendu* (fig. 7), paraissent constituer par la structure de la couronne un état de spécialisation suivant immédiatement celui des molaires du *Castor* (au contraire, les racines des molaires confèrent au *Coendu* le niveau inférieur auquel se trouvent les molaires des *Anomaluridae*). En effet, chez le *Coendu*, on trouve en même temps l'invagination *n* et la soudure des pointes 1 et 2 et 4 et 5

présentant les bords des invaginations *a* et *c*, celles-ci devenant des flots détachés.

Le processus de la fusion des pointes externes des plis d'émail semble avoir pris lieu après la formation de l'invagination *n*, étant donné que celle-ci est présente dans la *prémolaire* et la *première molaire*, dans lesquelles les pointes 1 et 2 n'ont pas encore fusionné (voir la fig. 7).

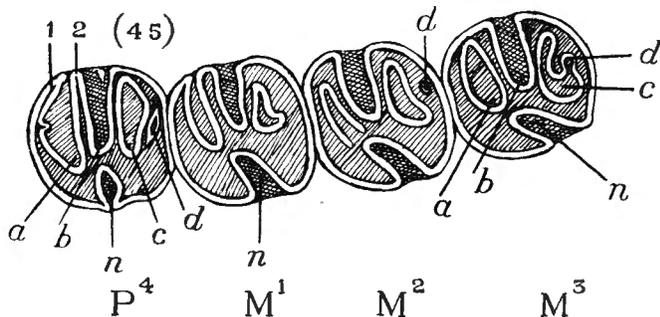


FIG. 7.

Dents supérieures gauches du *Coendu novae-hispaniae* BRISSON (original).

Les molaires inférieures du *Coendu* présentent le dessin renversé des molaires supérieures et se rattachent au type de dents inférieures indiquées sur notre fig. 5; comme nous avons dit ci-dessus, ces dernières présentent un état plus avancé que celui des molaires inférieures du *Castor*.

Notons encore que la structure des molaires supérieures des porcs-épics du Vieux Monde (*Hystrix*) peut être considérée comme étant un *état terminus* des modifications graduelles que subit le dessin des plis d'émail; cet état consiste dans la *division de la couronne* de la molaire *en deux lobes*, division dont nous venons de parler à la fin du paragraphe précédent.

20. Le dessin que forment les plis d'émail dans les molaires supérieures du *Coendu* nous conduit à considérer comme ayant atteint un degré de spécialisation supérieur à celui de la structure de ces dernières les mêmes dents d'un écureuil volant que nous avons passé sous silence quand nous parlions des *Pteromyidae*.

Lorsque O. THOMAS décrit le genre *Eupetaurus*, il ne négligea pas de faire ressortir chez cette nouvelle forme les « deep vertical infoldings of the enamel, which, when seen in the

natural section produced by wear, give the teeth very much the general appearance of those of many of the *Hystriomorpha* » (31).

Les molaires et la dernière prémolaire supérieures de l'*Eupetaurus cinereus* (fig. 8) démontrent un isolément de l'anse *a* (par suite de la fusion des pointes 1 et 2) et, probablement, l'isolement de la pointe de l'anse *c* (de même que chez le *Coendu*; fig. 7; cf. M³ et M²). Elles dépassent le niveau de spécialisation atteint par les molaires de ce porc-épic du fait que l'invagination *n* du bord interne de la couronne se détache de la périphérie pour former un « îlot ». Le début du processus ayant amené cet état est perceptible dans la prémolaire du *Coendu* où les deux bords de l'invagination *n* sont très rapprochés et tendent à fusionner entre eux. Les molaires inférieures de l'*Eupetaurus* semblent être en retard sur les supérieures, étant donné que l'invagination *n* ne subit pas d'isolement.

Remarquons que l'état de spécialisation atteint par la molaire supérieure de l'*Eupetaurus* évite à celle-ci la possibilité d'une division en deux lobes.

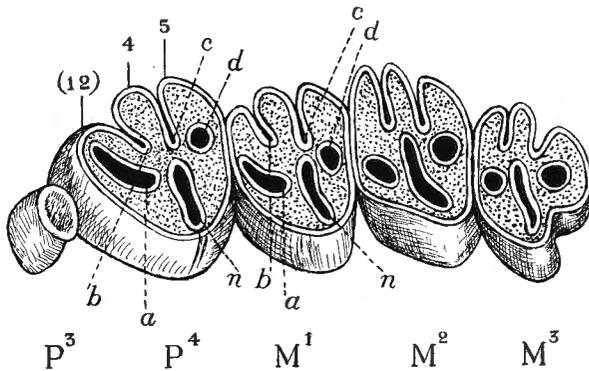


FIG. 8.

Dents supérieures gauches de l'*Eupetaurus*;
d'après THOMAS (1888), modifié.

21. Si au point de vue de l'hypsodontisme progressif les dents des *Haplodontidae* constituent, dans la série des modifications successives qui se présentent chez les Sciuromorphes, un stade supérieur à celui atteint par d'autres membres du groupe, —

(31) THOMAS, O., *On Eupetaurus, a new form of Flying Squirrel from Kashmir*, Journal of the Asiat. Soc. of Bengal, vol. 57, pt. II, 1880, pp. 256-260 (citation ci-dessus — v. p. 257).

entre autres par l'*Eupetaurus* dont il vient d'être question (32), — certaines particularités de la structure des dents des *Haplodontidae* nous engagent à les considérer comme ayant suivi une voie de l'évolution autre que celle des stades successifs représentés par les formes examinées plus haut.

Étant donné que les dents du *Haplodon* WAGL. (s. *Aplodontia* RICHARDS.), ainsi que celles de beaucoup de *Sciuridae*, donnent lieu à l'emploi du terme « lophodonte », il nous semble utile de faire ressortir en premier lieu le caractère spécial du *lophodontisme* des Rongeurs par rapport à celui des Ongulés.

Chez les Perissodactyles, les crêtes transversales des molaires (et des prémolaires « molarisées ») supérieures sont dues à la fusion du *protocone* avec le *paraconulus*; le bourrelet provenant de cette fusion appelé *protoloph* peut s'unir avec le *parastyle*. La fusion de l'*hypocone* avec le *metaconulus* et, quelquefois, de celui-ci avec le *mesostyle* donne lieu au *metaloph*.

Chez les Rongeurs, notamment chez les *Sciuridae*, le bourrelet transversal antérieur est dû à la fusion du *paracone* avec le *paraconulus*; le bourrelet postérieur est le résultat de la fusion du *metacone* avec le *metaconulus*; ces deux bourrelets se lient avec le *protocone*.

