SUR LE TYPE PRIMITIF

DES

MOLAIRES PLEXODONTES DES MAMMIFÈRES

PAR

FLORENTINO AMEGHINO[1].

La plus grande partie des mammifères placentaires, et spécialement les ongulés, se distingue par ses molaires plexodontes, c'est-à-dire à couronne compliquée et possédant chaque dent plus d'une racine.

L'origine de cette denture a été expliquée par deux théories complètement différentes, celle de la complication graduelle et celle de la fusion. D'après la première, les molaires plexodontes seraient le résultat d'une complication progressive de la dent simple et conique primitive des reptiles. Selon la deuxième, ces mêmes dents seraient le résultat de la fusion des germes ou embryons dentaires de plusieurs dents simples; c'est cette dernière théorie que je défends depuis une quinzaine d'années.

Dans un mémoire que j'ai publié il y a près de trois ans[2] j'ai démontré que la théorie de la trituberculie, contrairement à ce que l'on prétendait, ne concordait pas avec les faits que nous fournit l'embryologie, la paléontologie et la morphologie générale de la denture des mammifères; j'ai prouvé aussi que la triconodontie et la trituberculie, au lieu d'être des stades conduisant aux formes des molaires plus compliquées, ne sont au contraire que le résultat de la simplification de ces dernières. Ce n'est qu'après avoir publié ce travail que j'ai appris que le distingué paléontologiste M. Forsyth

---

1 Traduit des *Proceedings of the Zoological Society of London*, a. 1899, p. 555-577. Je crois que l'insertion de ce mémoire dans les *Anales del Museo Nacional* pourra être utile pour ceux qui suivront les travaux que je compte publier sur des questions relatives au même sujet.

2 F. Ameghino, *Sur l'évolution des dents des mammifères*, in *Bol. Ac. Nac. de Cienc.*, t. xiv, p. 381 á 517, a. 1896.

Major avait exposé dans ces mêmes *Proceedings* des idées assez semblables aux miennes.

Maintenant, comme complément de mon étude antérieure, je vais essayer de déterminer le type le plus primitif que l'on puisse aujourd'hui reconnaître dans la couronne des molaires inférieures plexodontes des mammifères. Je m'occuperai des molaires supérieures dans un autre travail.

Avant tout je dois dire quelques mots sur les termes dont je fais usage pour qu'on puisse me comprendre. Je reconnais dans la denture:

1° Les molaires caduques (molaires de lait) et les molaires persistantes (vraies molaires) représentant ensemble la *première série*, la plus ancienne aussi bien au point de vue embryologique qu'au point de vue paléontologique.

2° Les molaires de remplacement (prémolaires) qui représentent *la deuxième série* (d'origine plus récente) qui reste toujours incomplète.

Les dents en arrière des canines, nous les désignons avec leur numéro d'ordre de 1 à 7, car elles sont parfaitement homologues dans les placentaires et dans les marsupiaux, avec la seule différence que quelques dents peuvent appartenir à la première série chez certains genres (exemple la 4e des marsupiaux), et à la deuxième série chez d'autres (exemple la 4e des placentaires).

Chaque molaire inférieure compliquée présente deux lobes, un antérieur et l'autre postérieur, et six pointes ou denticules, trois à chaque lobe. Selon les auteurs de la théorie de la trituberculie, ces denticules auraient apparu l'un après l'autre à travers les âges géologiques, et ils donnent à chaque denticule un nom différent. Ces noms, avec une désinence distincte pour les molaires des deux mâchoires, ajoutés à ceux encore différents des mêmes denticules dans les molaires de remplacement, à ceux des lobes selon leur forme, à ceux des colonnes (styles) et des crêtes (lophs) etc., constituent une terminologie tellement compliquée qu'elle reste absolument inintelligible pour tous ceux qui n'en ont pas fait une étude approfondie; cela décourage beaucoup de personnes qui désireraient s'initier dans l'étude de la paléontologie. En outre ces noms répondent à des homologies souvent incertaines et parfois préconçues.

Je ne ferai usage que des noms anciens et vulgaires qui désignent ces différentes parties d'après leur position. Toute molaire plexodonte complète porte un lobe antérieur et un lobe postérieur,

chaque lobe avec trois denticules. Les trois denticules du lobe antérieur sont: le médian antérieur, l'antérieur externe et l'antérieur interne; les trois denticules du lobe postérieur sont: le médian postérieur, le postérieur externe et le postérieur interne.

D'après la théorie de la complication graduelle, ces molaires à six denticules devraient appartenir aux mammifères les plus récents. Or je vais démontrer que le type plexondonte est le plus ancien et le point de départ des différentes formes de molaires compliquées de tous les mammifères avec la seule exception des monotrèmes, des édentés et des cétacés.

Pour établir l'ancienneté de ce type je vais me servir des nombreux matériaux paléontologiques fournis par les terrains crétacés et des premiers temps tertiaires de l'Argentine. Je tâcherai d'être aussi bref que possible.

Les plus anciens mammifères fossiles de l'Argentine viennent des grès bigarrés qui en Patagonie se trouvent au-dessous de la formation guaranienne à Dinosauriens gigantesques. Le genre qu'on connaît le mieux, récemment découvert, est le *Proteodidelphys praecursor* Amg., dont la mandibule inférieure grossie 3 fois est représentée par la fig. 1. L'*Eodidelphys* et le *Microbiotherium* du crétacé supérieur et de l'éocène relient ce genre aux Didelphydés

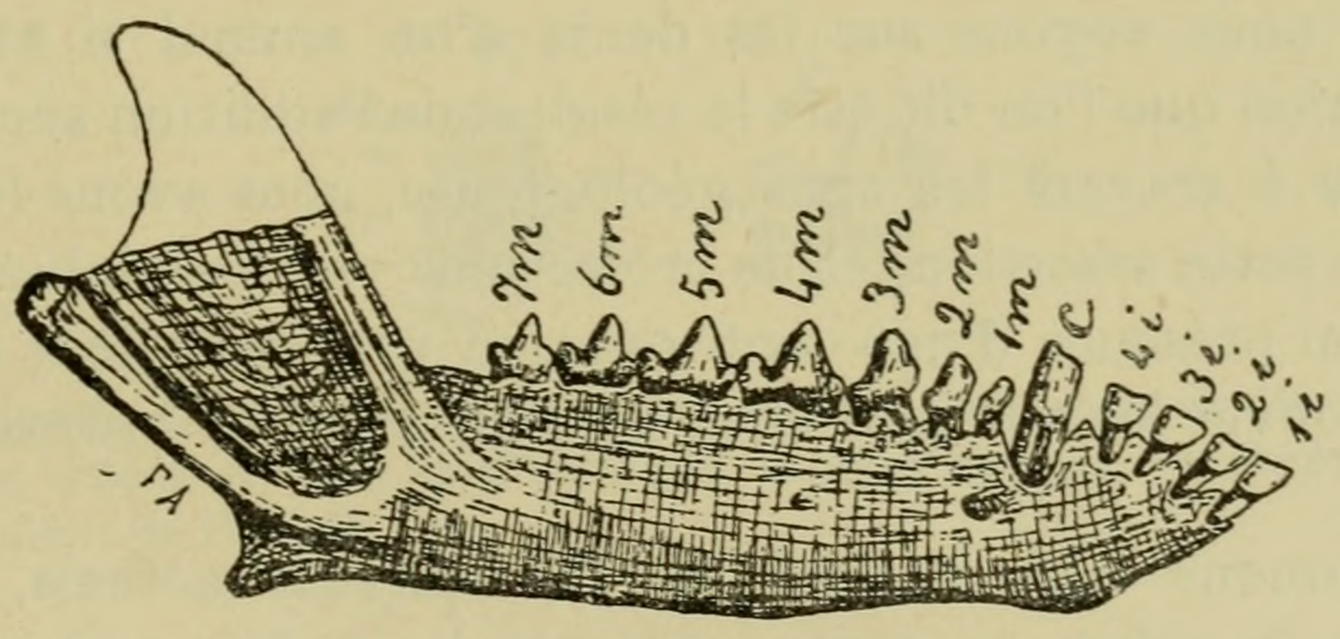

Fig. 1. *Proteodidelphys praecursor*. Branche mandibulaire droite, vue par la face externe, grossie de trois diamètres. Crétacé inférieur (grès bigarrés) de Patagonie.

actuels de sorte que le *Proteodidelphys* représente la plus ancienne souche de ce groupe; il a aussi de grands rapports avec le *Paurodon* Marsh et autres genres alliés propres du Jurassique supérieur de l'Amérique du Nord.

