

BULLETIN

DU

Musée royal d'Histoire
naturelle de Belgique

Tome VIII, n° 6.
Bruxelles, février 1932.

MEDEDEELINGEN

VAN HET

Koninklijk Natuurhistorisch
Museum van België

Deel VIII, n° 6.
Brussel, Februari 1932.

NOTES SUR LES MAMMIFERES

par Serge FRECHKOP (Bruxelles).

VIII. — *De la forme des Molaires chez les Insectivores.*

1. Parmi les adversaires de la théorie de l'évolution des Molaires établie par COPE et OSBORN on compte GIDLEY (1906) qui est cependant d'accord pour conserver « so convenient a system of nomenclature as that proposed by OSBORN »; car GIDLEY reconnaît que les noms proposés par OSBORN pour la désignation des tubercules des dents « have come to assume an individuality which conveys a for more definite meaning than any purely descriptive terms, be they of relative position or supposed homologies » (1).

Il nous semble qu'en effet une nomenclature qui fixe la *position* d'un élément dans l'arrangement général est plus que descriptive, étant donné qu'en morphologie la *place* d'un élément n'est pas moins importante que le *moment* du développement de cet élément ou que le *rôle* qui lui est dévolu. Le plus souvent les éléments *homologues* sont aussi *isotopes*, indépendamment de leur apparition que celle-ci soit ou non synchronique, des modifications coenogéniques pouvant modifier l'ordre du développement des éléments.

Pour résoudre la question de l'homologation exacte des molaires de deux types distingués, chez les Insectivores, par

(1) Nous citons ces paroles de GIDLEY de l'ouvrage de OSBORN, H. F., *Evolution of Mammalian Molar Teeth*, edited by W. K. GREGORY, New-York, 1907 (p. 224).

GILL (1855) — du type « zalambdodonte » et du type « dilambdodonte » — il est impossible d'aborder l'examen de la forme de ces dents sous un autre point de vue que celui de l'*isotopie* de leurs éléments et de trouver une meilleure désignation pour leurs tubercules que celle présentée par la nomenclature de OSBORN, sous réserve expresse de bien s'entendre sur l'emploi des termes usités.

2. LECHE (2) avait très bien formulé que « der Platz im Kiefer bedingt die Zahnform » et considérait que dans la modification graduelle de la forme de dents, des incisives aux molaires, « ein *historischer* Vorgang vorliegt ». Cette conception nous semble être parfaitement exacte. La dentition du *Chrysochloris* (fig. 1) nous montre clairement la façon dont se modifie la forme des dents supérieures, en allant des incisives aux molaires; elle présente ici, chez un seul animal, la suite des transitions constatée par COPE et OSBORN sur une série d'animaux fossiles. La dentition du *Chrysochloris* nous indique franchement, dans toutes les dents de la mâchoire supérieure, le tubercule correspondant au *protocone* de OSBORN.

Nous reviendrons plus tard sur l'analogie des prémolaires et des molaires notée par HUXLEY (3); c'est pourquoi nous nous bornons ici à l'indication, chez les Insectivores, de la similitude absolue de forme entre les prémolaires postérieures et les molaires (cf. fig. 11 et 12); nous pourrions de la sorte examiner la forme de ces deux catégories de dents comme celle des molari-formes en général.

Les différentes appréciations émises au sujet des tubercules de dents molariformes ont empêché jusqu'à présent la résolution définitive des questions de l'« analogie » des molaires et des prémolaires, ainsi que de l'homologation exacte des dents des types zalambdodonte et dilambdodonte. Ce sont surtout les observations embryologiques qui ont provoqué la confusion; on s'est trop attaché à l'ordre d'apparition des tubercules, négligeant l'examen de la disposition des *racines* des dents, de la position des *surfaces* des différentes parties de la couronne, etc.

3. L'examen des dents de la mâchoire supérieure du *Chrysoch-*

(2) LECHE W., *Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere*, etc., Teil 2, Heft 2, Zoologica, Band II, Heft 49, Stuttgart, 1907 (pp. 43 et 44).

(3) Vide : OSBORN, op. cit., p. 215.

loris (fig. 1) nous permet de constater qu'après les incisives présentés par le cône ou tubercule principal — le *protocone* de OSBORN — et fixées dans la gencive par une racine simple ou tendant à se fendre en deux, vient la canine avec deux petites pointes accessoires à côté de la principale (ou du *protocone*) ; les deux petites pointes se trouvent encore dans un même plan vertical, mais la racine s'est déjà plus ou moins fendue en deux ; ces deux racines se substituant à la racine unique sont également situées dans le même plan vertical orienté longitudinalement. Dans la prémolaire venant à la suite de la canine (la P², la P¹ étant absente chez ce genre), les tubercules accessoires avancent sur le côté extérieur de la dent, tandis que le *proto-*

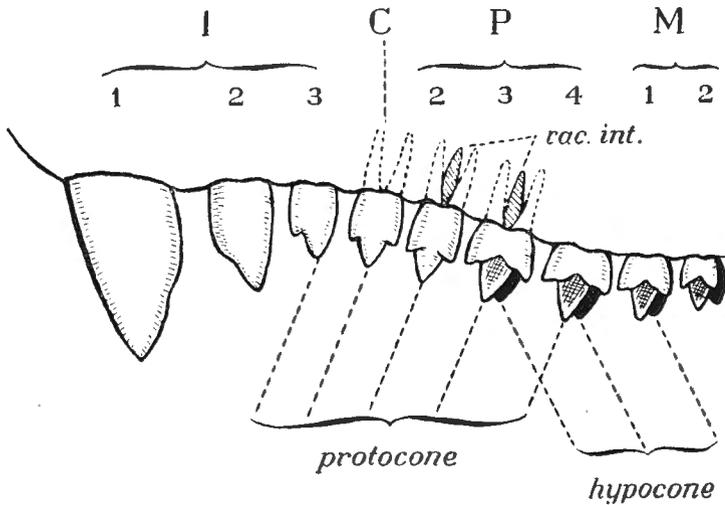


Fig. 1.

Schéma de la dentition de la mâchoire supérieure gauche de *Chrysochloris obtusirostris*.

r. int. — racine interne.

cone est déplacé vers la langue. Dans la P³ les pointes externes se rapprochent l'une de l'autre, tandis que la pointe principale s'écarte encore plus vers l'intérieur de la bouche et s'incline de telle façon qu'elle n'est plus perpendiculaire au palais, mais forme avec celui-ci un angle plus ou moins aigu. C'est comme pour fixer le *protocone* incliné qu'une troisième racine apparaît du côté intérieur de la dent, déjà dans la P² et persiste dans les dents qui la suivent (voir fig. 1).

Dans la P³ et les dents suivantes un nouveau tubercule se détache de la base du *protocone* de telle sorte que celui-ci ne s'appuie plus immédiatement sur la racine interne, mais bien sur la nouvelle pointe, — correspondant à l'*hypocone* de OSBORN, — cette dernière se présentant ici comme la pointe portée par la racine interne (fig. 2).

