

BULLETIN

DU

Musée royal d'Histoire
naturelle de Belgique

Tome XII, n° 37.

Bruxelles, octobre 1936.

MEDEDEELINGEN

VAN HET

Koninklijk Natuurhistorisch
Museum van België

Deel XII, n° 37.

Brussel, October 1936.

NOTES SUR LES MAMMIFÈRES,

par Serge FRECHKOP (Bruxelles) (*).

XX. — *Remarques sur la classification des Ongulés
et sur la position systématique des Damans.*

1. On est actuellement d'accord sur ce que les Damans se rapportent à l'ensemble des Mammifères auxquels on applique le nom d'*Ungulata* ou de Mammifères à sabots. La valeur taxonomique attachée à ce nom par la majorité des naturalistes est celle d'une catégorie supérieure à l'ordre (*ordo*) (1).

La subdivision de cette catégorie en ordres et sous-ordres, dans les classifications proposées jusqu'à présent, se caractérise, malheureusement, nous semble-t-il, par une terminologie illogique ou par des appréciations taxonomiques inexactes.

Nous croyons que lorsqu'un nom exprime l'idée d'un caractère distinctif ou d'un ensemble de caractères particuliers, et qu'un autre nom est l'antithèse du premier, la valeur taxonomique des groupes que ces noms désignent, doit être la même. Tel est notamment le cas des deux subdivisions d'Ongulés, — les *Artiodactyla* et les *Perissodactyla*, — subdivisions établies par R. OWEN et auxquelles MARSH a donné les noms de *Paraxonia* et de *Mesaxonia* respectivement, exprimant plus précisément la différence entre les deux groupes.

(*) *Associé du Fonds National de la Recherche Scientifique.*

(1) GRAY (1821), OWEN (1840, 1847, 1868), HUXLEY (1864, 1872), COPE (1891, 1898), WEBER (1904), OSBORN (1907), GREGORY (1910), WEBER et ABEL (1928). — L'évolution de la systématique des Ongulés est exposée dans l'ouvrage du Prof. W. K. GREGORY (1910, pp. 342-353).

Pour la raison exprimée plus haut, l'arrangement que nous trouvons dans l'ouvrage de Max WEBER (1928), ne nous satisfait point; les Ongulés y sont rangés ainsi :

ordre: *Artiodactyla*
(= *Paraxonia*)

ordre: *Mesaxonia*

sous-ordre: *Perissodactyla*.

Si l'on croit que deux groupes, auxquels on avait donné antérieurement des noms exprimant la différence qui les oppose l'un à l'autre, n'ont pas une valeur taxonomique égale, on doit reconnaître alors, que le critère de la distinction n'est que d'importance secondaire. Par conséquent, si l'on range les deux groupes en question comme différant par un caractère plus important que celui d'après lequel ils étaient distingués antérieurement, il y a lieu d'abandonner alors tout à fait les noms ayant trait au caractère distinctif infirmé par le nouveau critère, et d'introduire des nouveaux noms, qui feraient allusion au caractère distinctif plus important, qu'on vient d'établir. Toutefois, les dénominations appliquées antérieurement à des groupes qu'on croyait de valeur taxonomique égale, ne devraient plus être employées du moment que les groupes envisagés ont été reconnus comme étant d'importance taxonomique inégale.

Les buts de la science étant avant tout d'ordre philosophique, le principe plutôt sportif que scientifique de la priorité des noms ne devrait être estimé, nous semble-t-il, que lorsqu'il ne nuit pas à la précision dans la connaissance des choses.

Pour ces raisons, nous admettons les termes *Mesaxonia* et *Paraxonia* comme des antithèses, et les termes *Perissodactyla* et *Artiodactyla* comme leurs synonymes respectifs.

2. En plus des deux subdivisions citées d'Ongulés récents, la zoologie moderne distingue une troisième subdivision, celle des *Subungulata* notamment (2). C'est à cette subdivision qu'on rapporte actuellement les Damans (*Procaviidae* sive *Hyracidae*), ainsi que les Éléphants et les Sirènes. Dans la classification de Max WEBER (1928), les *Hyracoidea*, les *Proboscidea* et les *Sirenia* se trouvent séparés des Périssodactyles par l'intercalation des Artiodactyles. Dans cette classification, si on ne tient

(2) Voyez l'ouvrage de FLOWER et LYDEKKER (1891) et celui de Max WEBER (1928).

compte que des Ongulés vivant actuellement, les familles se suivent ainsi (troisième colonne du tableau ci-dessous) :

<i>Subungulata</i>	— <i>Hyracoidea</i>	— <i>Hyracidae</i>
	<i>Proboscidea</i>	— <i>Elephantidae</i>
	<i>Sirenia</i>	— <i>Manatidae</i>
		<i>Halicoridae</i>
<i>Paraxonia</i> (3)	— <i>Neobunodontia</i>	— <i>Suidae</i>
		<i>Hippopotamidae</i>
	<i>Selenodontia</i>	— <i>Camelidae</i>
		<i>Tragulidae</i>
		<i>Cervidae</i>
		<i>Bovidae</i>
		<i>Giraffidae</i>
<i>Mesaxonia</i>	— <i>Perissodactyla</i>	— <i>Tapiridae</i>
		<i>Rhinocerotidae</i>
		<i>Equidae</i>

La première des trois grandes subdivisions d'Ongulés dans le tableau ci-dessus n'est pas équivalente, nous semble-t-il, ni aux deux autres subdivisions, ni à leur ensemble. Car, si nous nous référons au critère principal ayant amené l'établissement des subdivisions *Paraxonia* (ou *Artiodactyla*) et *Mesaxonia* (ou *Perissodactyla*), c'est-à-dire que si nous nous référons à la différence dans la structure des extrémités, nous constatons que l'existence d'une troisième subdivision, équivalente à chacune des deux subdivisions citées, est impossible, tout au moins, parmi les quatorze familles énumérées plus haut.

3. En effet, on ne connaît, chez les Ongulés, que deux cas :

1) quand l'axe dynamique du membre passe par le doigt (resp. orteil) médian, c'est-à-dire par le III^{me}, qui devient, par conséquent, le plus important, les autres doigts (resp. orteils) étant voués à la réduction progressive (4) ;

2) quand l'axe dynamique du membre passe entre le III^{me} et le IV^{me} doigt (resp. orteil), ceux-ci devenant les plus importants et les plus longs, parfois, les seuls existants.

(3) Max WEBER emploie ici le terme *Artiodactyla* que nous remplaçons par le terme *Paraxonia* pour la netteté de la classification citée.

(4) Au cours de la réduction du nombre des doigts (resp. orteils) de 5 à 3, il peut y avoir un stade intermédiaire de 4 doigts (resp. orteils), mais toujours, chez les *Mesaxonia*, comme on le sait bien, un seul doigt (resp. orteil) joue le rôle le plus important et dépasse les autres en longueur.

D'autres subdivisions, équivalentes à chacune des deux catégories mentionnées, seraient possibles s'il existait des Ongulés à l'axe dynamique du membre passant ou bien par un doigt autre que le III^{me}, ou bien entre deux doigts autres que le III^{me} et le IV^{me}. Or, jusqu'à présent on ne connaît que des Ongulés ayant l'un des deux types mentionnés de structure de l'extrémité (5).

4. Il en résulte que les « Subungulata » de la classification de WEBER et ABEL (1928) doivent se rattacher ou bien aux Périssodactyles, ou bien aux Artiodactyles.

En ce qui concerne les *Proboscidea*, les *Elephantidae* sont, comme on le sait bien, nettement *mesaxones*, c'est-à-dire se rattachent, à ce point de vue, aux *Mesaxonia* (ou Périssodactyles).

Les *Sirenia*, que pour des raisons importantes on apparente avec les Proboscidiens, se rattachent par ce fait à la même catégorie; la comparaison de leur extrémité antérieure adaptée à la nage, avec les extrémités des Proboscidiens, ne s'oppose, d'ailleurs, pas à ce rapprochement.

Quant aux Damans (*Hyracoidea*), l'identité qu'ils présentent avec les Tapirs, au point de vue du nombre des doigts et des orteils, ainsi que de nombreux autres caractères anatomiques, les rangent franchement parmi les Périssodactyles.

