

# BULLETIN

DU

Musée royal d'Histoire  
naturelle de Belgique

Tome XIII, n° 19.

Bruxelles, avril 1937.

# MEDEDEELINGEN

VAN HET

Koninklijk Natuurhistorisch  
Museum van België

Deel XIII, n° 19.

Brussel, April 1937.

## NOTES SUR LES MAMMIFÈRES,

par Serge FRECHKOP (Bruxelles) (\*).

### XXI. — *Sur les extrémités de l'Oryctérope.*

1. Le Professeur MAX WEBER (1928) rapproche l'*Orycteropus* des *Ungulata*, en appuyant ses vues par les conclusions des anatomistes réputés qui ont étudié divers organes de ce curieux animal, qui réunit des traits archaïques avec une spécialisation extrême (1). La comparaison des relations existant dans les *autopodia* de l'Oryctérope avec certains détails de la structure des extrémités des Ongulés, apporte quelques précisions sur les affinités entre le premier et les seconds.

Dans une note antérieure (2), nous avons montré que les relations entre les éléments squelettiques, dans les extrémités des Ongulés paraxoniens (Artiodactyles), peuvent être considérées comme présentant un stade plus avancé que celui où se trouvent les extrémités des Ongulés mésaxoniens (Périssodactyles), dans le processus morphogénique se déroulant dans l'évolution des Mammifères. L'Oryctérope nous paraissait alors susceptible de pouvoir présenter, sous le même rapport, un état encore plus primitif que celui que nous voyons chez les Mésaxoniens.

Depuis lors, nous avons pu nous assurer de l'exactitude de notre supposition : les relations existant dans les extrémités de

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

(1) Voir : GREGORY, 1910, p. 335.

(2) Voir : ce *Bulletin*, tome XII, n° 37.

l'Oryctérope confirment notre hypothèse d'une rotation progressive des *autopodia*, à partir de la position où les bouts des doigts et des orteils sont orientés latéralement, vers la position des axes longitudinaux des *autopodia* parallèle au plan sagittal du corps, cette position étant l'une des conditions d'une locomotion rapide.

En outre, nous avons eu l'occasion de prendre connaissance de la théorie du Professeur Max WESTENHÖFER (1926), aux lumières de laquelle nos observations reçoivent une portée plus grande que celle que nous leur attachions au début.

2. La théorie de WESTENHÖFER attribuée à l'ancêtre des Mammifères une allure *bipède*, l'allure *quadrupède* présentant ainsi un genre de locomotion acquis ultérieurement.

Cette théorie se base sur la formation d'un talon, proprement dit, uniquement dans la classe des Mammifères. Ceci serait en rapport avec la formation d'une articulation talo-crurale ou « de saut » (« Sprunggelenk ») (3). Cette articulation se trouve entre les épiphyses inférieures des os du segment crural de la jambe (*tibia* et *fibula*), d'une part, et la rangée proximale des *tarsalia* (*talus* et *calcaneus*), d'autre part, tandis que, chez les Reptiles, l'articulation entre la jambe et la partie du pied qui s'appuie sur le substratum, se trouve entre les deux rangées des *tarsalia*, c'est-à-dire entre la rangée proximale, constituée par l'astragale et le calcaneum, auxquels se joint l'*intermedium*, et la rangée distale, formée par les *cuneiformia* et le *cuboideum*. D'autre part, chez les Mammifères, le calcaneum ne participe qu'indirectement à l'articulation talo-crurale : il a chevauché pour venir se placer, dans un pied plantigrade, sous l'astragale (*talus*) (ou, dans un pied digitigrade, derrière l'astragale). Le calcaneum s'appuyant sur le sol par son extrémité postérieure, le pied plantigrade présente un état propre aux Mammifères primitifs et ressemblant ainsi au pied humain. L'extrémité postérieure du talon se sépare ensuite du sol et s'élève de plus en plus au-dessus de celui-ci ; l'état de plantigradie parfaite, — lorsque le pied s'applique sur le sol de toute la longueur de la plante, comme c'est le cas chez l'Homme (4), Mammifère bipède, — se transforme graduellement en états de semi-plantigradie, de digi-

(3) Voir aussi: Max WEBER, op. cit., I, p. 146.

(4) La voûte longitudinale du pied humain a, comme points d'appui, le *tuber calcanei* et, comme le souligne WESTENHÖFER, le gros orteil (*hallux*).

tigradie et, enfin, d'unguligradie des Mammifères à sabots, parfaitement quadrupèdes (5). Les Mammifères quadrupèdes proviendraient donc, suivant la théorie de WESTENHÖFER, d'*ancêtres* dont l'*allure bipède* est restée le privilège de l'Homme. La *kyphose* de la colonne vertébrale des Mammifères quadrupèdes, contrastant avec la *lordose* chez l'Homme, ainsi que d'autres arguments, appuient, dans l'ouvrage de WESTENHÖFER, l'hypothèse du bipédisme initial des Mammifères.

3. Le schéma morphogénique que trace la théorie examinée, nous paraît très juste et indispensable comme hypothèse de travail pour quiconque voudrait comprendre la particularité de la structure des Mammifères. Il nous est plus difficile d'admettre le schéma de la transformation d'animaux bipèdes en animaux quadrupèdes, comme l'image sincère du processus phylogénique réel. En effet, la transformation en question serait à démontrer au moyen des documents paléontologiques, s'il s'en trouvait. A défaut de ces derniers, nous croyons plus prudent de conférer à l'hypothèse de WESTENHÖFER la formule suivante :

la structure des Mammifères quadrupèdes apparaît *comme si* elle était une modification de la structure de Mammifères bipèdes (6).

Ainsi nous admettons les points suivants :

1° la position du membre antérieur (supérieur chez l'Homme) appelée *supinatio*, est morphologiquement plus primitive que la position appelée *pronatio*, — ce qui est conforme à l'anatomie humaine ;

2° l'état du pied, tel qu'il se présente chez le Mammifère par-

(5) Voir l'excellent schéma constituant la figure n° 12 dans l'ouvrage cité de WESTENHÖFER. — L'accélération de la locomotion est liée, chez les Mammifères quadrupèdes, avec le déplacement du centre de gravité sur les membres antérieurs, appelés à supporter la majeure partie du poids du corps, tandis que les membres postérieurs se chargent principalement de la propulsion du corps ; ceci conduit à de multiples modifications de la structure générale de ces animaux. Ces phénomènes sont étudiés en détail dans l'ouvrage du Prof. H. BÖKER (1935 ; voir pp. 124-133). Nous notons, en outre, la corrélation entre la concentration des forces de la stabilité dans la ceinture thoracique et la hauteur du garrot (*Alces*, *Bison*, *Giraffa*).