Ainsi nous voyons chez le *Chrysochloris* le processus de la formation du « trigon » primitif, persistant dans les molaires. A l'apparition, à côté du *protocone*, d'un *paracone* au-devant et d'un *metacone* à l'arrière, correspond la division de la racine en deux parties — une antérieure et une postérieure (racines externes) ; l'apparition de l'*hypocone* suit la formation d'une troisième racine — de la racine interne.

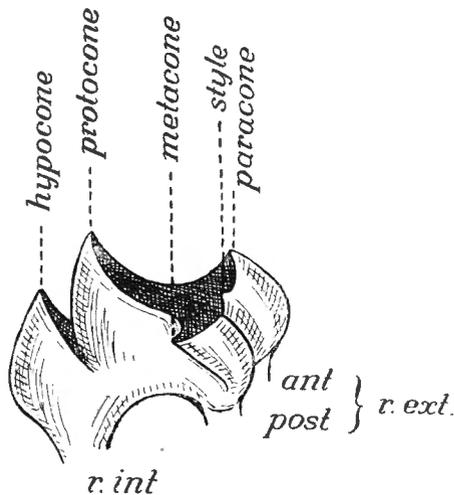


Fig. 2.

Première molaire supérieure gauche, renversée et vue de l'arrière, de *Chrysochloris obtusirostris*.

r. int. — racine interne ;

ant. r. ext. — racine externe antérieure ;

post. r. ext. — racine externe postérieure.

4. Si nous examinons maintenant les molaires supérieures du type « dilambdodonte », nous constatons en premier lieu que tandis que le bord externe d'une molaire est fixée dans la gencive par deux racines (externes), le bord interne est fixé tantôt par une racine (*Potamogale*, *Tupaia*), tantôt par deux racines (internes) (*Gymnura*, *Erinaceus*, etc.). On remarque ensuite

que jusqu'à la 4^e prémolaire, chez le *Tupaia*, on retrouve le principe de modification observé dans le type « zalambdodonte » (chez le *Chrysochloris*) : c'est-à-dire qu'on retrouve la modification graduelle, dans le sens des incisives aux molaires, partant d'un simple cône supporté par une racine et aboutissant à trois cônes (un principal et deux accessoires) fixés par trois racines ; ces trois cônes sont renforcés du côté interne par l'*hypocone*, dans la P⁴. (Remarquons que, chez le *Tupaia*, la 3^e racine précède nettement la formation de l'*hypocone*, car dans la P³ l'*hypocone* n'existe pas encore, tandis qu'une troisième racine est déjà présente.)

Entre la forme de la P⁴ et de la M¹ qui la suit immédiatement, il se présente ici (chez le *Tupaia*) un grand écart, car dans la M¹ nous sommes en présence de relations que nous concevons ainsi (fig. 3) : le *protocone* s'est incliné fortement vers la langue et a éliminé l'*hypocone* réduisant celui-ci à une petite languette accolée à la paroi postérieure du *protocone* ; ce dernier semble donc avoir expulsé l'*hypocone* de la place qu'il occupait antérieurement sur la racine interne.

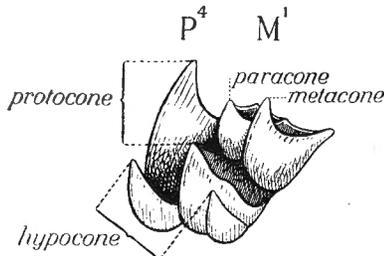


Fig. 3.

Schéma montrant les tubercules correspondants de la dernière prémolaire (P⁴) et de la première molaire (M¹) supérieures, chez le *Tupaia* ; vue du côté interne et de l'arrière, le crâne étant renversé.

Cette hypothèse d'une élimination d'un tubercule par un autre présente l'inconvénient d'une transition brusque d'une forme à l'autre, opposant ainsi à ce point de vue le *Tupaia* au *Chrysochloris* où nous avons vu une transformation graduelle. Cependant il est très naturel qu'au cours de son évolution une catégorie de dents s'arrête à un certain stade (ici, chez le *Tupaia*, la P⁴ se fixe à un stade « zalambdodonte », identique à celui auquel restent les molaires du *Chrysochloris*) (4), tan-

(4) Cf. : OSBORN, op. cit., p. 81.

dis que l'autre catégorie, les molaires, en continuant à se modifier dans le sens d'un développement phylogénique progressif, acquièrent la forme « dilambdodonte ».

Plus bas nous examinerons certains faits à l'appui de notre hypothèse. Pour l'instant, celle-ci nous permet d'homologuer les tubercules des molaires supérieures en accord parfait avec l'interprétation des tubercules de OSBORN, — interprétation antérieure à la reconnaissance par cet auteur de l'interprétation de GIDLEY (5).

La figure 4 ci-dessous résume l'homologation originale des tubercules par OSBORN dans les deux types de molaires — le type « zalambdodonte » et le type « dilambdodonte ». Elle résume en même temps l'interprétation à laquelle nous conduit notre hypothèse de l'élimination de l'*hypocone* par le *protocone*.

Centetes Chrysochloris Potamogale Myogale

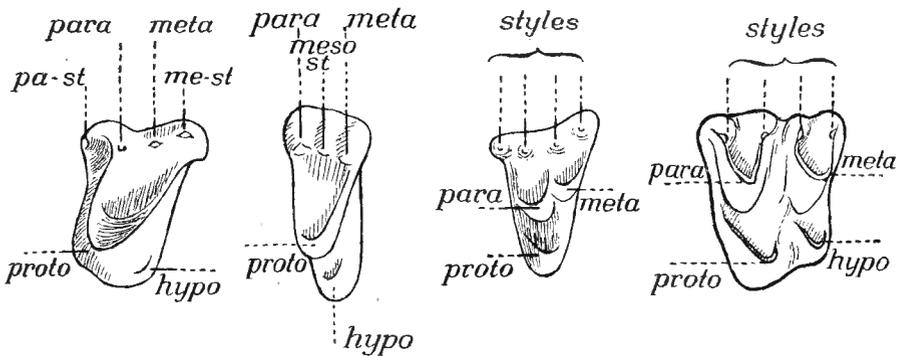


Fig. 4.

Schéma présentant l'interprétation initiale de OSBORN
(d'après les figures de cet auteur; modifié.)

para — paracone; *meta* — metacone;
proto — protocone; *hypo* — hypocone;
pa-st — parastyle; *me-st* — metastyle;
mesost — mesostyle.

5. L'interprétation originale de OSBORN semble exprimer d'autant plus exactement l'homologie des types « zalambdodonte » et « dilambdodonte » que les appréciations d'autres auteurs s'accordent peu, selon nous, avec la réalité des choses.