La figure 2 représente la sixième molaire inférieure droite de *Proteodidelphys*, *a* vue par le côté externe et *b* vue d'en haut (grossie 8 fois). Il est facile de voir que cette dent est constituée par les deux lobes et les six denticules mentionnés plus haut, que nous désignons avec les lettres suivantes, les noms entre parenthèse étant ceux de la nomenclature de Osborn :

ma, médian antérieur (paraconid)
ae, antérieur-externe (protoconid)
ai, antérieur-interne (metaconid)
pe, postérieur externe (hypoconid)
pi, postérieur interne (entoconid)
mp, médian postérieur[1] (hypoconulid)

Sur le côte externe du lobe antérieur de la même dent on voit aussi un petit bourrelet d'émail ou *cingulum* dentaire (fig. 2 *a*, *c*) dont je crois utile de signaler la présence.

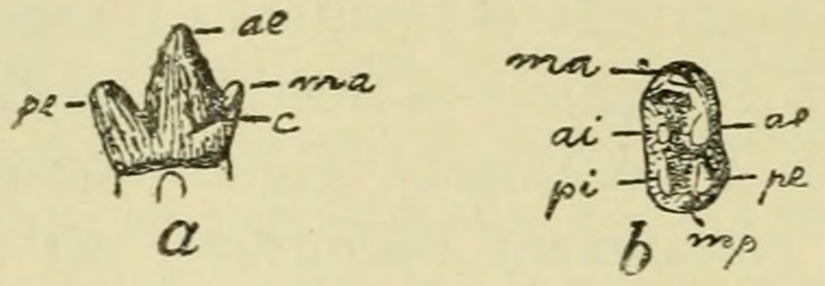

Fig. 2. *Proteodidelphys praecursor*. Sixième molaire inférieure du côté droit, grossie de huit diamètres, *a*, vue par la face externe; *b*, vue d'en haut. Crétacé inférieur (grès bigarrés) de Patagonie.

Quand nous voyons sur les dents d'un animal si ancien une complication que l'on dit être le résultat de l'addition successive de denticules à travers les âges géologiques, nous avons le droit de douter de cette assertion, et de croire plus vraisemblable que nous sommes en présence d'une conformation primitive dont nous pouvons retrouver les vestiges chez presque tous les ordres de mammifères.

Mentionnons tout d'abord les Didelphydés actuels, dont les molaires non usées non seulement sont à six tubercules, mais en outre ces éléments présentent la même disposition que chez *Proteodidelphys* et avec le lobe antérieur montrant aussi le même bourrelet d'émail *c*. *Chez ces animaux cette complication n'est donc pas récente, sinon un héritage de leur plus ancien antécesseur connu.*

---

[1] Ce tubercule est d'habitude très petit et sur les petites formes on ne peut le distinguer qu'à l'aide d'une forte loupe. Il perd son indépendance de bonne heure en se fusionnant, soit avec le tubercule *pi*, soit avec le *pe*, ce dernier cas étant le plus fréquent.

Le *Proteodidelphys* est un représentant de la famille des *Microbiotheridae;* dans nos différents travaux nous avons eu l'occasion de démontrer que cette famille constitue la souche non seulement des *Didelphydae,* mais aussi des *Sparassodonta,* des *Dasyuridae,* des *Creodonta,* des *Insectivora* et des *Carnivora.*

Les molaires inférieures de ces différents groupes ne sont généralement que de légères modifications de celles de *Proteodidelphys.* Chez les Microbiothéridés éocènes les modifications sont insignifiantes. Les molaires des Sparassodontes crétacés conservent encore les vestiges de tous les denticules qui se trouvent réduits chez leurs descendants éocènes par la disparition du tubercule *ai,* ou sa fusion avec *ae,* suivie de l'atrophie du lobe postérieur et des tubercules correspondants. On observe la même chose chez les Dasyuridés d'Australie, le denticule *ai* s'étant conservé chez *Dasyurus* et ayant disparu chez *Thilacynus.* On sait que la forme à six denticules, caractéristique des Didelphydés, se présente chez la plupart des genres du groupe des Créodontes *(Palaeonictis, Proviverra, Myacis,* etc.) qui sont les antécesseurs des Carnassiers et cette forme persiste dans beaucoup de ces derniers, spécialement chez les Procyonidés vivants *(Procyon, Nasua)* et fossiles *(Cyonasua),* chez les anciens Canidés *(Cynodon)* et Ursidés, chez les Viverridés, etc.

Chez quelques genres de Carnassiers, cette forme n'a presque pas subi de modifications sensibles; en examinant la première molaire inférieure de *Cyonasua* (fig. 3) on reste surpris de sa parfaite res-

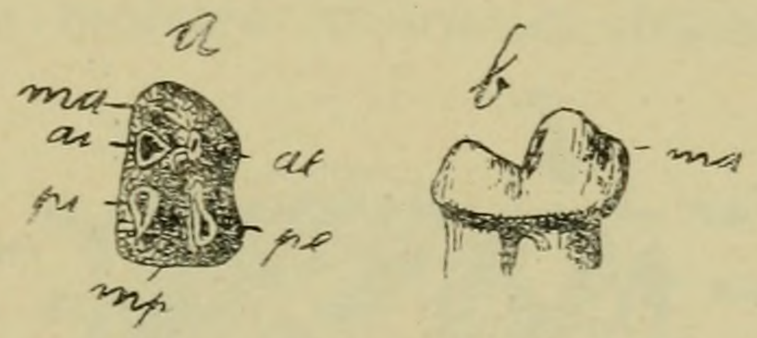

Fig. 3. *Cyonasua argentina.* Cinquième molaire inférieure droite de grandeur naturelle; *a,* vue d'en haut et *b,* vue par la face externe. Oligocène supérieur (mésopotamien) de Paraná.

semblance avec la dent correspondante de *Proteodidelphys* et *Didelphys.* On la retrouve encore chez beaucoup d'Insectivores (Talpa, Tupaidés, Soricidés, etc.), et aussi dans les Chiroptères, particulièrement chez les Vespertilionidés qui sont les plus nombreux et les plus anciens. Dans tous ces groupes, les molaires ne diffèrent de celles de *Proteodidelphys* que dans le plus ou moins de développement du denticule *ma,* dans la suppression du denticule

ai ou sa fusion avec *ae*, et dans le degré de simplification du lobe postérieur.

Une autre branche issue également des *Microbiotheridae* les plus primitifs est celle des Marsupiaux diprotodontes, comprenant les *Multituberculata* éteints de l'hémisphère nord et de l'Argentine, les nombreux *Paucituberculata* de l'Amérique du Sud et les Diprotodontes d'Australie *(Hypsiprymnoïdea)*. Leur type le plus primitif est celui des *Garzonidae*. Les molaires inférieures de *Garzonia* ou d'*Halmariphus* (fig. 4) ne se distinguent de celles

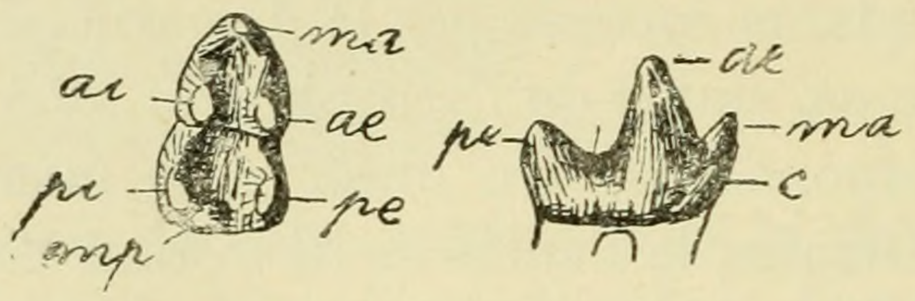

Fig. 4. *Halmariphus didelphoides*. Cinquième molaire inférieure droite, grossie de huit diamètres. *a*, vue d'en haut, et *b*, vue par la face externe. Eocène supérieur (santacruzien) de Patagonie.