Ainsi les crêtes transversales chez les Chevaux, d'une part, et chez les Ecureuils, d'autre part, ne sont pas homologues. Chez les Chevaux, les crêtes en question s'étendant jusqu'aux « styles » (*parastyle* et *mesostyle*) disposés *au-devant* de deux tubercules extérieurs (*paracone* et *metacone*) de la dent. Chez les Ecureuils, ces crêtes s'étendent à *partir* des tubercules extérieurs eux-mêmes (et non de « styles » situés devant eux). (Voir fig. 10.) Lorsqu'on désigne les deux crêtes transversales des Rongeurs par « *protoloph* » et « *metaloph* », on ne doit donc pas perdre de vue que ces crêtes ne sont pas *homologues* aux crêtes homonymes des Ongulés (33).

(32) « A further interest, however, attaches to *Eupetaurus* from its being the only member of the *Sciuridae* in which the character of hypsodontism has been developed, although, among the whole group of *Sciurosmorpha*, *Castor* and *Anomalurus* have hypsodont teeth, while *Haplodon* has the still further advance of possessing permanently rootless molars » (THOMAS, l. c., p. 259).

(33) Il est d'autant plus impossible d'appliquer à juste titre ces termes aux crêtes des Rongeurs dans le même sens qu'à celles des Ongulés, que le *cingulum* antérieur, ainsi que le postérieur forment, chez les Ecureuils, des crêtes transversales externes venant au ni-

D'autre part, conformément à l'inclinaison inverse, par rapport à tous les autres Mammifères (le rongeur marsupial *Phascolumys* excepté), des surfaces masticantes des molaires des Ecureuils (et de certains autres *Rodentia*), les extrémités internes des crêtes transversales (du « *protoloph* » et du « *metaloph* ») se soudent avec le *protocone*; ceci donne lieu à la formation d'une crête au bord interne de la molaire supérieure des Ecureuils; cette crête peut être désignée comme l'*endoloph*, par opposition à l'*ectoloph* des Perissodactyles. L'*endoloph* est aussi nettement indiqué dans une molaire (supérieure) usagée de l'écureuil, que l'*ectoloph* au bord opposé d'une même dent du cheval.

22. La comparaison de l'évolution des dents molaires des *Sciuridae* avec l'évolution des molaires (et des prémolaires subissant la « molarisation ») des *Equidae* permet de constater un certain parallélisme (34) dans les modifications successives de la structure des dents.

L'examen sommaire de l'évolution des dents molariformes des Equidés montre, parallèlement avec un hypsodontisme progressant, la succession suivante des modifications de la couronne :

1) les crêtes transversales (le *protoloph* et le *metaloph*) faiblement indiquées, contour de la couronne encore *triangulé*;
2) les crêtes parfaitement développées, contour plus ou moins *carré*;

3) division secondaire, grâce à des étranglements, du *protoloph* et du *metaloph* (c'est-à-dire, par suite du plissement des parois de ces crêtes); cette division amène le dégagement du *paraconulus*, du *metaconulus* et du *protocone* (englobés précédemment dans les crêtes); compression transversale du contour de la couronne la rendant plus *étendue* en long qu'en large.

Les prémolaires subissant au cours de l'évolution la « molarisation » et la forme d'une prémolaire non molarisée présentant par conséquent un état *antérieur* à celui d'une molaire, nous pouvons, pour illustrer les trois étapes indiquées ci-dessus, nous documenter par les figures suivantes du travail précité du Professeur O. ABEL :

veau des crêtes transversales principales; la crête issue du *cingulum* antérieur s'étend du *parastyle* au *protocone*, comme nous avons vu plus haut.

(34) Nous disons *parallélisme*, et non pas *ressemblance*, pour faire allusion à la présence dans les deux séries de *facteurs évolutifs* égaux ou *analogues*.

- 1^{re} étape — la P⁴ de l'*Eohippus* (l. c., fig. 5) ;
 2^{me} étape — de la P⁴ et des molaires du *Orohippus* jusqu'aux molaires du *Miohippus* incluses (l. c., figs. 7 et 19) ;
 3^{me} étape — molaires du *Parahippus* — molaires du *Meryhippus* (ib., figs. 19 et 20).

23. Il nous semble que chez les écureuils nous assistons à une tendance de l'évolution de la forme des molaires analogue à celle que présentent les dents des chevaux.

Nous voyons dans les molaires d'écureuils qui se rapportent au 2^d type (*Sciurus lakroides*) et au 3^{me} type (*Sc. berdmorei*) de MAJOR, le plissement du « *protoloph* » et du « *metaloph* » avec dégagement du *paraconulus* et du *metaconulus*. Les bourrelets transversaux 2 (« *protoloph* ») et 4 (« *metaloph* ») étendus presque droits à travers la surface de la couronne chez *Sc. prevosti* (appartenant au 1^{er} type de MAJOR) subissent, chez *Sc. lokroides* et *Sc. berdmorei*, une légère constriction en leur milieu (voir la fig. 2).

Le contour plus ou moins triangulé de la couronne de la molaire du *Sc. vulgaris* ou même quadrangulé, mais sauvegardant, grâce à la saillie formée au bord lingual par le *protocone*, l'empreinte du plan triangulé fondamental, du *Sc. prevosti*, est propre à ces dents *plus larges* (transversalement) *que longues* (dans le sens antéro-postérieur). Le contour devient plus carré ou plus rond chez le *Sc. lokroides* et le *Sc. berdmorei*. Le plissement du *cingulum* postérieur (bourrelet 5), chez le *Sc. lokroides*, et aussi du *cingulum* antérieur, chez le *Sc. berdmorei*, témoigne, comme nous l'avons dit plus haut (v. §§ 10 et 11), d'une compression transversale de la couronne, — processus amenant au rapprochement extrême des deux bords longitudinaux dans la molaire du *Sc. hosei* (fig. 3).

Ainsi les molaires du *Sc. prevosti* (fig. 1), du *Sc. berdmorei* (fig. 2) et du *Sc. hosei* (fig. 3) présentent, nous semble-t-il, trois étapes d'un processus analogue à celui que nous voyons dans l'évolution des molaires des Equidés.

24. Bien que dans la présente note nous évitions l'examen des dents des Rongeurs fossiles, auxquelles nous espérons pouvoir revenir spécialement, il nous est impossible de passer sous silence certaines formes fossiles se rattachant aux *Haplodontidae*.

Ces formes, citées par OSBORN (35) dans l'ouvrage que nous

(35) OSBORN, op. cit., p. 147, fig. 109.

consultons, ont un intérêt très important, étant donné que ces fossiles se rattachent, comme le dit MAX WEBER, « an die ursprünglichsten heutigen Rodentia, die *Haplodontidae* » (36).

La fig. 9 reproduit modifiés les dessins que cite OSBORN, extraits du travail de MATTHEW. L'ordre dans lequel nous disposons ces dessins nous semble correspondre à une succession graduelle constituée par les prémolaires postérieures du *Haplodon* et de trois genres des *Mylagaulidae*, famille très voisine des *Haplodontidae* (37). Cette gradation morphologique nous semble exprimer un processus dynamique, analogue à celui ayant conduit, chez les *Sciuridae*, à l'état extrême présenté par la molaire du *Sciurus hosei* (fig. 3).

