pourpre, amarante, cramoisi, brun, violet et ardoise. Ces variétés sont pour la plupart unicolores, mais d'autres sont panachées, striées (les variétés dites italiennes), marbrées, ombrées, oculées, étoilées, marginées, bordées.

Rien n'égale dans nos jardins d'agrément ces tapis multicolores, jetés là dans le frais gazon, ou tendrement embrassés par des bordures protectrices. Les différentes teintes frappent l'œil comme les sons d'une mélodieuse chanson charment l'ouïe. Parmi tous ces parterres fleuris je n'en connais guère qui me soient plus sympathiques que ceux précisément où règne en maîtresse la Verveine.

Son aspect nous rappelle des jours de bonheur, où le cœur battait à l'unisson de tout ce qui est beau, des temps heureux, où, aux heures de loisir, on fut encore porté à puiser des sujets d'inspiration chez l'auteur de «Le vase brisé» et autres poètes fervents du genre gracieux et sentimental.

L'évolution morphologique de la dentition chez les Mammifères Placentaires (1).

Excellence, Mesdames, Messieurs,

La morphologie dentaire des Mammifères est certainement l'une des questions les plus importantes de l'anatomie comparée. Son importance tient à deux faits: tout d'abord, en raison de la dureté exceptionnelle de leurs tissus, les dents sont les seuls vestiges de beaucoup de formes disparues, c'est dire le grand rôle qu'elles jouent en Paléontologie; d'autre part, comme Cuvier l'a dit, les dents sont, peut-être, les organes du corps qui nous renseignent le mieux sur l'organisation générale et le mode de vie d'un animal. Pour ces deux raisons principales, il n'y a pas de sujet qui ait fait plus écrire, qui ait sollicité, je crois, plus d'efforts de synthèse. Les recherches sur la dentition ont abouti a un certain nombre de théories que l'on peut ranger sous deux chefs: celui de la concrescence et celui de la trituberculie, mais aucune d'elles n'atteint, semble-t-il, le rôle qu'elle se propose. Tout d'abord, bien qu'elles visent à

(1) Conférence faite le 23 novembre 1934, à la séance de rentrée de l'Institut Grand-Ducal de Luxembourg. Voir à ce sujet: **Friant M.** Contribution à l'étude de la différenciation des dents jugales chez les Mammifères. Essai d'une théorie de la dentition. *Public. Mus. National Hist. nat.* 1933, et **Anthony R.** Une nouvelle théorie de la dentition mammalienne, la Multituberculie. *Revue Scientifique*, 10 Fév. 1934.

être un enchaînement de faits et y parviennent, en quelque mesure, aucune d'elles n'est explicative. Quand Röse, Bolk et d'Eternod, dans la théorie de la concrescence, disent qu'il y a fusion d'éléments dentaires originels, à un moment de l'évolution, ils ne font pas entrevoir les causes susceptibles d'avoir provoqué de telles réunions. De même, dans la théorie tritubercu-laire (presque universellement adoptée par les Paléontologistes), lorsque Cope et Osborn disent que les cuspides s'ajoutent par bourgeonnement au cône dentaire primitif, ils n'indiquent pas pour quelle raison ce bourgeonnement s'est produit en un point de la dent plutôt qu'en un autre pour aboutir aux formes diverses et compliquées que l'on constate. Ces théories manquent donc de la qualité première qu'elles devraient avoir.

De plus, aucune de ces théories ne tient compte de l'ensemble des faits connus, n'essaie d'épuiser l'ensemble des moyens d'information. C'est ainsi que la théorie de la concrescence se base uniquement sur des constatations embryologiques, négligeant tout à fait les données de l'anatomie comparée, tandis que la théorie tritubercu-laire, considérant à peu près uniquement les faits paléontologiques, néglige tout à fait l'embryologie, aussi est-elle incapable d'expliquer la dentition de nombreux groupes mammaliens: celle des Multituberculés, des Proboscidiens, des Ruminants, des Rongeurs, des Edentés, par exemple.

