

**L'OCCLUSION DENTAIRE CHEZ *PERADECTES*,
AMHIPERATHERIUM ET *PERATHERIUM*, MARSUPIAUX
 DU TERTIAIRE D'EUROPE**

par

Jean-Yves CROCHET*

SOMMAIRE

	page
Résumé	80
Introduction	80
Mouvements mandibulaires et occlusion dentaire chez les Didelphidés	81
a/ Généralités	81
b/ Caractéristiques des surfaces d'usure	81
c/ Mécanisme de l'occlusion dentaire chez <i>Didelphis marsupialis</i> L.	83
Etude des surfaces d'usure des molaires des Didelphinés Européens et de l'Espèce Nord-Américaine <i>Herpetotherium fugax</i>	84
a/ Genre <i>Peradectes</i>	84
b/ Genre <i>Amhiperatherium</i>	85
c/ Genre <i>Peratherium</i>	87
d/ Genre <i>Herpetotherium</i>	88
Conclusions	88
Bibliographie	89

*LA 299, Evolution des Vertébrés, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place E. Bataillon, 34060 MONTPELLIER Cedex.

RESUME

Les principes généraux qui président à l'étude des facettes d'usure qui se développent au cours de la mastication chez les Mammifères possédant des molaires tribosphéniques sont rappelés. L'application de cette méthode d'étude aux molaires des Didelphidae tertiaires européens montre que la lignée de cette famille représentée par les espèces *Peratherium cuvieri* (Eocène supérieur), *P. elegans* (Oligocène inférieur et moyen) et *P. antiquum* (Oligocène supérieur) a progressivement évoluée vers un régime alimentaire à tendance carnivore.

ABSTRACT

The general principles guiding the study of wear facets which develop during mastication in mammals possessing tribosphenic molars are named. The application of this method of study to the molars of European Tertiary Didelphidae shows that the lineage of this family as represented by the species *Peratherium cuvieri* (Upper Eocene), *P. elegans* (Lower-middle Oligocene) and *P. antiquum* (Upper Oligocene) has progressively evolved toward a more carnivorous diet.

INTRODUCTION

Les marsupiaux tertiaires d'Europe sont représentés par 14 lignées monospécifiques ou polyspécifiques qui évoluent le plus souvent par anagénèse. L'une de ces lignées est l'objet d'une cladogénèse qui s'est produite probablement au cours de l'Eocène moyen ou au début de l'Eocène supérieur (Crochet, 1979). La présence simultanée de nombreuses espèces dans certains gisements éocènes (jusqu'à 9 à Avenay et Condé-en-Brie) n'est pas en contradiction avec les observations actuelles effectuées dans la forêt tropicale d'Amazonie. Des conditions climatiques comparables ont dominé l'Europe durant la plus grande partie de l'Eocène (Russell, 1975).

S'il est difficile, sinon impossible, de reconstituer avec précision les niches écologiques occupées par chaque espèce de didelphe en Europe au cours du Tertiaire, il est possible d'obtenir quelques précisions sur le régime alimentaire de certaines de ces espèces en étudiant les facettes d'usure des molaires qui se développent au cours de la mastication. Préalablement, les principes sur lesquels une telle étude peut se fonder seront succinctement rappelés.

MOUVEMENTS MANDIBULAIRES ET OCCLUSION DENTAIRE

a/ GENERALITES

La reconstitution des phénomènes masticatoires chez les Mammifères est rendue possible à la suite des études cinématographiques de ces phénomènes chez les Mammifères actuels portant d'une part sur les mouvements relatifs des dentures supérieure et inférieure, et d'autre part sur ceux des rangées dentaires inférieures entre elles lorsque la symphyse mandibulaire est souple. L'observation de zones superficielles d'usure au niveau des dents peut également donner des indications. Sur ces zones peuvent s'observer des stries consécutives soit à l'action d'éléments étrangers pouvant se trouver dans la cavité buccale au cours de la mastication (nourriture ou autres matériaux), soit à l'action des dents entre elles durant les occlusions successives survenant au cours de chaque cycle masticatoire. La première de ces actions a été appelée abrasion et la seconde attrition (cf. Butler 1972). Un troisième type d'action a été défini par Every et Kühne (1971) et appelé « thegosis » par ces auteurs. Il correspond à un affûtage permanent des crêtes par contact dent contre dent et produisant des stries parallèles. Cette notion de « thegosis » a été discutée par Butler (o.c.). Elle semble correspondre au moins, dans le cas de la molaire tribosphénique non spécialisée, à une action concomitante de celle de l'attrition.

