

OSTEOLOGIE DE LA TETE DE *RICHARDUS EXCAVANS* LAVOCAT, 1988

par

René LAVOCAT*

SOMMAIRE

	Page
Résumé, Abstract	74
Introduction	74
Aspect d'ensemble	74
Orientation dans l'espace	74
Description détaillée	75
Prémaxillaire	75
Maxillaire	75
Frontal	76
Occipital	76
Région postérieure de l'arc jugal, squamosal, région auditive	77
Mandibule	77
Denture	78
Dimensions	78
Rapports et différences — Conclusions générales	78
Bibliographie	80
Légende de la planche	80

* 7, rue de l'Avenir, 34820 Teyran, France.

Mots-clés: Rongeurs, Miocène, Afrique, Bathyergidae, Anatomie.

Key-words: Rodents, Miocene, Africa, Bathyergidae, Anatomy.

RESUME

Association unique d'un trou infraorbitaire de taille petite, voisine de celle de *Heterocephalus* actuel, et d'une forte empreinte musculaire sur la région dorsale antérieure de la plaque zygomatique et sur le prémaxillaire. Plusieurs structures anatomiques comparables incitent à rapprocher ce genre de *Heterocephalus*. *Richardus* confirme le caractère hystricomorphe ancestral des bathyergidés.

ABSTRACT

Remarkable association of a small infraorbital foramen, similar to that in recent *Heterocephalus*, and of a strong muscular print on the dorsal anterior part of the zygomatic plate and on the premaxillary. Several anatomical structures to be compared with those of *Heterocephalus* suggest relationships with this genus. *Richardus* supports the ancestry of the hystricomorph character in the bathyergids.

INTRODUCTION

Comme nous l'avons signalé dans une note préalable à l'Académie des Sciences, (Lavocat 1988) le gisement Miocène de Fort Ternan, au Kenya, a livré la tête très bien conservée d'un bathyergidé nouveau, parfaitement distinct tant de *Proheliophobius*, bathyergidé du Miocène inférieur de Rusinga (Kenya), que des formes actuelles, et dont nous rappelons ici la diagnose:

Bathyergidae dont la tête est légèrement plus petite que celle de *Cryptomys damarensis*; forte impression musculaire du masséter associée avec un foramen infraorbitaire rond et de petite taille dans une plaque massétérienne étendue. Profond sillon hystricognathe à la mandibule. Jugal court. Crâne élevé. Probablement trois dents jugales seulement. Pas de plis visibles à la couronne des dents dans la pièce type.

ASPECT D'ENSEMBLE

Comparé avec le crâne de *Proheliophobius*, celui de *Richardus*, subsphérique comme le premier et sensiblement de même longueur, se signale par une boîte crânienne plus volumineuse limitée antérieurement par deux crêtes temporales bien saillantes. La distance verticale entre le plan dentaire et le toit crânien est notablement plus grande. Le trou infraorbitaire est à peine plus grand, proportionnellement, que celui de *Heterocephalus glaber* actuel, mais une forte empreinte massétérienne affecte toute la surface antérieure de la plaque zygomatique dorsale au trou infraorbitaire et une portion notable de la surface latéro-dorsale du museau immédiatement antérieure à la plaque zygomatique. Corrélativement au développement de la boîte crânienne, l'arrière crâne, avec approximativement le même contour pentagonal que *Proheliophobius*, est plus vaste. L'apophyse angulaire de la mandibule, de grande surface, mais peu prolongée vers l'arrière, est séparée du corps antérieur par un profond sillon.

ORIENTATION DANS L'ESPACE

La comparaison des deux crânes de *Richardus* et de *Heterocephalus* doit se faire avec prudence. Si l'on fait reposer les deux crânes sur le bord interne de la face

occlusale des molaires, on constate que chez *Richardus*, en vue latérale, le bord inférieur des prémaxillaires s'élèverait rapidement vers l'avant suivant un angle d'une trentaine de degrés et tout le museau pointerait vers le haut, position qui n'est sûrement pas naturelle.

Dans la position certainement plus normale dans laquelle le toit et le plancher du museau sont en position à peu près symétrique par rapport à l'horizontale, on constate que la région dentaire du maxillaire est très développée verticalement; il en résulte que le bord inférieur de l'apophyse zygomatique ventrale se trouve situé presque à mi-distance entre la face occlusale des molaires et le toit crânien. Une vue de face montre un ensemble par son architecture et ses proportions très comparable à *Heterocephalus*.