Enfin, la théorie tritubercu-laire, qu'il faut spécialement considérer puisqu'elle est, aujourd'hui, presque universellement acceptée, repose sur deux erreurs capitales. La première, c'est que l'évolution s'est toujours poursuivie du simple au complexe. Or, un grand nombre de faits nous prouve que l'évolution est, au contraire, très souvent, sinon le plus souvent, régressive. C'est cette idée préconçue qui a amené les tritubercu-listes à faire dériver l'ensemble des formes dentaires qu'on observe d'un type originel toujours simple, que ce soit une dent haplodonte, comme on le pensait autrefois, ou que ce soit une dent à trois tubercules comme l'admettent, aujourd'hui, les néotritubercu-listes. C'est, ensuite, la confusion qu'elles établissent entre les termes primitif et ancien. Lorsqu'on dit d'une disposition anatomique qu'elle est primitive, on interprète cette disposition, on émet à son sujet une conclusion de comparaison; lorsqu'on dit d'un organisme qu'il est ancien, on se borne à constater un fait; chacun sait qu'à l'époque actuelle, de même qu'à des époques géologiques très anciennes, on rencontre, à

côté des formes primitives, d'autres formes qui semblent résulter d'une longue évolution. Il ressort de tous les exposés des trituberculistes qu'un animal n'est considéré comme primitif qu'à la condition d'être très ancien.

Avant d'aborder le sujet de l'évolution dentaire mammalienne, il n'est peut-être pas inutile de rappeler quelques généralités sur la dentition.

I. — Les différentes sortes de dents.

Les dents d'un Mammifère adulte peuvent se diviser, à un point de vue très général, en deux groupes:

1° Les *dents labiales,* situées à l'ouverture de la bouche, qui se trouvent en rapport avec les lèvres: ce sont, tout à fait en avant, les incisives (dents préhensiles), puis, leur faisant suite en arrière, les canines (une seule par hémi-mâchoire), dents lacératrices.

2° Les *dents jugales* (ce terme étant la traduction littérale de l'expression anglaise «cheek-teeth»), situées vers le fond de la bouche, sont essentiellement masticatrices. Elles comprennent elles-mêmes: d'une part, et, jusqu'à un certain point, les prémolaires, situées le plus en avant, et faisant transition à tous les égards entre les dents labiales et les molaires; elles succèdent, comme les incisives et les canines de l'adulte, à des dents de première dentition (dents de lait, dents transitoires); d'autre part les molaires vraies, de l'adulte, qui ne sont pas précédées d'autres dents.

Ces deux sortes de dents, labiales et jugales, sont d'aspect très différent, tandis que les dents labiales sont simples et unicuspidées, en général, les dents jugales sont, au contraire, complexes, présentant de nombreuses cuspides; ces différences de forme correspondent, on le conçoit, à leurs différences de fonctions. Ce sont surtout les dents jugales qui, en raison de leur morphologie complexe, doivent être expliquées; comme toutes les théories dentaires, la théorie que je vais exposer n'envisage que les dents jugales.

II. — L'élément le plus important pour l'interprétation des formes dentaires, le mode de réunion des cuspides.

Ce qu'il faut surtout envisager dans la morphologie dentaire, ce n'est pas tant la forme des cuspides que leur disposition sur la couronne dentaire que l'on ne peut étudier et comprendre que par le développement embryologique.

La dent commence à se calcifier au niveau d'un certain nombre de points bien définis; ces points de calcification dentaire se trouvent toujours situés au sommet des cuspides, les pre-

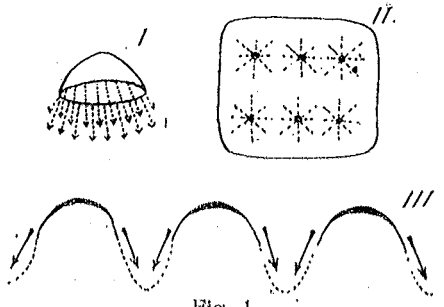


Fig. 1.

Schéma destiné à expliquer la formation, l'accroissement et la réunion des cuspides.

I. Une cuspide en voie d'accroissement (en perspective); les flèches indiquent les directions suivant lesquelles elle s'accroît.