(6) Il nous paraît possible que la nature pourrait être dispensée de l'obligation de suivre, dans son acte créateur, les lois de la mécanique, telles que les a établies la science, inévitablement relative ; ceci ne nous évite évidemment pas la nécessité, pour être d'accord avec nous-mêmes, d'appliquer, dans l'étude de la nature, les conceptions de la mécanique.

faitement bipède, qu'est l'Homme, est plus primitif que l'état du pied des Mammifères quadrupèdes, — en quoi nous suivons WESTENHÖFER (7) ;

3° L'état des extrémités des Ongulés mésaxoniens est plus primitif que celui des Ongulés paraxoniens, — ce que nous croyons avoir démontré dans notre note déjà citée (8).

Quelles sont, du point de vue de ces admissions, les relations existant dans les extrémités de l'Oryctérope ?

4. La supination présentant morphologiquement la position initiale de l'avant-bras des Mammifères, le croisement du cubitus (*ulna*) par le radius, lors de la pronation, conduit, dans l'évolution des *Ungulata*, à la propagation de l'épiphyse supérieure du radius sur la surface d'articulation de l'*humérus*, jusqu'au bord interne de cette dernière (9). Gagnant progressivement de l'importance, le *radius* devient le principal, sinon l'unique, élément de support, intercalé entre l'*humérus* et l'*autopodium* (voyez le membre antérieur du Cheval, du Taureau, etc.).

Il en est tout autrement dans le bras de l'Homme : c'est principalement sur le cubitus (*ulna*) que vient s'appuyer l'*humérus*. Conformément à la capacité, perdue par les Ongulés simultanément avec la réduction de la clavicule, de communiquer à l'avant-bras la position de la supination (10), lorsque le radius est parallèle au cubitus et se trouve du côté latéral de celui-ci, le *capitulum radii* est, dans le bras humain, rattaché au cubitus du côté latéral de son échancrure pour l'épiphyse inférieure de l'*humérus* (*incisura semilunaris ulnae*) (fig. 1).

(7) Voyez aussi notre essai sur « Le pied de l'Homme » dans les *Mémoires du Musée royal d'Hist. natur. de Belgique*, N. S., fasc. 3, pp. 325-340, 1936. — Remarquons que l'état bipède des animaux à locomotion « par bonds » étant franchement secondaire [voir à ce sujet: DOLLO (1899); GREGORY (1934); HATT, 1932b), etc.], il n'y a pas lieu d'en parler lorsqu'il s'agit du bipédisme primitif.

(8) Notons que cette admission s'accorde parfaitement avec les deux précédentes.

(9) Voyez la figure 2 dans notre note déjà citée (ce *Bulletin*, t. XII, n° 37).

(10) Remarquons, cependant, que le membre antérieur des Ongulés, comme le note BÖKER (1935, p. 131), s'applique contre le sol en position d'un début de la supination, ce qui conditionne l'usage plus rapide de la branche latérale du fer à cheval; les positions successives du même membre constituent donc une pronation de plus en plus accusée, jusqu'au moment où le sabot est le plus élevé du sol. La supination est si peu prononcée, chez les Ongulés, qu'il nous semble permis de parler d'une pronation constante dans leurs extrémités.

Chez les Ongulés, c'est l'inverse: l'*olecranon* du cubitus est situé latéralement par rapport à l'épiphyse supérieure du *radius*, qui a gagné une position au-devant du cubitus.

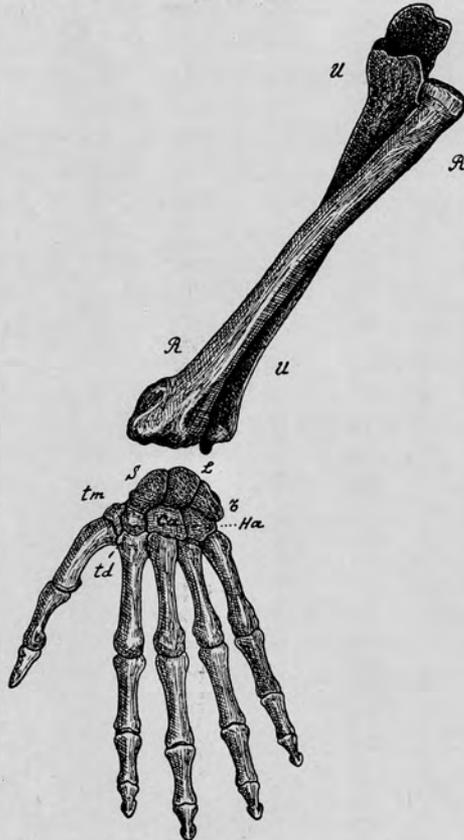


Fig. 1. — Squelette de l'avant-bras et de la main gauches de l'Homme.

*Ca* — capitatum; *Ha* — hamatum; *L* — lunatum; *R* — radius;  
*S* — scaphoideum; *T* — triquetrum; *td* — trapezoideum; *tm* —  
 trapezium; *U* — ulna.

Dans l'avant-bras de l'*Orycteropus* (fig. 2), on constate un état intermédiaire entre celui qui existe chez l'Homme et celui que montrent les Ongulés; en effet, le *capitulum radii* a chevauché presque au-devant de l'échancrure du cubitus. La supination n'est que partiellement possible, tandis que la pronation constante, telle qu'elle existe dans les extrémités des Ongulés, n'est également pas atteinte, chez l'*Oryctérope*.

Ainsi, l'examen des relations entre les deux os de l'avant-bras de l'Oryctérope permet déjà de conclure à l'état de son *extrémité antérieure* plus spécialisé que chez l'Homme (11), mais plus primitif que chez les Ongulés.

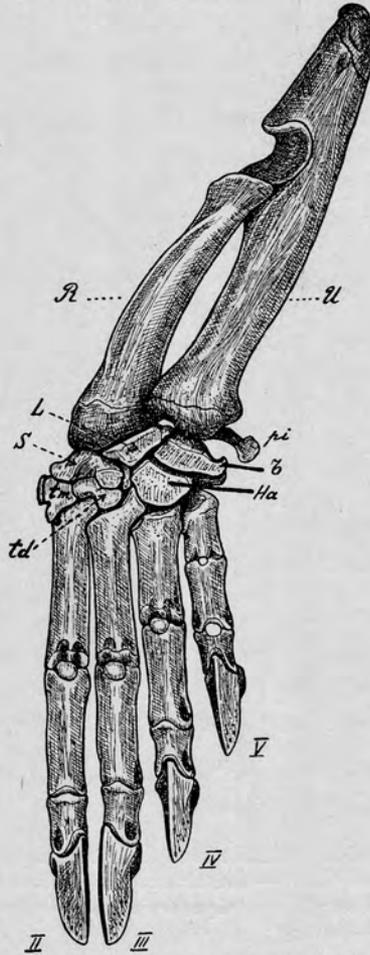


Fig. 2. — Squelette de l'avant-bras et de la main gauche de l'Orycteropus (dessin origin.).