DESCRIPTION DETAILLEE

PREMAXILLAIRE

En vue latérale, le prémaxillaire constitue la presque totalité du museau. En effet, dans la région dorsale, seule la moitié antérieure des os nasaux est visible latéralement. La moitié postérieure est cachée par le prémaxillaire qui leur fait un rebord saillant. Le bord inférieur, d'abord sensiblement rectiligne, se courbe doucement en direction ventrale dans son tiers antérieur, épousant la courbe des incisives supérieures. Dans le plan sagittal les deux prémaxillaires se rejoignent sous un angle vertical assez accentué et leur suture est soulignée par une légère crête qui donne un aspect aigu à cette symphyse. Les deux fentes palatines antérieures sont étroites et courtes, situées en face de la racine de l'arc zygomatique, bordées par moitié par chacun des deux os, prémaxillaire et maxillaire.

Ventralement, la suture avec le maxillaire comporte de grandes indentations longitudinales mais la direction moyenne est bien transversale et elle rejoint la racine de l'arc zygomatique à faible distance en arrière du bord antérieur de cette racine, se dirigeant ensuite jusqu'à l'alignement vertical du milieu du trou infraorbitaire. Là, elle remonte légèrement et va rejoindre par un parcours un peu sinueux le bord inférieur de cet orifice à ses deux-tiers externes. Suivant ce bord en direction mésiale, elle atteint le bord interne et remonte directement de façon sensiblement rectiligne pour atteindre le bord de la crête temporale et participer au relief de celle-ci. Repartant alors vers l'avant moyennant un demi-cercle de très court rayon, elle forme sur toute sa longueur la liaison avec les os nasaux qui divergent et s'élargissent fortement vers l'avant. Entre les deux extrémités postéro-dorsales des prémaxillaires les frontaux s'insèrent et s'avancent jusqu'au bord postérieur des os nasaux.

MAXILLAIRE

Du côté droit, en vue dorsale, on suit assez bien la suture entre le frontal et la branche zygomatique dorsale du maxillaire jusqu'au tubercule lacrymal, mais pas plus loin.

Vue de face, la plaque zygomatique est légèrement plus robuste que celle de *Heterocephalus* et le trou infraorbitaire est de diamètre proportionnellement un peu plus grand. Une coulisse bien nette part verticalement depuis le trou infraorbitaire en direction dorsale et se prolonge horizontalement sur la face latéro-postérieure du museau par une empreinte caractéristique. Le bord externe et dorsal de la plaque zygomatique forme une crête limitant latéralement et dorsalement ce sillon. L'ensemble correspond très clairement à l'empreinte du muscle et des tendons d'insertion d'un masséter

traversant le trou infraorbitaire (pl. 1, fig. 3-4). La branche inférieure maxillaire de l'arc zygomatique, un peu moins grêle au départ que celle de *Heterocephalus*, se prolonge loin vers l'arrière, sensiblement comme dans ce dernier genre, alors que chez *Cryptomys* elle est très courte. Peu avant d'atteindre le jugal, son bord supérieur amorce une montée dorsale que continuera le jugal. La suture avec le jugal est en sifflet, comme dans *Heterocephalus*, la partie antérieure du jugal reposant obliquement par une grande longueur sur une portion du maxillaire, prolongé beaucoup plus ventralement que dorsalement.

En vue ventrale, la portion transversale antérieure de l'apophyse zygomatique est creusée d'une gouttière bien marquée, sans pourtant que les crêtes antérieure et postérieure qui limitent cette gouttière apparaissent bien caractérisées comme crêtes d'insertion.

Au niveau des fentes palatines antérieures le maxillaire continue la crête médiane étroite des prémaxillaires, qui est pincée entre deux fortes dépressions dont le bord postérieur est formé par une paroi verticale assez développée dorso-ventralement rejoignant la région dentaire.

Entre les deux rangées dentaires, faiblement divergentes par rapport au plan vertical, le palais maxillaire a des proportions comparables à celles de *Heterocephalus* et peut-être même un peu plus larges; il est sur ce point voisin également de *Proheliophobius*. On sait que dans *Cryptomys* cette région est au contraire très étroite. Postérieurement à M1/ cette région palatine n'est pas visible.