des Didelphydés par aucun caractère essentiel; ces dents présentent les six denticules de celles de *Proteodidelphys* avec une disposition presque égale et avec le même *cingulum* externe *c*. Quelques espèces s'éloignent un peu de cette forme par le déplacement en dedans des deux denticules médians antérieur et postérieur de sorte que chaque molaire porte une file de quatre denticules sur le bord interne, comme on l'observe sur les molaires d'une espèce

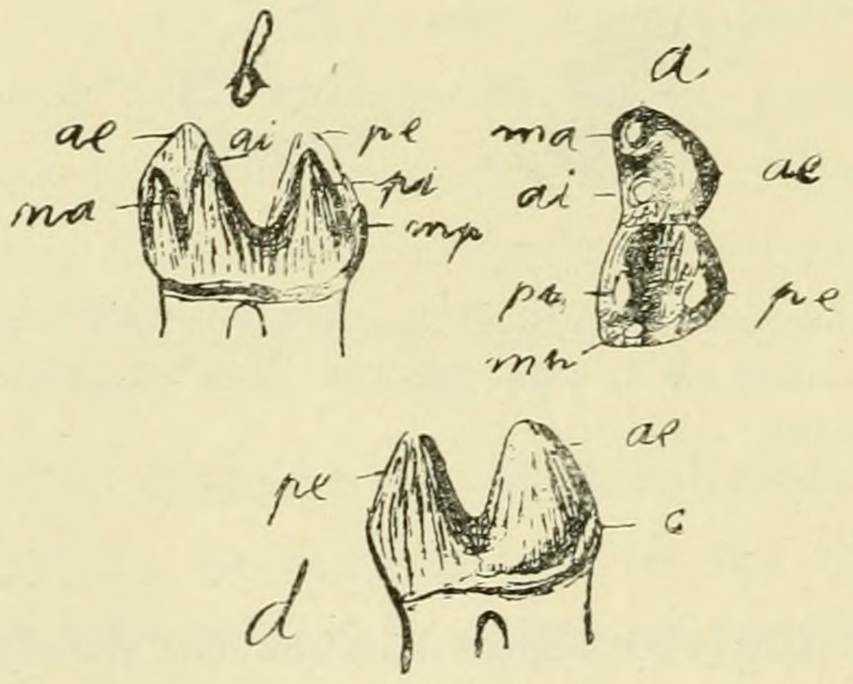

Fig. 5. *Halmariphus (Pseudhalmariphus) guaraniticus*. Cinquième molaire inférieure droite, grossie de huit diamètres. *a*, vue d'en haut, *b*, vue par la face interne et *d*, vue par la face externe. Crétacé le plus supérieur (pyrothérien) de Patagonie.

crétacée d'*Halmariphus* ou d'un genre voisin *(Pseudhalmariphus)* (fig. 5). Chez les Epanorthidés, les tubercules pairs *ae*, *ai* et *pe*, *pi*,

sont reliés formant deux crêtes transversales peu accentuées. Les Diprotodontes un peu plus modernes des gisements de Paraná *(Zygolestes)* présentent les mêmes crêtes encore plus accentuées, et elles sont encore plus développées dans le genre actuel de l'Amérique du Sud nommé par M. O. Thomas *Coenolestes:* les molaires ont acquis la même forme de celles des Diprotodontes de l'Australie; ces derniers sont les descendants de ceux qui dans les temps passés habitaient l'Argentine. L'état multituberculé des molaires des Diprotodontes fossiles de l'hémisphère nord est le résultat du dédoublement des tubercules des molaires des *Paucituberculata.* Les fossiles crétacés et éocènes de l'Argentine montrent toutes les formes intermédiaires entre les Multituberculés et les Paucituberculés; parmi ces formes il y en a une, le *Mannodon* Amgh. dont les molaires présentent une complication absolument sur le même type de celle que présente la molaire classique de *Microlestes antiquus* figurée dans tous les traités de Paléontologie.

Sur les molaires des rongeurs crétacés de l'Argentine on reconnaît aussi la dérivation du type à six denticules.

Les Cavidés avec leurs molaires à deux prismes triangulaires ou en cœur et à base ouverte sont ceux qui s'éloignent davantage de la forme primitive: il paraît absolument impossible de découvrir sur ces molaires quelque chose de celles des Didelphydés. Pourtant, les nombreuses formes fossiles de cette ligne permettent de relier sans interruption les Cavidés actuels aux Eocardidés éocènes, et ces derniers aux Céphalomydés crétacés. La figure 6 montre la septième molaire inférieure droite de *Cephalomys*

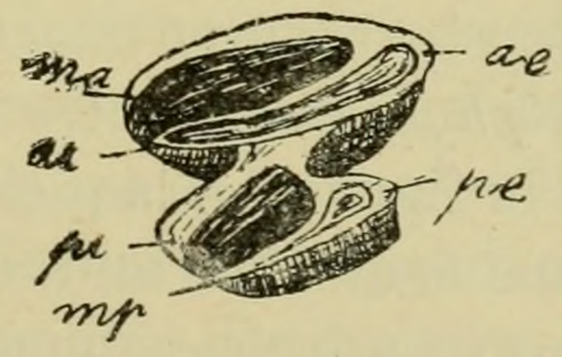

Fig. 6. *Cephalomys prorsus.* Dernière (m7) molaire inférieure droite, vue d'en haut et grossie de huit diamètres. Crétacé le plus supérieur (pyrothérien) de Patagonie.

prorsus grossie 8 fois; dans les deux lobes de cette dent il est facile de reconnaître les deux prismes de celles des Cavidés, mais en outre on y reconnaît aussi les six éléments correspondant aux six denticules primitifs, quoique avec une disposition un peu différente de la commune. Les trois denticules de chaque lobe

sont disposés en triangle, les deux externes *ae*, *pe* conservant leur position, mais les deux médians, antérieur *ma* et postérieur *mp*, sont confinés sur le bord interne. On voit une disposition un peu semblable sur les molaires de quelques Diprotodontes crétacés de la famille des Garzonidés, comme la molaire d'*Halmariphus (Pseudhalmariphus) guaraniticus* représentée sur la fig. 5. Cette concordance dans la disposition des éléments primitifs des molaires me paraît de nature à faire soupçonner que les rongeurs, dont l'origine est encore un mystère, pourraient représenter une branche latérale des Diprotodontes qui se serait séparée vers le milieu de l'époque crétacée.

J'ai hâte de passer aux ongulés, animaux qui, par leurs molaires, du moins ceux de l'époque actuelle, ne semblent pas avoir de relation avec les Didelphydés et leurs antécesseurs. Il n'en est pas pourtant ainsi. Dans un travail récent j'ai dit que dans le crétacé de l'Argentine tous les groupes d'ongulés présentaient dans la forme de leurs molaires une très grande ressemblance. Tous montrent la forme à six denticules; quand on ne l'observe pas à l'âge adulte on la voit dans le jeune âge.

Les Protérothéridés de l'Argentine, par leurs sabots ressemblant à ceux des chevaux, par leurs pattes tridactyles et même monodactyles, et par leurs molaires semblables à celles des Palaeothéridés, comptent parmi les plus caractéristiques et les plus spécialisés des ongulés. Leur plus ancien représentant connu est le *Deuterotherium distichum* du crétacé supérieur, dont la cinquième molaire inférieure droite qui ne fait que d'entrer en fonction est représentée vue d'en haut par la figure 7*a*. Cette dent montre les six denticules coniques et parfaitement séparés avec une disposition assez semblable à celle de *Proteodidelphys*, et en outre avec le *cingulum c* du côté externe visible sur la figure 7*d*, laquelle représente un échantillon déjà usé de la même dent. Pourtant, dans ce genre cette conformation n'était plus que transitoire comme l'indique la figure suivante 7*b* qui montre la même dent déjà usée vue par la couronne; nous y avons indiqué la place qu'y occupaient les éléments primitifs avec les lettres correspondantes, mais les denticules ne sont plus reconnaissables, et sans connaître la dent non encore usée on ne pourrait pas soupçonner que son point de départ est presque absolument égal à la forme que présente la même dent des Didelphydés et de *Proteodidelphys*. Cette dernière figure (7*b*) nous montre l'origine des molaires semblables caractéristiques d'un nombre considérable d'ongulés comme les Protérothéridés, les Macrauchénidés, les Ménis-

cothéridés, les Rhinocéridés, les Titanothéridés, les Palaeothéridés, etc., ainsi que la longue série d'ongulés ruminants et sélénodontes. Chez les anciens Pleuraspidothéridés de France la forme des molaires de *Proteodidelphys* s'est conservée presque sans altération.