Une bonne observation des stries sur les facettes d'usure nécessite que les dents étudiées ne soient ni trop peu, ni trop usées, qu'elles ne soient ni roulées, ni altérées superficiellement, ni protégées après leur récolte par une substance quelconque. Ces conditions réduisent considérablement les échantillonnages disponibles dans une proportion pouvant atteindre 75 %.

b/ CARACTERISTIQUES DES SURFACES D'USURE

• *Surfaces d'usure consécutives au phénomène d'abrasion.*

Ces surfaces se développent au niveau des sommets des cuspides et des crêtes, et sont consécutives à l'écrasement par pression verticale de la nourriture et des matériaux divers qui peuvent être introduits dans la bouche pour être broyés. Elles sont donc essentiellement produites par les substances écrasées, sans l'intervention d'un contact entre des cuspides des molaires supérieures et inférieures. L'écrasement s'effectue en premier lieu par l'intermédiaire des reliefs dentaires les plus importants, puis par ceux qui sont plus faibles.

Selon l'importance relative du mouvement à dominance verticale et la rigidité de la nourriture, les sommets des cuspides les plus hautes, les premiers à agir, développent des surfaces d'abrasion plus importantes que ceux des cuspides plus basses. De même, ce sont les parties les plus élevées des crêtes à proximité des cuspides qui sont les plus

usées. Les extrémités des cupsides et le fil des crêtes s'émousent progressivement. Dans le cas des didelphidés, les stries observables sur ces surfaces généralement convexes (rarement planes) sont multidirectionnelles.

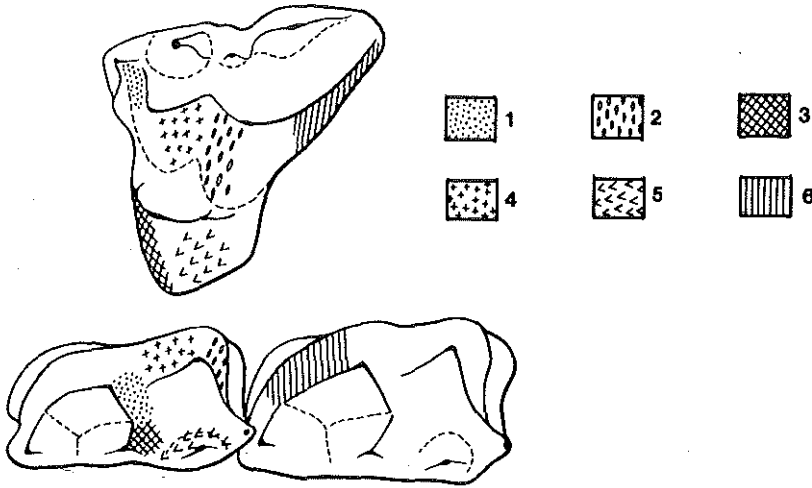


Fig. 1. — Correspondance entre les facettes d'usure d'une molaire supérieure (M1/ d'après PFR 10504) et des deux molaires inférieures correspondantes (M/1 et M/2 d'après PFR 5243, MNHN) chez un Didelphini du Cénozoïque européen : *Peratherium antiquum* (BLAINVILLE). Les numéros des facettes correspondent aux définitions inscrites au Tableau 1 (d'après Crompton et Hiimae 1970).

• *Surfaces d'usure consécutives au phénomène d'attrition* (tableau 1).