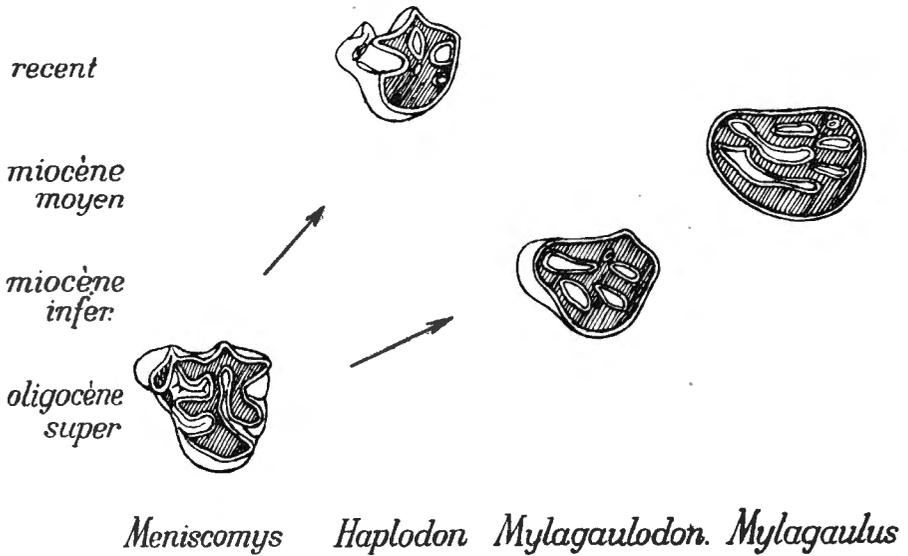


FIG. 9.

Dents prémolaires de quatre genres des *Haplodontoidea*. Le sens vertical indique la succession chronologique des genres, le sens horizontal — de gauche à droite — la succession morphologique qu'établissent les dents de ces quatre genres. Les figures de ce tableau ont été empruntées à OSBORN (1907) et modifiées.

(36) WEBER, op. cit., v. II, p. 296.

(37) Les fossiles *Mylagaulodon* et *Meniscomys* (= *Allomys*), suivant WEBER (l. c., p. 297), « werden gemeinhin direkt den Haplodontidae zugerechnet ». Le genre fossile *Mylagaulus* appartient à la famille éteinte des *Mylagaulidae*, laquelle, suivant la même autorité, « in den Formenkreis der Haplodontoidea gehört ».

Notre schéma (fig. 9) attribue au *Haplodon* (sive *Aplodontia*) la signification d'un survivant d'un stade suivant immédiatement celui du *Meniscomys* et divergeant avec la branche comprenant le *Mylagaulodon* et le *Mylagaulus*.

La compression transversale se traduit par l'allongement relatif (dans le sens antéro-postérieur) de la couronne de la dent, dans la série représentée sur la fig. 9.

En admettant la succession exprimée par notre schéma et étant donnée la nature nettement trituberculaire de la prémolaire du *Meniscomys*, il serait superflu d'insister sur l'origine trituberculaire des dents de tous les *Haplodontoidea*.

25. Le point important pour nous est de pouvoir constater dans cette tribu un mode de formation de plis d'émail rappelant le processus qui a lieu dans l'évolution des Equidés, et distinct de celui que nous voyons chez les *Anomaluridae* (38).

Cependant le lophodontisme qui a lieu dans la prémolaire du *Meniscomys*, est plus différent encore que celui des *Sciuridae* de celui des Equidés. En effet, la dent usée du *Meniscomys* (fig. 9) permet de voir que le « *protoloph* » prend son début derrière le *paracone*, presque au *mesostyle*. Quant au « *metaloph* », il doit son origine, chez le Rongeur fossile, à la fusion du *metaconulus* avec le *metacone* (et avec le *metastyle* qu'il nous semble possible de reconnaître sur la figure que nous empruntons à OSBORN). Ainsi le *protoloph* et le *metaloph* respectivement *antérieurs*, chez le cheval, au *paracone* et au *metacone*, ont une position *postérieure* à ces tubercules, chez le *Meniscomys* (voir fig. 10).

D'autre part, chez le *Meniscomys*, la formation d'un *ectoloph*, par la soudure entre le *paracone*, le *mesostyle* et le *metacone*, établit une analogie avec les dents des *Perissodactyla*, bien que le *protocone* conserve l'importance de l'*endoloph* des autres *Sciuromorpha*.

Contrairement à la formation par les invaginations d'émail des *anses transversales* chez les *Sciuridae*, *Castoridae*, etc. (cf. figs. 4 et 6), le *protoloph* et le *metaloph* (dans lesquels nous reconnaissons les bourrelets 2 et 4 des *Sciuridae*) de la prémo-

(38) Cette distinction représente une des raisons pour lesquelles l'idée exprimée par TROUËSSART (*Catalogus Mammalium, Quinquennale Supplementum*, fasc. II, 1904, p. 296, note infra-paginale), selon lequel la famille des *Mylagaulidae* « semble représenter les *Castoridae* dans le groupe des *Anomaluroidea* », doit être abandonnée à jamais.

laire du *Meniscomys* montrent (sur la dent usée) des *invaginations dirigées longitudinalement*. Ces invaginations correspondent, évidemment, aux *étranglements* des bourrelets 2 et 4 des dents des écureuils (voir § 22).

La fusion de deux bords de l'invagination entre le *metastyle*

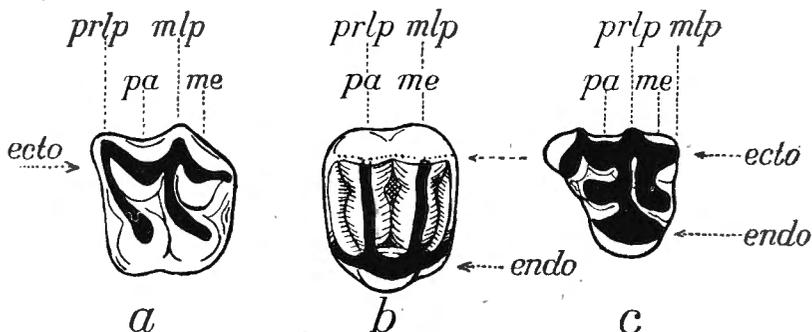


FIG. 10.