Ha — hamatum; L — lunatum; pi — pisiforme; R — radius; S — scaphoideum; T — triquetrum; td — trapezoideum; tm — trapezium; U — ulna; le capitatum, reculé en arrière par l'épiphyse du métacarpale III qui s'articule avec le hamatum, paraît coincé entre td, S, L, Ha et ladite épiphyse.

(11) Nous entendons par *spécialisation* principalement la *perte de la plénitude des facultés*, bien que cette perte puisse favoriser le développement accentué d'une ou de plusieurs d'entre elles.

5. Dans la « main » de l'Oryctérope, les os des mêmes phalanges sont respectivement plus longs dans le 2<sup>e</sup> doigt que dans le 3<sup>e</sup>, mais le 3<sup>e</sup> doigt parvient à égaler en longueur le 2<sup>e</sup> par l'allongement de la phalange ongulaire. Si l'on ne tient pas compte de cet allongement, nettement secondaire, on peut dire alors, d'accord avec Max WEBER, que les doigts deviennent plus longs du 5<sup>e</sup> au 2<sup>e</sup>. Le *pollex* étant atrophié, en rapport avec le genre de vie fouisseuse de l'Oryctérope (12), et les doigts 2 et 3 étant de longueur égale et dépassant celle des autres doigts, les phalanges terminales de ces deux longs doigts forment nettement une *paire de sabots* (ou griffes), ajustés par la réduction de leurs flancs de contact; le côté opposé au côté du contact de chacun de ces deux « sabots » présente un élargissement qui forme le « talon » de la phalange.

Ainsi, si l'Oryctérope devait être rattaché à la série des Ongulés, c'est à l'extrémité opposée à celle qu'occupent, dans cette série, les *Paraxonia* les plus évolués, les Ruminants, que l'axe dynamique de son *autopodium* antérieur lui attribuerait sa place; les *Mesaxonia* s'intercaleraient donc entre l'Oryctérope et les *Paraxonia* (13).

6. Les *carpalia* de l'Oryctérope présentent exactement les relations décrites dans l'ouvrage de Max WEBER (op. cit., II, p. 704) et rappellent, comme le trouvait SONNTAG (1925), celles qui existaient chez les (†) *Creodonta*, très voisins des (†) *Condylarthra*, ancêtres supposés des Ongulés. Nous trouvons également une ressemblance avec les relations ayant lieu dans le carpe des Carnivores récents; en effet, les *carpalia* de l'Ours, par exemple, ne se distinguent sensiblement de ceux de l'Oryctérope que principalement par la fusion du *scaphoideum* et du *lunatum* en un seul os. D'autre part, le *centrale* soudé avec le *scaphoideum* présente un caractère commun à l'Oryctérope et à l'Eléphant (14), les Mésaxoniens, auxquels se rapporte ce dernier, s'étant moins écartés des formes ancestrales, par rapport aux Ongulés, que les Paraxoniens.

(12) Processus irréversible, comme le montre l'exemple des Ecuireux, qui sont secondairement arboricoles (voyez BÖKER, 1932, pp. 45-46, figs. 33 et 32).

(13) Nous envisageons les Ongulés comme formant un seul *ordre*; les liens entre les *Mesaxonia* et les *Paraxonia* se retrouvent aisément dans plusieurs caractères de l'Hippopotame, du Tapir, du Sanglier, etc.; ces vues sont exposées dans notre article publié dans « *Mammalia* », Paris, 1936, t. I, pp. 37-48.

(14) Max WEBER, 1928, II, p. 713.

Les *metacarpalia* présentent, chez l'Oryctérope, cette superposition des épiphyses proximales que GREGORY (15) mentionne et figure, sous le nom de « overlapping », comme un trait caractéristique des (†) *Creodonta*.

Soit qu'on veuille faire passer l'axe du membre antérieur de l'Oryctérope par le 3<sup>e</sup> doigt, — comme le suggère le fait que, dans son membre postérieur, c'est le 3<sup>e</sup> orteil qui est le plus long, — soit qu'on le fasse passer entre 3<sup>e</sup> et le 2<sup>e</sup> doigts, qui sont de longueur égale et dépassant celle des autres doigts, soit encore, qu'on le fasse passer le long du 2<sup>e</sup> doigt, aux phalanges, sauf l'ongulaire, les plus longues, — toujours cet axe passera-t-il par le *scaphoideum* (ou *scapho-centrale*) et par le *trapezoideum*;

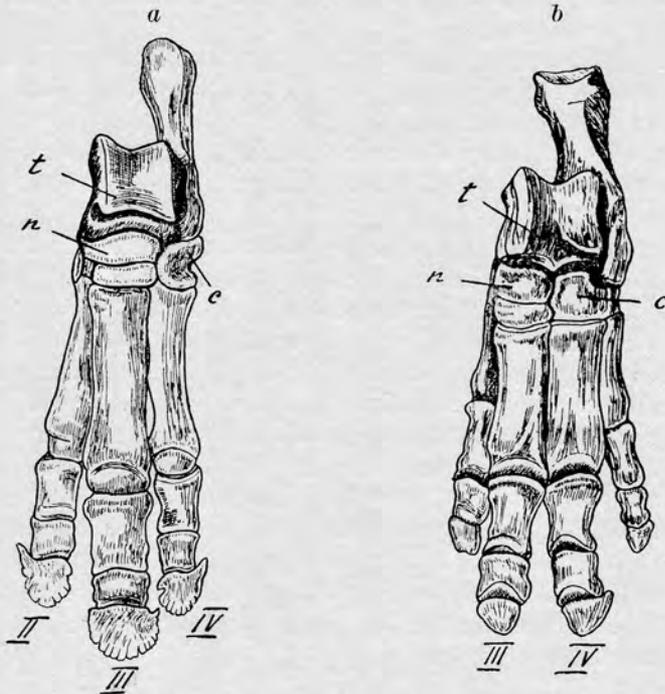


Fig. 3. — Squelette de pieds : *a* — du Tapir; *b* — de l'Hippopotame; (imité de DE BLAINVILLE); *c* — *cuboideum*; *n* — *naviculaire*; *t* — *trochlea tali*.

cette circonstance dénonce immédiatement un état plus primitif, du point de vue de notre hypothèse de la *rotation des autopodia*, que chez les Mésaxoniens (16).

(15) GREGORY, 1910, pp. 445-446, fig. 29.