Ces surfaces se développent sous les crêtes, sont planes et portent des stries parallèles entre elles et indiquant le sens des mouvements mandibulaires qui les ont produites. Ces facettes d'usure résultent du frottement direct de certaines murailles des dents supérieures et inférieures avant que ces dernières n'entrent en occlusion complète. L'angle que forment les stries observées sur ces facettes avec la verticale peut constituer une indication utile. Butler (1972) a exploité ce type de paramètre et mis en rapport la valeur calculée de cet angle avec la nature du régime alimentaire. Plus la valeur de cet angle est importante, plus le régime alimentaire présente une tendance herbivore marquée ; plus sa valeur est faible et plus la tendance carnivore est affirmée.

Ces facettes d'usure consécutives au phénomène d'attrition présentent pour l'essentiel les mêmes caractéristiques que celles indiquées par Every et Kühne (1971) pour définir les facettes résultant du phénomène de thegosis.

	Molaire supérieure	Molaire inférieure
facette 1	surface verticale sous la métacrista.	surface verticale sous paralophide.
facette 2	surface verticale sous la paracrista.	face postérieure du protoconide.
facette 3	portion antéro-linguale de la centrocrista.	face extérieure de la crista obliqua.
facette 4	surface verticale sous la préprotocrista.	face postérieure du métaconide.
facette 5	surface verticale linguale et postéro- linguale du protocône.	face labiale de l'entocristide.
facette 6	surface postéro-linguale de la centrocrista.	face postéro-labiale de la postcristide.

TABLEAU 1

Correspondance des facettes d'usure entre les molaires supérieures et inférieures de *Didelphis marsupialis* L. d'après Crompton et Hiiemae (1970)

c/ LE MECANISME DE L'OCCLUSION DENTAIRE CHEZ *DIDELPHIS MARSUPIALIS* L.

Crompton et Hiiemae (1970) ont étudié le cycle masticatoire de *Didelphis marsupialis* L. en cinématographie. Chez ce didelphiné actuel d'Amérique du Nord et, d'après ces auteurs, ce cycle se décompose en trois phases : la phase préparatoire (rapprochement des rangées dentaires supérieures et inférieures), la phase fonctionnelle (contact entre la nourriture et les rangées dentaires, puis occlusion éventuelle dent contre dent), enfin la phase finale (éloignement des rangées dentaires). Durant la première partie de la phase fonctionnelle de chaque cycle masticatoire, les sommets des cuspidés des molaires inférieures et supérieures s'usent par suite du contact avec les aliments (abrasion), et entrent progressivement en occlusion (attrition). Les occlusions successives laissent des traces sur les dents sous forme de tablettes d'usure au niveau des murailles situées sous les crêtes. A chaque tablette d'usure d'une molaire inférieure correspond une tablette sur la portion de la molaire supérieure venant en occlusion. L'importance de ces surfaces et l'orientation des stries qui y sont observables résultent de l'action des mouvements relatifs du dentaire par rapport au maxillaire au niveau du condyle d'articulation dans la cavité glénoïde.

D'autre part, Crompton et Hiiemae constatent en cinématographie une indépendance relative de l'hémimandibule droite par rapport à la gauche, les deux hémimandibules n'entrant jamais simultanément en occlusion avec la portion correspondante du maxillaire. Cette indépendance relative exige une symphyse mandibulaire souple.

Les mouvements relatifs du dentaire par rapport au maxillaire sont de plusieurs types : verticaux, latéraux et antéro-postérieurs. Après une étude détaillée de ces mou-

vements au cours des différentes phases du cycle masticatoire, Crompton et Hiiemae distinguent six couples de facettes d'usure chez l'espèce américaine actuelle sus-citée, résumés dans le tableau 1 et indiqués sur la figure 1.

Au vu des résultats obtenus en cinématographie et des positions des tablettes d'usure, ces auteurs notent que la mastication de cette espèce s'effectue plutôt par écrasement et perforation (« crushing-puncturing ») que par broyage par effet d'un pilon dans un mortier (« grinding pestle and mortar »). A l'appui de cette thèse, deux arguments sont avancés : l'importance égale de toutes les facettes d'usure des sommets des cuspidés principales, et l'absence d'usure dans les bassins occlusaux du trigone et du talonide. Ainsi les sommets des protocônes et des hypoconides ne viennent pas au contact du fond de la postfosside d'une part et de la protofossa d'autre part.