II. Face triturante d'une molaire dont les cuspides se calcifient du centre vers la périphérie.

III. Coupe longitudinale d'une série de cuspides en voie d'accroissement et de réunion. En même temps qu'elles s'accroissent du centre à la périphérie, les cuspides augmentent d'épaisseur dans leur région apicale.

miers points qui apparaissent au cours de l'évolution ontogénique étant placés au niveau des cuspides les plus élevées. A partir de ces centres de calcification qui s'étendent en formant un cône plus ou moins surbaissé (la cuspide elle-même), se constitue la couronne par réunion progressive des diverses cuspides, la racine ne se développant que plus tard. C'est le mode de réunion des cuspides et l'ordre suivant lequel se font ces réunions qui sont surtout caractéristiques dans la morphologie dentaire.

Il est de règle fondamentale que, au niveau d'une couronne multicuspidée, les vallées intercuspidiennes les moins profondes correspondent aux réunions cuspidiennes les plus précoces et, inversement, les vallées les plus profondes correspondent aux réunions cuspidiennes les plus tardives.

III. — Les dents abrasées.

Les dents jugales, chez certains Mammifères (beaucoup d'Ongulés, la plupart des Rongeurs et tous les Probiscidiens actuels, par exemple), s'abrasent de très bonne heure, cette condition étant en rapport avec la croissance plus ou moins prolongée des dents un certain temps après l'éruption, tandis que, chez d'autres Mammifères, comme les Primates en général, les dents cessent de croître dès qu'elles sont sorties de leurs alvéoles; dans ces conditions, elles ne s'abrasent jamais, sinon dans l'extrême vieillesse.

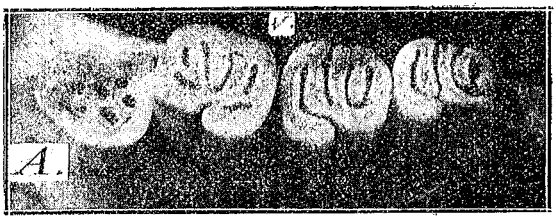


Fig. 2.

Dasyprocta aguti L. (Rongeur).

Série des dents jugales supérieures gauches (molaire temporaire et molaires définitives), à l'état abrasé. A, face antérieure, v, face vestibulaire ou externe. G. N. × 3, environ.

Toute dent normalement abrasée a toujours débuté par une couronne couverte de cuspides (parfois de crêtes, lorsque les cuspides se sont unies de très bonne heure dans un sens donné, comme chez beaucoup de Rongeurs). C'est une règle qui ne comporte aucune exception. Certains auteurs (Rémy Saint-Loup et Marett Tims) ont pu croire que les dents des Caviidés se constituaient tout abrasées parce qu'on les observe dans cet état dès la naissance et même bien avant la naissance, mais ceci est une erreur: les dents des Caviidés *(Dolichotis,* Cobaye) comme celles de tous les autres Mammifères, sont

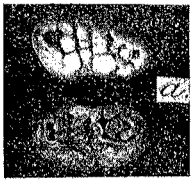


Fig. 3.

Dasyprocta aguti L. (Rongeur).

En haut: molaire temporaire inférieure droite cuspidée.

En bas: molaire temporaire inférieure droite légèrement abrasée.

cuspidées à l'origine, et, si elles sont déjà abrasées chez le fœtus, c'est que l'abrasion s'est produite «in utero» ainsi que j'ai pu l'observer. L'étude des dents abrasées ne peut fournir que des renseignements insuffisants, trompeurs même; c'est à l'état vierge qu'il convient d'étudier toutes les dents mammaliennes normalement abrasées.

IV. — Les types morphologiques de dents jugales.

La forme des dents jugales, des molaires principalement, est sous l'étroite dépendance des mouvements qu'accomplit la

mâchoire inférieure dans le plan horizontal. Il existe trois types de molaires:

1° *Le type bunodonte* (de βουνὸς, colline) est celui où les tubercules, dans leur ensemble, seraient à peu près égaux et séparés par des vallées intercuspidiennes d'égale profondeur, ce type correspondant à des mouvements du maxillaire inférieur également développés (ou presque) dans tous les sens du plan horizontal, c'est-à-dire dans le sens antéro-postérieur, et dans le sens de la latéralité. On remarquera que je prends le terme bunodonte dans un sens très différent de celui où on le prenait jusqu'ici. Il est, de plus, à noter que le type bunodonte est purement théorique, n'étant jamais exactement réalisé.