En vue latérale, il est impossible de voir la suture entre maxillaire et frontal dans la cavité orbitaire. Le sillon commun, tout en restant haut et étroit, comme chez *Cryptomys* actuel, ne se réduit cependant pas à une étroite fissure comme chez *Heterocephalus*. Cet aspect du sillon commun est en étroite relation avec le développement de l'incisive supérieure, plus ou moins reculée, et dont le logement signalé par le renflement de la paroi orbitaire limite antérieurement le sillon commun. On observe cette saillie de l'incisive en dessous du tubercule lacrymal et de l'ouverture du canal lacrymal. La branche supérieure de l'apophyse zygomatique, antérieurement, masque la trace de ce passage.

Le tubercule lacrymal s'écarte latéralement de la paroi orbitaire en formant une crête légèrement oblique dorso-ventralement vers l'arrière limitée antérieurement par une arête aiguë. A mi-hauteur de cette arête et en avant de celle-ci s'ouvre dorsalement le canal lacrymal, à l'abri du tubercule.

FRONTAL

Vu la présence de nombreuses fractures et fissures artificielles, les limites du frontal sont impossibles à tracer, à part le contact avec les os nasaux. Le rétrécissement post-orbitaire est très marqué et en arrière la boîte crânienne s'élargit aussitôt pour former un volume subsphérique.

OCCIPITAL

La région occipitale (pl. 1, fig. 6), beaucoup plus large que haute, a un contour dorsal en forme d'arc ogif surbaissé, limité par une crête lambdoïde très saillante. Dans la région entourant les condyles l'occipital paraît légèrement plus convexe que celui de *Proheliophobius*. Les condyles eux-mêmes aussi saillants se détachent moins nettement dorsalement de la paroi occipitale, à laquelle les relie un plan incliné continu. Le trou occipital a la forme d'un pentagone dont la base reliant les deux condyles est plus large, le trou étant lui-même aussi haut que large: 5 mm.

Les apophyses paroccipitales, qui sont bien séparées des condyles par un large sillon dans *Proheliophobius*, prennent ici naissance au contact même des condyles. Elles sont assez courtes, robustes, et dépassent peu ou pas du tout le plan du bord postérieur des condyles.

La suture de la mastoïde avec l'apophyse paroccipitale et l'occipital proprement dit est assez bien visible; la mastoïde elle-même forme une large portion de la partie latérale de la région occipitale. Une crête continuant latéralement et ventralement la crête lambdoïde s'insère entre cette région mastoïde postérieure et la bulle auditive, comme c'est le cas, avec des proportions un peu différentes, pour *Proheliophobius*.

REGION POSTERIEURE DE L'ARC JUGAL, SQUAMOSAL, REGION AUDITIVE

Comme nous l'avons indiqué plus haut, le jugal s'appuie à l'avant en sifflet sur la portion maxillaire de l'arc et, prolongeant une structure amorcée par le maxillaire, il développe dorsalement une crête étroite mais assez haute, au contraire du jugal de *Heterocephalus*, qui reste bas. Cette crête fait penser à ce que l'on observe chez *Diamantomys*. Mais si dans ce genre on peut penser à un reste ou une ébauche d'arc postorbitaire, ici cette "apophyse" paraît trop reculée pour suggérer une telle homologie. Postérieurement, comme dans *Heterocephalus*, ce jugal s'engage sous l'apophyse zygomatique du squamosal; il forme à peu près la moitié de la hauteur de la muraille externe de la coulisse articulaire pour la mâchoire inférieure, complétant le squamosal pour ce rôle. Les sutures établissant les contours du squamosal, ou pariétal, sur la boîte crânienne ne sont pas repérables.

Les bulles sont de forte taille, très hautes; leurs axes convergent fortement vers l'avant. Le bord inférieur de chacune d'elles, presque rectangulaire à l'arrière, avec une paroi postérieure presque plate, prend la forme de poire vers l'avant. Comme chez *Heterocephalus*, et au contraire de *Proheliophobius*, la région occipitale déborde latéralement de telle sorte que de l'arrière on ne voit pas l'ouverture du conduit auditif, tube très court dirigé subverticalement, et le sommet (dorsal) de la bulle s'enfonce sous le prolongement squamosal de l'arc zygomatique qui forme comme un toit disposé en encorbellement. Juste entre la bulle et cette crête s'ouvre, presque à l'aplomb du trou auditif, un peu en avant, un gros foramen postglénoïdien.