Le lophodontisme différent des *Equidae* (a), des *Sciuridae* (b) et des *Haplodontidae* (c). *ecto* — *ectoloph*; *endo* — *endoloph*; *me* — *metacone*; *mlp* — *metaloph*; *pa* — *paracone*; *prlp* — *protoloph*.

et le *metaconulus*, d'une part, et des bords de l'invagination entre le *metaconulus* et la pointe postérieure de l'area usée du *protocone*, d'autre part, détache les deux îlots du bord postérieur de la prémolaire du *Haplodon*, du *Mylagaulodon* et du *Mylagaulus* (39). Ainsi le bord postérieur de la couronne devient entier, non découpé par des invaginations (40).

De même, au bord antérieur de la dent, les invaginations entre le *paracone* et le *paraconulus* et entre ce dernier et la pointe de l'area d'usure du *protocone* (respice : pointe antérieure de l'*endoloph*) deviennent les îlots antérieurs de la couronne dentaire du *Mylagaulodon* et du *Mylagaulus*. Chez le *Haplodon*, l'area d'usure du *paraconulus* est fusionné avec celui

(39) La formation de ces « îlots » est analogue à la formation des « fossettes » dans les dents des Equidés; nous évitons d'appliquer ce dernier terme à ces « îlots » en raison de la position de ces éléments structuraux autre que la position des « fossettes » chez les chevaux.

(40) Les chiffres par lesquels sont désignés les « îlots » sur les figures données par MATTHEW et reproduits chez OSBORN, ne correspondent pas à l'ordre de leur formation; ils expriment cependant bien l'homologie des « îlots » chez les quatre genres des *Haplodontoides*.

du *protocone*, l'îlot entre ces tubercules étant ainsi résorbé. L'invagination entre le *paracone* et le *paraconulus* ayant lieu chez le *Meniscomys*, persiste chez le *Haplodon* et se retrouve, sous forme d'un îlot, chez le *Mylagaulodon* et chez le *Mylagaulus*.

Les particularités de la dent du *Haplodon* (conservation de l'invagination antéro-externe et la résorption de l'îlot antéro-interne) nous ont empêché de ranger le *Haplodon* dans la lignée conduisant du *Meniscomys* au *Mylagaulus* (voir fig. 9).

D'autres îlots qui se trouvent dans la couronne des *Haplodontoidea*, en outre des quatre îlots examinés, sont dus à la subdivision de l'invagination profonde entre le *metaconulus* et le *protocone* (ou, en d'autres termes, entre le « *metaloph* » et le « *protoloph* »).

Nous nous sommes arrêtés au processus de la formation des « îlots » pour faire ressortir que ceux-ci, dans les prémolaires, — et, certainement, dans les molaires, — des *Haplodontoidea*, proviennent des *invaginations longitudinales*, dues à la compression transversale de la couronne, tandis que les « îlots » des *Sciuridae* et des *Anomaluridae* (ainsi que du *Coendu*) proviennent des *invaginations transversales*.

Notons encore que l'isolement de toutes les invaginations, dans les dents du *Mylagaulus* et du *Mylagaulodon*, constitue l'état *terminal* qui se traduit par le *bord secondairement entier* (non découpé) de la couronne.

26. Etant donné que les molaires des *Myoidea* permettent de reconnaître un plan de structure commun avec les *Sciuridae* et tout à fait différent de celui qui a lieu chez les Rongeurs *Myomorphes*, nous les examinons en même temps que les *Sciuro-morphes*.

La comparaison des molaires supérieures des *Myoidea* représentées sur les figures (que nous reproduisons modifiées ci-dessous) de l'ouvrage de G. S. MILLER (41) avec les molaires supérieures du *Sciurus vulgaris* (voir fig 1) permet d'identifier les éléments de la structure de la couronne chez les loirs. Nous retrouvons aisément, sur la molaire du *Eliomys quercinus* (L.), les trois sillons entre les crêtes transversales se réunissant au bord lingual de la dent de façon à former trois anses, comme nous les trouvons chez le *Sciurus vulgaris*.

(41) MILLER, G. S., *Catalogue of the Mammals of Western Europe*, British Museum, London, 1912.

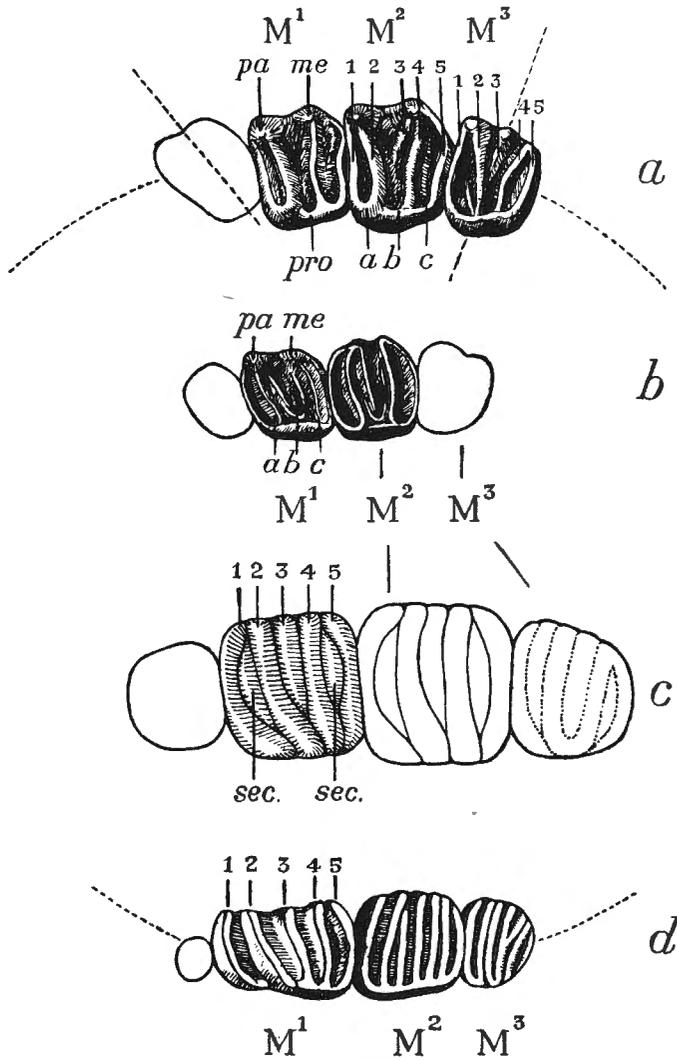


FIG. 11.

Molaires supérieures (gauches) des *Myoxidae*;
d'après MILLER, modifié.

a — *Eliomys quercinus*;

c — *Myoxus glis*;

b — *Dyromys nitidula*;

d — *Muscardinus avellanarius*.

sec — bourrelets secondaires; les autres désignations comme sur les figures précédentes. La M^3 du *Myoxus glis* montre les relations que nous avons pu voir sur des crânes de l'espèce. Les lignes pointillées indiquent les tendances de la disposition des dents dans la mâchoire.