2° *Le type bélodonte* (de βέλος, flèche, trait) où les tubercules sont disposés en rangées longitudinales, antéro-postérieures, les vallées intercuspidiennes longitudinales étant plus profondes que les vallées transversales; ce type se rencontre chez les Ruminants, par exemple. Il correspond, en principe, à des mouvements de la mandibule surtout développés dans le sens de la latéralité.



Fig. 4.

Buffelus aequinoctialis Blyth. Buffle, jeune (Ruminant).
Portion antérieure de la mâchoire supérieure gauche présentant la série des molaires temporaires à l'état non abrasé. Le type bélodonte à deux tubercules externes et deux tubercules internes est particulièrement net au niveau des deux dernières molaires.

3° *Le type tœchodonte* (de τοῖχος, muraille) où les tubercules sont disposés en rangées transversales, les vallées intercuspidiennes transversales étant plus profondes que les vallées longitudinales (antéro-postérieures). Ce type se rencontre chez

les Rongeurs et les Proboscidiens, il correspond, en principe, à des mouvements de la mandibule particulièrement développés dans le sens antéro-postérieur.

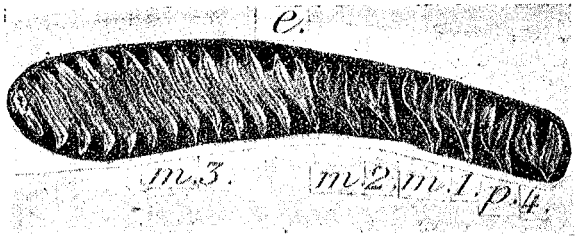


Fig. 5.

Hydrochœrus capybara Erxleb., Cabiai (Rongeur). Série des dents jugales supérieures droites (type tœchodonte).

Signalons, enfin, le type régressif des Carnassiers.

Il faut noter que le type bélodonte et le type tœchodonte avaient déjà été distingués autrefois (en 1893) par Forsyth Major, le plus considérable des adversaires de la tritubercule. Il appliquait au premier le terme de *tinotaxis* et au second celui de *chiastotaxis*. Entre ces divers types dentaires, il existe beaucoup de formes intermédiaires, et ceci peut s'expliquer par la diversité même des mouvements de mastication dans la série mammalienne.

V. — La marche probable de l'évolution de la dentition mammalienne.

Il n'est point, ici, question d'établir une phylogénie réelle, c'est-à-dire la descendance réelle d'un organisme d'un autre, ce qui est chose impossible en soi, et même, si les phylogénies étaient possibles, il serait inadmissible de vouloir en établir en se fondant sur une seule série d'organes. Nous allons essayer simplement de faire comprendre, avec quelques exemples, comment les choses ont pu se passer.

Quand on examine les molaires des Mammifères placentaires commençant, au début de l'Eocène, les divers grands phylums (Condylarthres, Créodontes, Insectivores, Primates, Rongeurs), on observe qu'elles présentent toutes le même type morphologique, à savoir: trois rangées longitudinales (externe, intermédiaire, interne) de tubercules, au maxillaire supérieur, et deux rangées seulement (externe, interne), au maxillaire

inférieur. Ces rangées sont formées de 2 tubercules, sauf la rangée interne qui, au maxillaire supérieur, n'en comporte parfois qu'un seul, l'antérieur, et où, parfois aussi, le tubercule postérieur, très réduit, semble comme se détacher des autres.