Ainsi, tous les Ongulés récents (6) semblent devoir être répartis entre deux catégories seulement :

I. les *Mesaxonia*, comprenant les « Mesaxonia » et les « Subungulata » de la classification de WEBER et ABEL ;

II. les *Paraxonia*, ou les « Artiodactyla » de la même classification.

Avant de passer à la question de savoir quelle est la place à attribuer, parmi les *Mesaxonia* aux Damans, qu'il nous soit

(5) Il est possible que les *Tubulidentata* (*Orycteropus*) doivent être rattachés aux *Ungulata*, comme l'indiquent nombre de caractères (voyez : WEBER, op. cit.); la structure de leurs dents machélières présente un certain parallélisme avec la structure des dents des Suidés; le groin du museau allongé de l'*Orycteropus* rappelle également les Suidés. Mais l'*Orycteropus* a les doigts II et III (resp. orteils II et III) presque d'égale longueur et plus longs que les autres doigts (resp. orteils). Ainsi, d'après le passage de l'axe dynamique du membre, l'*Orycteropus* se trouverait, parmi les Ongulés, séparé des Artiodactyles par l'intercalation des Périssodactyles, ces derniers présentant l'état de la structure des extrémités intermédiaire entre l'*Orycteropus* et les Artiodactyles.

(6) Nous remettons à plus tard l'examen des Ongulés fossiles, dont divers groupes peuvent aisément être rapportés à l'une ou à l'autre des deux catégories que nous reconnaissons.

permis de nous arrêter sur la question : pourquoi les *Mesaxonia* doivent-ils occuper, dans le système des *Ungulata*, une place précédant celle des *Paraxonia* ?

5. L'origine de l'extrémité des Vertébrés terrestres (7) justi-

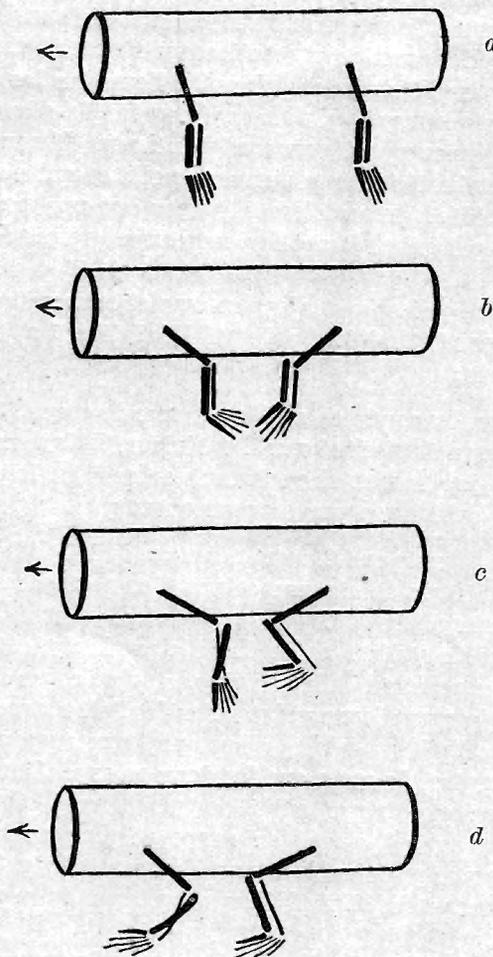


Fig. 1. — Schéma des mouvements consécutifs des extrémités amenant la position actuelle de leurs éléments squelettiques chez les Mammifères terrestres (les *carpalia* et les *tarsalia* sont omis pour la simplicité du schéma).

(7) L'origine des extrémités terrestres des Vertébrés est, de même que celle des nageoires paires des Poissons, nettement métamérique. Voyez à ce sujet le travail récent de H. STEINER (1935).

fié entièrement l'appréciation adoptée dans l'anatomie humaine de la position appelée *supinatio*, comme position *normale* de l'extrémité supérieure (resp. antérieure, chez les quadrupèdes). Par rapport à cette position du bras, quand la paume de la main est tournée du même côté que le ventre, la position, appelée *pronatio* et correspondant à la position du membre antérieur des Mammifères quadrupèdes, est incontestablement secondaire.

Pour expliquer l'état de choses qui a lieu dans les extrémités des Vertébrés quadrupèdes, il est nécessaire de s'imaginer une série de mouvements qui communiquent aux éléments squelettiques des extrémités leur position actuelle et qui partent d'un état primitif idéal, lorsque ces éléments ont une position analogue à celle qui existe dans les nageoires paires des Elasmobranches.

Les choses se présentent alors comme si le membre antérieur exécutait, à partir de l'état primitif idéal (fig. 1 *a*), les mouvements suivants :

1) réduction du coude en arrière et vers le corps (fig. 1 *b*) ; le *radius* se trouve ainsi situé vers l'extérieur, l'*ulna* vers le corps ; les bouts des doigts sont alors tournés en arrière, le pouce ayant une position extérieure par rapport au corps ;

2) la main exécute ensuite une rotation de 180° (fig. 1 *b, c, d*), communiquant aux doigts une orientation rostrale et une position interne au pouce (8).

Au passage du stade *b* au stade *d*, le coude restant à peu près dans la même position et les épiphyses supérieures du *radius* et de l'*ulna* conservant leurs points d'articulation avec l'*humérus*, les épiphyses inférieures des deux premiers os tournent l'une autour de l'autre, de sorte que les deux os se croisent.

Le membre postérieur subit le mouvement rotatoire suivant : le genou est amené en avant et vers le corps, ce qui communique une position *interne* au gros orteil ; le *tibia* devient l'élément interne, la *fibula* l'élément externe du segment crural de la jambe.

Il nous a semblé utile de rappeler ces relations des éléments squelettiques dans les extrémités pour rendre plus explicite ce qui suit.

(8) Chez certains Vertébrés terrestres inférieurs aux Mammifères, la rotation de la main s'effectue sans que le coude soit préalablement ramené vers l'abdomen ; le *radius* reçoit alors une position interne sans qu'il croise le *cubitus*.

6. L'état que nous avons rendu par le dessin *d* de notre schéma ci-devant, n'est pas un état limite ou terminal.

Comparant l'extrémité antérieure de l'Eléphant, du Rhinocéros, du Tapir et du Cheval, nous voyons que l'épiphyse supérieure du *radius* tend à se propager sur toute la largeur de l'articulation de l'*humérus* avec le segment sous-jacent (fig. 2), — ce qui est parfaitement réalisé chez le Cheval (9).

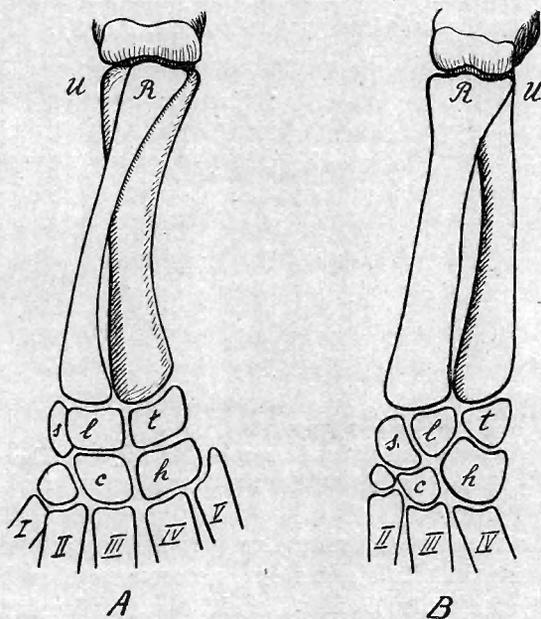


Fig. 2. — Schéma montrant les relations entre les épiphyses supérieures du *radius* et de l'*ulna* chez l'Eléphant (A) et chez le Rhinocéros (B).

Simultanément le diamètre du *radius* devient de plus en plus grand, tandis que l'*ulna* diminue en importance, de sorte que

(9) Il mérite d'être noté que chez l'Eléphant, lorsqu'on regarde le membre antérieur de devant, les relations entre le *radius* et l'*ulna* ne sont pas égales chez les deux sexes, comme nous l'a fait remarquer notre estimé collègue, M. le D^r L. GILTAY. Notamment, tandis que chez le mâle il existe toujours une lumière entre les deux os, chez la femelle le *radius* est étroitement appliqué à l'*ulna* et aucune fente entre les deux os n'est perceptible. Le D^r L. GILTAY croit que, chez le mâle, l'écart plus fort entre le *radius* et l'*ulna* peut être en corrélation avec le poids plus grand du crâne à cause du développement plus fort des défenses, ce qui nous semble être une explication très vraisemblable.

chez le Cheval, comme on le sait bien, le *radius* devient l'unique élément de support, dans le segment médian du membre antérieur, et l'équivalent dynamique du *tibia* du membre postérieur.