Entre la bulle et le basioccipital on observe postérieurement un sillon étroit, dans lequel s'ouvre le trou déchiré postérieur. Aux trois quarts avant de la bulle ce sillon rejoint l'orifice d'un conduit latéral à la bulle qui correspond probablement à ce qui, dans les ancêtres lointains, était l'entrée du canal carotidien. On sait que cet orifice n'a plus cette fonction chez les Bathyergidae actuels, qui sont dépourvus de carotide interne, mais nous ignorons quand a disparu chez la plupart des hystricognathes cette branche artérielle qui subsiste (Bugge 1971) chez les Erethizontidae américains.

Le basioccipital offre une crête médiane large et émoussée entre les deux empreintes des muscles droits antiques, et l'on distingue, assez mal, la portion postérieure de l'apophyse ptérygoïde droite, apparemment assez semblable à celle de *Heterocephalus*. Du basisphénoïde on voit seulement la région postérieure avec deux nodosités, à la suture avec le basioccipital, séparant un sillon longitudinal médian d'avec deux fossettes latérales.

MANDIBULE

Vue latéralement, la mandibule de *Richardus* ressemble beaucoup à celle de *Heterocephalus* (Ellerman 1940, fig. 7). On remarque notamment le développement considérable de la surface de l'apophyse angulaire, et la forme de celle-ci est la même,

en particulier sa courbe bien arrondie depuis la base du renflement condylien jusqu'à la région inféro-postérieure, avec un recul très modéré vers l'arrière, à la différence de *Cryptomys* et plus encore de *Bathyergus*. La forme régulière de cette courbe dès le départ de la base du condyle contraste aussi avec l'échancrure post-condylienne visible dans *Cryptomys* (Ellerman 1940, fig. 5). Cette région est en partie brisée dans notre échantillon. D'un examen attentif il semble cependant résulter que la courbe du bord inférieur de l'apophyse angulaire, au lieu d'être continue jusqu'au corps mandibulaire, rejoint de façon assez abrupte l'extrémité postérieure de la crête ventrale qui part de ce corps mandibulaire. Le corps mandibulaire est bas et robuste, de section demi circulaire dans la région du diastème. La région des dents jugales est franchement plus élevée que la région du diastème. Ventralement on remarque le profond sillon qui sépare le corps de la mandibule de l'apophyse angulaire, comme dans *Heterocephalus*, sillon qui n'existe pas dans *Proheliophobius*. L'apophyse coronoïde, haute et recourbée, assez étroite antéro-postérieurement, est identique à celle de *Heterocephalus*, différente de l'apophyse courte de *Cryptomys*.

DENTURE

Dans notre échantillon les molaires ont une structure très simplifiée. On ne voit aucune trace de pli sur les surfaces occlusales. Des molaires inférieures on voit seulement la couronne de la deuxième dent jugale droite et la face externe de la première et de la deuxième gauche.

De la denture supérieure, on voit seulement les trois dents jugales gauches, la première en partie brisée. La seconde a une surface occlusale plus large que longue, beaucoup plus vaste que celles de la première et de la troisième, celle-ci étant la plus petite. Toutes ont un fut plus ou moins cylindrique assez élevé, semi hypsodonte, et une bonne épaisseur d'émail ceinture le fut des dents dont toute la région intérieure est en dépression. Etant donné l'aspect de ces molaires, joint au fait que les sutures du crâne sont peu visibles, il paraît probable que cet individu était adulte.

L'incisive inférieure est très proclive, à grand rayon de courbure, et se prolonge en arrière jusqu'au condyle. Elle a une section triangulaire, plus haute que large. La face avant, assez large, est à rayon de courbure plus grand que la face postérieure. L'émail se rabat au moins jusqu'au tiers des deux faces latérales; la face interne est plate, l'externe arrondie. L'incisive supérieure, qui passe au niveau du sommet du trou infraorbitaire, forme, avons nous indiqué plus haut, la cloison antérieure du sillon commun et descend probablement jusque derrière la dernière molaire, autant qu'on en peut juger sans accès direct à cette région. Son rayon de courbure est plus faible que celui de l'incisive inférieure. La partie antérieure libre des incisives supérieures ayant été manipulée, brisée, et recollée en position incorrecte, on peut seulement dire, en se basant sur la courbe générale, qu'elles étaient proodontes.