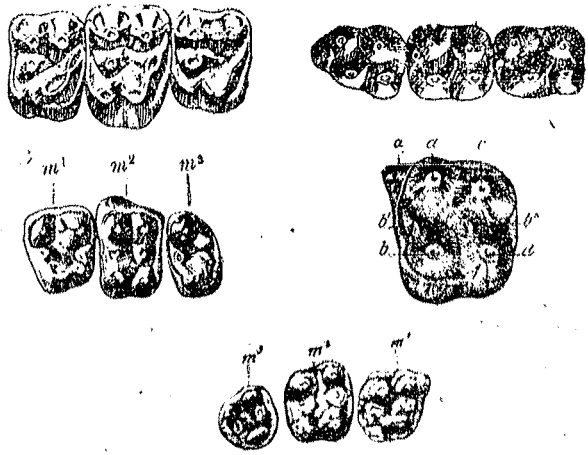


Fig. 6.

Molaires de quelques Mammifères primitifs de l'époque éocène.

En haut: **INSECTIVORE. Hyopsodus paulus** Leidy (Hyopsodontidé). Eocène (Bridger beds) du Wyoming. — A gauche: molaires supérieures droites. — A droite: molaires inférieures droites. L'avant est à droite. G. N. × 3 (d'après Zittel). Il convient de noter que le tubercule intermédiaire antérieur de M^1 est, ici, peu visible, bien qu'il existe toujours chez l'**Hyopsodus paulus.**

Au milieu:

A gauche: **CONDYLARTHRE: Protogonia puercensis** Cope. Eocène inférieur, Puerco, Nouveau Mexique. Molaires supérieures gauches. G. N. × $\frac{6}{5}$ (d'après Cope).

A droite: **EQUIDÉ. Hyracotherium leporinum** Owen (Hyracothériné), 2e molaire supérieure gauche. G. N. × 2 (d'après Zittel).

En bas: **CRÉODONTE: Arctocyon Gervaisi** Lemoine, Eocène inférieur, Cernay, près Reims. Molaires supérieures droites. G. N. (d'après Lemoine).

Les 2 tubercules intermédiaires des molaires supérieures alternent, en général, vers l'avant avec les tubercules externes et internes [sauf chez les Rongeurs primitifs, autant qu'il m'a été permis d'en juger *(Paramys delicatior* Leidy)], de plus, ils sont souvent un peu réduits de taille.

Ce type de dent jugale, à 3 rangées longitudinales de tubercules au maxillaire supérieur et à 2 rangées seulement

aux molaires inférieures, se rencontre nettement aussi, comme Forsyth Major l'a fait remarquer, chez des Mammifères non euthériens d'une époque très ancienne (secondaire, dès le Trias) les Multituberculés *(Tritylodon, Cimolomys .....)*, avec cette seule différence que les rangées de tubercules en comportent,



Molaires de Multituberculés.

En haut: **Cimolomys gracilis** Marsh. Crétacé supérieur, étage de Laramie (Wyoming). Molaire supérieure buno-bélodonte à trois rangées longitudinales de tubercules. G. N. × 3.

En bas: **Cimolomys nitidus.** Marsh. Crétacé supérieur (Wyoming). Molaire inférieure buno-bélodonte, à deux rangées longitudinales de tubercules. G.N. × 3. (D'après Marsh).

Fig. 7.

le plus souvent, un grand nombre, jusqu'à 7 ou 8. Chez quelques Multituberculés, le *Bolondon crassidens,* par exemple, la rangée intermédiaire a disparu aux molaires supérieures. On ne trouve plus de véritables Multituberculés au-delà des premières périodes de l'Eocène.

Tandis que chez les Mammifères euthériens du début de l'Eocène le type primitif des molaires se rapproche plutôt de la bunodontie, les vallées séparant les divers tubercules étant à peu près d'égale profondeur, chez les Multituberculés, ce type tend légèrement, au contraire, vers la bélodontie (buno-bélodonte), les vallées longitudinales étant un peu plus profondes que les vallées transversales.

Du type primitif des Mammifères placentaires de l'Eocène à 6 tubercules aux molaires supérieures (2 externes, 2 intermédiaires, 2 internes) et à 4 tubercules aux molaires inférieures

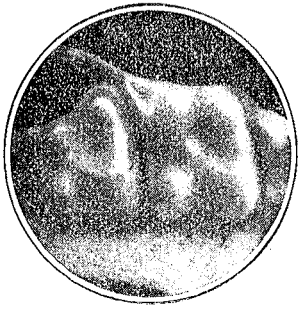


Fig. 8.