Ces observations peuvent être comparées avec les conclusions de Mills (1966) concernant certains insectivores actuels. En effet, chez certains d'entre eux, les sommets des protocônes et hypoconides possèdent des surfaces d'abrasion plus nettes que celles des autres cuspidés principales et corrélativement la postfosside et la protofossa présentent des traces d'usure sous forme de petites fosses consécutives à l'action des deux cuspidés citées. Ces observations indiquent nettement que protocône et hypoco-nide viennent ici en contact avec les fossettes opposées au cours de la phase fonctionnelle de la mastication.

Chez ces insectivores, le type de mastication est donc de type « broyeur par effet de pilon dans un mortier ».

C'est par rapport à ces modèles que sont considérés ci-dessous les phénomènes d'occlusion chez les didelphinés cénozoïques holarctiques.

ETUDE DES SURFACES D'USURE DES MOLAIRES DES DIDELPHINES EUROPEENS ET DE L'ESPECE NORD-AMERICAINE *HERPETOTHERIUM FUGAX*

Les traces d'usure consécutives à la phase fonctionnelle de chaque cycle masticatoire sont ici étudiées chez les didelphidés fossiles. En ce domaine, et étant donné les structures conservatrices des molaires de cette sous-famille, les comparaisons sont effectuées préférentiellement avec les mammifères mésozoïques en s'appuyant sur les résultats obtenus par Butler (1972).

Après l'examen de ces surfaces chez les trois genres européens de didelphidés, quelques indications seront données au sujet du genre nord-américain *Herpetotherium*.

a/ GENRE *PERADECTES*

Chez le genre *Peradectes*, le sommet des cuspidés et le fil des crêtes des molaires supérieures (cuspidés stylaires comprises) et inférieures sont préférentiellement usés

aux vallées et aux murailles. Les sommets des cuspidés forment des dômes plus ou moins élevés, au milieu desquels l'ivoire apparaît rapidement. La couche tronquée d'émail cerne ces dômes et forme un anneau limitant la surface abrasée dès les premiers stades d'usure. Le fil des crêtes est d'abord tronqué, et l'émail affleure rapidement dans l'axe des surfaces formées qui sont plus ou moins convexes ou déversées. Au fur et à mesure que les phénomènes d'usure se développent, les surfaces d'usure du sommet des cuspidés et du fil des crêtes tendent à se rejoindre en perdant leur individualité, les sommets s'usant plus rapidement que les crêtes.

Le grand développement et la morphologie de ces surfaces d'usure indiquent clairement (voir plus haut) qu'il s'agit de surfaces d'abrasion déterminées par l'écrasement de nourriture à la suite de contacts dent-nourriture. L'importance de ces surfaces d'abrasion dénote une forte résistance à l'écrasement de la nourriture durant les premiers cycles masticatoires que subissent chaque prise alimentaire et, par suite, une certaine dureté de cette nourriture.

L'étude des surfaces d'attrition provoquées par les contacts dent contre dent lors de la deuxième partie de la phase fonctionnelle de l'occlusion a été menée à partir des traces laissées sur la muraille postérieure du trigonide des molaires inférieures. La présence des racines est indispensable pour mesurer l'angle formé par les stries observées sur ces surfaces avec un axe bien défini (l'axe d'allongement des racines en suivant l'indication de Butler 1972). Ces racines étant généralement absentes sur les molaires supérieures référées au genre *Peradectes* en Europe, elles n'ont pu être prises en considération. Sur les molaires inférieures les plus antérieures, particulièrement la M/1 où le métaconide est postérieur au protoconide, la surface d'attrition ne se développe que sous cette dernière cuspidé. L'angle des stries avec l'axe ci-dessus indiqué varie entre 35° et 46° (voir tableau 2). D'après les indications données par Butler (1972, fig. 3), ces valeurs correspondent à des régimes alimentaires de tendance insectivore.