(16) Comparez la fig. 2 ci-devant avec la fig. 6 de notre note déjà citée (ce *Bulletin*, t. XII, n<sup>o</sup> 37).

7. La différence de structure entre l'*autopodium* du membre postérieur des Mésaxonien et celui du même membre des Paraxonien, nous a amené à reconnaître deux mouvements morphogéniques conduisant d'un état hypothétique ancestral de l'extrémité postérieure aux relations très évoluées qu'on trouve chez les Paraxonien. Ces deux mouvements sont les suivants :

1° le pied tout entier, supposé plantigrade, est amené de la position où les bouts des orteils sont orientés latéralement, à une position plus ou moins parallèle au plan sagittal du corps ; ce mouvement est allé plus loin, dans l'évolution des Paraxonien, que dans l'évolution des Mésaxonien ;

2° les *tarsalia* effectuent une *rotation* autour de l'axe longitudinal du pied (*autopodium*) ; cette rotation s'exprime par le chevauchement du *naviculare* et du *cuboïdeum*, avec les orteils qui s'y rattachent respectivement, vers le bord interne du pied, l'axe longitudinal de celui-ci passant par le milieu de la *trochlea tali* (voir la fig. 3).

Comme résultat de cette rotation, l'astragale qui, par exemple, chez le Tapir, parmi les Mésaxonien, s'articule par devant presque uniquement avec le *naviculare*, parvient à avoir, chez les Paraxonien (chez l'Hippopotame, par exemple), la surface d'articulation antérieure divisée en deux parties égales, l'une s'articulant avec le naviculaire, l'autre avec le cuboïde.

Ce mouvement rotatoire va encore plus loin chez le Kangaroo, où la *trochlea tali* se trouve exactement derrière le cuboïde, c'est-à-dire sur la ligne du IV<sup>e</sup> orteil (fig. 4). Remarquons immédiatement que, chez *Macropus*, l'astragale ne s'articule pas avec le cuboïde, mais seulement avec le naviculaire, tandis que la *trochlea tali* repose sur le calcaneum (17).

Tandis que, dans la série *morphologique* présentée par les pieds du Tapir, de l'Hippopotame et du Kangaroo, l'astragale se déplace vers le bord latéral du membre, la surface de l'astragale s'articulant avec le naviculaire devient de moins en moins importante. En d'autres mots, la superposition de l'astragale sur le calcaneum, — processus ayant présidé, suivant WESTENHÖFER,

(17) Le pied du Kangaroo pouvant être envisagé comme provenant de celui des Marsupiaux arboricoles au pied préhensile (DOLLO, 1899), la prédominance chez lui du IV<sup>e</sup> orteil, liée avec la rotation que nous envisageons ici et qui est encore plus avancée chez lui que chez les Artiodactyles, rend difficile l'admission qu'un pied semblable à celui des Marsupiaux eût été le point de départ de l'évolution du pied des Primates.

à la morphogénèse du pied des Mammifères, — ne fait que s'accroître.

Ainsi, dans la partie postérieure du pied, le calcaneum, d'une position initiale, latérale et parallèle à l'astragale, chevauche pour venir se placer sous ce dernier.

Cependant, dans la partie antérieure du pied, comme le montre la même série morphologique, les éléments se rattachant au calcaneum par l'intermédiaire du cuboïde, exécutent un déplacement en sens opposé à celui du chevauchement du calcané; en effet, l'orteil IV gagnant progressivement en importance, se superpose enfin, chez le Kangaroo, sur les orteils III et II qui subissent une réduction.



Fig. 4. — Partie proximale du pied gauche du Kangaroo (*Macropus giganteus*) (dessin orig.).

ca — calcaneus; cub — cuboïdeum; f — surface d'articulation pour le fibula; n — naviculaire; t — l'astragale (*talus*); II-V — *metatarsalia* des orteils respectifs.

On semble donc être autorisé à dire que le pied tout entier subit, dans la série morphologique examinée, une *torsion hélicoïdale*, ses éléments latéraux tendant à se placer, dans la partie antérieure du pied, *au-dessus* des éléments de son bord interne, alors que, dans sa partie postérieure, les éléments latéraux glissent *sous* les éléments du même bord.

8. Le *piéd* de l'Oryctérope (fig. 5) présente des relations entre ses éléments squelettiques qui nous obligent à le placer au début

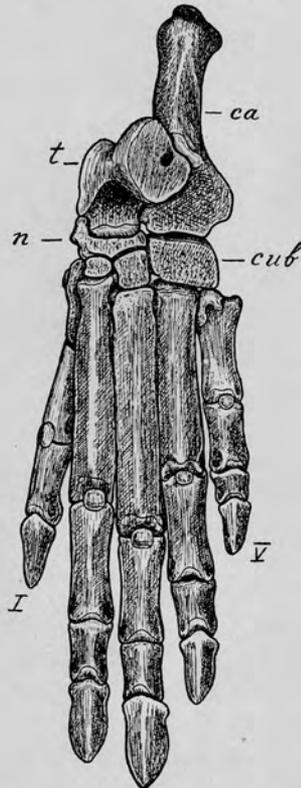


Fig. 5. — Pied gauche de l'Orycteropus, squelette, vu de devant (du dessus) (dessin origin.).

*ca* — calcaneus; *cub* — cuboïdeum; *n* — naviculaire; *t* — l'astragale (*talus*).

de la série morphologique dont il vient d'être question.

En effet, l'astragale (*talus*) s'articule au-devant uniquement avec le naviculaire et n'empiète pas du tout sur le cuboïde;

d'autre part, la *trochlea tali* n'empiète que partiellement sur le calcaneum. Le pied étant vu du côté plantaire, le naviculaire présente une surface pour l'articulation avec le calcané (fig. 6a), cette articulation empêchant le *talus* de s'articuler avec le *cuboïdeum*, comme il le fait dans le pied des Ongulés, ainsi que dans le pied humain. Cette particularité du pied de l'Oryctérope, relevée dans l'ouvrage de Max WEBER (1928), nous semble être