Le rôle d'élément de support principal passant ainsi au *radius*, l'épiphyse inférieure de ce dernier tend à se répandre sur tous les *carpalia* de la rangée proximale. Cependant, chez *Elephas*, *Rhinoceros*, *Tapirus* et *Procavia* (sive *Hyrax*), le *radius* s'appuie principalement sur deux éléments carpaux seulement : sur le *scaphoideum* et le *lunatum* (voyez les figs. 2 et 3).

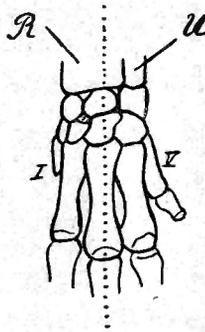


Fig. 3. — Articulatio du *radius* avec les *carpalia* chez le Daman (genre *Dendrohyrax*). (D'après Max WEBER, modifié).

Dans la série des Artiodactyles, cet état se conserve encore chez les plus primitifs d'entre eux, notamment chez *Hippopotamus* (fig. 4) et chez les *Suidae*. Tandis que chez les Artiodactyles

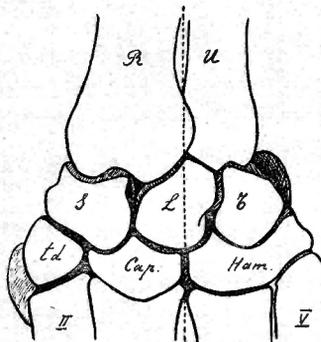


Fig. 4. — Articulatio du *radius* avec les *carpalia* chez l'Hippopotame.

plus évolués, chez les Ruminants, le *radius* s'appuie sur *trois* des *carpalia* de la rangée proximale, le membre étant vu de devant; c'est-à-dire que l'épiphyse inférieure du *radius* repose non seulement sur le *scaphoideum* et le *lunatum*, mais aussi sur le *triquetrum* (fig. 5).

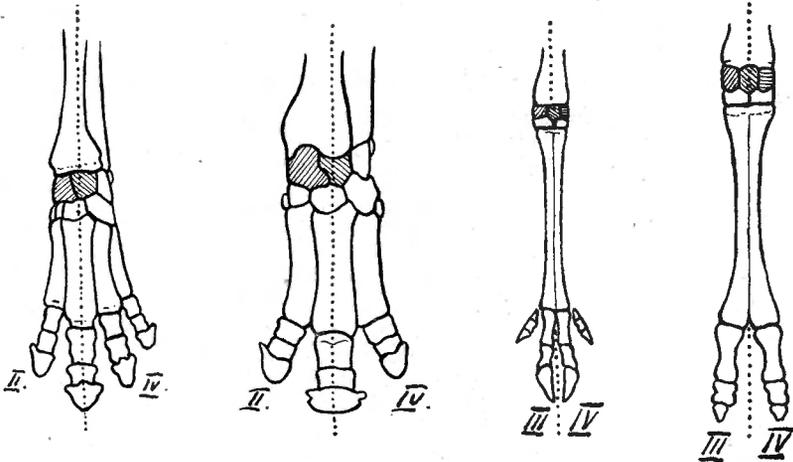


Fig. 5. — Schéma montrant l'articulation entre le *radius* et les *carpalia* différente chez les Périssodactyles (*a* — *Tapirus*, *b* — *Rhinoceros*) et les Artiodactyles (*c* — *Cervus*, *d* — *Camelus*).

Cette différence dans le nombre des *carpalia* qui, par devant, sont en contact immédiat avec le *radius*, permet de conclure que la rotation de la « main » (de l'*autopodium* du membre antérieur) vers le plan sagittal du corps est plus grande chez les *Paraxonia* que chez les *Mesaxonia*.

On pourrait nous objecter que chez le Périssodactyle le plus prononcé, — le Cheval, — le *radius* s'appuie au-devant sur trois *carpalia*; remarquons, cependant, que chez le Cheval le *triquetrum* est fortement réduit (10) en comparaison avec les Artiodactyles (fig. 6), de sorte que le *radius* s'appuie *principalement* sur le *scaphoideum* et le *lunatum*.

7. Ainsi, le mouvement hélicoïdal de la partie distale de l'extrémité antérieure vers l'intérieur a été plus grand dans l'évolution des Artiodactyles, que dans l'évolution des Périssodactyles. L'axe dynamique du membre, longeant chez les derniers le III^{me}

(10) Cette réduction est due partiellement à ce que le *triquetrum* est reculé plus en arrière.

doigt et passant par l'os *capitatum*, a été dépassé, chez les Artiodactyles, au cours du mouvement rotatoire de l'*autopodium*; aussi cet axe se trouve-t-il ici entre le III^{me} doigt et le *capitatum*, d'une part, et le IV^{me} doigt et le *hamatum*, d'autre part (voir la fig. 6 ci-dessous.

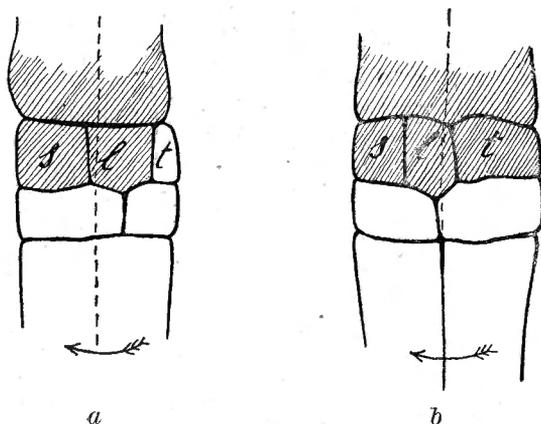


Fig. 6. — Schéma de l'articulation du *radius* avec le carpe chez le Cheval (a) et chez le Guanaco (b); membres gauches, vus de devant; s — *scaphoïdeum*; l — *lunatum*; t — *triquetrum*; la flèche indique le sens dans lequel s'effectue la rotation du carpe autour de l'axe du membre; on voit que la rotation est plus avancée chez l'Artiodactyle que chez le Périssodactyle.

Si nous admettons qu'au cours de l'évolution des Ongulés a eu lieu le mouvement hélicoïdal que nous venons de décrire, et qu'il a communiqué à l'*autopodium* une position telle, que son bout, d'abord orienté latéralement, ensuite rostralement, se trouve orienté de plus en plus vers l'intérieur, nous devons reconnaître alors que l'état présenté par l'extrémité antérieure *para-xone* apparaît comme un état *secondaire* par rapport à celui de l'extrémité *mésaxone*; en d'autres termes, nous devons reconnaître que les Périssodactyles, sous le rapport du type structural de leur extrémité antérieure, sont *plus primitifs* que les *Artiodactyles* (11).

8. C'est également à une rotation plus avancée de l'*autopodium* du *membre postérieur* des Artiodactyles qu'est dû, nous semble-

(11) Ainsi nous ne pouvons être aucunement d'accord avec GREGORY (1910, p. 449) lorsqu'il dit: « it is misleading to say as COPE did that the « carpus of Artiodactyls is of the highly displaced type ». »

t-il, le caractère qui le distingue du même membre des Périssodactyles.

Puisque, dans le membre postérieur, n'a pas lieu un croisement des os du segment crural (fig. 1), le *tibia* joue toujours le rôle prédominant; l'élément tarsal qui s'y attache, le *talus*, gagne également en importance et tend à s'articuler non seulement avec le *naviculare*, mais aussi avec le *cuboideum*. E. COPE distinguait ce dernier état sous le nom de *diplarthrie*, par opposition à l'état de *taxéopodie* lorsque le *talus* s'articule avec le *naviculare* seulement.