Un contact direct entre l'hypoconide et la profossa d'une part, et le protocône et la postfosside d'autre part, n'est pas à envisager, compte tenu de l'absence de réduction de l'épaisseur de l'émail au niveau des fosses observées à un stade peu avancé d'usure.

b) GENRE *AMPHIPERATHERIUM*

Les espèces référées au genre *Amphiperatherium* présentent généralement des surfaces d'abrasion moins importantes que chez les *Peradectes*. Les sommets des cuspidés ne sont pas uniformément usés sur tout leur pourtour. L'usure des sommets des cuspidés se prolonge d'abord sur la muraille labiale des paracônes et des métacônes, puis, à un moindre degré, sur celle des protocônes et ensuite seulement sur la muraille linguale des cuspidés stylaires. Sur les molaires inférieures, l'usure atteint le fil des crêtes en même temps que le sommet des cuspidés.

Ces observations, en les comparant avec celles effectuées pour *Peradectes*, indiquent probablement un régime alimentaire composé pour *Amphiperatherium* de matériaux moins durs que ceux mastiqués par *Peradectes* (tableau 2).

Espèces	Gisements	N	lim. var.*	moy.*	± Sm	O
<i>Peradectes louisi</i>		11	37 46	40.72	0.9638	3.19659
<i>Peradectes mutignienseis</i>		3	35 40	37.66		
<i>Peradectes russelli</i>		3	38 42	39.66		
<i>Amphiperatherium giselense</i>	Grisolles	12	32 46	37.83	1.3247	4.58518
<i>Amphiperatherium maxime</i>	Condé-en-Brie	10	34 47	40.40	1.7333	5.48128
<i>Amphiperatherium fontense</i>		5	26 39	32.00		
<i>Amphiperatherium exile</i>	Pech du Fraysse	15	26 46	34.53	1.4731	5.70547
<i>Peratherium matronense</i>		4	32 44	36.50		
<i>Peratherium sudrei</i>	Robiac	13	34 50	42.38	1.4166	5.10781
<i>Peratherium lavergnense</i>	La Bouffie	14	31 45	37.85	1.0886	4.07350
<i>Peratherium cuvieri</i>	Escamps	14	34 53	42.42	1.5467	5.78744
<i>Peratherium elegans</i>	Mas de Got	23	24 42	32.17	1.0625	5.09592
<i>Peratherium antiquum</i>	Pech du Fraysse	11	23 40	29.54	1.7702	5.87135
<i>Herpetotherium fugax</i>	Mellinger loc.	7	32 50	41.71	2.7921	7.38725

TABLEAU 2

Limites de variation, moyenne, erreur-standard de la moyenne et écart-type de l'angle formé par la verticale et la direction des stries observées sur les surfaces d'usure des murailles postérieures des trigonides de différentes espèces de didelphinés cénozoïques holartiques. L'absence de désignation de gisement indique que l'ensemble du matériel référé à l'espèce indiquée a été pris en considération.

*La valeur des angles est exprimée en degré.