La forme de molaire caractéristique des ongulés omnivores est le résultat de l'atrophie des tubercules médians antérieur *ma* et

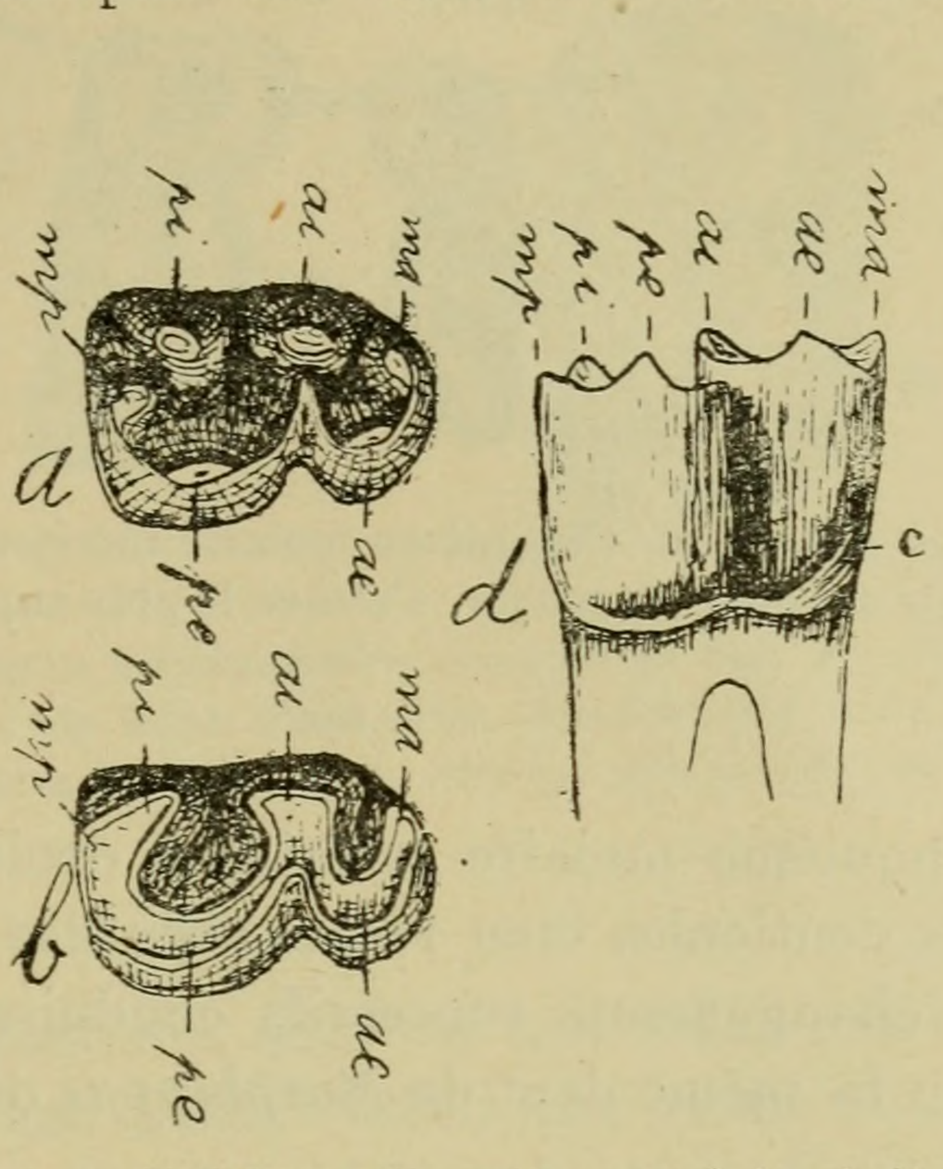

Fig. 7. *Deuterotherium distichum*. Cinquième molaire inférieure droite, grossie de deux diamètres. *a*, molaire toute nouvelle qui venait de percer la gencive, vue d'en haut. *b*, molaire usée d'un individu adulte, vue d'en haut. *d*, molaire peu usée vue de côté. Crétacé le plus supérieur (pyrothérien) de Patagonie.

postérieur *mp* ou de leur intercalation dans la même ligne transversale entre les denticules interne et externe de chaque lobe, *ae, ai* et *pe, pi*. La denture lophodonte des tapirs est le résultat de l'atrophie du denticule médian *ma* et de l'union des denticules externes *ae, pe,* aux denticules internes correspondants *ai, pi* au moyen de crêtes transversales. L'origine des molaires des Pyrothéridés est la même avec la seule différence que le denticule médian postérieur *mp* s'allonge transversalement pour constituer une espèce de talon transversal. Le passage de la dentition du *Pyrotherium* à celle du *Dinotherium*, et de cette dernière à celle de *Mastodon* et d'*Elephas* est facile à reconnaître.

Chez d'autres ongulés, le denticule médian postérieur *mp* se fusionnait avec le postérieur externe *pe* pour former un grand lobe externe en courbe ou en croissant, tandis que le postérieur interne *pi* se rapprochait de l'antérieur interne *ai*, les deux denticules mé-

dians *ma, mp* étant ainsi séparés par trois échancrures sur le bord interne. Les chevaux se trouvent dans ce cas, comme aussi un bon nombre d'Isotennidés, les Homalodontothéridés, les Leontinidés et les Tillodontes. Le plus ancien antécesseur connu de la ligne des chevaux est le *Morphippus* du crétacé supérieur; la figure 8 en

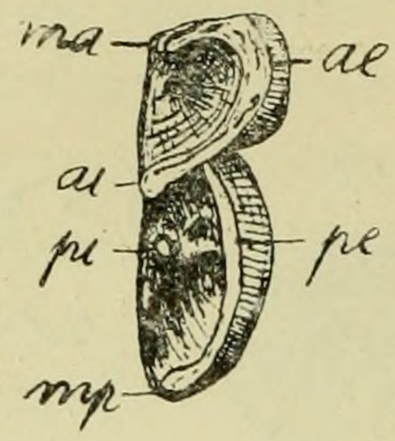

Fig. 8. *Morphippus imbricatus.* Cinquième molaire inférieure droite, peu usée vue d'en haut, grossie de deux diamètres. Crétacé le plus supérieur (pyrothérien) de Patagonie.

représente la cinquième molaire inférieure droite d'un individu jeune avec les six denticules bien reconnaissables et en partie indépendants. Les changements successifs conduisant aux Equidés sont indiqués par la même dent de *Morphippus* déjà usée figure 9,

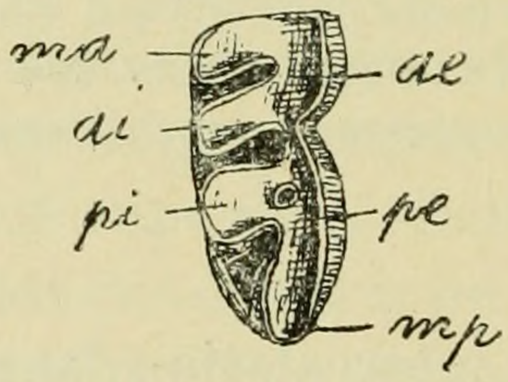

Fig. 9. *Morphippus imbricatus.* Cinquième molaire inférieure droite, usée, d'un individu adulte, vue d'en haut, de grandeur naturelle. Crétacé le plus supérieur (pyrothérien) de Patagonie.

et par la dent correspondante du *Notohippus*, de l'éocène supérieur représentée par la figure 10*b*, à côté de celle d'un cheval actuel (fig. 10*a*) ce qui permet de constater les mêmes éléments avec la même disposition fondamentale.