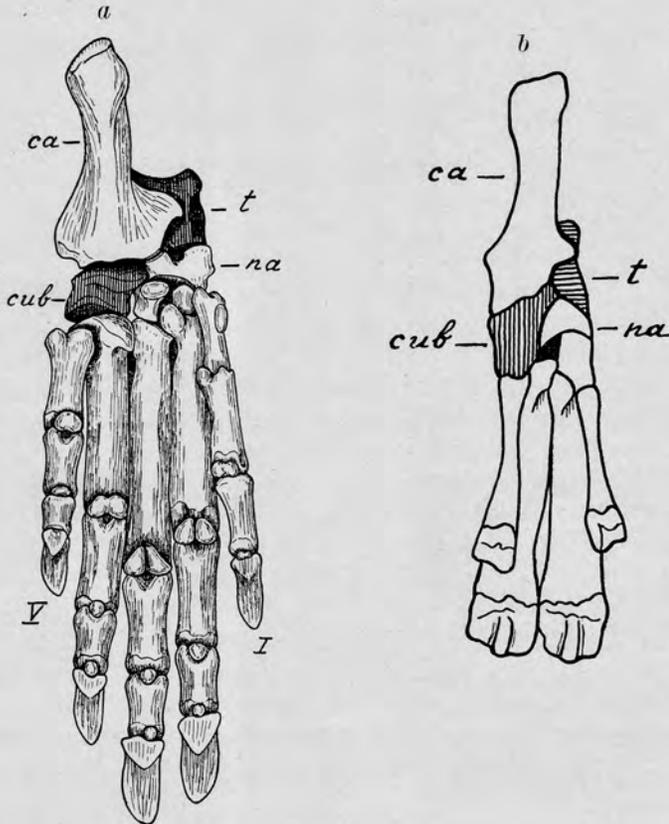


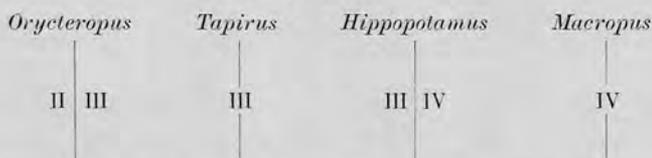
Fig. 6. — Face plantaire du squelette du pied gauche :  
*a* — de l'*Orycteropus*; *b* — de *Sus scrofa*.  
 (Mêmes désignations que sur les figures précédentes.)

due à la torsion hélicoïdale, dont il a été question plus haut, moins avancée chez l'Oryctérope que chez les Ongulés (fig. 6b) et chez l'Homme.

L'orteil III étant, chez l'Oryctérope, le plus long, c'est l'or-

teíl II qui tend à l'égaliser et non le IV<sup>e</sup>, comme c'est le cas chez les Paraxoniens.

D'autre part, ces relations dans le pied de l'Oryctérope constituent l'inverse de ce qui a lieu dans la main de cet animal, où le III<sup>e</sup> doigt cherche à égaliser le II<sup>e</sup>, qui est le plus long. Toutefois, les doigts II et III et les orteils III et II étant les plus longs dans les *autopodia* de l'Oryctérope, nous pouvons admettre que l'axe de la main et du pied passe chez lui respectivement entre les doigts et les orteils cités. Alors, du point de vue du déplacement progressif de l'axe des *autopodia* vers le bord latéral, on a le schéma suivant (18) :



9. Prenons maintenant en considération que les *autopodia* des membres postérieurs de l'Oryctérope n'ont pas une position parallèle au plan sagittal du corps et, qu'en position quadrupède, — ainsi que, probablement, lorsque l'animal se dresse, appuyé sur la plante entière de ses pieds et sur sa queue charnue, — il a les talons plus rapprochés l'un de l'autre que les deux genoux ou les pointes de ses deux pieds (19). Chez les Mammifères à locomotion « par bonds », les axes des *autopodia* postérieurs

(18) Ce schéma n'exprime aucunement les affinités phylogéniques ; le Kangaroo n'y est cité que parce qu'il montre un état ultérieur de structure du pied, par rapport aux états auxquels se trouvent les pieds des autres Mammifères, cités dans ce schéma. Complétant ce qui a été dit dans la note infrapaginale précédente, nous remarquons que la locomotion par bonds ou par « ricochets » ne peut être envisagée comme la cause de la prédominance du IV<sup>e</sup> orteil chez les Marsupiaux, d'autres Mammifères caractérisés par le même type de locomotion (*Dipus*, etc.) ayant le III<sup>e</sup> orteil le plus long. D'autre part, l'orteil IV est le plus long chez les Ecureuils, ceux-ci étant secondairement arboricoles et ayant mené antérieurement une vie de fouisseurs, comme le prouve la réduction du pouce, déjà mentionnée. La prédominance de l'un ou l'autre orteil peut donc difficilement être considérée comme conditionnée par le substratum ou par le mode de locomotion ; elle paraît plutôt pouvoir être envisagée comme une « préadaptation » (L. CUÉNOT, 1925), permettant d'embrasser le genre de vie pour lequel cette *prédisposition* est favorable.

(19) Voir la photographie d'un Oryctérope vivant dans « *Der Zoologische Garten* », 1936, N. F., Bd. VIII, p. 249. Cette photographie

sont, au contraire, parallèles. Ainsi la position des pieds de l'Oryctérope justifie la place qui lui est attribuée dans le schéma ci-dessus.

La comparaison de la position de la *trochlea tali*, chez l'Oryctérope, avec la position relative de cette même surface d'articu-

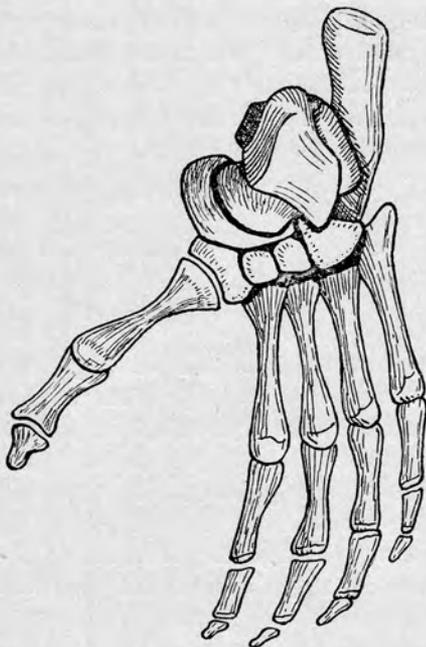


Fig. 7. — Squelette du pied gauche du Gorille (d'après WEBER, modifié).

lation chez un animal arboricole, par exemple, chez le Gorille (fig. 7), exclut, nous semble-t-il, la possibilité de faire provenir le pied de l'Oryctérope de celui d'un animal arboricole, au pied préhensile, comme on peut le faire pour le pied du Kangaroo (20).

montre que le bout de l'orteil V ne touche pas le sol, lorsque l'animal est en position quadrupède; les pieds ont une position digitigrade, tendant vers l'unguligrade, puisque, comme il ressort des relations de longueur des autres orteils par rapport au V<sup>e</sup> orteil, seulement les deux dernières phalanges des orteils II, III et IV s'appuient contre le sol; aussi au-devant des articulations entre les *metatarsalia* et les phalanges proximales, des petits os sésamoïdes jouent le rôle analogue à celui de la rotule (*patella*) du genou. (Fig. 5 ci-devant). (Voyez aussi WEBER, op. cit., II, p. 705.)