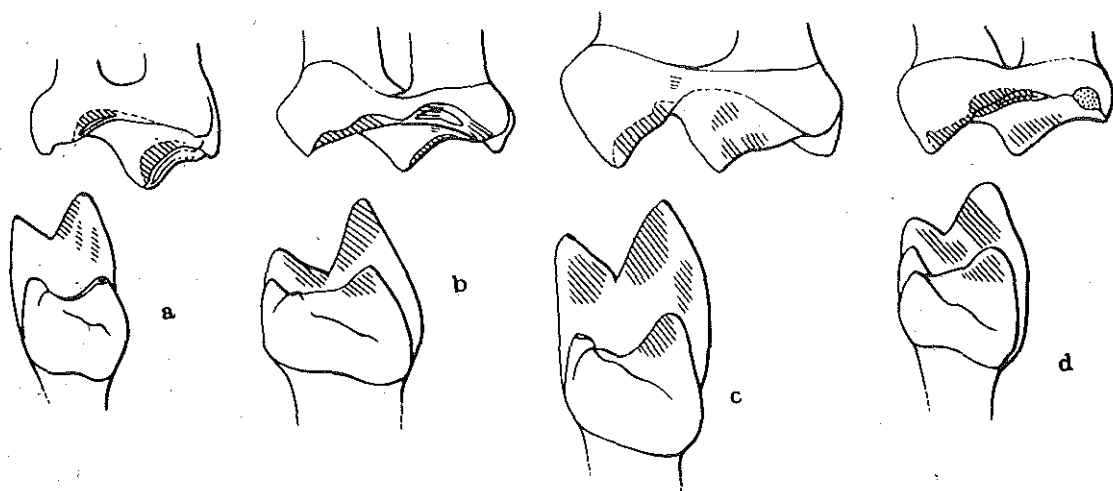


Fig. 2. — Surfaces d'attrition de la face antérieure de molaires supérieures droites et de la face postérieure de molaires inférieures gauches des différents genres de Didelphini cénozoïques holarctiques (spécimens du MNHN).

a/ *Peradectes louisi* ; M3/g : GLD 197 (holotype) ; M/3d : SN 2508.

b/ *Amphiperatherium exile* (GERVAIS) ; M3/g : PFR 10248 ; M/3d : PFR 5265.

c/ *Peratherium antiquum* (BLAINVILLE) ; M3/g : PFR 8407 ; M/3d : PFR 10395.

d/ *Herpetotherium fugax* (COPE) ; M3/g WR 354 ; M/3d : WR 324.

Ces éléments peuvent indiquer que *Amphiperatherium* possédait un régime alimentaire à tendance plus carnivore que celui pratiqué par *Peradectes*. Cependant, les différences sont trop faibles pour être interprétées avec davantage de précision, en l'absence de données précises concernant les didelphidés actuels.

c/ GENRE *PERATHERIUM*

L'usure consécutive à l'abrasion durant les premiers temps de son action n'affecte nullement l'aspect aigu du sommet des cuspidés. Par contre, les faces labiales des paracônes, des métacônes et, à un degré moindre, des protocônes, et les faces labiales des cuspidés stylaires sont d'autant plus usées que l'on se rapproche des sommets des cuspidés. Cette usure se développe progressivement vers la surface stylaire et l'ensemble de la profossa comme chez le genre *Amphiperatherium*.

Cette usure, affectant préférentiellement des surfaces fortement inclinées, indique que la nourriture ingérée ne présentait pas de résistance importante à l'écrasement durant la première partie de la phase fonctionnelle de l'occlusion. Cette nourriture était donc relativement molle.

Les stries observées sur la face postérieure des trigonides ne présentent pas une orientation fondamentalement différente de celle constatée chez le genre précédent.

Cependant, elles tendent à devenir plus verticales chez les espèces *Peratherium elegans* et *P. antiquum*. Les différences d'orientation de ces stries entre ces deux espèces n'est pas significative. En effet, la comparaison de la population de Mas de Got référée à *P. elegans* et celle du Pech du Fraysse référée à *P. antiquum* donne une valeur de t égale à 0,108 pour 19 degrés de liberté. Par contre, la population d'Escamps référées à *P. cuvieri*, espèce la plus ancienne de la lignée qui se poursuit par les deux espèces citées plus haut, présente une différence significative à plus de 99 % avec celle du Mas de Got référée à *P. elegans* (t égale dans ce cas à 5,640 pour 35 degrés de liberté).

Pour la majorité des espèces de *Peratherium*, la valeur moyenne de l'angle formé par les stries consécutives à l'attrition et la verticale est intermédiaire entre les valeurs citées par Butler (*o.c.*) pour les genres mésozoïques à régime insectivore et à régime carnivore. Les espèces *P. elegans* et *P. antiquum* se situent seules dans la zone de valeurs correspondant aux genres mésozoïques dont le régime alimentaire est à prédominance carnivore.

d/ GENRE *HERPETOTHERIUM*, DIDELPHINE NORD-AMERICAIN TERTIAIRE

Chez l'espèce *H. fugax* de l'Oligocène d'Amérique du Nord (Mellinger locality, Cedar Creek, Wyoming), les surfaces d'usure consécutives au phénomène d'abrasion sont comparables à celles décrites ci-dessus pour le genre européen *Amphiperatherium*. L'angle formé par les stries des facettes d'usure consécutive au phénomène d'attrition et par la verticale présente une valeur un peu plus forte qui dénote un régime alimentaire de type plus insectivore (angle voisin de 45° , cf. tableau 2) que chez la majorité des espèces européennes.