L'une des interprétations ayant le plus l'apparence véridique

(5) *Ib.*, p. 122 et p. 225, la remarque de GREGORY.

est celle de GIDLEY. Elle semble permettre l'homologation uniforme des tubercules des molaires supérieures de tous les Insectivores. OSBORN résume cette interprétation par la fig. 68 de son ouvrage précité; nous la reproduisons ici (fig. 5) modifiée de telle façon qu'il soit plus aisé de la comparer à nos autres figures.

GIDLEY admet la fusion du *paracone* avec le *metacone*, chez les *Zalambdodonta* (*Chrysochloris*, *Centetes*), — idée proposée par MIVART (6) et la réduction du « *protocone* » chez ces Insectivores, de sorte que le produit de la fusion substitue en somme le « *protocone* » (l'*hypocone* de l'interprétation initiale de OSBORN). Il dit que « there can be little doubt that the molars of the *Centetes* and *Chrysochloris* type have been derived from forms similar to that of *Potamogale*, involving the loss of the protocone. In consequence of this the paracone, or combined paracone and metacone, comes to be the principal inner cusp » (7).

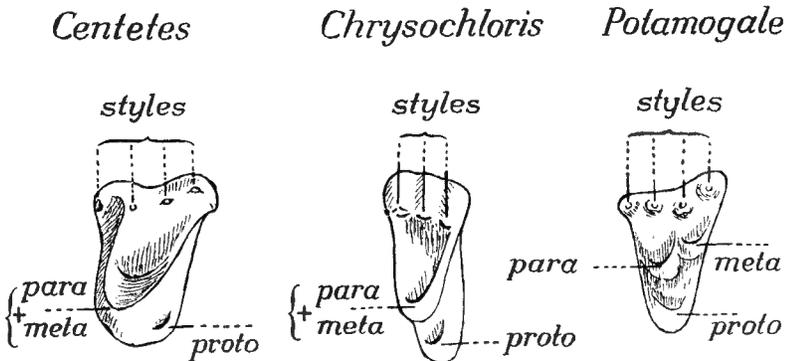


Fig. 5.

Schéma reproduisant l'interprétation de GIDLEY
(d'après OSBORN, modifié);
pour les abréviations voir la figure précédente.

L'interprétation de GIDLEY, comme nous l'avons déjà dit, a été approuvée par OSBORN et GREGORY (8).

(6) *Journal of Anatomy and Physiology*, v. II, p. 139, 1868.

(7) GIDLEY I. W., *Evidence bearing on Tooth-Cusp Development*, Proc. Wash. Acad. of Sciences, v. 8, 1906 (p. 94; aussi dans OSBORN, op. cit., p. 124).

(8) Remarquons ici qu'avant GIDLEY et de la même façon que lui,

La transition graduelle de la forme des dents, des incisives aux molaires, que nous avons vue au début, ne nous permet cependant pas d'accepter la conception de GIDLEY. En effet, si nous admettons avec cet auteur que le tubercule, que chez le *Chrysochloris* nous désignons suivant l'ancienne interprétation de OSBORN comme l'*hypocone*, est le *protocone*, — nous constatons, en allant en sens inverse, des molaires aux incisives, la disparition de ce « *protocone* ». Cependant, d'après le sens qu'OSBORN attachait originalement au *protocone*, c'est le tubercule principal, apparaissant le *premier dans la phylogénie* des Mammifères. Ce n'est toutefois pas le tubercule que GIDLEY désigne comme « *protocone* » chez le *Chrysochloris* qui correspondrait précisément au sens initial de ce terme (cf. fig. 5 avec les fig. 1, 2 et 3) ; il est plus que probable que c'est celui qui persiste dans les quatre catégories de dents (incisives, canines, prémolaires et molaires).

Le « *protocone* » de GIDLEY n'est donc, chez le *Chrysochloris*, autre chose que l'*hypocone* de OSBORN ; tandis que, chez le *Potamogale*, c'est un même tubercule qui est le *protocone* pour GIDLEY aussi bien que pour OSBORN (cf. fig. 4 et fig. 5).

6. L'interprétation qui s'écarte le plus manifestement de la réalité est celle qui s'inspire du faux point de vue (suggéré par les deux termes de GILL) qu'une molaire supérieure du type *zalambdodonte*, avec la surface mastiquante ayant la forme d'un **V**, est en quelque sorte équivalente à la moitié d'une molaire supérieure du type *dilambdodonte* ayant la même surface en forme d'un **W**.

Cette conception se rencontre chez WOODWARD (9) qui trouve que la molaire entière du *Centetes* représente « only the antero-external triangle of such a form as *Talpa* ». OSBORN figure la conception de WOODWARD par un dessin, que nous reproduisons ici (fig. 6) ; dans le contexte de cette figure OSBORN dit que « the posterior half of the *Talpa* molar is supposed to be a

BENSLEY (1903) avait désigné les tubercules des molaires pour illustrer leur évolution parallèle chez le marsupial *Notoryctes* et chez les *Centetidae*. (Pour la désignation exacte des tubercules de la molaire supérieure du *Notoryctes*, voir l'ouvrage précité de OSBORN, p. 114, fig. 62.)

(9) WOODWARD M. F., *Contributions to the study of Mammalian Dentition*, Part II : *On the Teeth of certain Insectivora*, Proc. Zool. Soc., London, 1896, pp. 557-594.

neomorph or secondary u)growth of the posterior side of the tooth » (10).

Centetes. *Chryso-*
chloris. *Talpa.*

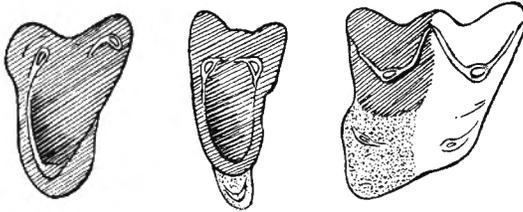


Fig. 6.

Schéma reproduisant la conception de WOODWARD ;
les parties rayées seraient homologues (d'après OSBORN).

L'appréciation de WOODWARD peut être aisément rejetée de façon définitive. Il suffit en effet de rappeler que le bord externe de la molaire du *Centetes* (ainsi que celle du *Chrysochloris*) est fixé par deux racines, exactement comme chez le *Talpa* et les autres *Dilambdodonta* ; cependant, si le bord extérieur de la molaire « zalambdodonte » n'était égal qu'à la moitié d'une molaire « dilambdodonte », il devrait être fixé dans la gencive par une seule racine.

7. Nous retrouvons chez LECHE, dans l'analyse des tubercules des molaires supérieures, l'idée de WOODWARD. LECHE entend par la « pointe principale » (« Hauptspitze ») chez le *Centetes* et le *Chrysochloris* le tubercule appelé *protocone* par OSBORN, tandis que dans les dents du type dilambdodonte il désigne par « Hauptspitze » le *paracone* de OSBORN. LECHE arrive à la conclusion (11) que les données qu'il a obtenues, comme il le croyait, par la voie de l'anatomie comparée s'accordent avec les données embryologiques de RÖSE, TAEKER et WOODWARD, et que c'était toujours la « Hauptspitze » qui se développerait la première (12).