(20) Voyez la note infrapaginale 17.

Le pied de l'Oryctérope ne pouvant pas être déduit ainsi d'une structure adaptée à la vie arboricole, d'une part, et présentant un état plus primitif que chez les Ongulés, d'autre part, cet animal doit se rapprocher, au point de vue du squelette de son pied, de l'ancêtre bipède, supposé par WESTENHÖFER. Remarquons, cependant, que chez l'Homme, le seul Mammifère parfaitement bipède et plantigrade simultanément, l'axe dynamique du pied passe par le gros orteil, — le premier qui touche le sol à la course (fig. 8), — ce qui lui attribuerait, dans la série morphologique établie plus haut, une place précédant celle qu'y occupe l'Oryctérope, c'est-à-dire à l'extrémité opposée à celle qu'y forme le Kanguroo. Le bipédisme parfait de l'Homme est, cependant, en

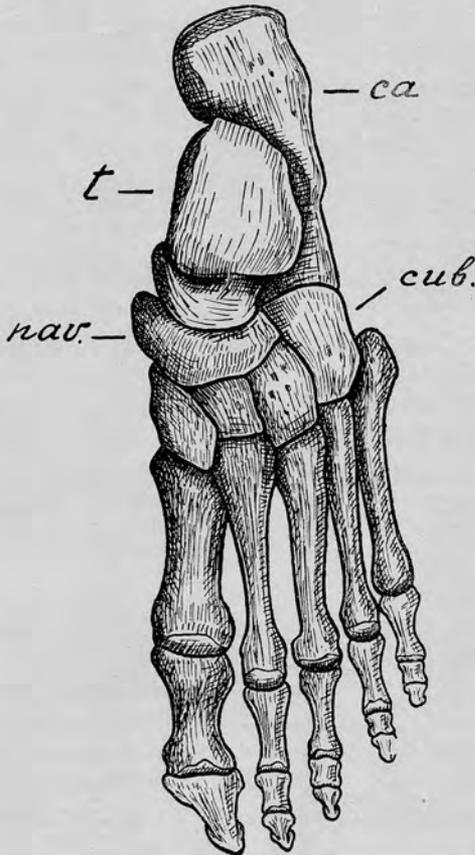


Fig. 8. — Squelette du pied gauche de l'Homme (imité de POIRIER, CHARPY et CUNÉO, Abrégé d'Anatomie).

corrélation avec des particularités de structure qu'on ne retrouve plus chez des Mammifères quadrupèdes, ni chez ceux qui sont secondairement bipèdes (*Tarsius*, *Macropus*, etc.) ; ces particularités, sur lesquelles nous ne pouvons pas nous arrêter pour l'instant, rendent difficile de placer le pied humain en tête de notre série morphologique.

10. La conservation du « gros » orteil (*hallux*) dans le pied de l'Oryctérope nous paraît être en corrélation avec la *rotation* des *autopodia* moindre en comparaison de la rotation qui ressort de la structure des *autopodia* des Ongulés.

La pointe du I<sup>er</sup> orteil dépasse, chez l'Oryctérope, celle du V<sup>e</sup> orteil ; l'orteil I se rapproche ainsi plus que le V<sup>e</sup> de la longueur du IV<sup>e</sup>. Le rapport entre les longueurs des orteils : III > II > IV > I > V, présente donc, chez l'Oryctérope, en quelque sorte l'inverse de ce qui a lieu lors du passage d'un pied du type *périssodactyle* au type *artiiodactyle*, le rapport des longueurs des orteils étant alors : III > IV > II > V > I. C'est-à-dire, ici encore on a l'impression que, si les *Paraxonia* présentent un état du pied succédant à l'état du pied des *Mesaxonia*, l'Oryctérope montre un état qu'il serait permis d'appeler, dans un sens purement morphologique, « *prémésaxonien* ». Chez les Mammifères, le I<sup>er</sup> orteil s'atrophie généralement plus tôt que le pouce, comme le montrent, par exemple, les Carnivores (*Canis*, *Félis*, etc.). Les orteils les plus longs III et IV se trouvant entre les orteils II et V, ces derniers disparaissent, chez les Ruminants, également plus tôt que les doigts correspondants des extrémités antérieures. Ces faits semblent être en faveur de l'hypothèse du bipédisme des ancêtres des Mammifères : le pied fonctionnant depuis plus longtemps comme support du corps que la « main », a dû subir aussi plus tôt les modifications liées avec la locomotion.

Par la conservation du gros orteil, l'Oryctérope se rapproche donc de l'état ancestral pour les Ongulés et les Carnivores, tel que le montrent les (†) *Creodonta*.

11. Les segments proximaux des membres doivent être examinés en rapport avec les ceintures des extrémités, ce qui dépasse le but de notre note, qui ne s'occupe que des *autopodia* et, partiellement, des segments auxquels ils s'attachent. L'avant-bras ayant été mentionné plus haut, nous voudrions dire ici encore quelques mots concernant le segment crural de l'extrémité postérieure de l'Oryctérope.

Lorsqu'on redresse cette dernière, de façon que ses segments

soient disposés, autant que possible, en une ligne, l'axe longitudinal du pied forme alors un angle obtus avec l'axe du *tibia* (fig. 9). Contrairement au pied du Gorille, qui s'appuie sur le sol par son bord latéral, le pied de l'Oryctérope semble donc devoir s'appuyer principalement par le bord interne de la plante, c'est-à-dire en position de *pronation plus accentuée* que chez les Primates. Ceci est, peut-être, en corrélation avec le genre de vie fouisseuse de l'Oryctérope, qui rejette au moyen de ses pieds, en arrière et vers les côtés, la terre excavée au moyen de ses « mains ».

Notons que l'ancienneté de la position du *tibia* et du *fibula* l'un par rapport à l'autre, est attestée par la fusion de leurs épiphyses supérieures.

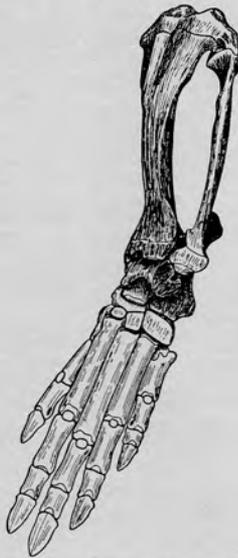


Fig. 9. — Squelette de l'extrémité postérieure gauche de l'Oryctérope; vu du côté extérieur (dessin origin.).

12. Ainsi, la position systématique de l'Oryctérope, par rapport aux Ongulés, est déterminée bien nettement par la structure de ses pattes.