Il est probable que d'autres formes d'*Herpetotherium* présentent des tendances carnivores plus marquées.

CONCLUSIONS

L'étude des stries des facettes d'usure des molaires de Didelphidae exige l'utilisation de dents isolées, et donc d'un matériel préparé à cet effet. La détermination d'un axe vertical défini avec précision pour les molaires aussi bien supérieures qu'inférieures est délicate. En particulier, les racines des molaires inférieures s'orientent plus lingualemment sur la première que sur la quatrième.

Ces difficultés techniques demandent une certaine prudence quant à l'interprétation des stries portées sur les facettes d'usure en l'absence de données concernant les espèces actuelles de didelphidés autres que *Didelphis marsupialis*. Les indications et les interprétations portées dans le texte ci-dessus ne présentent qu'une valeur relative au matériel étudié et doivent être utilisées avec prudence pour les genres et espèces non citées.

Bien que le schéma des molaires des didelphidés présente une constance certaine,

des différences sensibles sont constatées au niveau des modes d'usure des molaires, et correspondent à des différences de régime alimentaire. Les espèces européennes du genre *Peradectes* ingéraient préférentiellement une nourriture qui offrait une certaine résistance à l'écrasement au cours de la phase fonctionnelle de la mastication, alors que les espèces du genre *Amphiperatherium* et, plus encore, du genre *Peratherium*, se nourrissaient de substances moins dures et se prêtant mieux à une dilacération.

Les résultats obtenus en étudiant l'évolution anagénétique (Crochet 1978) de la lignée *Peratherium cuvieri* - *P. elegans* - *P. antiquum*, qui est connue de l'Eocène supérieur à l'Oligocène supérieur, sont aussi significatifs. En effet, une orientation plus verticale des stries des facettes d'usure 1 et 3 en particulier (fig. 1) est observable sur les molaires des deux dernières espèces de cette lignée. Ce phénomène est interprété comme le témoin d'une tendance de plus en plus carnivore du régime alimentaire de ces deux formes par rapport à celui de l'ensemble des autres didelphidés tertiaires observés et de l'espèce actuelle *Didelphis marsupialis*. Cette tendance est confirmée par l'étude de la morphologie de la denture (développement des canines, aspect plus tranchant des prémolaires et des molaires) et de l'os dentaire (insertions musculaires et condyle d'articulation). Il est vraisemblable que certaines espèces nord-américaines tertiaires et sud-américaines actuelles expriment aussi une tendance comparable.

BIBLIOGRAPHIE

- BUTLER P.M., 1972. — Some functional aspects of molar pattern. *Evolution*, 26 : 474-483, 6 fig.
- CROCHET J.Y., 1978. — Les marsupiaux du Tertiaire d'Europe. Thèse présentée à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc. 2 vol., 360 p., 244 fig., 99 tabl., 2 pl. A paraître.
- CROCHET J.Y., 1979. — Diversité systématique des Didelphidae (Marsupialia) européens tertiaires. *Géobios*, 12, (3) : 365-378, 16 fig.
- CROMPTON A.W. et HIEMAE K., 1970. — Molar occlusion and mandibular movements during occlusion in the American opossum *Didelphis marsupialis* L.. *Zool. J. Linn. Soc.*, 49, (1) : 21-47, 10 fig., 1 pl.
- EVERY R.G. et KUHNE W.G., 1971. — Bimodal wear of mammalian teeth. In : Early mammals (ed. D.M. et K.A. Kermack). *J. Linn. Soc. (Zool.)*, suppl. vol. 50 : 23-27, 1 fig., 1 pl.
- MILLS J.R.E., 1966. — The functional occlusion of the teeth of Insectivora. *J. Linn. Soc.*, 46 (308) : 1-25, 22 fig.
- RUSSELL D.E., 1975. — Paleocology of the Paleocene-Eocene Transition in Europe. In : Szalay : Approaches to Primate Paleobiology. *Contrib. Primat.*, 5 : 28-61, 7 fig.