Erinaceus algirus Duv. Hérisson d'Algérie (Insectivore). Les deux premières molaires supérieures droites. L'animal étant jeune, la troisième molaire n'a pas encore fait éruption. G. N. × 3 environ.

(2 externes, 2 internes), il semble qu'il soit possible de faire dériver toutes les formes de molaires des Mammifères euthériens. Il faut noter que, le plus souvent, les tubercules intermédiaires, dans beaucoup de groupes, diminuent d'importance au cours de l'évolution, disparaissent même, et ce n'est plus que chez des formes archaïques comme le Gymnure ou le Hérisson, par exemple, qu'on en trouve encore des traces à l'époque actuelle.

L'évolution dentaire s'est produite dans plusieurs directions.

1° *Modifications immédiates du type primitif.*

Le type primitif se maintient chez beaucoup d'Insectivores et de Primates, mais, alors, il subit, le plus souvent, des régressions ou des complications secondaires. Chez les Erinacéidés, parmi les Insectivores, par exemple, les tubercules intermédiaires des molaires supérieures disparaissent progressivement en commençant par l'antérieur, c'est ainsi que le *Palerinaceus* de l'Oligocène n'a plus que 4 tubercules, 2 externes et

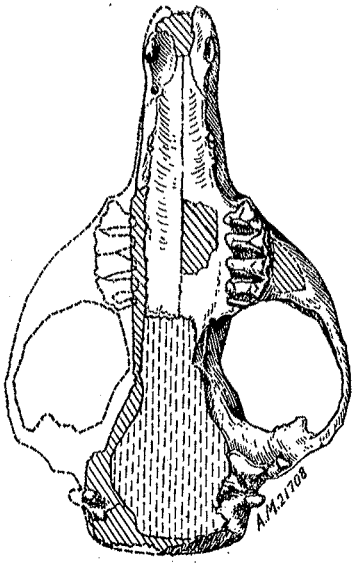


Fig. 9.

Zalambdalestes Lechei Gregory. Type. G. N. × 2 (d'après Gregory W. K. et Simpson G. G. Cretaceous mammal skulls from Mongolia. *Amer. Mus. nov.* oct. 1926). Type tritubercule.

2 internes, au niveau de ses molaires supérieures 1 et 2. Chez d'autres, au contraire, il se produit une réduction du tubercule interne postérieur et la dent devient trituberculaire, tendant

ainsi à un type sectorial régressif dont l'apparition paraît avoir été très précoce.

Il va de soi que ces modifications ne suivent pas exactement l'ordre d'apparition des espèces tel qu'il se présente à nous, ce que les lacunes de notre documentation paléontologiques suffiraient à expliquer.

2° Série bélodonte.

Le type bélodonte est déjà faiblement indiqué chez les *Multituberculés* mésozoïques. Mais il est très net chez tous les *Ruminants*.

C'est peut-être à ce type aussi qu'il convient de rattacher le type dentaire régressif des *Carnassiers*. Chez l'Ours, les molaires présentent deux crêtes très nettes, l'une externe, l'autre interne.

Il semble que la morphologie particulière de la dentition des Carnassiers plus évolués puisse s'expliquer par les mouvements de la mandibule qui deviennent uniquement verticaux. Chez les *Canidés*, la rangée interne de tubercules diminue progressivement d'importance à l'un et l'autre maxillaires, au niveau de la carnassière (P^4 et M^1). Cette régression est encore plus accusée chez les *Félidés*, et elle s'exagère chez les *Carnassiers pinnipèdes* où les dents jugales se simplifient encore, tendant vers le type haplodonte.

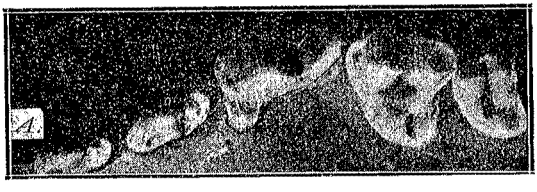


Fig. 10.