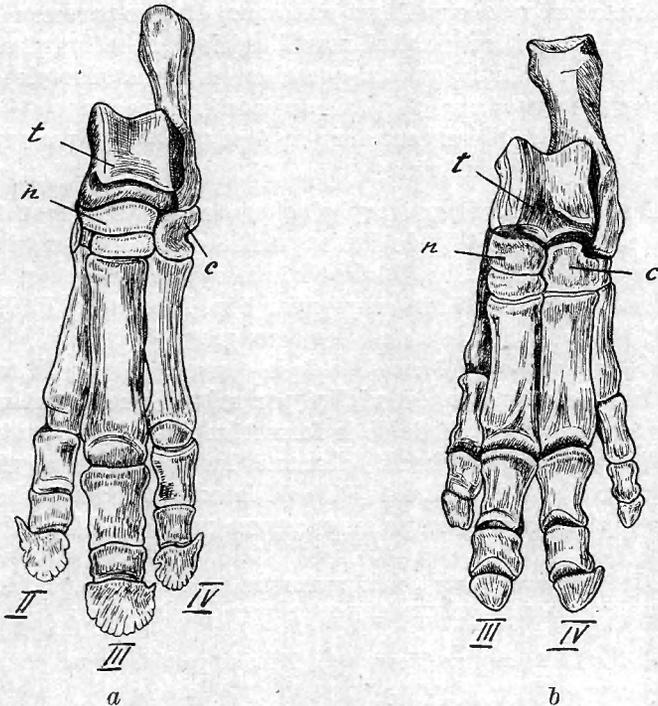


Fig. 7. — Squelette du pied (membre postérieur gauche) : a — du *Tapirus*; b — du *Hippopotamus* (redessiné d'après l'atlas de l'Ostéographie de DE BLAINVILLE); c — *cuboideum*; n — *naviculare*; t — *talus*.

Par rapport à l'axe dynamique du membre postérieur, passant par le *tibia* et le *talus*, l'état de *diplarthrie* est nettement secondaire, car pour s'articuler avec le *talus*, le *cuboideum* a dû chevaucher vers le côté interne du pied. Ce chevauchement des *tarsalia* vers l'intérieur est beaucoup plus prononcé chez les

Artiodactyles que chez les Périssodactyles ; comparant le pied du Tapir (fig. 7 a) à celui de l'Hippopotame, on voit, en les regardant de devant, que le *talus* s'articule presque uniquement avec le *naviculare*, chez le Tapir, tandis que, chez l'Hippopotame (fig. 7 b), le *talus* s'articule avec le *naviculare* et le *cuboideum* au moyen de facettes d'égale grandeur. Donc, tandis que le Périssodactyle présente un état presque encore taxéopode, l'Artiodactyle est nettement diplarthre.

Ainsi, le processus, conduisant, dans le membre postérieur, de la *taxéopodie* à la *diplarthrie*, est en même temps celui qui transforme l'état *mésaxone* en l'état *paraxone* (12) ; ce processus n'est autre que la rotation du pied vers l'intérieur, rotation plus prononcée chez les Artiodactyles que chez les Périssodactyles ; par leur membre postérieur, de même que par leur membre antérieur, les Artiodactyles présentent donc un état *secondaire* par rapport à celui des Périssodactyles.

9. D'autres caractères morphologiques nous autorisent également, nous semble-t-il, de les apprécier comme présentant un état secondaire chez les *Paraxonia*, par rapport à ce qui a lieu chez les *Mesaxonia*. C'est, en premier lieu, l'évolution différente de la forme des molaires dans les deux groupes.

Chez les *Mesaxonia*, le modèle de la couronne, tel qu'il se présente chez les Equidés, est réalisé par suite d'une évolution qui se caractérise par le stade de la formation des crêtes (*protoloph* et *metaloph*) qui réunissent, chacune, les tubercules situés sur une même ligne transversale (13) de la couronne ; dans les molaires supérieures ces crêtes sont, comme on le sait bien, réunies,

(12) Le tableau suivant fait ressortir l'analogie des différences dans les membres antérieurs et postérieurs des Ongulés :

	Membre antérieur	Membre postérieur	
<i>Mesaxonia</i>	radius } { <i>scaphoideum</i> <i>lunatum</i>	tibia } talus } <i>naviculare</i>	Taxéopodie
<i>Paraxonia</i>	radius } { <i>scaphoideum</i> <i>lunatum</i> <i>triquetrum</i>	tibia } talus } { <i>naviculare</i> <i>cuboideum</i>	Diplarthrie

(13) W. K. GREGORY (in: OSBORN, 1907) observe que cette ligne est généralement oblique ; ceci est évidemment en accord avec la forme triangulaire des molaires trituberculées des formes ancestrales des Ongulés.

au bord buccal de la couronne, par une crête longitudinale (*ectoloph*) ; la courbure des crêtes transversales fait qu'on trouve deux « fossettes » à la surface de la couronne, chacune de ces « fossettes » étant encerclée entre l'*ectoloph*, d'une part, et l'une des deux crêtes originairement transversales, d'autre part (voyez plus loin la fig. 10). Conformément à ce mode de l'évolution, les molaires des Périssodactyles plus évolués constituent le type appelé *lopho-sélénodonte*.

Chez les *Paraxonia* aux molaires du type *sélénodonte* (tout court) l'évolution se présente ainsi : les tubercules, chacun à section ronde, de la couronne primordialement *bunodonte*, gagnent une forme étirée dans le sens longitudinal de la couronne et recourbée en forme de croissant, dont la convexité est orientée vers le bord lingual de la couronne ; les croissants se réunissent ensuite par leurs pointes, aussi bien en rangées longitudinales, qu'en rangées transversales ; entre deux rangées longitudinales de croissants se trouvent encerclées des petites vallées analogues aux « fossettes » de la molaire chevaline.

Ainsi, la molaire du type primordialement *bunodonte* acquiert, chez les Artiodactyles, une structure du type *sélonodonte*, sans passer par un stade *lophodonte* ; ce dernier est éliminé du processus morphogénique des molaires des Artiodactyles plus évolués, tandis qu'il constitue la caractéristique principale de la morphogénèse des molaires des Périssodactyles (14).

L'*accélération* du processus de la morphogénèse des dents mâchelières chez les *Paraxonia* ne peut être envisagée, nous semble-t-il, que comme un phénomène secondaire par rapport à l'état de choses qui a lieu dans l'évolution de la dentition des *Mesaxonia*. Ainsi, le mode de l'évolution des dents mâchelières, de

(14) Nous ne nous proposons pas d'exposer ici l'évolution des molaires des Ongulés [pour les détails à ce sujet, voir : OSBORN (1907), STEHLIN (1910), WEBER (1928), ABEL (1928), GREGORY (1934)]. Remarquons, cependant, que, dans le schéma de STEHLIN de l'évolution des molaires des Artiodactyles, l'état des (†) *Hypoconifera* est morphologiquement intermédiaire entre celui des (†) *Caenotheriidae* et celui des *Euartiodactyla* ; en effet, les deux derniers états naissent à la suite de la substitution du *protocone* à la place de l'*hypocone*, chez les (†) *Caenotheriidae*, et par la substitution du *métoconule* au lieu de l'*hypocone*, chez les *Euartiodactyla*. Si l'interprétation de la molaire de ces derniers par STEHLIN est exacte, l'élément isolé, occupant le milieu du bord lingual de la couronne de la molaire supérieure du Bison, par exemple, est l'*hypocone*, tandis que l'élément isolé occupant la position analogue dans la molaire du (†) *Hipparion*, par exemple, est le *protocone*.

même que la tendance à la réduction des incisives supérieures, classe les *Paraxonia* comme des Ongulés moins archaïques que les *Mesaxonia*.

Il en est de même pour un autre organe du système digestif, voire l'estomac, dont la structure est, comme on le sait, beaucoup plus spécialisée chez les *Paraxonia* (notamment chez les Ruminants) que chez les *Mesaxonia*.

Rappelons-nous également le degré de développement des cornes dans le groupe des *Paraxonia*, la réduction du nombre des côtes qu'ils présentent (15), etc. — et la nature plus évoluée de ce groupe, en comparaison des *Mesaxonia*, apparaît avec toute évidence.