Dimensions

Plus grand diamètre transversal (arc zygomatique): 23 mm.
Dimension antéro-postérieure: 29 mm.

RAPPORTS ET DIFFERENCES — CONCLUSIONS GENERALES

Comme nous l'avons déjà souligné lors de sa création (Lavocat 1988), ce genre se distingue des autres bathyergidés connus, tant fossiles qu'actuels. De toutes les

formes il se distingue par l'association d'un petit foramen infraorbitaire avec une empreinte d'insertion musculaire vaste et bien marquée sur la face antérieure de la plaque massétérienne et le museau. Ce caractère très important suffit à lui seul pour indiquer un genre parfaitement distinct. Un autre caractère le sépare de *Proheliophobius*, c'est la présence d'un sillon profond entre l'apophyse angulaire et le corps de la mandibule, structure qui en revanche lui est commune avec *Bathyergus* et *Heterocephalus* actuels. De *Heterocephalus*, *Richardus* se rapproche aussi par la structure de l'arc zygomatique avec un jugal reculé et court, par l'apophyse angulaire courte, l'apophyse coronoïde étroite et haute, probablement aussi par la réduction des dents jugales au nombre de trois, par la disposition similaire des apophyses zygomatiques par rapport aux autres éléments du crâne.

J'avais hésité jusqu'à maintenant sur les affinités précises de *Richardus*, en dehors du fait que ce genre est indiscutablement un bathyergidé très typique. En fait, beaucoup de caractères importants le rapprochent de l'actuel *Heterocephalus*. A ces caractères indiqués ci-dessus s'ajoute un élément qui me paraît assez décisif en faveur de relations directes ou en tout cas fort étroites avec ce genre: un examen attentif en vue antérieure montre que la région de la racine antérieure de l'arc zygomatique de *Heterocephalus* correspond vraiment de très près à ce que deviendrait la région homologue de *Richardus* si l'on en effaçait l'empreinte du masséter. (Comparer la vue antérieure de *Richardus*, pl. 1, fig. 3 avec celle de *Heterocephalus*, pl. 1, fig. 2). La relation morphologique entre les deux formes est alors évidente et il paraît raisonnable de penser que, au moins morphologiquement, et assez probablement phylogénétiquement, *Heterocephalus* représente par rapport à *Richardus* l'aboutissement d'un processus de régression musculaire déjà entamé dans *Richardus*. *Cryptomys* par contre représenterait plutôt l'aboutissement actuel de l'évolution des formes représentées au Miocène par *Proheliophobius*. Je pense que la famille est déjà ancienne au Miocène et que, à partir de formes primitives oligocènes ou même plus anciennes, l'adaptation à la vie fouisseuse a entraîné l'apparition d'un éventail de formes montrant à une même époque des niveaux adaptatifs franchement différents, tout spécialement en ce qui concerne la région infraorbitaire et sa musculature. On ne doit pas oublier que, actuellement, sont contemporaines des formes à trou infraorbitaire très réduit, sans aucun passage musculaire, même pendant la période embryonnaire, d'autres avec présence et passage musculaire à un certain âge de l'embryon, et disparition ultérieure (Maier & Schrenk 1987), d'autres enfin avec un orifice de taille nullement négligeable traversé par des fibres musculaires. Pour le moment, il se trouve que *Richardus*, étant de Fort Ternan, est plus récent que *Proheliophobius* de Rusinga, mais il ne me semble pas improbable que l'on puisse découvrir des formes au même niveau évolutif que *Richardus* qui soient contemporaines de *Proheliophobius*. Reste que l'assemblage actuel de formes est plus évolué que l'assemblage qui serait ainsi réalisé.