Les molaires hypsélodontes et à base ouverte de plusieurs ongulés comme les Toxodontes et les Typothères, par la fusion complète de leurs éléments, sont celles qui s'éloignent davantage du type primitif; leurs plus anciens antécesseurs permettent de les ramener à la même origine. Les molaires des Toxodontes crétacés *(Proadinotherium, Pronesodon)* peu usées sont absolument égales à

celles de *Morphippus*, étant presque impossible de distinguer les molaires isolées d'animaux de la ligne qui aboutit aux Equidés de celles appartenant aux animaux de la ligne des Toxodontes.

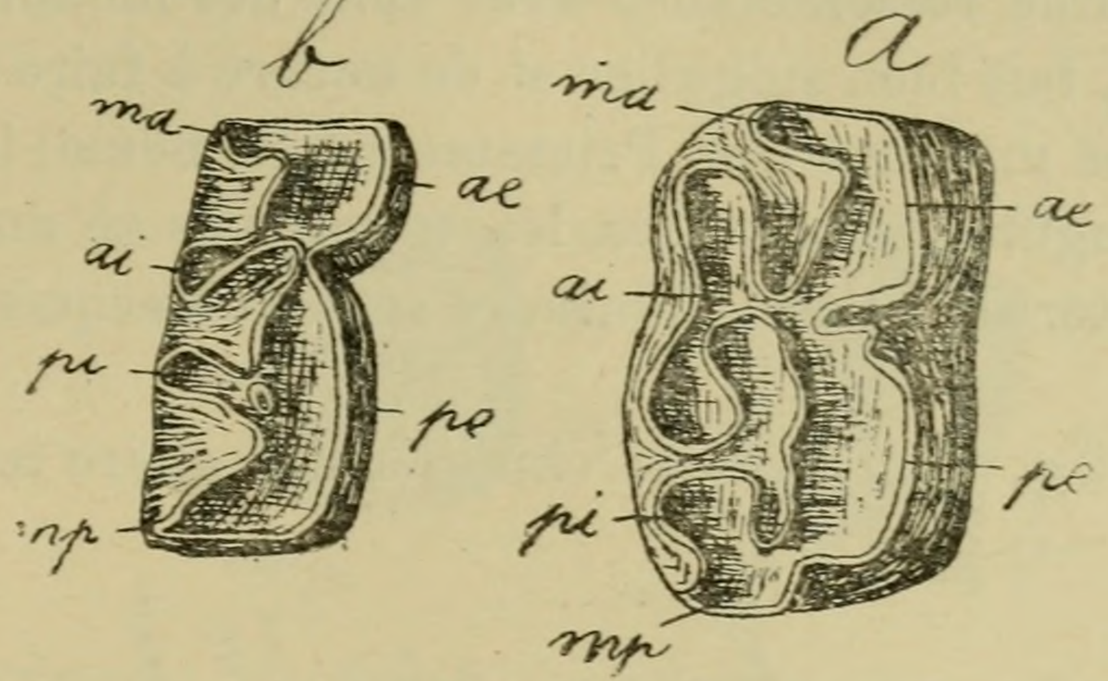

Fig. 10. *b*, *Notohippus toxodontoides*. Cinquième molaire inférieure droite, vue d'en haut et grossie de deux diamètres. Eocène supérieur (santacruzien) de Patagonie. *a*, La même molaire d'un cheval actuel (*Equus caballus*) vue d'en haut.

Celles des Typothères sont un peu différentes. La figure 11*a* montre la cinquième molaire inférieure droite non usée d'*Archaeophilus patrius* du crétacé supérieur; les six tubercules sont parfai-

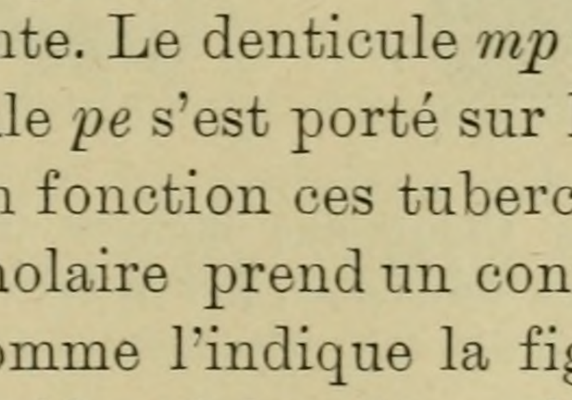

Fig. 11. *Archaeophilus patrius*. Cinquième molaire inférieure droite, vue d'en haut, grossie de quatre diamètres. *a*, molaire non encore usée d'un individu jeune; *b*, molaire usée d'un individu adulte. Crétacé le plus supérieur (pyrothérien?) de Patagonie.

tement reconnaissables quoique excessivement bas et avec une disposition un peu différente. Le denticule *mp* très grand et complètement séparé du denticule *pe* s'est porté sur le côté interne; aussitôt que la denture entre en fonction ces tubercules disparaissent sans laisser de traces et la molaire prend un contour et un aspect complètement différents comme l'indique la figure 11*b*, représentant la même dent d'un individu adulte. Dans les molaires inférieures non usées du *Prosotherium*, un autre genre crétacé du même ordre,

les denticules *ma* et *mp* se trouvent placés vers le côté externe de sorte que les six denticules sont disposés en deux files longitudinales séparées par un sillon longitudinal profond; en outre les denticules *ae* et *ai* sont plus hauts et plus gros que les autres donnant à la couronne certaine ressemblance avec celle des molaires de *Microlestes antiquus*, fait bien singulier et de nature à faire réfléchir.

L'origine des molaires des Primates est la même; ici aussi comme pour les ongulés bunodontes, les tubercules en mamelons gros et épais caractérisant l'état omnivore sont une acquisition récente et graduelle.

Le figure 12 *a*, *b*, montre la cinquième molaire inférieure peu

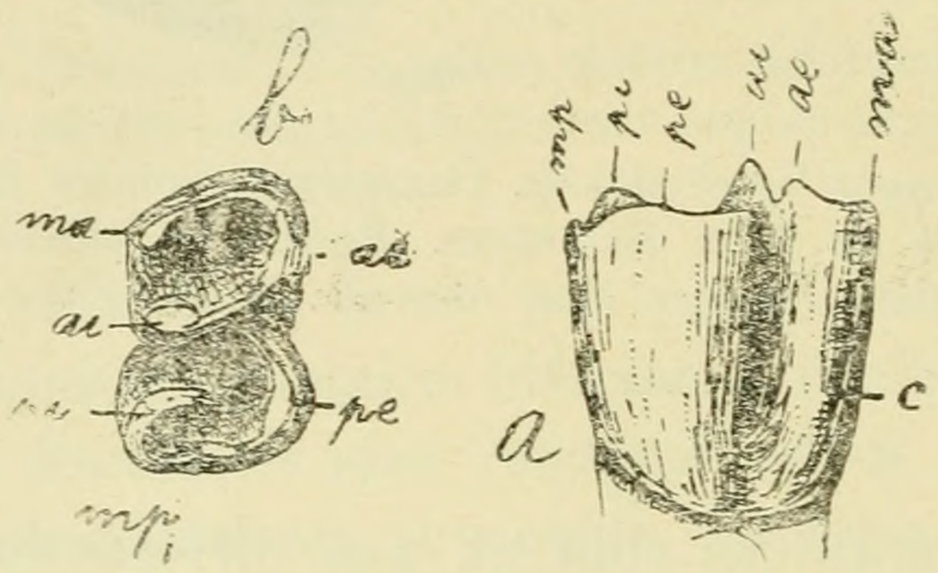

Fig. 12. *Notopithecus fossulatus*. Cinquième molaire inférieure droite, grossie de quatre diamètres. *a*, vue par la face externe et *b*, vue d'en haut. Crétacé supérieur (notostylopien) de Patogonie.

usée de *Notopithecus fossulatus* du crétacé supérieur, vue par la couronne et par le côté externe. Cette dent présente bien visibles, quoique peu accentués, les six denticules primitifs et aussi un vestige du *cingulum c*, la principale différence avec *Proteodidelphys* consistant dans le denticule *ma* qui s'est porté sur le côté interne.