10. Pour déterminer la place à donner aux Damans parmi les Périssodactyles, il y a lieu, nous semble-t-il, de s'adresser à la structure de leur dentition et, plus spécialement, à la structure de leurs dents mâchelières. La comparaison de celles-ci avec celles des Éléphants montre immédiatement l'abîme, existant entre ces derniers et les Damans. L'évolution des Proboscidiens, dont s'est tant occupé H. F. OSBORN durant les dernières années de sa vie, montre que les molaires si complexes de représentants actuels, — dépassées, cependant, comme on le sait, au point de vue du niveau évolutif atteint, par le Mammoth, — se rattachent, par une série de formes transitoires fossiles, à des ancêtres bunodontes et même trituberculés (16). Certains descendants de ces ancêtres bunodontes sont arrivés, dans l'évolution de la forme de leurs molaires, à un état de *lophodontisme*, les tubercules de la couronne dentaire s'étant réunis entre eux par des crêtes transversales, formant ainsi (dans les molaires supérieures) le *protoloph* et le *metaloph*, identiques à ceux qu'on trouve chez les Tapirs. Chez certains de ces Proboscidiens fossiles, les deux crêtes transversales ont tenté de se réunir au bord latéral (dans les molaires supérieures) par une crête longitudinale — l'*ectoloph*; on le voit bien prononcé dans la 1^{re} dent mâchelière supérieure du (†) *Dinotherium cuvieri*, telle que la représente dans son « Ostéographie » DUCROTAY DE BLAINVILLE (cette dent est redessinée sur la fig. 8 a ci-après). L'*ectoloph* est ébauché également dans les dents qui suivent la 1^{re} mâchelière chez (†) *Dino-*

(15) Nombre de côtes chez divers Ongulés : *Proavia (Hyrax)* — 21-20; *Elephas* — 20-19; *Tapirus* et *Rhinoceros* — 19; *Equus* — 18; *Hippopotamus* — 15; *Sus* — 14; *Cervidae* et *Bovidae* — 14-13; *Camelus* — 12.

(16) Voyez la figure donnée par GREGORY (1934, p. 283).

therium giganteum (fig. 8 b), mais celles-ci montrent déjà la tendance à former, au bord postérieur de la couronne, des nouvelles crêtes transversales, supplémentaires aux deux crêtes transversales, typiques pour les Périssodactyles, tels que le (†) *Lophiodon*, etc. Ainsi, l'évolution des dents mâchelières des *Proboscidea* s'engage dans la voie de l'augmentation du nombre des éléments structuraux de la couronne, c'est-à-dire dans la voie du « polyisomorphisme » (17).

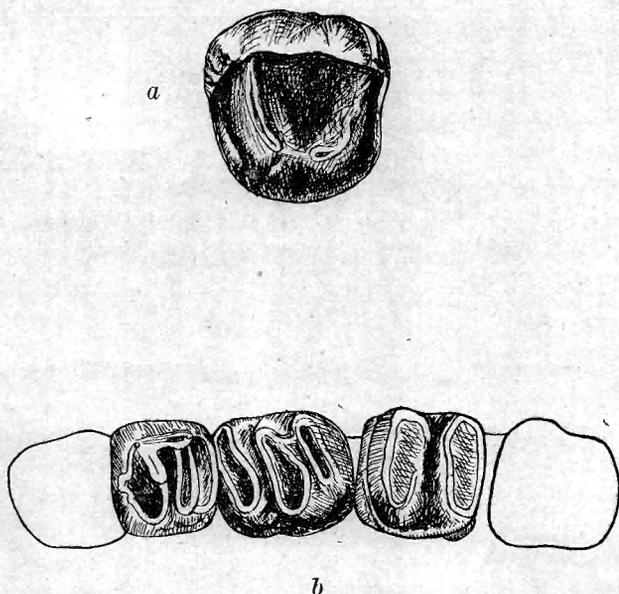


Fig. 8. — Dents mâchelières supérieures gauches des *Dinotheria*; a — formation de l'ectoloph dans la 1^{re} mâchelière du (†) *Dinotherium cuvieri*; b — série mâchelière du (†) *Dinotherium giganteum*; dans la 2^{me} et la 3^{me} dents on voit la tendance à former une nouvelle (troisième) lame transversale (dessiné d'après l'Ostéographie de DE BLAINVILLE).

Au cours de l'évolution, la couronne des molaires des Proboscidiens subit, en outre de l'addition de nouvelles rangées transversales de tubercules, une compression bilatérale.

Si cette compression commence avant que les tubercules d'une rangée aient formé une crête ou une lame transversale, il se produit alors, soit l'état qui existé dans les dents du *Mastodon an-*

(17) Voir l'ouvrage cité de GREGORY.

gustidens, où il y a intercalation de tubercules d'un bord (longitudinal) de la couronne entre les tubercules du bord vis-à-vis (fig. 9 a), soit, l'état qu'on voit dans les dents du « Mastodon du Chili », représenté dans l'ouvrage de DUCROTOY DE BLAINVILLE (fig. 9 b). Dans ce dernier cas, la compression bilatérale de la couronne produit l'écrasement, de l'un contre l'autre, de deux tubercules d'une rangée transversale; il en résulte un modèle analogue à celui des molaires de l'Hippopotame (fig. 9 c), où la compression s'est produite encore au stade quadrituberculé (18). Au type du Mastodon du Chili se rattache la molaire

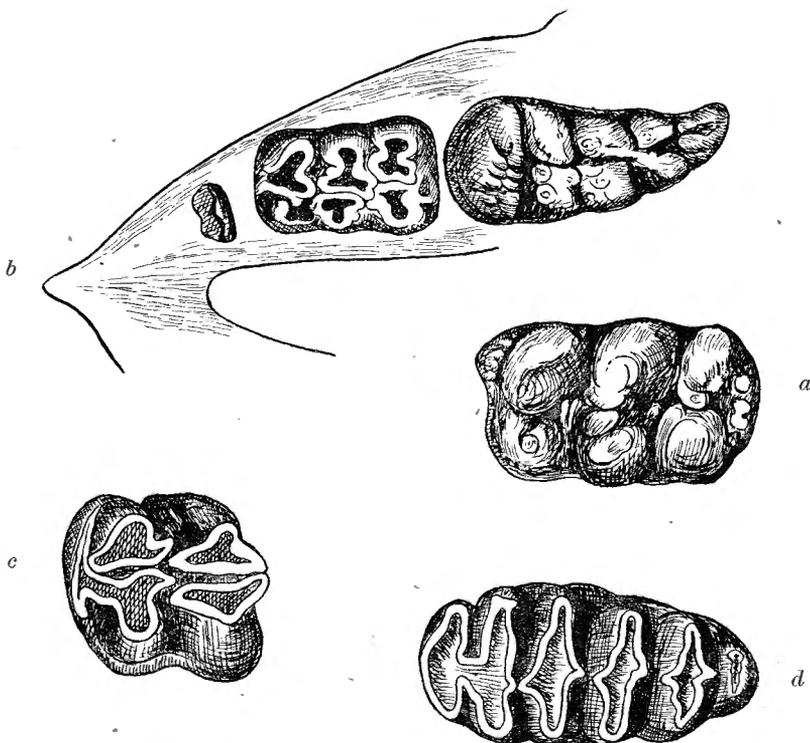


Fig. 9. — a — molaire supérieure du *Mastodon angustidens*; b — molaires inférieures du « Mastodon du Chili »; c — molaire supérieure du *Hippopotamus*; d — molaire supérieure de *Loxodonta africana* (figures imitées de DE BLAINVILLE).

(18) Cette ressemblance de la structure des molaires de l'Hippopotame avec celles des Mastodons s'accorde parfaitement avec le fait de la conservation, chez l'Hippopotame, d'une structure du pied plus primitive que chez d'autres Artiodactyles et rappelant, par consé-

de l'Éléphant d'Afrique (*Loxodonta africana*) (fig. 9 d), chez lequel les tubercules, écrasés l'un contre l'autre, se sont soudés au cours de l'évolution.

11. La voie dans laquelle s'est engagée l'évolution des molaires des Proboscidiens n'a pas été suivie par d'autres *Mesaxonia*. Seuls des Proboscidiens très anciens avaient des molaires d'un type tuberculo-lophodonte primitif, comme nous le montre, par exemple, le (†) *Dinotherium cuvieri* (fig. 10 a), au *protoloph* et au *metaloph* bien développés; c'est par des formes éteintes de ce type que les Proboscidiens se rattachent nettement aux autres Périssodaactyles.