La révision d'autres caractères de sa structure sortant des limites du devoir que nous nous étions proposé, nous ne citerons ici que ceux d'entre eux (21), qui jettent de la lumière sur

(21) On trouvera la totalité des caractères connus de l'Oryctérope mentionnée dans les ouvrages de GREGORY (1910), de SONNTAG (1925) et de WEBER (1928).

l'ancienneté de la séparation de l'Oryctérope des autres Mammifères.

Pour ce qui concerne les caractères communs avec les Ongulés, nous citerons, — en outre de l'analogie entre la *vasodentine* des dents du Tapir et des *Sirenia* et la structure tubuleuse des dents de l'Oryctérope, de l'analogie dans la structure de la mandibule chez ce dernier et chez les Camelidés, etc. — la forme des *intermaxillaria*, différente de celle qu'ont ces os chez d'autres « Edentés » (*Pholidota* et *Xenarthra*), comme l'observe WEBER. La forme des intermaxillaires de l'Oryctérope rappelle, à notre avis, celle de ces mêmes os chez l'*Okapia*, animal, comme lui, à langue protractile et dont le crâne, vu du dessus, ressemble à celui de l'Oryctérope par le contour général.

La structure du *talus* et les relations entre celui-ci et le *calcaneus*, cités par GREGORY (1910), reculent la séparation de l'Oryctérope des Ongulés au stade de leur phylogénie représenté par les (+) *Protungulata* [(+) *Condylarthra*]. La forme des « griffes-sabots » de l'Oryctérope et le nombre de 21 vertèbres dorso-lombaires appuient ce rapprochement.

Cependant, les relations dans le carpe de l'Oryctérope rappellent bien celles qui existaient dans le carpe du (+) *Clawodon* et d'autres (+) *Creodonta*, auxquels SONNTAG rapprochait l'Oryctérope.

L'atrophie précoce de l'organe adamantin dans les dents de l'Oryctérope, de même que dans celles des *Xenarthra* (22), permet de reculer la différenciation de l'Oryctérope à ce moment de l'évolution où se sont différenciés, en *Xenarthra* et *Nomarthra*, les *Monodelphia*.

D'autre part, comme d'autres *Monodelphia* plus primitifs (*Rodentia*, *Insectivora*), l'Oryctérope a un long *entocunéiforme*, dans son tarse (voir la fig. 5 ci-devant), un *uterus* parfaitement double, etc.

La queue charnue (23), les dents au contour bilobé (24), etc., de l'Oryctérope font penser aux Kangourous et à d'autres *Marsupialia*. Mais le nombre de dents esquissées chez l'Oryctérope

(22) Voir: MAX WEBER, op. cit., II, p. 708 et ADLOFF (1933).

(23) Peu différenciée du corps et présentant ainsi un caractère de primitivisme, comme l'observe W. K. GREGORY (1910).

(24) Une idée préconçue empêche M<sup>lle</sup> M. FRIANT (1933) et le Prof. R. ANTHONY (1934) d'apprécier à sa juste valeur le modèle *quadrituberculé*, que le premier de ces auteurs a constaté chez l'Oryctérope.

dépasse, comme l'observe ADLOFF (1933), le nombre le plus élevé qu'on trouve chez les Marsupiaux.

Bien que GREGORY (1910) envisage le nombre de onze conches ethmoïdales, chez l'Oryctérope, — nombre « le plus élevé parmi les Mammifères », — comme un caractère de spécialisation, il dit que les cinq dernières d'entre elles se propagent et ont une position verticale, « much as in *Echidna* ».

Ainsi, certains traits de ressemblance de l'Oryctérope avec les *Monotremata*, parmi les Mammifères récents, et avec les (+) *Creodonta*, parmi les Mammifères éteints, lui assignent une origine très ancienne, des *Tubulidentata* fossiles étant, d'autre part, connus dès l'Eocène inférieur.

L'ancienneté de l'origine des *Tubulidentata* serait beaucoup plus grande, d'après ADLOFF (1933), qui dit (op. cit., p. 716) que, pour retrouver un nombre de dents aussi élevé que celui qui est esquissé chez l'Oryctérope à l'état de fœtus, on doit remonter jusqu'aux *Trituberculata* du Jurassique.

13. Se basant sur la structure particulière de la dent de l'Oryctérope, qui le distingue non seulement des autres Mammifères, mais de tous les Vertébrés supérieurs, mais avec laquelle les dents des Sélaciens montrent une analogie parfaite, l'auteur que nous venons de citer, arrive à la conclusion que : « der Zahn von *Orycteropus* mit allen seinen besonderen Merkmalen nicht innerhalb der Säugetierklasse erworben sein kann, sondern aus viel weiter zurückreichenden Zeiten der Stammesgeschichte stammen muss » (25).

Rappelons-nous de ce que GADOW (1901), cité par GREGORY (1910), trouvait une ressemblance entre le tympanique du fœtus de l'Oryctérope et le *quadratum* des Reptiles.

Néanmoins, aussi ancienne que puisse être l'origine de l'Oryctérope, nous ne pourrions voir dans les parallélismes qu'il présente avec des Vertébrés inférieurs, que l'action des *lois communes de la morphogénèse*, agissant aussi bien dans l'une que dans l'autre classe des Vertébrés.

L'ensemble des caractères et la structure des extrémités de l'Oryctérope indiquent nettement que c'est un descendant des

(25) Voir les excellentes photographies et la page 716 du texte dans l'ouvrage de ADLOFF (1933). — La structure particulière des dents de l'Oryctérope fait croire l'auteur cité à l'impossibilité d'une origine monophylétique des Mammifères.

formes ancestrales des (†) *Condylarthra* et des (†) *Creodonta*, qui aurait évolué parallèlement avec les Ongulés, mais qui s'est fortement modifié en corrélation avec le genre de vie particulier que lui avait assigné son sort.