Cependant, tandis que chez le *Sciurus vulgaris* c'est l'anse médiane qui prédomine au bord lingual de la couronne, chez l'*Eliomys* (voir fig. 11) c'est la pointe dans laquelle viennent s'unir le *cingulum* antérieur et la crête du *paracone* qui est d'une importance primordiale au bord lingual de la dent.

La pointe de l'anse antérieure (*a*) n'est pas seulement la plus saillante, mais elle semble aussi être superposée à l'anse médiane (*b*). Ce chevauchement des anses paraît être dû à une compression antéro-postérieure de la couronne, compression plus forte au bord interne qu'au bord externe. En effet, les axes transversaux passant à travers les couronnes convergent vers la langue (voir les lignes pointillées passant à travers la prémolaire et la dernière molaire sur la fig. 11*a*).

Le *paracone* et le *metacone* sont, sur la molaire de l'*Eliomys*, les endroits de fusion des bourrelets (crêtes) 1 et 2 et de 3 et 4 respectivement (excepté la dernière molaire où le *mesostyle* garde son indépendance, le bourrelet 4 fusionnant avec le bourrelet 5 — le *cingulum* postérieur; le bourrelet du *mesostyle* est noyé dans le sillon médian) (42).

Sur la molaire du *Dyromys nitedula* (PALLAS), non seulement l'anse *a*, mais aussi l'anse *c*, tendent à dépasser, dans le sens de la langue, l'anse *b*, de sorte que nous voyons au bord interne de la dent une crête unissant les anses *a* et *c*, ou — l'*endoloph*.

Chez *Myoxus glis* L. les axes transversaux des molaires d'une moitié maxillaire étant presque parallèles, les bourrelets transversaux ont la possibilité de se développer sur toute l'étendue transversale de la couronne. Gênés au bord lingual de la molaire, chez l'*Eliomys*, ces bourrelets s'étendent librement du bord externe jusqu'au bord interne chez le *Myoxus*. L'efficacité de l'action masticatoire est augmentée, dans la molaire de ce dernier, par le développement égal en hauteur avec les crêtes typiques (présentes chez les deux genres précédents) du bourrelet du *mesostyle*; en outre, les fonds des anses *a* et *c*, au lieu de former des sillons, représentent des saillies transversales

(42) G. S. MILLER considère la sculpture de la couronne des *Myoxidae* (ou des *Muscardinidae*, comme il préfère les désigner) « referable to a primitive 2-ridged pattern » (op. cit., p. 549); notre conception du dessin typique des molaires de Rongeurs tricuspidés d'origines et devenues lophodontes comporte cinq crêtes transversales, comme nous l'avons déjà dit plus haut.

atteignant l'importance des bourrelets contigus. Notre désignation par des chiffres permet de distinguer, parmi ces bourrelets au nombre total de sept, les cinq bourrelets primaires.

La couronne de la molaire supérieure du *Muscardinus avellanarius* (L.) représente enfin, à l'état usagé (que présente la figure que nous empruntons à MILLER), une série de lamelles transversales rattachées à une crête longitudinale interne (à l'*endoloph*). La dent présente ainsi une râpe, dont le perfectionnement atteint presque celui des molaires du *Hydrochoerus capybara*. La couronne est très étendue, longitudinalement, de sorte que, dans la M¹, elle est presque deux fois plus longue que large. Nous ne nous engageons pas pour l'instant, n'ayant pas à notre disposition de crânes de ce genre, dans l'homologation des crêtes transversales des molaires du *Muscardinus* (43).

27. L'ordre dans lequel nous avons examiné les molaires supérieures des *Myoxidae* semble correspondre à une modification graduelle de la molaire d'origine tricuspidée, dont l'empreinte est encore nettement perceptible dans les molaires de l'*Eliomys* et du *Dyromys*, en une molaire très allongée antéro-postérieurement du *Myoxus* et encore plus du *Muscardinus*. Cette gradation n'est cependant aucunement une génétique, car la compression de la couronne au bord lingual, chez l'*Eliomys*, est sans doute un état secondaire à celui qui a lieu chez le *Dyromys*. D'autre part, le *Myoxus*, intercalé entre *Dyromys* et *Muscardinus*, a des bourrelets transversaux atteignant librement le bord interne de la couronne, sans qu'ils se rattachent ou aboutissent à un *endoloph*. N'oublions cependant pas que ces quatre genres ne sont que les pointes des branches issues de chaînons éteints de ce groupe particulier. Néanmoins la gradation morphologique qu'ils constituent (44) nous semble indiquer une *tendance générale* propre à ce groupe : la tendance de la couronne de la molaire à se développer dans le plan horizontal et à former une longue râpe à lamelles transversales, en sauvegardant le caractère brachydonte.

(43) La M¹ (voir fig. 11*d*) nous semble cependant permettre de reconnaître dans les cinq crêtes transversales les cinq bourrelets typiques des Rongeurs lophodontes; il est également possible que le nombre plus élevé de lamelles de la M² et de la M³ peut être comparé à celui des bourrelets du *Myoxus*.

(44) Remarquons que cette gradation correspond à celle que MILLER a mise à la base de la clé qu'il donne dans son catalogue (cité plus haut) pour la distinction de ces quatre genres.

Cette prédisposition oppose les *Myoxidae* aux *Sciuridae* dont l'évolution des molaires a une *tendance à la constriction de la couronne, avec résorption des bourrelets transversaux*, au fur et à mesure que les dents *tendent à devenir hypsodontes*.

Les modifications subies par les molaires inférieures des *Myoxidae* ont suivi les modifications des supérieures et un examen spécial de leur structure n'est pas exigé par le but de notre étude.

Remarquons encore qu'une certaine ressemblance qu'on peut retrouver entre la molaire supérieure du *Dyromys* et celle de l'*Anomalurus* (du *Anomalurus beecrofti* notamment; cf. fig. 11 et 4) n'est que très superficielle, l'ordre de jonction des plis d'émail étant dans les deux cas tout à fait différent.

28. Lorsque, plus haut, nous examinions les *Sciuridae*, nous avons passé sous silence les « *Nannosciurinae* » de FORSYTH MAJOR. Cet auteur trouvait que les molaires de ces écureuils-nains ressemblaient le plus à celles des *Myoxidae* (45), dont nous venons d'examiner rapidement les molaires. La différence avec les « *Sciuromorpha* » [resp. : *Sciuroidea*] consisterait en ce que les molaires supérieures des écureuils-nains n'ont que trois crêtes transversales « au lieu de quatre ».