Dans la dent mâchelière supérieure du (†) *Dinotherium* que nous venons de voir, le *protoloph* part du *paracone* et le *metaloph* — du *métacone*. Chez le Tapir (fig. 10 b), les points de départ de ces crêtes se sont déplacés plus vers le bord antérieur de la couronne; les crêtes elles-mêmes sont devenues convexes

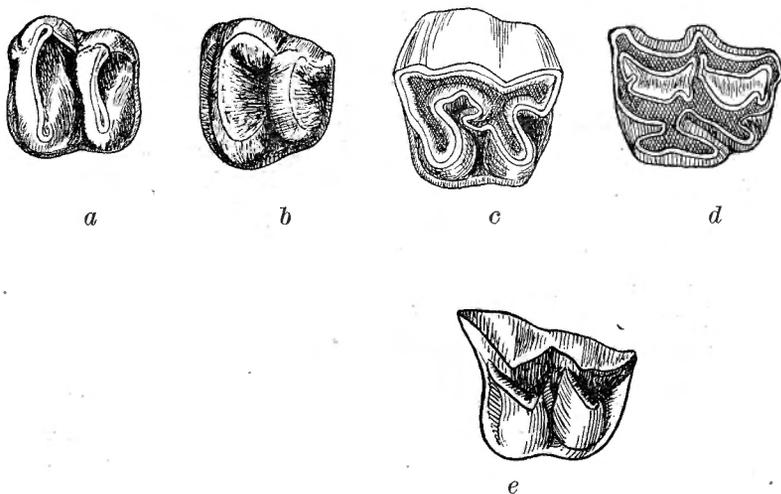


Fig. 10. — Molaires supérieures gauches des *Mesaxonia* : a — (†) *Dinotherium cuvieri*; b — *Tapirus americanus*; c — *Rhinoceros (Diceros) bicornis*; d — *Equus* sp.; e — *Procapra capensis* (M³). (Figures a — c imitées de DE BLAINVILLE, d — e de OSBORN.)

quent, la structure du pied des Périssodaactyles, auxquels, suivant nos vues, se rapportent les *Proboscidea*. MAX WEBER (op. cit., vol. II, p. 524) voit la ressemblance du pied de l'Hippopotame avec celui des Périssodaactyles en ce que son III^me doigt est plus long que le IV^me.

vers le même bord. Chez les Rhinocéros, le *protoloph* et le *metaloph* partent déjà franchement des « styles » situés au-devant du *paracone* et du *métacone*, c'est-à-dire du *parastyle* et du *métastyle* (fig. 10 c) ; les « lophes » transversaux courbés commencent à encercler les vallées qui se trouvent entre chacun d'eux et l'*ectoloph*, qui, ébauché chez le (+) *Dinotherium* et le Tapir, reçoit chez les Rhinocéros une expression parfaite. Enfin, chez les Chevaux, les vallées entièrement encerclées par les « lophes », forment les « fossettes » caractéristiques (fig. 10 d).

Chez les Damans (fig. 10 e), la position du *protoloph* et du *metaloph*, ainsi que le développement de l'*ectoloph*, rapprochent nettement le modèle de leurs molaires supérieures du modèle, présenté par les molaires du Rhinocéros et du Cheval ; c'est-à-dire qu'elles sont du type *lopho-sélénodonte*.

Ainsi, dans la série de la gradation morphologique, allant du modèle des molaires des *Proboscidea* primitifs au modèle des *Hippoidea*, les *Hyracoidea* occupent une place plus rapprochée des derniers.

12. Le caractère auquel est dû le nom des Proboscidiens, permet, de même que les dents et le squelette des extrémités, d'établir une gradation morphologique qui ne diffère de celle que nous venons de voir que par le fait qu'elle semble, à première vue, attribuer aux Damans une position diamétralement opposée à celle qu'occupent dans la série envisagée les Eléphants.

Cette gradation se présente à nos yeux ainsi :

<i>Elephantidae</i>	— longue trompe atteignant la terre ;
<i>Tapiridae</i>	— petite trompe ;
<i>Rhinocerotidae</i>	— <i>sylvicoles</i> d'Asie et d'Afrique ; processus digitiforme au bord de la lèvre supérieure ;
»	— <i>des prairies</i> — Rhinocéros blanc d'Afrique (<i>Ceratherium simum</i>) : lèvre supérieure sans processus ;
<i>Equidae</i>	— lèvre supérieure très mobile ; bout du museau recouvert de poils jusqu'aux orifices des narines ;
<i>Procaviidae</i>	— <i>rhinarium</i> nu, c'est-à-dire à muqueuse de l'intérieur des narines propagée, sous un aspect modifié, sur l'extérieur du bout du museau.

Il semble qu'on pourrait envisager le nez du Daman, comme différant du mufle du Cheval, à peu près, comme le mufle du

Bœuf diffère de celui de la Chèvre. Cependant, pour autant que, chez le Daman, le nez a gagné une certaine indépendance de la bouche, il constitue un état intermédiaire entre les simples fentes que sont les narines du Cheval, et le nez à mobilité indépendante de la bouche, que représente la trompe du Tapir.

Ainsi, par ce caractère, de même que par la forme des molaires, les Damans occupent une place intermédiaire entre les deux extrémités que forment, dans la série, l'Eléphant et le Cheval.

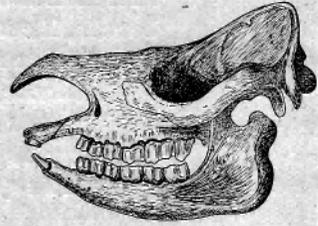
13. En corrélation avec le développement de la trompe il faut considérer la forme générale du crâne des *Mesaxonia* qui viennent d'être comparés.

Vus de profil, leurs crânes permettent de constater (voir le schéma ci-après) que les os nasaux sont soudés avec les intermaxillaires jusqu'à l'extrémité antérieure des premiers, chez les Damans (fig. 11 *e*) ; la suture entre les nasaux et les intermaxillaires devient très courte chez les Chevaux (fig. 11 *a*), et nulle chez les Rhinocéros (fig. 11 *b*) (19) ; l'écart entre les os nasaux et les intermaxillaires était, cependant, encore plus prononcé chez certains *Hippoidea* fossiles, tels que, par exemple, le (†) *Onohippidium*, le (†) *Palaeotherium* (fig. 12), etc., que chez les *Rhinocerotidae*. Chez le (†) *Palaeotherium*, en outre, l'allure générale de la partie antérieure du crâne rappelle les Tapirs. Pour ce qui concerne ces derniers, leurs nasaux ont fortement reculé en arrière et se sont raccourcis au point de ne former qu'une espèce de visière attachée au front (fig. 11 *c*). Chez les Eléphants, enfin, les nasaux sont réduits à une protubérance du front (fig. 11 *d*) (20).

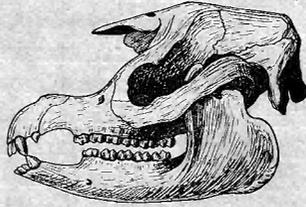
L'ancêtre probable des *Proboscidea*, le (†) *Moeritherium* (fig. 11 *f*), aux nasaux plus courts, aux orbites situées plus en avant, et au crâne cérébral relativement moindre que chez les Damans, ressemble aussi peu à un Eléphant que ces derniers. Aussi la série des modifications qu'a dû subir le crâne du (†) *Moeritherium*, plat, et presque deux fois aussi long que haut,

(19) Le profil concave du crâne des Rhinocéros actuels n'est certainement pas favorable pour faire ressortir la gradation morphologique que nous voulons montrer par notre schéma (fig. 11) ; si nous n'avions pas voulu nous en tenir aux formes récentes, il nous aurait été facile de figurer le crâne de l'une des nombreuses formes fossiles au profil convexe du groupe des *Rhinocerotoides*.

(20) Cependant, comme on sait bien, les intermaxillaires, chez l'Eléphant, se propagent en arrière, en contournant l'espace destiné pour la racine de la trompe, jusqu'aux nasaux reculés.