(10) OSBORN, l. c., p. 213, contexte de la figure 204.

(11) LECHE, l. c., p. 50.

(12) C'est-à-dire, en employant les termes habituels de OSBORN, tantôt le *protocone*, tantôt le *paracone*.

Pour que l'analyse de LECHE puisse être considérée comme basée sur l'anatomie comparée il lui faudrait qu'il ne perde pas de vue l'étude de la disposition des tubercules par rapport aux racines, ainsi que de la position des surfaces mastiquantes, etc. Au point de vue de l'explication de la transformation d'un des deux types de molaires distingués par GILL en un autre, le travail de LECHE ne contribue pas à la solution du problème. Ses conclusions n'étant en somme qu'une suite de la conception de WOODWARD, elles doivent, selon nous, être rejetées communément avec cette dernière.

8. Si nous passons maintenant à la disposition des tubercules des molaires supérieures par rapport à leurs racines, nous constatons en premier lieu que ces dents sont fixées dans la gencive par quatre racines, qui se soudent plus ou moins l'une à l'autre, chez le *Gymnura*, l'*Erinaceus*, etc., ou bien par trois racines parmi lesquelles l'interne est très grosse et présente, sans aucun doute, l'agglomération de deux racines distinctes (*Tupaia*, *Potamogale*). Ainsi nous avons toujours 2 racines externes et 2 (ou 1 valant potentiellement 2) internes. La base horizontale de la couronne doit donc être équivalente dans les molaires de tous les Insectivores, puisque correspondant, de par l'origine ou par les potentiellités, à un nombre égal de racines.

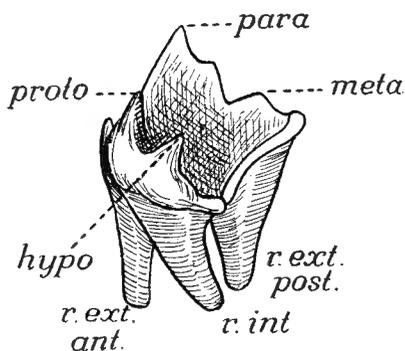


Fig. 7.

La dernière prémolaire supérieure (P^4) de l'*Erinaceus europaeus* ;
vue du côté interne et de l'arrière, la dent étant renversée.

Les abréviations comme sur les figures précédentes.

Les tubercules principaux occupent sur la base horizontale de la couronne chacun leur place respective plus ou moins juste

au-dessus des racines. Cette disposition est très nette chez les *Erinaceidae*. Chez l'*Erinaceus* (ainsi que chez le *Gymnura*) la P⁴ permet de voir (fig. 7) que la seule racine interne se présente surtout comme celle de l'*hypocone*, bien qu'elle serve aussi de support, dans une mesure moindre, au *protocone*. Dans la dernière molaire de l'*Erinaceus*, du *Gymnura*, du *Potamogale*, du *Tupaia*, etc., c'est la situation inverse qui se présente — l'unique racine interne devient principalement celle du *protocone* (cf. fig. 7 et figs. 8 et 9) ; dans les molaires intermédiaires

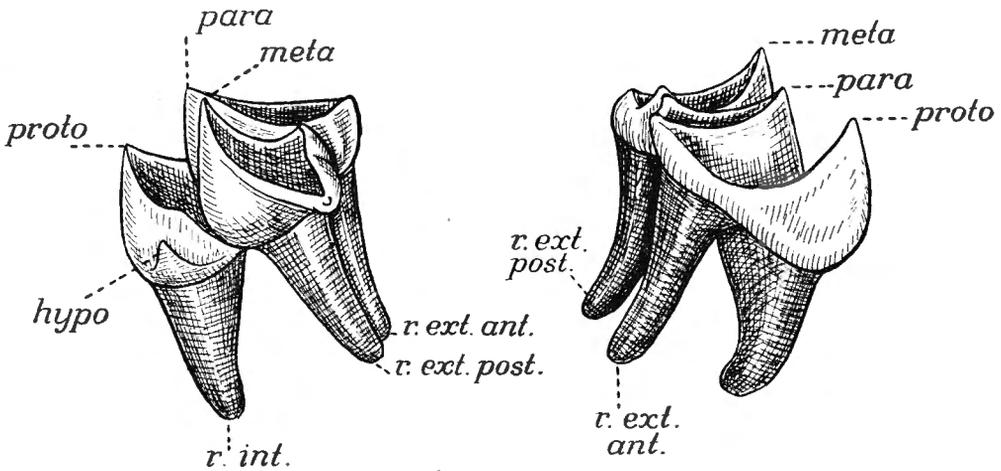


Fig. 8.

Tupaia chinensis ANDERS. :

la seconde molaire supérieure gauche (la dent est renversée) ;
dessin gauche — vue de l'arrière, dessin droit — vue de devant.

entre la dernière prémolaire et la dernière molaire il y a cependant deux racines ou une racine présentant nettement l'agglomération de deux (*Tupaia*). C'est cet état de choses qui nous appuie dans notre manière de voir où nous considérons le petit lobe, accolé au grand lobe interne de la couronne chez le *Tupaia* (fig. 8) comme étant l'*hypocone* presque éliminé par le *protocone* très développé. Il ne reste pas non plus grand'chose de l'*hypocone* chez le *Potamogale* (fig. 9) : tout au plus un petit lobe en forme de bourrelet sur la paroi postérieure du *protocone*.

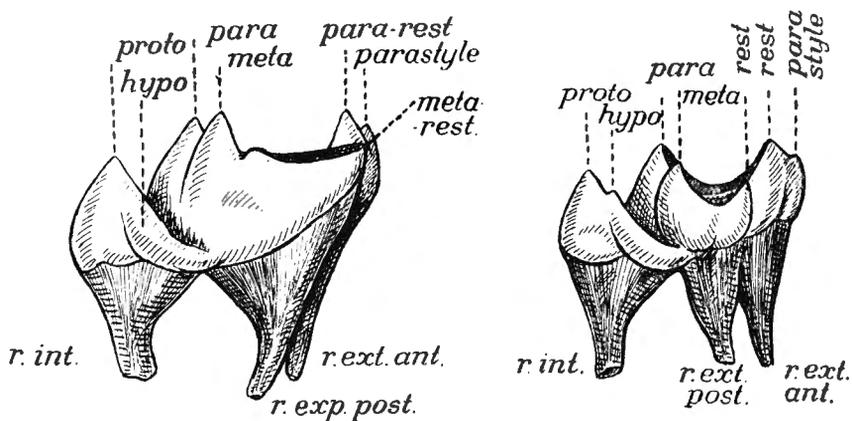


Fig. 9.