Depuis la découverte des écureuils-nains en Amérique (genre *Microsciurus* ALLEN 1895) et depuis que O. THOMAS (1909) a séparé les espèces naines de l'Afrique comme appartenant à un genre distinct, — le *Myosciurus*, — le nom générique de *Nannosciurus* reste réservé pour les espèces-naines de la Région orientale. Les trois genres présentent un état de développement semblable, sans que ce degré égal indique une parenté plus étroite entre eux qu'entre chacun d'eux et d'autres genres d'écureuils, de sorte que la sous-famille établie par MAJOR a dû être abandonnée (46). Il serait cependant difficile de nier un degré de développement des molaires égal chez le *Myosciurus* et chez le *Nannosciurus*, — égalité qui apparaît nettement lorsqu'on examine les figures des dents que donne pour ces deux genres MAJOR et que nous reproduisons (modifiées) ci-dessous (fig. 12).

Notre désignation des crêtes des molaires du *Nannosciurus*

(45) MAJOR trouvait (l. c., p. 181) que chez les écureuils-nains africains et orientaux les caractères des dents « depart entirely from the Sciuromorphan type as a whole » et que leurs dents peuvent être comparées uniquement avec celles de certains loirs (ib., p. 190).

(46) Cf. MAX WEBER, op. cit., v. II, p. 274.

concinus THOMAS permet d'apprécier la forme de ces dents comme le résultat d'un processus analogue à celui ayant donné l'origine à la forme qui a lieu chez l'*Eliomys* (cf. fig. 12 et fig. 11). Ce processus est l'exercice d'une compression antéro-postérieure de la couronne, compression plus forte au bord lin-

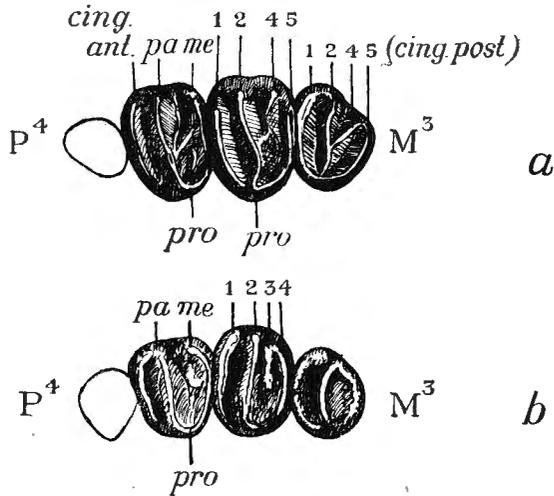


FIG 12.

Les molaires supérieures (gauches, sur notre figure) des écureuils-nains (d'après MAJOR, modifié). *a* — *Nannosciurus concinnus* THOMAS, *b* — *Myosciurus minutus* DU CHAILLU. Mêmes désignations que sur les figures précédentes.

Errata : les chiffres désignant les crêtes de la M² sur le dessin inférieur doivent être les mêmes que sur le dessin supérieur, c'est-à-dire : 1, 2, 4, 5, au lieu de 1, 2, 3, 4.

gual. L'anse antérieure *a* (formée par les crêtes 1 et 2) est poussée vers l'anse postérieure *c* (formée par les crêtes 4 et 5). Chez le *Nannosciurus* le processus est plus avancé que chez l'*Eliomys*, et l'anse *a* s'accole à l'anse *c*, réduisant l'anse médiane *b* à un petit angle entre le sillon antérieur et le sillon postérieur (ceci est très net dans la M³ du *Nannosciurus*).

Vu l'absence, sur la molaire du *Nannosciurus*, d'un *mesostyle* (ou d'une crête issue de ce tubercule), nous devons admettre avec MAJOR que chez cet écureuil-nain il y a une crête en moins que chez certains *Sciuridae*. Mais en reconnaissant pour les derniers le nombre typique de cinq crêtes, nous en retrouvons quatre (et non trois) chez le *Nannosciurus*; tandis que

chez les *Myoxidae* nous avons pu retrouver le nombre initial de cinq crêtes plutôt dépassé par l'augmentation secondaire.

Ainsi les molaires supérieures du *Nannosciurus* (ainsi que du *Myosciurus*) présentent un état *plus réduit* que celui des dents de l'*Eliomys* (47). Ce dernier est d'ailleurs l'unique genre parmi les *Myoxidae* ayant une certaine ressemblance avec le *Nannosciurus*, car le *Dyromys*, le *Myoxus* et le *Muscardinus* ne présentent qu'une gradation des modifications dans le sens diamétralement opposé à celui de la réduction des crêtes, comme nous avons vu plus haut.

Les molaires inférieures du *Nannosciurus* qui ont une tendance à devenir bilobées, tendance générale à tous les *Sciuroidea* et aux écureuils africains tout particulièrement, rattachent franchement les écureuils-nains à leurs confrères de taille normale, au même degré qu'elles tranchent toute liaison avec les *Myoxidae* (48).

29. Résumant l'exposé ci-dessus, nous sommes amenés à constater que dans l'évolution de la forme des molaires des Rongeurs Sciuromorphes :

1) *plusieurs processus* transformatifs se sont produits parallèlement ;

(47) La simplification de la forme des dents (ainsi que d'autres organes) chez les formes de petite taille d'un même groupe est un phénomène général chez les animaux. Elle vient d'être notée pour les dents par M. FRIANT (dont nous ne pouvons accepter les conclusions) (C. R. Acad. Sc., Paris, 1932, février, pp. 482-483).

(48) Nous nous permettons d'émettre ici une supposition afin d'attirer l'attention sur une question qu'il nous est impossible de résoudre personnellement. Nous croyons que la *réduction* de la forme des molaires plus forte chez le *Nannosciurus* que chez l'*Eliomys* témoigne d'un développement accéléré du premier, le second l'ayant normal. En règle générale, le développement ontogénique est plus accéléré chez les petites formes d'un même groupe de Mammifères. D'autre part, le *Nannosciurus*, tout en étant « nain », est un véritable écureuil ; dans la simplification de la forme des dents il dépasse cependant le loir *Eliomys*. Les *Myoxidae* sont beaucoup plus petits que la plupart des *Sciuridae*, mais ce ne sont pas des « nains ». C'est pourquoi, si le développement des écureuils-nains est réellement accéléré, comparativement à celui des écureuils normaux, cette accélération pourrait être attribuée, par analogie avec le développement des races naines en général, à la réduction de la masse germinative qui se traduit souvent par la réduction du nombre des chromosomes. La solution de cette question contribuerait beaucoup à l'établissement des relations génétiques exactes entre les écureuils-nains et ceux de taille normale.

2) ces processus ont été *graduels* et indiquent les tendances évolutives des groupes examinés ;

3) les *combinaisons des différents stades* de ces processus ont conditionné la diversité des formes des molaires chez ces Rongeurs ;

4) certains de ces processus sont intimement liés entre eux et se sont manifestés par des *modifications corrélatives* (49).