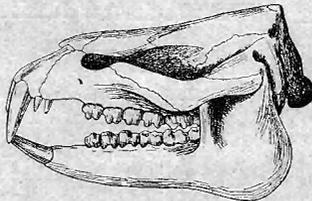
b



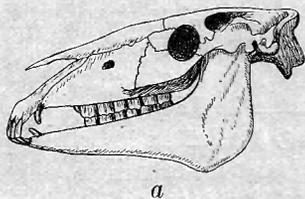
c



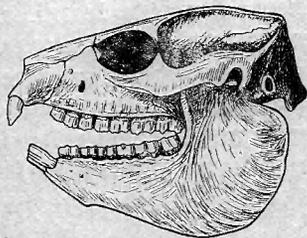
d



f



a



e

Fig. 11. — Tableau schématique, montrant la gradation dans la forme du crâne chez les *Mesaxonia*, représentés par: a — *Equus caballus*, b — *Rhinoceros (Dicerorhinus) sumatrensis*, c — *Tapirus indicus*, d — *Elephas indicus* (var. *ceylanicus*), e — *Procavia*, f — (+) *Moeritherium*. (Figures imitées de WEBER (a), de DE BLAINVILLE (b — e), f — de OSBORN).

pour se transformer en celui de l'Eléphant, ce crâne étant presque deux fois aussi haut que long, — cette série des transformations n'est certainement pas moins longue que la série des modifications graduelles qui conduisent du crâne de l'*Equus*, en passant par ceux du *Rhinocéros* et du *Tapirus*, à celui de l'*Elephas*. La gradation morphologique, que constituent les crânes de ces quatre genres, est certainement très irrégulière à cause des chevauchements des niveaux évolutifs des divers caractères que présentent ces crânes ; néanmoins, elle reflète les principaux moments de l'évolution du crâne, et fixe les extrêmes de la différenciation des *Mesaxonia* (terrestres) ; aucun des deux extrêmes que constituent les crânes de l'Eléphant et du Cheval, présentant deux combinaisons différentes de caractères progressifs et ré-

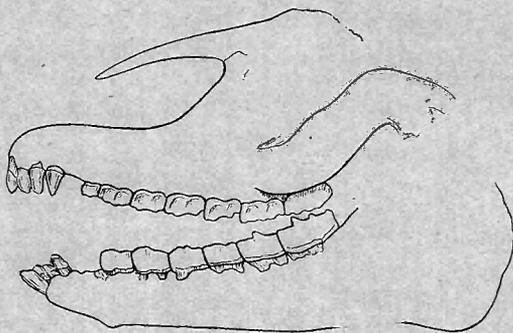


Fig. 12. — Fragment du crâne du (†) *Palaeotherium medium*
(d'après DE BLAINVILLE, modifié).

gressifs, ne peut être envisagé, évidemment, comme la forme ancestrale l'une par rapport à l'autre. Ainsi, la série des quatre formes contemporaines des Périssodactyles n'indique pas la direction de l'évolution, mais les tendances opposées de la différenciation au cours de cette dernière ; cette appréciation de la série est rendue par le schéma de la figure 16 (voir plus loin).

Dans un système de deux coordonnées représentant, l'une, la ligne de la gradation conduisant du crâne du Cheval à celui de l'Eléphant et, l'autre, la ligne de la gradation amenant du (†) *Moeritherium* à l'Eléphant, la place du *Procavia* se laisse deviner à peu près là, où le dessin de son crâne figure dans notre schéma (fig. 11).

14. Il n'entre pas dans les buts de la présente note de faire une révision de tous les caractères morphologiques des Damans ;

aussi, pour ce qui concerne leur crâne, nous ne nous arrêterons que sur la particularité suivante.

Comme on le sait bien, chez les Damans, le condyle mandibulaire articulant avec la fosse glénoïdale du *temporale*, vient s'appuyer latéralement contre une facette formée par le *jugale*. Cette propagation du *jugale* en arrière n'empêche cependant pas de reconnaître l'identité du plan structural de l'articulation temporo-mandibulaire chez les Damans, et les autres Périssodactyles; le *jugale* participe, d'ailleurs, à l'articulation de la mâchoire inférieure avec le crâne chez l'Eléphant aussi. Les Périssodactyles se distinguent en général, sous le rapport de l'articulation temporo-mandibulaire, des Artiodactyles, comme le fait ressortir plus spécialement le Prof. A. FORSTER (1934).

Comparant le crâne du Daman (fig. 15) avec celui du Cheval (fig. 13) ou d'un Rhinocéros, d'une part, et avec celui d'un



Fig. 13

Fig. 13. — Fosse glénoïdale du crâne du Cheval (*Equus*)
(d'après FORSTER, modifié).

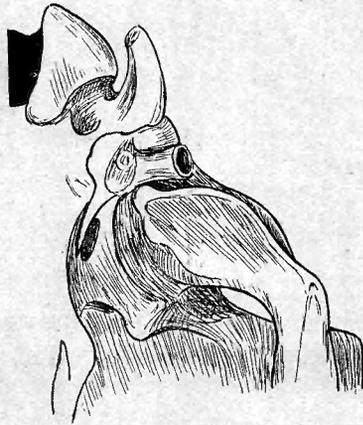


Fig. 14

Fig. 14. — Fosse glénoïdale du Mouton (*Ovis*),
(d'après FORSTER, modifié).

Artiodactyle (fig. 14), nous voyons: 1) que la surface du processus zygomatique du temporal, contre laquelle vient buter le condyle mandibulaire, est concave chez le Daman, de même que chez le Cheval, et non plate, comme chez le Mouton; 2) que de

l'arrière, la fosse glénoïdale est limitée par un *processus postglenoïdeus*, empêchant le condyle de la mandibule de glisser en arrière; un tel butoir fait généralement défaut chez les Artiodactyles.

On trouvera chez les Damans beaucoup d'autres caractères de Périssodactyles, mentionnés dans l'ouvrage de Max WEBER (1928), tels que le caractère des ossicules de l'oreille, etc.

Ce qui nous semble particulièrement intéressant à rappeler, c'est la ressemblance du cri des Damans (arboricoles, *Dendrohy-*

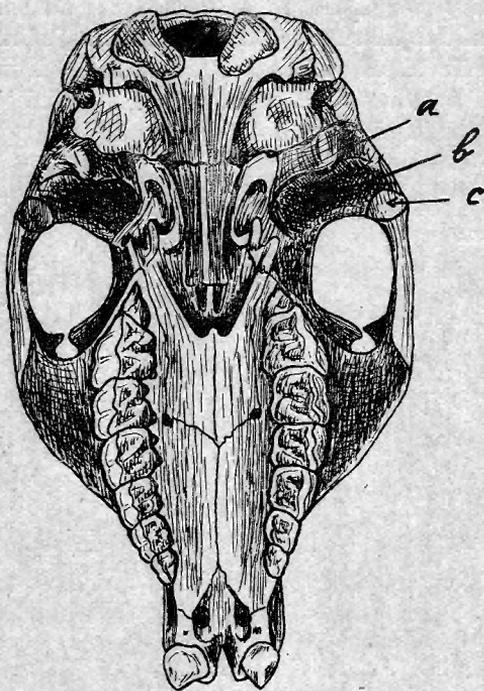


Fig 15. — Crâne de *Procavia syriaca*, vu d'en dessous (imité de DE BLAINVILLE); *a* — butoir constitué par le *proc. postglenoïdeus*; *b* — fosse glénoïdale; *c* — facette du *jugale* pour articuler avec le condyle de la mandibule.

rax), qui consiste en une répétition rapide de cris brefs, avec le hennissement du Cheval; ce cri serait renforcé grâce à un *diverticulum* du tube d'Eustache, comme chez le Cheval (21).

(21) Max WEBER, op. cit., II, p. 432.