Potamogale velox;

à gauche — la M^2 et à droite — la M^3 supérieures gauches;
 vue de l'arrière, les dents étant renversées;
para-rest — le restant du *paracone*;
meta-rest — le restant du *metacone*;
rest — sur la figure droite — ces mêmes restants;
 les autres abréviations comme sur les figures précédentes.

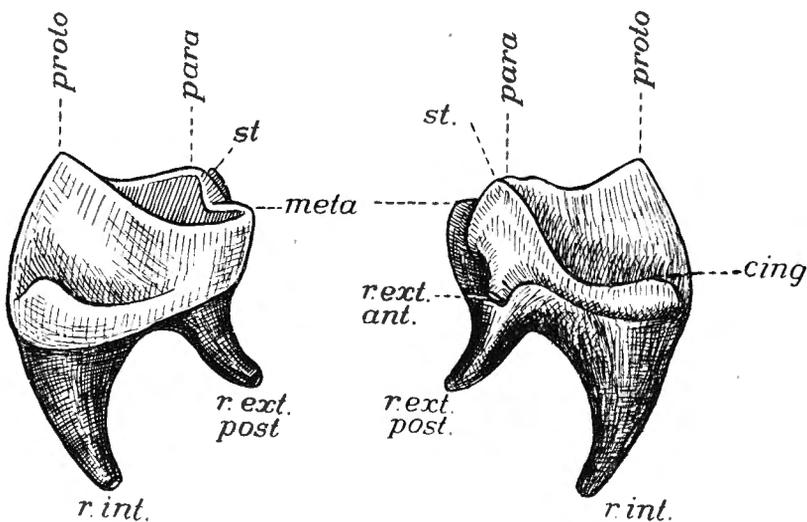


Fig. 10.

Schéma d'une molaire supérieure gauche du *Centetes*; la dent est renversée; à gauche — vue de l'arrière, à droite — vue de devant.

st. — style;

cing. — cingulum;

Les autres abréviations comme sur les figures précédentes.

Ce processus de l'élimination de l'*hypocone* par suite du développement trop prononcé qu'a pris le *protocone* est plus aisément remarquable encore sur les molaires supérieures du *Centetes* (13). L'*hypocone* se présente ici comme une corniche sur la paroi postérieure du *protocone* (fig. 10). La comparaison des figures facilitera mieux que le texte la compréhension de notre homologation, chez les différents genres, du *protocone* et de l'*hypocone*.

9. La position des deux tubercules principaux externes — du *paracone* et du *metacone* — chez les formes nettement dilambdodontes, telles que *Talpa*, *Tupaia*, etc., permet immédiatement de retrouver ces tubercules chez une forme aux relations de tubercules aussi embrouillées qu'est le *Potamogale*. La comparaison des figures 9 et 11 avec la fig. 8 explique l'homologie des

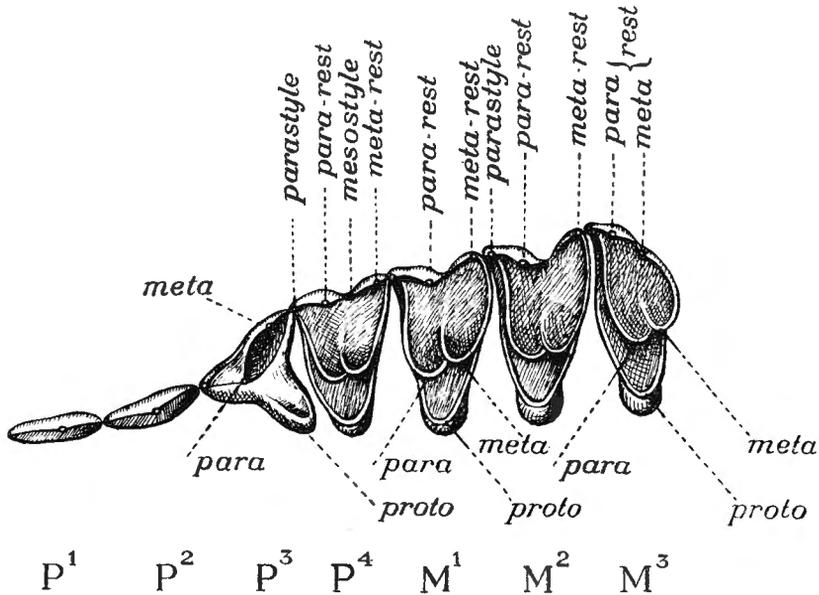


Fig. 11.

Les prémolaires et les molaires supérieures gauches du *Potamogale*; vue du côté des surfaces mastiquantes.

Les abréviations comme sur les figures précédentes.

(13) Ce processus est graduel dans la famille des *Centetidae* et atteint son point culminant chez le *Centetes ecaudatus*, ainsi que le montre la comparaison de la dentition de ce dernier avec les figures données par LECHE, figures présentant les dentitions de *Ericulus setosus* et *E. telfairi* (LECHE, op. cit., p. 37, texte-fig. LIII).

tubercules des molaires du *Potamogale* avec ceux des molaires dilambdodontes typiques.

Pour justifier notre désignation de tubercules des molari-formes du *Centetes* nous devons faire appel à la modification graduelle dans la dentition du *Chrysochloris*. Nous retrouvons chez le *Centetes*, dans la P³, le *protocone*, avec deux pointes accessoires (le *parastyle* au-devant et le *metacone* derrière — voir fig. 12), dirigé vers l'intérieur de la bouche de sorte que l'*hypocone* est repoussé en arrière. Le *protocone* légèrement incliné vers la langue a le bord coupant (qui s'étend jusqu'au *metacone*) fendu. Cette fente du *protocone*, dans la P⁴ et les molaires, devient la *surface mastiquante* inclinée jusqu'à une

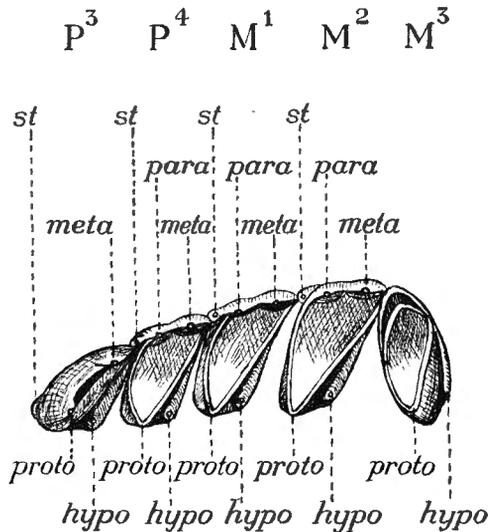


Fig. 12.

Schéma montrant la position des tubercles principaux dans les dents molariformes du *Centetes*; vue du côté des surfaces mastiquantes.

position presque horizontale (fig. 13). La comparaison de la P³ avec la P⁴ du *Centetes* appuie notre homologation de la fig. 3 pour le *Tupaia*.)