Comme souvent dans l'évolution organique, la spécialisation précoce ou le développement progressif de caractères quelconques se sont accomplis pour compte de l'état stationnaire ou de la réduction d'autres caractères. Ainsi nous voyons le lophodontisme, très développé, combiné avec le brachyodontisme, chez les *Sciuridae*. Cela rend impossible la disposition des formes examinées en une simple série progressive, mais n'empêche pas de saisir les tendances générales et la succession des stades de leur évolution.

En effet, les modifications que nous venons d'examiner permettent d'ajouter quelques jalons à ceux fixés par nos précurseurs sur la voie suivie par l'évolution des Rongeurs.

Nous sommes redevables à SCHLOSSER de l'indication, à l'ordre de la théorie de la tritubercularité des molaires, de la direction de l'évolution de ces dernières en allant de la molaire de la marmotte à celle du porc-épic. Nous devons ensuite à FORSYTH MAJOR l'établissement de la direction dans laquelle s'est engagée l'évolution des molaires des écureuils et la constatation de l'hypsodontisme particulier des écureuils, ainsi que l'indication de la dissemblance entre le lophodontisme de ces derniers et celui des Ongulés.

En admettant comme exact l'ordre selon lequel suivant MAJOR les espèces d'écureuils se succèdent, en passant des formes brachyodontes vers des formes plus hypsodontes, nous n'avons pu cependant reconnaître le passage du *polybunisme* vers le *lophodontisme* dans la série des trois types distingués par l'auteur cité. Au contraire, nous avons constaté que le *polybunisme* (ou

(49) La position des molaires dans les genoives, la disposition des séries maxillaires, le développement des muscles masticatoires et des crêtes osseuses servant à ces derniers de points d'attache, sont du nombre. Nous espérons pouvoir consacrer à ces questions un travail spécial en rapport avec les bases de classification de Rongeurs de WINGE et de TULLBERG et avec les études récentes du Professeur A. FORSTER (Strasbourg, 1929-1931).

bunodontisme) était *secondaire* dans la série des trois types représentés par le *Rhithrosciurus*, le *Sciurus vulgaris* et le *Xerus*. Ce passage du lophodontisme au bunodontisme secondaire s'effectue, suivant nous, parallèlement avec l'hypsodontisme progressant, constaté par MAJOR.

Nous avons vu ensuite que le polybunisme secondaire était la conséquence d'un processus progressant dans le sens indiqué par la succession des trois types établis par MAJOR. Ce processus réside dans la *constriction* de la couronne, cette constriction pouvant être *concentrique* ou *bilatérale* (*i. e.* transversale); dans ce dernier cas une analogie avec les molaires des Equidés semble exister.

La constriction de la couronne étant liée avec la formation des *invaginations* (plis d'émail) dans les parois verticales de la dent, la *profondeur de ces invaginations* semble être en rapport fonctionnel avec l'*hypsodontisme* progressant.

30. Les tendances générales de l'évolution des molaires et les stades successifs des processus participant à cette évolution sont les suivants :

1) du point de vue de l'état des *racines*, trois stades se succèdent :

brachyodontisme — *semi-hypsodontisme* — *hypsodontisme*;

2) la structure de la *surface mastiquante* dénote les stades suivants :

bunodontisme — *lophodontisme* — *bunodontisme secondaire*
(constriction de la couronne);

3) la succession de formes différentes du *contour de la couronne* (dans le plan horizontal) est celle-ci :

triangulé — plus ou moins — *allongé* ou tendant
carré ou *arrondi* à devenir *bilobé*;

4) suivant que le bord ou le *périmètre* est entier ou découpé par des *invaginations*, les étapes suivantes se succèdent :

périmètre — périmètre — *isolement* — bord *secondairement*
entier *découpé* des *invaginations* *entier*;

5) les *invaginations* permettent de distinguer les états différents et l'*ordre de leur apparition* suivants :

invaginations au bord coupant seulement	— invag. au bord coupant de la molaire supérieure et aux deux bords de la molaire inférieure	— inv. aux deux bords de la M infér. et de la M supér.	invaginations longitudinales des molaires secondairement bunodontes (<i>Haplodon</i>)
---	---	---	--

6) *l'isolement* des invaginations permet enfin de distinguer les états successifs suivants :

absence d'isolement (50)	— isolement — partiel au bord coupant de la couronne	isolement aussi au bord opposé de la couronne	isolement des invaginations longitudinales dans la série des <i>Haplodontoidea</i> au bord aussi au postérieur bord antérieur
-----------------------------	--	--	---

31. Au point de vue des niveaux atteints dans les directions indiquées dans le tableau du paragraphe précédent, les différents groupes de Rongeurs examinés peuvent être caractérisés comme suit :

Les *Myoxidae*, issus, probablement, ainsi que les *Sciuridae*, des ancêtres *brachydontes* et bunodontes, ont vite acquis les crêtes transversales qui les rendent *lophodontes*. Leur évolution postérieure semble consister dans la tendance à utiliser le plus possible l'avantage de crêtes transversales (formation d'une râpe) et perpétuant le développement de celles-ci ils évitent les modifications postérieures subies par les autres Rongeurs examinés. La seule force qui semble s'être opposée à cette tendance réside dans la compression antéro-postérieure au bord lingual de la couronne (*Dyromys*, *Eliomys*), par suite de la courbure de la série dentaire de chaque côté vers l'extérieur, ce qui produit le chevauchement des anses très net chez l'*Eliomys*.

Les invaginations qu'on aperçoit à la surface mastiquante d'une molaire usagée du *Muscardinus* se présentent comme dues plutôt au plissement de cette surface qu'à celui des parois verticales de la couronne, très basse d'ailleurs. L'allongement antéro-postérieur de la couronne des *Myoxidae* paraît être primitif et non secondaire ou relatif comme il l'est chez certains *Sciuridae* (*Sc. hosei*) et chez les *Haplodontoidea*, chez lesquels la forme allongée est l'effet d'une compression transversale.

Les *Anomaluridae* dont la couronne des molaires a gagné

(50) A ce point de vue, parmi les *Castoroidea*, le fossile *Chalicomys broilii* TEILH. et YOUNG, dont les molaires subissent l'isolement des invaginations externes, paraît plus évolué que le *Castor* (cf. fig. 6 ci-dessus avec la figure 1b dans le travail de P. TEILHARD DE CHARDIN and C. C. YOUNG, *Fossil Mammals from the late Cenozoic of Northern China*, *Palaeontologia Sinica*, Sér. C., vol. IX, fasc. 1, p. 6; Peking, 1931).

l'aspect de celle de certains types hypsodontes, ont conservé les racines. Au reste les *Anomaluridae* semblent bien avoir suivi les voies d'une évolution parallèle à celle des *Pteromyidae*, bien que l'*accélération* dans la modification de la couronne pour compte de l'état stationnaire des racines les en distingue nettement.