15. Comparant les gradations morphologiques examinées, on constate que celles-ci suivent deux directions opposées dans la série des *Mesaxonia*. Notamment : l'extrémité subit une réduction progressive en allant de l'état de l'Eléphant à celui du Cheval ; parallèlement, la forme des molaires passe d'un état bunodonte des dents des *Proboscidea* primitifs, susceptible d'évoluer dans le sens de l'augmentation des éléments constitutifs de la couronne dentaire, au type lopho-sélénodonte, à deux « fossettes » détachées de la périphérie de la couronne des Equidés. Cette direction de l'évolution est plus ou moins parallèle avec l'adaptation des animaux d'origine forestière à une vie dans les plaines herbeuses, sur un sol plus sec que celui des forêts, souvent marécageux. Simultanément ont lieu des modifications progressant en sens opposé, voire celui de l'agrandissement d'une capacité ou d'un organe ; par exemple, de la lèvre mobile

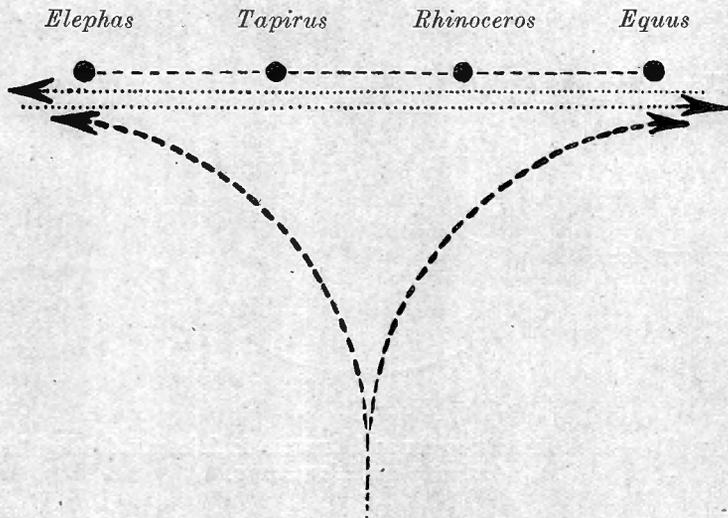


Fig. 16. — Schéma de la différenciation des *Mesaxonia*.

du Cheval jusqu'à la trompe de l'Eléphant, etc. Ainsi, la différenciation des *Mesaxonia* montre deux tendances diamétralement opposées agissant simultanément ; c'est la manifestation du principe de la *compensation* de GOETHE (22), auquel on peut, nous semble-t-il, conférer la formule suivante : dans l'évolution, les tendances progressives trouvent le contrepois inévitable

(22) Voir : I. KRUMBIEGEL (1931).

dans les capacités conservatrices des organismes. Ces relations, dans l'évolution des *Mesaxonia*, peuvent être rendues par le schéma ci-devant (fig. 16).

La position des *Procaviidae* parmi les *Mesaxonia*, au point de vue du niveau évolutif qu'ils ont atteint, et des relations génétiques avec d'autres familles de cette subdivision, se présente à nos yeux sous la forme du schéma provisoire ci-dessous (fig. 17). Si l'on préfère de projeter les points, correspondant dans notre schéma à diverses familles, sur le diamètre vertical du cercle qui y est représenté, et de citer ces familles en commençant par la plus évoluée, dans le sens de la réduction du nombre des élé-

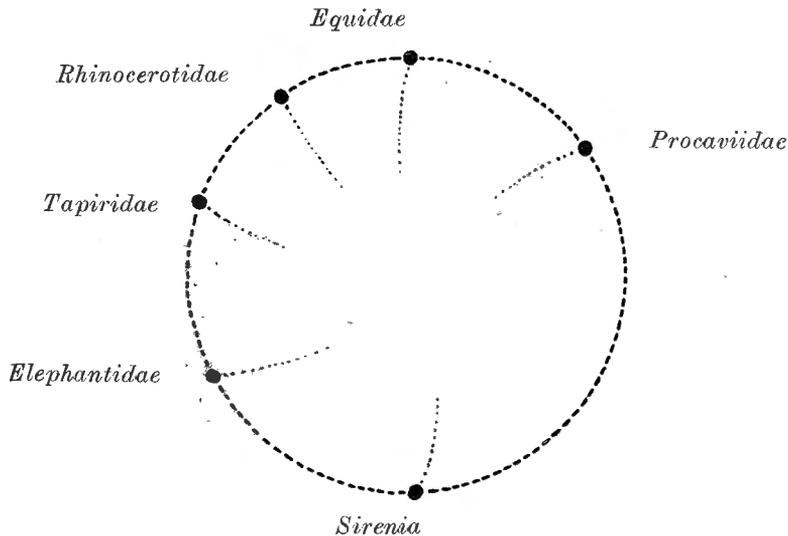


Fig. 17. — Schéma d'une coupe à travers le faisceau des lignées évolutives des *Mesaxonia*.

ments digitaux, la classification des Ongulés récents reçoit alors, conformément aux considérations exposées dans cette note, l'aspect suivant :

- Ungulata* — I. *Mesaxonia* — 1. *Equidae*.
 2. *Rhinocerotidae*.
 3. *Procaviidae* (23).

(23) Pour les bases de la division des *Procaviidae* en genres, et pour la classification des espèces, voir l'étude approfondie de H. HAHN (1934), où on trouvera aussi la bibliographie se rapportant à cette famille, et qu'il y a lieu de compléter par la citation des travaux de R. T. HATT (1933) et de A. BRAUER (1934).

4. *Tapiridae*.
 5. *Elephantidae*.
 6. *Manatidae*.
 7. *Halicoridae*.
- II. *Paraxonia* — A. Non-ruminantia.
8. *Hippopotamidae*.
 9. *Suidae*.
- B. Ruminantia (24).

(24) La classification des *Ruminantia* fera l'objet d'une note spéciale que nous nous proposons de publier plus tard.

OUVRAGES CONSULTÉS

- ABEL, O., 1928 (in: Max WEBER, Die Säugetiere, 2^{te} Aufl., 2^{ier} Band).
 — 1928 Das biologische Trägheitsgesetz. (*Biologia Generalis*, Bd. IV, pp. 1-102).
 — 1929. Paläobiologie und Stammesgeschichte. (Jena, G. Fischer).
- BLAINVILLE, H. M. DUCROTAY DE, 1839-1864. Ostéographie des Mammifères. (Paris, Baillière).
- BRAUER, A., 1934. Ueber die zur Unterscheidung der Arten der *Procaviiden* wichtigen Merkmale. (*Zeitschr. f. Säugetierkunde*, Bd. 9, pp. 198-206).
- FLOWER, W. H., and LYDEKKER, R., 1891, An Introduction to the study of Mammals living and extinct. (London, Adam and Ch. Black).
- FORSTER, A., 1934. L'articulation temporo-maxillaire chez les Ruminants (Mouton, Chèvre, Bovins) et les Solipèdes (Cheval). Etude d'Anatomie comparée. (*Arch. d'Anat., d'Histol. et d'Embr.*, Tome XVIII, pp. 327-371; Strasbourg).
- GERVAIS, P., 1855. Histoire Naturelle des Mammifères. (Paris, Curmer).
- GREGORY, W. K., 1910. The orders of Mammals. (*Bull. of the Amer. Mus. of Natur. Hist.*, New York, vol. 27).
 — 1934. A Half Century of Trituberculy. The Cope-Osborn theory, etc. (*Proc. of the Amer. Philos. Soc.*, Philadelphia, vol. 73, pp. 169-317).
- HAHN, H., 1934. Die Familie der *Procaviidae*. (*Zeitschr. f. Säugetierkunde*, Bd. 9, pp. 207-358).
- HATT, R. T., 1933. An Annotated Catalogue of the Hyracoidea in the American Museum of Natural History, with a Description of a New Species from the Lower Congo. (*American Museum Novitates*, N° 594, 13 pp.).
- KRUMBÖGEL, I., 1931. Das sog. Kompensationsgesetz Goethes betr. Korrelation von Kopfwaffen und Oberzähnen. (*Zeitschr. f. Säugetierk.*, Bd. 6, pp. 186-202).
- OSBORN, H. F., 1907. Evolution of Mammalian Molar Teeth. (*New York, The Macmillan Co.*).
- SIMPSON, G. G., 1931. A New Classification of Mammals. (*Bull. Amer Mus. of Natur. Hist.*, vol. 59, pp. 259-293).
- STEHLIN, H. G., 1910. Die Säugetiere des schweizerischen Eocäns. (*Abhandl. Schweiz. paläont. Geselsch.*, Bd. 27).
- STEINER, H., 1935. Beiträge zur Gliedmassentheorie: Die Entwicklung des Chiropterygium aus dem Ichthyopterygium. (*Revue Suisse de Zoologie, Genève, Tome 42*, pp. 715-729).
- THOMAS, O., 1892. On the species of the Hyracoidea. (*Proc. Zool. Soc. London*, pp. 50-76).
- WEBER, Max, 1928. Die Säugetiere. (2^{te} Auflage, Jena, G. Fischer).