A l'encontre de ce qui se présente chez le *Chrysochloris*, où la *surface externe* du *protocone* des incisives devient la surface mastiquante dans les molariformes, nous trouvons que chez le

Centetes c'est le bord coupant postérieur des prémolaires antérieures qui devient la surface mastiquante des molariformes. Conformément à cette modification du processus de développement de la structure des dents molariformes, le *paracone* se forme ici grâce à l'écartement des bords de la fente de la P³, comme l'explique la comparaison de nos figures 13 et 12. La pointe accessoire antérieure de la P³ subsiste sous la forme d'un « style » antérieur (*parastyle*) dans les dents qui suivent; le tubercule accessoire postérieur de la P³ devient le *metacone* dans ces dernières.

Ainsi les molariformes du *Centetes* apparaissent absolument homologues et équivalentes aux dents du type « dilambdodonte ». Aucune différence de principe n'existe, seuls se rencontrent des modifications d'importance secondaire.

L'homologie ne s'exprime donc ni par un schéma de fusion du *paracone* avec le *metacone*, ni par l'égalité d'une dent du type zalambdodonte avec la moitié d'une dent du type dilambdodonte, mais bien par l'équivalence de la base horizontale fixée par 3 racines et portant les 3 tubercules primitifs dans les deux types. Ce sont les modifications qu'ont subies les tubercules « *paracone* » et « *metacone* » déjà existant dans la dent du type zalambdodonte qui amènent à l'expression nette du type dilambdodonte. Nous reparlerons plus loin de ces modifications.

10. L'équivalence des molaires supérieures des deux types est, en plus des raisons invoquées ci-dessus, appuyée par l'équivalence de leurs opposées — les molaires inférieures — chez les Insectivores Zalambdodontes et Dilambdodontes.

En effet, le contour en forme d'un **W** (« **W-Muster** » des auteurs allemands) de la molaire supérieure se retrouve, comme on le sait, en position inverse, sur la couronne des molaires inférieures des *Dilambdodonta*. La moitié postérieure du dessin **W** est formée ici par le *talonid*; elle se retrouve dans les molaires inférieures du *Centetes* « zalambdodonte » où elle est fixée dans la gencive par les deux racines postérieures (plus ou moins fondues) de la même façon que chez le *Tupaia*, par exemple. Cette équivalence des molaires inférieures est illustrée par le schéma ci-dessous (fig. 14). Chez les deux Insectivores, la surface mastiquante de la moitié postérieure de la molaire inférieure est à un niveau inférieur à celui de la même surface de la moitié antérieure. L'équivalence des molaires inférieures des *Zalambdodonta* et des *Dilambdodonta* se manifeste donc

aisément par l'homologie et l'isotopie des surfaces mastiquantes (14). Chez le *Chrysochloris*, le *talonid* bien qu'étant moins développé que chez le *Centetes*, fait également partie intégrante de la molaire inférieure.

Si les molaires supérieures du type « zalambdodonte »

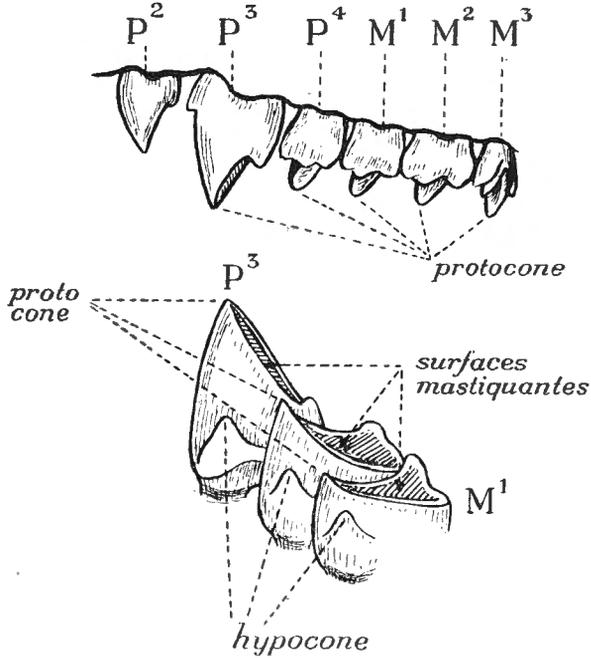


Fig. 13.

Les prémolaires et les molaires supérieures gauches du *Centetes*; en haut — vue du côté externe, en position normale du crâne; en bas — vue de l'intérieur et de l'arrière, le crâne étant renversé

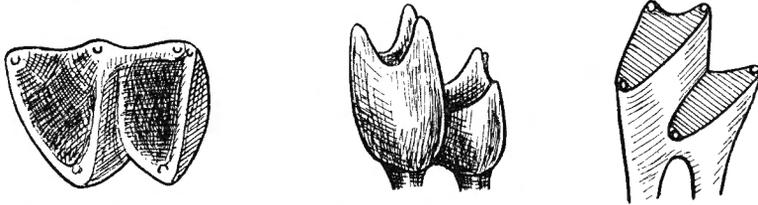
n'étaient équivalentes qu'à une moitié de celles du type « dilambdodonte », nous pourrions nous attendre à ne retrouver dans les molaires inférieures du *Centetes* qu'une « moitié » du dessin propre au *Tupaia*, ce qui n'est réellement pas le cas.

Ainsi l'équivalence et l'isotopie des éléments formant les dessins de la couronne des deux types nous semblent être hors

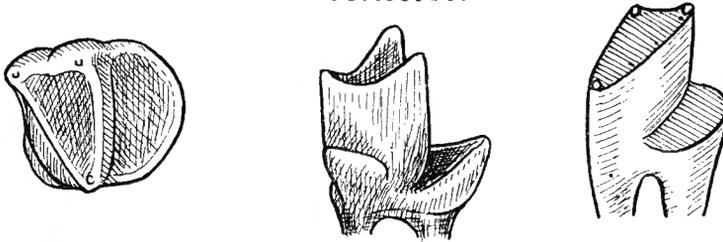
(14) Le fait que le *protocone* (suivant notre interprétation des tubercules) du *Centetes* n'atteint pas, lorsque les mâchoires sont serrés, le *talonid*, ne témoigne pas de la nécessité d'attacher à ce *protocone* la valeur « inwardly grown paracone ». (Cf. : OSBORN, op. cit., p. 226, contexte de la fig. 209.)

du doute; il nous reste à examiner le mode de transformation du dessin **V** d'une molaire zalambdodonte en celui d'un **W** d'une molaire dilambdodonte.

Tupaia.



Centetes.



a.

b.

c.

Fig. 14.

Schéma montrant les surfaces mastiquantes respectives des molaires inférieures du *Tupaia* et du *Centetes*.

- a* — vue du côté de la surface mastiquante;
- b* — vue du côté externe, en position normale;
- c* — les surfaces correspondantes sont rayées (figures très schématiques).

11. Pour établir l'homologie exacte des « styles » (voir figures 4 et 5) des molaires supérieures, nous devons examiner d'abord les *surfaces mastiquantes*, leur position par rapport au plan du palais et la formation par les tubercules (« cusps ») des molaires des *lobes de la couronne*.