L'évolution des molaires des *Sciuroidea* nous apparaît sous l'aspect suivant : issus des formes brachydontes et bunodontes, les *Sciuroidea* récents tendent des molaires *brachydontes*, mais déjà *lophodontes*, par des stades intermédiaires du *semi-hypsodontisme* et d'un *bunodontisme secondaire* (certaines espèces du II et du III types de MAJOR), vers les molaires tout à fait *hypsodontes* et à la couronne encore plus spécialisée (invagination au bord *interne* de la molaire supérieure, c'est-à-dire tendance vers l'état bilobé).

La structure des molaires des *écureuils africains* (le genre *Xerus* y compris) faisant la majorité des espèces rapportées par MAJOR à son III^e type est beaucoup *plus spécialisée* que celle des espèces asiatiques rapportées au même type.

Nous avons pu ensuite, en comparant les crânes, constater que tandis que le genre *Xerus* par les molaires de la majorité des espèces s'y rapportant forme une subdivision plus spécialisée du 3-me type de MAJOR, les genres *Tamias*, *Citellus* et *Marmota* se rattachent plutôt au 2^a type (à celui du *Sciurus vulgaris*). Ce sont donc des formes qui ont divergé d'avec les *Sciuridae* à un stade inférieur à celui auquel a commencé à se spécialiser la molaire du type du *Xerus*.

Les *Pteromyidae* (à l'exception de l'*Eupetaurus*, dont le haut niveau de spécialisation des molaires le sépare nettement des autres *écureuils* volants) se montrent comme une branche ayant évolué parallèlement à celle des *Sciuridae* plus spécialisés.

Nous voyons ensuite s'accroître la tendance à la division de la couronne en deux lobes — un des états successifs à l'état quadrangulé ou arrondi qu'acquiert au cours de l'évolution la molaire primordialement triangulaire(51). Cette tendance, indiquée dans les molaires *inférieures* des *Anomaluridae* et des *Sciuroidea* plus spécialisés, se propage aussi, et au même degré,

(51) Il est intéressant de comparer l'évolution des molaires des Rongeurs avec celle des *Peramelidae* (Marsupiaux) où des modifications analogues ont lieu.

dans les molaires supérieures du *Castor* ayant atteint l'*hypso-dontisme complet* (52). L'hypsodontisme complet prévient l'isolément des invaginations chez le *Castor* et est en retard sur ce même isolement chez les écureuils et les *Anomaluridae*.

L'*isolément* de l'invagination au bord *interne* (molaires supérieures) constitue un état terminal, écartant la possibilité d'une division en deux lobes de la molaire *hypso-donte* de l'*Eupe-taurus*.

Chez les *Haplodontoidea*, les *invaginations longitudinales* n'étant que des étranglements des bourrelets transversaux de la couronne, étranglements analogues à ceux des molaires des *Sciuridae* plus spécialisés, un état de *bunodontisme secondaire* omis ou ayant précédé l'état de la prémolaire du *Meniscomys* se laisse deviner. Ayant dépassé un tel stade et ayant atteint l'*hypso-dontisme complet*, les *Haplodontoidea*, dans leurs formes les plus spécialisées, présentent un état terminal de l'évolution des molaires, état constitué par l'isolément complet des invaginations, — celui du *contour secondairement entier*.

32. Les constatations faites au cours de notre analyse morphologique permettent de voir que *la seule structure d'une molaire* présente des données significatives pour servir de base à un schéma d'évolution des Rongeurs, tout au moins de ceux qui constituent l'ensemble des Sciuromorphes. Les diverses formes des molaires examinées se rattachent, par leur structure, l'une à l'autre de telle sorte qu'une d'elles peut être considérée, sous certains rapports, comme le stade successif à celui auquel est arrivée, dans son évolution, une autre. Ainsi elles se rattachent en dernière analyse à la molaire *trituberculée* ancestrale, dont elles portent toutes l'empreinte. Les relations entre les différentes formes ne peuvent cependant pas être exprimées par un simple schéma linéaire; car, comme disait au sujet des classifications des Mammifères EDM. DE SELYS-LONGCHAMP, aucune d'elles « ne peut ménager à *la fois* les différents rapports des êtres qui ne forment pas une série continue, mais au contraire un réseau, un rayonnement universel » (53).

(52) La formation d'une invagination au bord opposé au bord coupant de la molaire peut conduire à sa division en deux lobes; ce dernier état (*terminal*) n'est atteint par aucun des Rongeurs examinés ici; il est cependant atteint par les molaires hypso-dontes des *Geomyidae* que WEBER range entre le *Castor* et les *Anomaluridae*.

(53) EDM. DE SELYS-LONGCHAMPS, *Etudes de Micromammologie*, Paris, 1839; p. 134.

Le centre de ce rayonnement étant constitué, chez les Rongeurs, par la molaire tricuspidée ancestrale, les *Sciuromorpha* récents représentent un faisceau de rayons de longueurs différentes, conformément au nombre et au degré des modifications subies par chaque forme dans son évolution.

Les *Hystricomorpha*, comme nous avons pu voir chez le *Coendu*, ont les éléments essentiels du dessin de plis d'émail de la molaire identiques à ceux des *Sciuromorpha*, ce qui permet de les rattacher au même type ancestral (54) et d'admettre *a priori* un processus évolutif parallèle et analogue à celui qui s'est déroulé dans la phylogénie des écureuils. Quant à la forme des molaires des *Myomorpha*, l'application de l'interprétation des éléments de la structure de leurs dents mâchelières selon la théorie trituberculaire (55) donne la clé pour éclairir leurs relations réciproques ainsi que celles avec la souche ancestrale, — question que nous nous proposons d'examiner prochainement. Les *Lagomorpha* enfin présentent une analogie évidente avec ces formes parmi les *Sciuromorpha*, chez lesquelles se manifeste la tendance vers une molaire bilobée et hypsodonte; cette analogie, ainsi que d'autres preuves citées par OSBORN (l. c., pp. 149-150), rattache les molaires des *Lagomorpha* également au type trituberculé ancestral.

Les états terminaux de différents processus transformatifs ayant participé à l'évolution des molaires de Rongeurs *Sciuromorpha* conditionnent l'irréversibilité de celle-ci. Nous les avons fait ressortir chaque fois non seulement parce que ceux d'entre eux qui représentent une spécialisation précoce ou unilatérale rendent la branche qui les possède incapable de modifications adaptatives postérieures et la condamnent ainsi à la disparition, mais surtout parce que ces états terminaux contribuent le mieux à séparer l'une de l'autre les tendances évolutives et à établir par là les relations exactes entre les animaux.

(54) Cf. : OSBORN, op. cit., p. 151.

(55) Nous trouvons l'application d'une telle interprétation aux molaires des *Myomorpha*, par exemple, chez E. A. GOLDMAN (*The Rice Rats of North America*, N. Amer. Fauna, n° 43, Washington, 1918).

GOEMAERE, imprimeur du Roi, Bruxelles.