Richardus apporte un argument très fort en faveur de la thèse proposée dans notre étude de 1973, qui considère comme primitive la présence d'un muscle traversant le trou infraorbitaire comme dans les Thryonomyoidea auxquels nous estimons qu'ils sont apparentés. En effet, si l'on conçoit facilement que subsistent des insertions musculaires faisant des marques importantes malgré une réduction avancée de l'orifice infraorbitaire, il est par contre très peu concevable qu'une telle association représente le commencement, la première étape d'une structure pleinement hystricomorphe. Nous avons déjà indiqué dans notre première description sommaire de *Richardus*, et nous tenons à rappeler ici, vu l'importance de ces observations, que nos collègues W. Maier et F. Schrenk étudiant cet important problème (1987), ont constaté que, dans les embryons de *Bathyergus janetta* et de *Georychus capensis*, apparaissent à un certain stade des fibres musculaires traversant le foramen infraorbitaire, fibres qui disparaissent

à un stade plus tardif et qui sont absentes chez l'adulte. Rappelons aussi leur interprétations de ces observations d'une importance fondamentale. Rejetant l'idée qu'il puisse s'agir de structures préparant et annonçant des structures plus complètes, ces auteurs écrivent "Nous pensons que les bathyergidés étaient primitivement des rongeurs hystricomorphes, et que ce complexe caractéristique a été perdu secondairement dans ce groupe". Naturellement je souscris totalement à ces conclusions, que *Richardus* corrobore pleinement.

BIBLIOGRAPHIE

- BUGGE, J. 1971. – The cephalocararterial system in New and Old World hystricomorphs, and in bathyergoids with special reference to the systematic classification of rodents. *Acta anat.* 80: 516-536.
- ELLERMAN, J.R. 1940. – The families and genera of living rodents. Vol. I: Rodents other than Muridae. British Museum (Nat. Hist.), Londres.
- LAVOCAT, R. 1973. – Les rongeurs du Miocène d'Afrique Orientale. I. Miocène inférieur. *Mem. Trav. Inst. Montpellier, E.P.H.E.*, 1: 1-284.
- LAVOCAT, R. 1988. – Un rongeur bathyergidé nouveau remarquable du Miocène de Fort Ternan. *C.R. Acad. Sci. Paris, sér. 2*, 306: 1301-1304.
- MAIER, W. & SCHRENK, F. 1978. – The hystricomorphy of the Bathyergidae, as determined from ontogenetic evidence. *Z. Säugetierkunde*, 52 (3): 156-164.
- TULLBERG, T. 1899. – Über das System der Nagethiere. Eine phylogenetische Studie. Upsala.
- WOOD, A.E. 1985. – The relationships, origin and dispersal of the hystricognathous rodents. *In*: W.P. LUCKETT & J.L. HARTENBERGER (Eds.), *Evolutionary relationships among Rodents*: 475-513. Plenum Press, New York.

LEGENDE DE LA PLANCHE

PLANCHE 1

(Fig. 1-5: vues stéréoscopiques)

Fig. 1. – *Richardus excavans*: vue latérale droite, x 2.

Fig. 2 et 3. – Vues antérieures comparées.

Fig. 2. – *Heterocephalus glaber*: région antéorbitaire sans empreinte du masséter, x 2,5.

Fig. 3. – *Richardus excavans*: région antéorbitaire avec empreinte du masséter, x 2.

Les trous infraorbitaires des deux genres sont de dimensions comparable, petits.

Fig. 4. – *Richardus excavans*: vue de 3/4 avant. Empreinte du masséter sur la plaque massétérienne et le prémaxillaire (région dorsale du museau), x 1,2.

Fig. 5. – *Richardus excavans*: vue dorsale, x 1,2.

Fig. 6. – *Richardus excavans*: vue occipitale (couple formé de deux vues identiques, qui peut être examiné avec la loupe stéréoscopique utilisée pour les autres vues, avec le même grandissement), x 1,2.



1



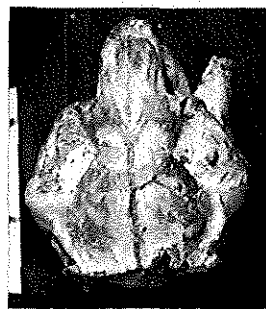
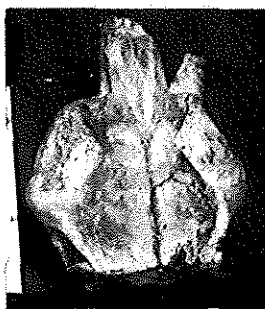
2



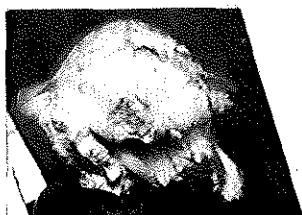
3



4



5



6