Nous partons du point de vue, exprimé plus haut, qu'il ne peut y avoir de différence dans le principe de structure des molaires et des prémolaires, car les dents se transforment graduellement de prémolaires en molaires, en allant de l'avant vers l'arrière, et les prémolaires postérieures ne se distinguent

souvent des molaires voisines que par le fait que les premières sont caduques.

Il nous semble pouvoir distinguer différents processus dans la formation du dessin actuel des molaires de différents Insectivores. Dans une note précédente (15) nous avons déjà attiré l'attention sur le fait que les surfaces externes triangulaires et plus ou moins plates du *paracone* et du *metacone*, chez le *Gymnura*, sont à peine inclinées vers l'intérieur de la bouche; elles correspondent aux deux triangles formant le dessin **W** des molaires supérieures du *Tupaia*, où elles occupent une position presque horizontale. Reconnaisant dans la paroi externe de la molaire du *Centetes* une surface homologue à celle des deux triangles inclinés du *Gymnura* et d'autres *Dilambdodonta*, nous sommes amenés à reconnaître dans les deux pointes, situées aux bouts des branches du dessin **V**, les pointes du *paracone* et du *metacone*, comme nous les avons indiquées sur notre fig. 12.

D'autre part, nous avons vu que le bord coupant du *protocone* de la P³ du *Centetes* est usé et présente l'ébauche d'une surface mastiquante (16), la dent elle-même formant la transition entre les dents coupantes et les mastiquantes. Le *protocone* subissant un déplacement vers l'intérieur de la bouche, en passant de P³ à P⁴ et aux molaires, le bord externe de la fente, qu'il portait dans la P³, contribue à la formation du *paracone* de la P⁴ et des molaires. Étendu dans le sens sagittal dans les prémolaires antérieures, le *protocone* tâche de s'étendre dans le sens transversal dans les dents molariformes, en compensation de l'éten due que perd la dent au bord de la gencive (voir fig. 13).

Au devant et un peu à l'extérieur du *paracone*, nous reconnaissons, dans les dents molariformes, le *parastyle* ou le *paracone primitif* de la P³. Ici donc, chez le *Centetes*, en passant des prémolaires aux molaires, nous voyons l'inclinaison du *protocone* vers l'intérieur de la bouche suivie par la formation d'un nouveau *paracone*, le *paracone primitif*, présent dans la P³, étant réduit au rôle d'un *parastyle* dans les dents qui suivent. Le *metacone* de la P³ persiste dans les dents postérieures à elle

(15) Ce Bulletin, v. VII, n° 6, fig. 2 et 3; on comprendra par cette note les motifs pour lesquels les *Macroscelididae* ne font pas l'objet de la présente analyse.

(16) LECHE (op. cit., p. 55) explique de la même façon la transition de la forme de la P³ en celle de la P⁴ chez les *Centetidae*; il reconnaît le même mode de transformation chez les *Solenodontidae*.

et c'est à peine si un *metastyle* se laisse distinguer sous la forme d'une toute petite pointe du *cingulum* postérieur, cachée par la dent voisine (17).

Le développement des tubercules qui correspondent au *paracone* et au *metacone* de la molaire du *Centetes* et l'inclinaison des sommets de ces tubercules vers le plan sagittal du crâne amènent la formation de la molaire typique au dessin **W** (« dilambdodonte ») qu'on trouve chez le *Talpa*, le *Tupaia*, etc. (et, avec une certaine modification, chez les *Dermoptera* [*Galeopterus*]).

12. La structure de la couronne de la molaire du *Potamogale* nous semble être due à un tout autre mode de formation (18).

Dans une dent molariforme du *Centetes*, la surface mastiquante est formée par le *protocone* qui s'est incliné à l'intérieur de la bouche, le *paracone* et le *metacone* restant en forme de tubercules sur le bord externe de la dent (fig. 12).

Dans la P³ du *Potamogale* nous retrouvons la surface mastiquante excavée du *protocone*. Celui-ci est ici dirigé en arrière (contrairement à la position qu'il a chez le *Centetes*), après avoir éliminé presque entièrement l'*hypocone* (voir plus haut). L'usure de la crête du *metacone* a, probablement, provoqué au cours de la phylogénie le *fendillement* de ce tubercule dans la P³, ce qui donne lieu à la présence d'une surface mastiquante secondaire bordée à l'extérieur par le *restant* de la pointe du *metacone* (ce *restant* est indiqué comme *meta-rest* sur notre fig. 11).

Le même processus subi par le *paracone* amena la formation du double lobe de la surface mastiquante secondaire, étendue sur la plus grande part de la surface mastiquante (primitive) du *paracone*, dans la dernière prémolaire et les molaires. Cette

(17) Le type de molaires qui se rapproche le plus de celui des *Centetidae* se retrouve, comme on le sait, chez les *Solenodontidae*; n'ayant pas eu à notre disposition de crâne du *Solenodon*, nous avons examiné les figures des tables XXX et XXXII dans: ALLEN J. A., *Notes on Solenodon paradoxus* BRANDT, Bull. Am. Mus. Nat. Hist., v. 24, 1908, pp. 505-517.

(18) Nous nous faisons un devoir de témoigner ici notre gratitude très vive à M. le D^r H. Schouteden pour la belle série de crânes du *Potamogale velox* qu'il nous a donné la possibilité d'examiner dans les collections du Musée du Congo belge à Tervueren. Les figures 9 et 11 ont été dessinées d'après le crâne n° 4198 du Registre général du Musée de Tervueren.

supposition n'est justifiée que par la simple comparaison de la P³ avec les dents qui la suivent, mais il nous semble plus difficile d'admettre la provenance de tubercules marginaux, désignés sur les figures 9 et 11 par *para-rest* (le restant ou la moitié externe du *paracone*) et *meta-rest* (le restant du *metacone*), d'un *cingulum*, vu que les véritables « *styles* » sont facilement visibles sur le bord des molaires et prémolaires (le *parastyle* est nettement perceptible déjà dans la P³, au-devant du *paracone* non encore fendu). L'homologie sérielle des PP et des MM dont nous ne doutons pas nous permet cette hypothèse.

Ainsi la P³ du *Potamogale* nous semble indiquer le processus phylogénique de la transition de la forme de la molaire du *Centetes* à la forme de la molaire du *Potamogale* (v. figs. 11 et 12) (19).

Quant aux prémolaires antérieures du *Potamogale* (P¹ et P²), l'écart entre leur forme et celle de la P³ est encore plus grand que celui que nous avons noté plus haut chez le *Tupaia*, et nous devons admettre la même explication que pour ce dernier animal.

Ainsi nous croyons à la possibilité de la formation du dessin **W** des molaires supérieures selon deux modes différents :

1) Par l'inclinaison du *paracone* et du *metacone* vers l'intérieur de la bouche (*Talpa*, etc.) ;

2) Par le fendillement longitudinal de ces tubercules (*Potamogale*).