Canis familiaris L. Chien domestique (Carnassier).
Série des dents jugales supérieures, pour montrer la disparition presque complète de la rangée linguale de tubercules au niveau de P^4, la carnassière. Les molaires 1 et 2 sont à 3 rangées longitudinales de tubercules.

Ce type est aussi complètement réalisé chez les *Cétacés* du groupe des Delphinidés dont on connaît la réduction extrême de tout l'appareil masticateur.

L'étude particulière de la dentition des Carnassiers et des Cétacés permettrait, à elle seule, de se rendre compte que la théo-

rie trituberculaire voit à l'envers la succession des phénomènes. Partant de ces deux principes erronés que les dispositions primitives sont toujours celles que l'on constate chez les animaux les plus anciens et que l'évolution s'est toujours poursuivie du simple au complexe, négligeant aussi le fait inconstable des lacunes de nos connaissances paléontologiques, elle prend pour primitifs les types dentaires qui sont, au contraire, le résultat d'une longue évolution régressive, en rapport avec une adaptation particulière.

3° *Série tœchodonte.*

La tœchodontie est surtout caractéristique des Proboscidiens et des Rongeurs.

Chez les Proboscidiens, elle est certainement précédée d'un stade bélodonte, on en voit nettement des traces au niveau de toutes les dents jugales des Mastodontes: c'est le sillon médio-longitudinal de la couronne des molaires du *Palaeomastodon,* du *Tetrabelodon,* du *Mastodon* et du *Dibelodon.* Chez les Eléphants, si ce sillon n'est plus visible, même à la surface de la dent vierge, il apparaît nettement encore du côté de la cavité pulpaire, rappelant les deux rangées primitives de tubercules.



Fig. 11.

Tetrabelodon (Tetralophodon) longirostris Kaup (Proboscidien). Miocène supérieur d'Eppelsheim. 3e molaire temporaire supérieure (M t4). G. N. $\times \frac{1}{2}$.

En ce qui concerne les Rongeurs, on voit nettement la tœchodontie s'établir au cours de l'évolution chez les *Sciu-*

roïdes par union transversale des tubercules primitifs (6 tubercules aux molaires supérieures, 4 aux molaires inférieures).



Fig. 12.

Loxodonta africana Blum. Eléphant d'Afrique.(Proboscidien). 3e molaire inférieure en évolution vue par la face radiculaire, pour montrer, à l'intérieur de la cavité pulpaire, la trace de la bélodontie originelle à deux rangées de tubercules (sillon longitudinal). G. N. $\times \frac{1}{2}$ environ.

La molaire tœchodonte peut se simplifier par fusion des tubercules constituant chacune des lames transversales, c'est le cas chez les Oryctéropidés.

Ce sont surtout les complications secondaires qui caractérisent la série tœchodonte. Tout d'abord, on observe la multiplication des lames transversales aux dépens du cingulum: primitivement au nombre de deux, elles atteignent, chez les Rongeurs, le nombre de cinq pour l'*Hystrix,* de sept pour le *Dasyprocta,* de treize pour l'*Hydrochœrus*. Chez les Proboscidiens, on peut suivre l'évolution de ce caractère: le nombre de lames augmentant au cours des âges: il est de deux chez le *Mœritherium* et passe à trois au niveau de la 1re molaire des Tétrabélodontes du sous-genre *Tripholodon*. Cette évolution numériquement progressive se poursuit chez les Stégodontes et les Eléphants, où on voit les lames atteindre le nombre de vingt et plus au niveau de la dernière molaire de l'*Elephas primigenius* Blum. et de l'*Elephas indicus* Cuv. Il y a aussi production de cuspides secondaires à l'intérieur des vallées chez les Mastodontes, par exemple, et de même chez les Suidés *(Phacochœrus)*. C'est enfin la décomposition en un grand nombre de tubercules des crêtes originellement biscupidées.

Je n'irai pas plus loin dans l'exposé de cette conception de l'évolution dentaire, comptant revenir sur les problèmes particuliers qu'elle soulève au cours des études que j'ai entreprises concernant les divers groupes mammaliens.

Dr M. FRIANT
Professeur à l'Ecole d'Anthropologie de Paris.