La figure 13 représente la même molaire du genre *Pitheculus* de

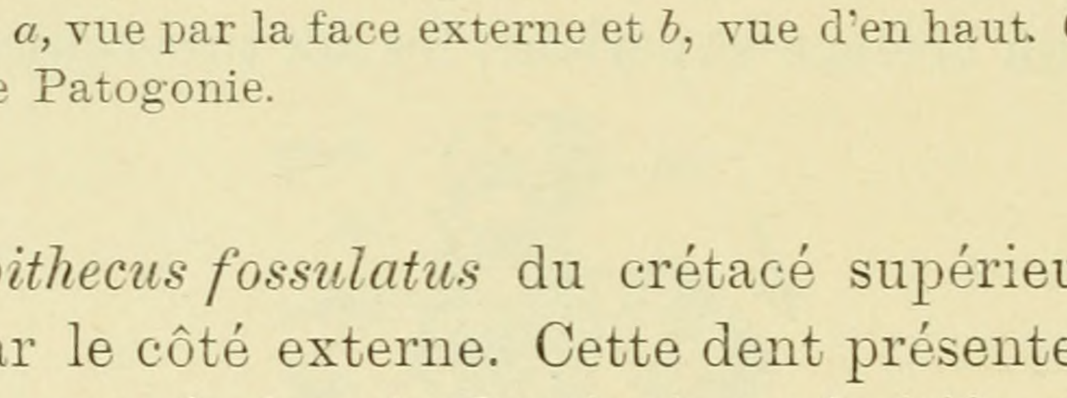

Fig. 13. *Pitheculus australis*. Cinquième molaire inférieure droite, grossie de quatre diamètres; *a*, vue d'en haut et *b*, par la face externe. Eocène supérieur (santacruzien) de Patagonie.

l'éocène, singe de la famille des Homunculidés; cette dent est plus carrée et a perdu l'échancrure du côté interne de chaque lobe, les

denticules sont plus mamelonnés, le denticule médian antérieur est très petit et fait partie d'une crête antérieure de laquelle s'en distingue à peine.

Chez *Homunculus* de l'éocène supérieur, la même dent (figure 14) montre que le denticule médian antérieur *ma* s'est effacé, se fon-

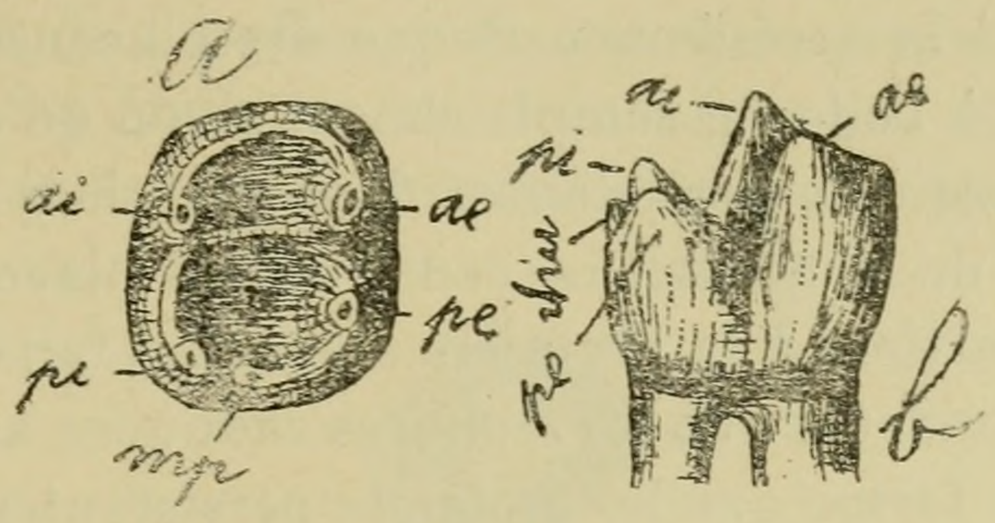

Fig. 14. *Homunculus patagonicus*. Cinquième molaire inférieure droite, grossie de quatre diamètres; *a*, vue d'en haut et *b*, vue par la face externe. Eocène supérieur (santacruzien) de Patagonie.

dant dans la crête antérieure, tandis que la forme tuberculeuse ou mamelonnée s'est accentuée davantage. Chez les singes actuels et chez l'homme, la crête transversale antérieure, dernier vestige du denticule *ma*, a disparu aussi, ne restant que les quatre denticules *ae*, *ai*, *pe*, *pi*, en forme de mamelons ou tubercules à peu près de même grandeur donnant aux molaires la forme omnivore parfaite. Souvent le denticule *mp* est encore visible, placé généralement entre les deux denticules postérieurs *pe* et *pi*, mais toujours très petits.

A plusieurs reprises j'ai défendu la thèse d'après laquelle les molaires compliquées des mammifères auraient eu la même forme d'un bout à l'autre de la série avec la seule différence de grandeur; la simplification des molaires antérieures caduques et de remplacement serait un caractère acquis, secondairement dû à la faute d'espace pour leur complet développement, simplification qui se serait réalisée progressivement d'avant en arrière.

J'ai insisté sur le fait des molaires caduques qui tout en restant peu de temps en fonction sont presque toujours plus compliquées que celles qui les remplacent, ce qui est d'accord avec la théorie de la fusion et de la complication originaire puisqu'il s'agit de la denture plus ancienne, mais se trouve en contradiction avec la théorie

de la complication graduelle. J'ai appelé également l'attention sur le fait à peu près constant chez les placentaires, que la dernière caduque ressemble à la première persistante plus que la dernière de remplacement. Dernièrement j'ai voulu vérifier si le fait était aussi applicable aux marsupiaux et j'ai pu constater que, chez plusieurs petites espèces de *Didelphys*, la molaire caduque unique qui correspond à la troisième caduque des placentaires ne ressemble pas du tout à celle de remplacement sinon qu'elle présente la forme de la quatrième persistante, dent qui chez les marsupiaux est homologue de la quatrième caduque des placentaires, c'est-à-dire qu'elle appartient à la première série. Ces faits nous prouvent d'une manière évidente que les molaires caduques avaient originairement la même forme que les molaires persistantes.

Arrivons maintenant à la question du degré de complication des molaires caduques et de remplacement. Un coup d'œil sur l'ensemble des mammifères tertiaires et actuels nous montre que ceux de la première moitié des temps tertiaires, et spécialement ceux de l'hémisphère nord, possèdent en général des dents de remplacement plus simples que ceux qui sont plus récents. Ce fait a été considéré comme une preuve en faveur de la théorie de la complication graduelle, mais je crois que l'explication en est toute autre.

Premièrement la règle n'est pas générale. Deuxièmement, cette complication récente, très évidente sur plusieurs lignes, n'est qu'un retour au type compliqué primitif. En voici les preuves.

La mandibule de *Proteodidelphys* vue par le côté externe (fig. 1) montre les trois molaires antérieures de forme simple comme chez les Didelphys actuels et tertiaires, mais en regardant ces mêmes dents de *Proteodidelphys* par leur côté interne on y voit les vestiges d'une complication comparable à celle des molaires postérieures, complication qui dans ce genre serait sur le point de disparaître. La figure 15 montre la troisième molaire inférieure droite vue

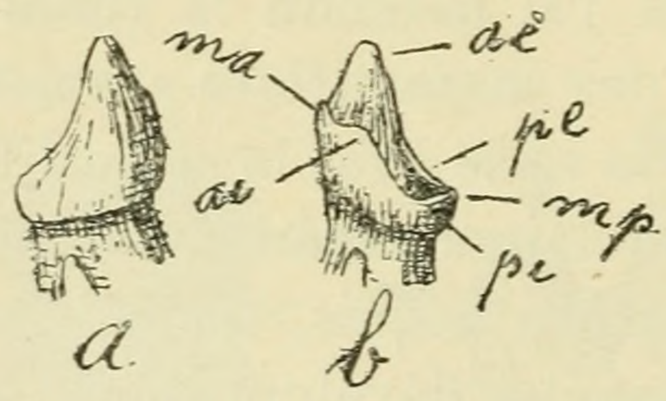

Fig. 15. *Proteodidelphys praecursor*. Troisième dent inférieure droite, de remplacement, grossie de huit diamètres; *a*, vue par la face externe et *b*, par l'interne. Crétacé inférieur de Patagonie.