13. Nous avons tenté de retrouver les tubercules homologues dans les molaires de différents genres d'Insectivores, nous basant sur l'*isotopie* de chacun d'eux dans l'arrangement général des tubercules de ces différentes molaires. Nous devons rappeler une fois de plus que les tubercules isotopes ne sont pas absolument synchroniques dans leur apparition chez différents genres, Même en admettant avec LECHE que la succession de formes de dents allant des incisives aux molaires reconstitue en quelque sorte le processus « historique » (nous préférons dire — phylogénique) de la formation des molaires, — nous ne pourrions homologuer l'unique pointe des prémolaires antérieures du *Potamogale* (fig. 11) avec le lobe que nous désignons comme *protocone* dans les dents P³ et M¹-M³. D'autre part, nous ne saurions non plus désigner ce lobe des dents molariformes comme l'*hypo-*

(19) Nous ne voulons aucunement dire par là que le *Potamogale* proviendrait du *Centetes*.

cone, étant donné que ce dernier est présent, à l'état réduit, derrière le lobe que nous désignons par *protocone*. Si nous nous rappelons cependant que le *cône unique des dents ante-molariformes* est potentiellement et en premier lieu équivalent à l'ensemble du *paracone*, du *protocone* et du *metacone*, nous nous expliquerons les relations entre les prémolaires antérieures et les dents qui suivent : au cours de la phylogénie, les stades intermédiaires entre la dent à une pointe et la dent à trois pointes disposées en triangle ont été vécus par les dents molariformes du *Potamogale*; les dents ante-molariformes sont restées au stade d'une pointe; les molariformes ne récapitulent plus les états intermédiaires, comme le font jusqu'à présent les dents du *Chrysochloris*. Nous sommes donc ici, de même que dans le cas du *Tupaia* (voir plus haut, § 4), en présence d'une accélération coenogénique dans le développement des dents molariformes.

C'est précisément l'omission de la possibilité de modifications coenogéniques dans l'ordre d'apparition de tubercules de dents qui a conduit les embryologues à la malheureuse désignation par *protocone* du tubercule apparaissant le premier dans l'ontogénèse, indépendamment de sa position sur la couronne.

L'*isotopie* des éléments que nous avons mise à la base de notre analyse semble être une donnée beaucoup plus sûre pour leur homologation que la foi en la récapitulation exacte de l'ordre des événements phylogéniques dans l'ontogénie. Cependant l'*isotopie* doit être aussi admise sous certaines réserves car, par exemple, la position du *protocone* dans un plan transversal antérieur ou postérieur au *paracone*, nous a permis, dans une note citée plus haut, de distinguer l'orientation *rostripete* et *rostri-fuge* du *protocone*.

14. En résumé, nous constatons que :

1) Chez le *Chrysochloris*, la transition graduelle de la forme de la dent supérieure, des incisives aux molaires, donne le moyen sûr d'identifier le *protocone*;

2) Le *protocone* étant, chez ce même animal, la pointe qui s'incline vers le plan sagittal, c'est cependant l'*hypocone* qui se caractérise ici comme le tubercule correspondant à la racine interne (20) ;

(20) Bien qu'incliné ici à l'intérieur de la bouche, le *protocone* a pour base, chez tous les Mammifères à molaires d'origine trituber-

3) Recherchant ces tubercules dans les dents du *Tupaia*, nous trouvons la gradation suivante :

- a) Apparition de la 3^{me} racine (l'interne) dans la P³;
- b) Apparition de l'*hypocone* sur cette racine dans la P⁴;
- c) Elimination de l'*hypocone* par le *protocone* dans les molaires.

Ces constatations nous conduisent :

1) A ne pas admettre l'interprétation de GIDLEY, car autrement nous devrions reconnaître que les éléments analogues des prémolaires et des molaires ne sont pas homologues; la gradation continue qui se manifeste chez le *Chrysochloris* s'oppose à ce paradoxe;

2) A ne pas admettre l'interprétation de WOODWARD qu'une dent au dessin **V** de la couronne serait égale à la moitié d'une dent au dessin **W**, cette conception ne s'accordant pas avec le fait que les deux modèles de dents sont fixés sur leur côté externe par deux racines;

3) A rejeter pour la même raison l'homologation par LECHE, sous le nom de tubercule principal (« Hauptspitze »), du *protocone* des *Zalambdodonta* avec le *paracone* des *Dilambdodonta*;

4) A reconnaître l'élimination de l'*hypocone* par le *protocone* non seulement chez le *Tupaia* et les autres *Dilambdodonta*, mais aussi chez le *Centetes*;

5) A établir avec certitude l'homologie du *protocone* des Prémolaires et des molaires du *Centetes* et de trouver dans les relations qui ont lieu chez ce genre un appui pour l'équivalence de dents aux dessins **V** et **W**;

6) De trouver un appui en plus pour cette équivalence dans l'équivalence des molaires inférieures de groupes respectifs;

7) De supposer deux moyens de formation du dessin **W** :

a) Par inclinaison à l'intérieur de la bouche des pointes du *paracone* et du *metacone* (déjà existants chez *Centetes*), chez la plupart des *Dilambdodonta*, et

b) Par fendillement de ces cônes, chez le *Potamogale*; et, enfin,

culaire, les deux racines externes (à l'ensemble desquelles correspond la racine unique des dents à une seule pointe); c'est pourquoi, dans les dents ante-molariformes, à un tubercule, mais à deux racines, l'unique pointe apparaît surtout comme l'ensemble du *paracone* et du *metacone*; c'est la séparation de ces deux tubercules sous forme de tubercules accessoires qui dégage pour la première fois le *protocone* proprement dit.

8) D'admettre que les écarts importants entre la forme des prémolaires et des molaires (*Tupaia*) ou, plus généralement parlé, entre celle des dents anté-molariformes et les molariformes, que nous voyons, par exemple, chez le *Potamogale* (21), doivent être dus à des modifications coenogéniques (22), grâce auxquelles les états intermédiaires entre l'état conservé dans les dents anté-molariformes et celui acquis par les molariformes ont été éliminés de l'ontogénèse des dents molariformes de ces genres récents.

(21) Un tel écart se retrouve aussi chez d'autres groupes de Mammifères; ainsi, par exemple, parmi les *Ungulata*, chez les Equidae de l'Éocène inférieur nous voyons que « im gegensatze zu den Molaren haben jedoch die oberen Prämolaren ein sehr primitives Gepräge bewahrt ». (ABEL O., *Das biologische Trägheitsgesetz*, p. 22; *Biologia Generalis*, Bd. IV, Lief. 1-2, 1931.)

(22) Cf. l'*Addendum* de GREGORY (dernier paragraphe) à la page 225 de l'ouvrage cité de OSBORN.

GOEMAERE, imprimeur du Roi, Bruxelles.