par le côté externe simple *a*, et par le côté interne *b* montrant les vestiges rudimentaires des denticules des molaires postérieures qui suivent en arrière; ces mêmes vestiges, quoique successivement moins accentués, sont visibles sur les molaires antérieures deuxième et première. Les molaires des Didelphydés ne présentent pas de vestiges de cette complication; on n'en voit pas non plus dans les Microbiothéridés de l'éocène et du crétacé supérieur. Or comme il est évident que les Didelphydés descendent des Microbiothéridés et que le plus ancien représentant connu de ces derniers est le

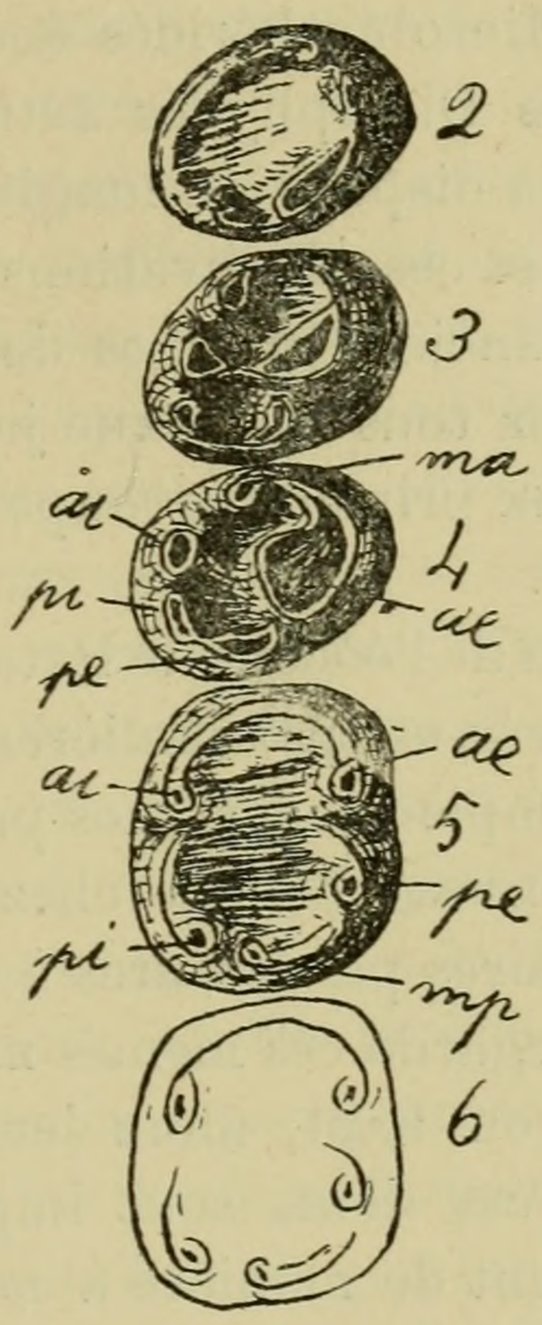

Fig. 16. *Homunculus patagonicus*. Molaires inférieures de remplacement deux á quatre, et molaires persistantes cinq et six, du côté droit, vues d'en haut grossies de quatre diamètres. Eocène supérieur (santacruzien) de Patagonie.

Proteodidelphys, nous en concluons qu'originairement les molaires antérieures étaient constituées par les mêmes éléments que les postérieures. Ces éléments étaient déjà presque supprimés chez le *Proteodidelphys* du crétacé inférieur et avaient complètement disparu sur les molaires des Microbiothéridés de l'éocène, qui sous ce rapport ressemblent aux Didelphydés actuels.

Les vestiges des éléments disparus sont seulement visibles sur le côté interne parce que ces dents sont implantées obliquement comme le montrent les figures 1 et 15 qui font voir les dents en question avec la racine antérieure sur le côté externe, la posté-

rieure étant à peine visible; sur le côté interne c'est l'inverse qui a lieu: la racine postérieure occupe presque toute la face interne tandis que la racine antérieure est à peine visible. Ces molaires antérieures plus simples mais avec les vestiges d'une complication disparue, étant en série continue très pressée avec les molaires suivantes, il vient tout naturellement à l'idée que l'implantation oblique soit le résultat de la faute d'espace pour se développer, et ce serait cette obliquité et cette faute d'espace qui auraient produit la simplification des éléments placés sur le côté interne et postérieur. L'implantation oblique, mais non la complication, est encore visible sur les Microbiothéridés éocènes, mais on n'en voit plus de traces chez les Didelphydés actuels, toutes les molaires ayant repris chez eux la disposition longitudinale.

Ces renseignements et ces observations peuvent être confirmés par l'étude de tous les anciens groupes de mammifères. Comme je ne tiens pas à les passer tous en revue je n'ai que l'embarras du choix; je m'arrêterai aux primates, groupe dont la grande antiquité n'était pas soupçonnée.

Le genre *Homunculus* de l'éocène de Patagonie, un véritable singe de caractères assez élevés, est particulièrement intéressant. Ses molaires inférieures de remplacement vues par leur côté externe présentent un seul lobe convexe comme chez les Cébidés, et diffèrent complètement des molaires persistantes à deux lobes bien développés. Pourtant, si l'on regarde ces mêmes molaires de remplacement du côté interne ou d'en haut, alors leur aspect est totalement différent; on voit que ces dents sont implantées obliquement ou presque transversalement de manière à ne laisser voir sur le côté externe que le lobe antérieur agrandi, avec les trois denticules primitifs bien développés, tandis que le lobe postérieur s'est porté en dedans et s'est en partie atrophié, ne laissant plus voir que le denticule postérieur interne *pi* et le postérieur externe *pe*, qui a tourné en dedans et avec lequel s'est fondu le denticule médian postérieur.

Dans la série des primates les molaires antérieures ont eu donc aussi la même forme que les postérieures, leur simplification secondaire et récente étant due à la faute de place pour se développer. Les molaires de remplacement en se pressant se sont placées obliquement, se recouvrant en partie l'une l'autre, produisant l'atrophie du lobe postérieur qui n'est plus visible sur les mêmes dents des singes plus récents et de l'homme. Chez les Primates cette atrophie commença à l'époque crétacée puisqu'on l'observe déjà chez les *Notopithecidae*, dont tous les représentants montrent la même im-

plantation oblique des molaires antérieures. Je l'ai observé également sur plusiers lignes d'ongulés, spécialement chez les Protypothéridés, les Isotemnidés, les Astrapothéridés, etc. J'en conclus que les molaires plexodontes des mammifères, aussi bien les antérieures que les postérieures, ont eu originairement le même degré de complication, et que la simplification des molaires antérieures que l'on observe chez un grand nombre de mammifères des derniers temps crétacés et du commencement du tertiaire est un caractère acquis secondairement; cette simplification fut le résultat d'un resserrement de la denture faute de place pour se développer[1].

La diminution de l'espace destiné au développement des molaires de remplacement paraît être en relation avec le plus ou moins de retard dans le développement de quelques dents d'une même série.

Dans un considérable nombre de cas la cause immédiate de la simplification de certaines molaires doit se chercher tout simplement dans l'avancement ou le retard dans le développement des dents voisines. Quand les molaires trouvent la place libre elles conservent leur forme ou peuvent même se compliquer davantage. Les dents qui au moment de percer la gencive trouvent la place occupée en avant s'étalent en arrière et vice-versa, ou se simplifient quand elles trouvent la place occupée en avant et en arrière.

On sait que chez la plupart des placentaires modernes et des époques géologiques les plus récentes, la denture définitive est formée par des dents faisant partie de deux séries différentes. Les dents postérieures et persistantes appartiennent à la première série dont aussi font partie les dents caduques, tandis que la partie antérieure de la denture représentée par les dents de remplacement appartient à la deuxième série, dont la partie postérieure, correspondant aux molaires persistantes, ne se développe pas. Les molaires de la première série ne sont donc pas toutes en fonction en même temps parce qu'elles se développent d'une manière très inégale; quand poussent les dernières persistantes, les dents antérieu-

---

1 Pour ceux qui désirent connaître un exemple semblable d'un mammifère de l'hémisphère nord je vais leur en indiquer un qui tombe en ce moment sous mes yeux. Je viens de recevoir le mémoire de M. Osborn, titulé: *Evolution of Amblypoda*, Part. I, in Bulletin Amer. Mus. of Nat. Hist. t. XI, 1898; et à la page 172 je trouve la figure de la mandibule inférieure du *Pantolambda cavirictus*. On n'a qu'à regarder cette figure pour voir que dans cet ancien genre les molaires de remplacement sont implantées obliquement, avec le lobe postérieur tourné vers le côté interne et atrophié dans la même forme que dans *Proteodidelphys*, *Protypotherium*, *Homunculus*, etc.

res de la même série sont déjà remplacées par celles de la deuxième série.

Il n'en était pas de même autrefois. Les anciens mammifères, comme les Nesodontidés, les Adiantidés, les Homalodontothéridés, les Notohippidés, etc., possédaient durant une partie de la vie les dents caduques (partie antérieure de la première série) en fonction en même temps que toutes les dents persistantes, c'est-à-dire qu'ils avaient en fonction toute la première série complète. Chez eux, les molaires, aussi bien les caduques que celles de remplacement, étaient bien développées et présentaient toujours la même forme d'un bout à l'autre de la série, de sorte que les molaires de la deuxième série qui remplaçaient les dents caduques occupaient le même espace et atteignaient la même grandeur. Plus tard se manifesta une précocité graduelle dans la chute des dents caduques qui vinrent à tomber quand les animaux n'avaient pas encore atteint l'âge adulte: cependant les molaires persistantes restaient en fonction, et elles prirent graduellement un plus grand développement, envahissant ainsi une partie de l'espace laissé libre par les dents caduques. A leur tour, les dents de remplacement trouvant l'espace entre la canine et la première persistante fortement raccourci, durent se presser et prendre une position oblique, le lobe postérieur tourné vers le côté interne. Cette position oblique des dents et la faute d'espace pour leur complet développement produisit la simplification de leur côté interne et spécialement du lobe postérieur qui chez beaucoup de genres disparut complètement[1].

Ces changements se sont accomplis durant l'époque crétacée et les premiers temps de l'époque tertiaire. Dans la suite des temps tertiaires il y eut un changement en sens inverse: un retard progressif dans l'évolution et le développement des molaires persistantes; ce retard continuant il arriva un moment que les dents caduques étaient toutes en fonction avant qu'aucune des dents persistantes n'eût fait son apparition en dehors des mâchoires. Trouvant donc la place libre, les molaires caduques prirent un plus grand développement, la dernière se portant graduellement en arrière et augmentant ainsi la place destinée aux molaires de remplacement et diminuant dans la même proportion l'espace destiné aux molaires persistantes (vraies molaires); par suite de cette réduction ces der-

---

1 Tout ce que je viens de dire des molaires de remplacement inférieures est absolument aplicable aux supérieures; dans celles-ci aussi le lobe atrophié est le postérieur et spécialement sa partie interne.

nières sont devenues proportionnellement plus petites et terminèrent par pousser successivement l'une après l'autre parfois après des intervalles de temps assez longs. Pour la cause inverse, c'est-à-dire par l'augmentation de l'espace dentaire, les molaires de remplacement sont devenues plus grosses; ce grossissement fut accompagné d'une complication graduelle qui donna aux molaires un aspect uniforme d'un bout à l'autre de la série comme dans les temps crétacés, la complication des molaires antérieures constituant ainsi un retour à la forme primitive.

Bref, d'après la comparaison des matériaux paléontologiques avec ceux que fournissent les mammifères modernes, on peut établir *qu'à mesure que diminue la durée en fonction des molaires caduques, l'espace destiné aux molaires de remplacement diminue proportionnellement; et à mesure que le développement des molaires persistantes se retarde l'espace occupé par les molaires caduques et de remplacement augmente proportionnellement.*

Cette découverte nous explique une foule de faits qui étaient restés presque incompréhensibles; je me contente d'en mentionner seulement quelques-uns plus faciles à constater. Ainsi le troisième lobe de la dernière molaire inférieure de beaucoup d'ongulés représente le denticule médian postérieur *mp* qui a pu prendre ce grand développement parce qu'il n'y a pas d'autres dents en arrière qui l'en empêchent; dans les autres molaires ce denticule est au contraire obligé de conserver sa position médiane entre les tubercules postérieurs *pe*, *pi*, se fusionnant avec eux. Pour la même raison, ce troisième lobe s'observe aussi sur la dernière molaire caduque inférieure des ongulés récents, puisque chez eux cette dent *reste longtemps en fonction avant que pousse la dernière persistante, ce qui fait que chez ces animaux, la dernière caduque diffère aussi bien de celle qui la remplace* (quatrième de remplacement) *que de la première persistante, et qu'elle ressemble à la dernière persistante.* Au contraire, chez les ongulés primitifs *qui avaient toutes les dents de la première série en fonction en même temps*, la dernière caduque ne pouvait pas étaler en arrière son denticule *mp*, parce que la molaire suivante l'en empêchait, et pour cette raison la dent en question (dernière caduque) *diffère de la dernière persistante et ressemble à la première persistante et à la quatrième de remplacement.*

Si nous observons la mandibule d'un jeune mouton avec les trois molaires caduques en fonction mais chez lequel la première persistante n'a pas encore poussé, nous voyons que la dernière

caduque, ayant toute la place désirable pour se développer, se trouve fortement penchée en arrière, diminuant ainsi l'espace que devront occuper les molaires persistantes et augmentant dans la même proportion l'espace destiné aux molaires de remplacement.

C'est aussi cette inégalité dans le développement des molaires qui nous explique pourquoi la dernière molaire supérieure de remplacement des ruminants et des Arctyodactylés en général est notablement plus petite et plus simple non seulement que celle qui la suit mais aussi que celle qui la précède. Cette quatrième de remplacement est la dernière à percer la mâchoire et elle doit se mouler au petit espace libre laissé par l'avant-dernière de remplacement et la première persistante.

Avant de terminer, je dois faire remarquer que cette forme à six denticules qu'on nous présente comme le dernier terme de l'évolution des molaires est très fréquente sur les plus anciens mammifères tertiaires d'Europe et spécialement sur ceux de la faune de Cernay. D'après les figures du récent mémoire de M. Mathew sur la faune mammalogique de Puerco un très grand nombre de mammifères de cette époque ont aussi des molaires inférieures á six denticules. Remontons un peu plus en arrière, et avec l'aide des mémoires de MM. Osborn et Marsh nous verrons que la presque totalité des mammifères du crétacé supérieur de l'Amérique du Nord ont des molaires inférieures à six tubercules ou qu'elles sont plus compliquées encore (Multituberculés). Remontons encore un peu plus haut et avec les figures de M. Marsh nous pouvons reconnaître le même type sur plusieurs genres jurassiques comme le *Peralestes*, *Peraspalax*, *Paurodon*, *Laodon*, *Dryolestes*, etc., qui montrent des molaires postérieures ressemblant à celles des Didelphydés et de *Proteodidelphys*. Remontons encore plus loin et noux trouvons les plus anciens débris connus appartenant indiscutablement à un mammifère, ceux du *Microlestes antiquus*, et cette fois aussi le plus ancien mammifère nous présente des molaires plexodontes pas trop éloignées de celles de *Proteodidelphys*, et possédant des couronnes qui ressemblent bien plus à celles des molaires caduques non usées de certains ongulés primitifs (*Prosotherium*, *Prohegetotherium*, etc.) qu'aux molaires des Plagiaulacidés. (*Plagiaulax*, *Neoplagiaulax*).

Je ne prétends pas que les premières molaires compliquées aient eu six denticules plutôt que quatre, ou cinq, etc.; là dessus je me suis déjà suffisamment expliqué dans mon mémoire *Sur l'évolution des dents des mammifères*. De tous ces faits, ce qui res-

sort clairement, c'est que la fameuse *théorie de la complication graduelle, de la triconodontie et de la trituberculie est insoutenable.* Nulle part on ne trouve les stades conduisant de l'haplodontie à la plexodontie, tous ceux dont on a fait mention n'étant au contraire, comme je crois l'avoir démontré, que le résultat de la simplification des molaires antrefois plus compliquées.

La plexodontie se présente donc comme un caractère primitif apparu tout à coup et il ne reste que la théorie de la fusion qui puisse nous en donner une explication satisfaisante.