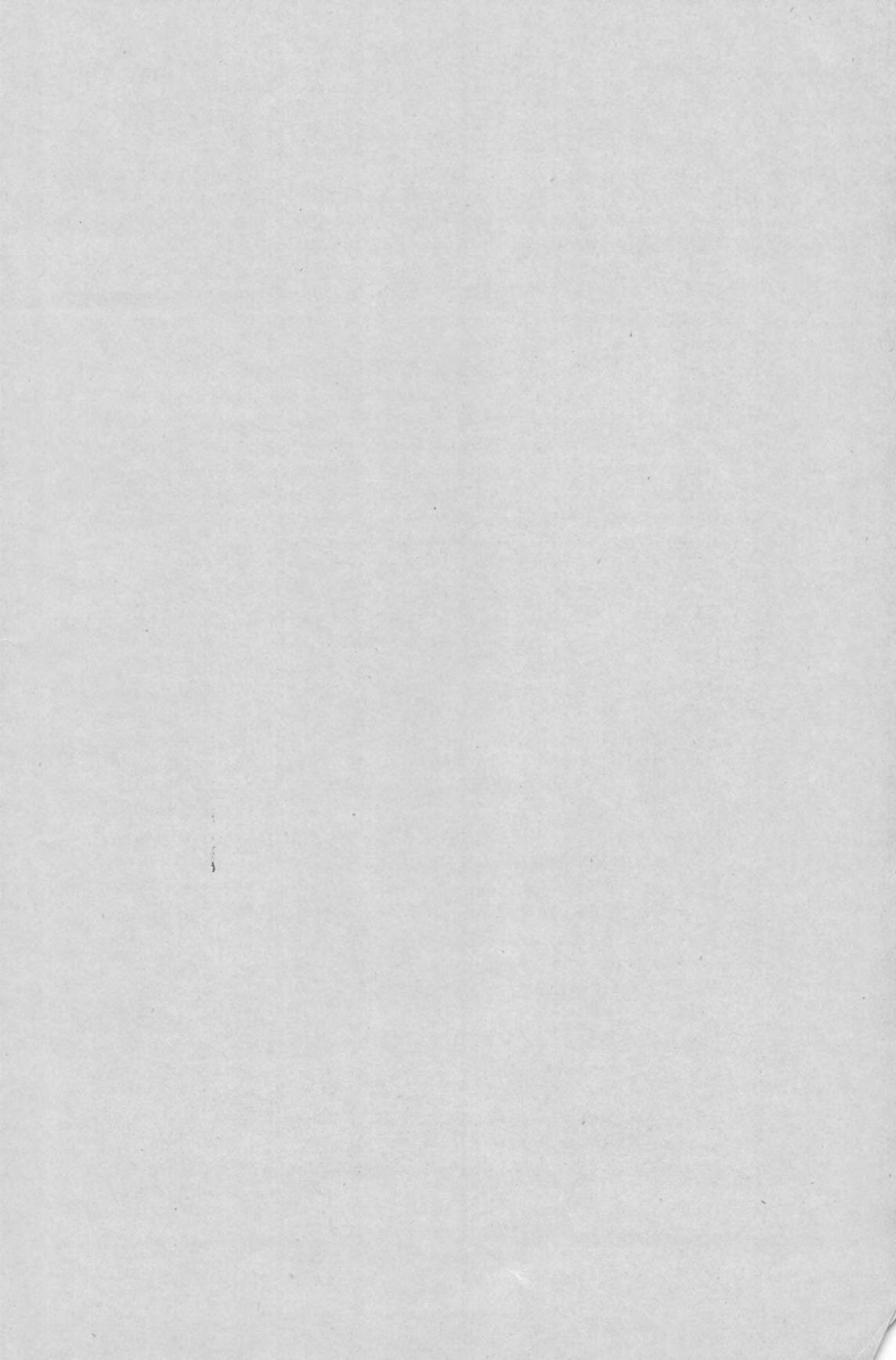
#### OUVRAGES CITÉS OU CONSULTÉS.

- ABEL, O., 1928 (in: WEBER, Die Säugetiere, vide infra)
- ADLOFF, 1933. Ueber die Zähne von *Orycteropus*. (*Zeitschr. f. Anatom. u. Entw.-Gesch.*, Berlin, Bd. 102, pp. 710-717.)
- ANTHONY, R., 1934 a) La dentition de l'Oryctérope. Morphologie, développement, structure, interprétation. (*Ann. des Sciences nat., Paris*, (10) 17, pp. 289-322.)
- 1934 b) Données nouvelles sur l'évolution de la morphologie (26) dentaire et crânienne des *Tubulidentata* (Oryctéropes). (*Bull. Soc. Zool. de France*, vol. 59, pp. 256-266.)
- BÖKER, H., 1932. Beobachtungen und Untersuchungen an Säugetieren während einer biologisch-anatomischen Forschungsreise nach Brasilien im Jahre 1928. (*Morphol. Jahrb.*, Bd. 70, pp. 1-66.)
- 1935. Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere, Bd. I. (*Jena, G. Fischer.*)
- CUÉNOT, L., 1925. L'Adaptation. (*Paris, G. Doin, Encyclopédie scientifique.*)
- DOLLO, L., 1899. Les ancêtres des Marsupiaux étaient-ils arboricoles? (*Miscellanées biologiques dédiées au Prof. A. Giard, etc.*, Paris.)
- 1900. Le pied du Diprotodon et l'origine arboricole des Marsupiaux. (*Bull. Scientif. du N. de la France et de la Belg.*, v. 33, p. 276.)
- FRIANT, M., 1933. A propos de la dentition d'un représentant éocène du groupe des *Tubulidentata*. (*Bull. du Muséum Nation. d'Hist. Natur.*, Paris, (2) 5, n° 2.)
- GREGORY, W. K., 1910. The Orders of Mammals. (*Bull. Americ. Mus. Natur. Hist.*, v. 27.)
- 1934. Man's Place Among the Anthropoids. (*Oxford Clarendon Press.*)
- 1936. Habitus and Factors in the Skeleton of fossil and recent Mammals. (*Proc. Amer. Philosoph. Soc.*, v. 76, pp. 429-444.)
- HATT, R. T., 1932 a) The Aardvark of the Haut-Uele. (*Americ. Mus. Novitates*, n° 535.)
- 1932 b) The Vertebral Columns of Ricochetal Rodents. (*Bull. Americ. Mus. Natur. Hist.*, v. 63, (article VI).

(26) L'auteur veut dire: de la forme.

- 1934. The Pangolins and Aard-Varks collected by the American Museum Congo Expedition. (*Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.*, art. VII).
- JEPSEN, G. L., 1932. *Tubulodon taylori*, a Wind river Eocene Tubulidontate from Wyoming. (*Proc. Amer. Phylosoph. Soc.*, 71, n° 5).
- SONNTAG, Ch. F., 1925. A Monograph of *Orycteropus afer*. I. Anatomy except the Nervous System, Skin and Skeleton. (*Proc. Zool. Soc. London*, pp. 331-437.)
- and WOLLARD, H. H., 1925. A Monograph of *Orycteropus afer*. II. Nervous System, Sens-organs and Hairs. (*Proc. Zool. Soc. London*, pp. 1185-1235.)
- VIRCHOW, H., 1934. Das Gebiss von *Orycteropus aethiopicus*. (*Zschr. f. Anatom. u. Entw.-Gesch.*, Bd. 103, pp. 694-730.)
- WEBER, Max, 1928. Die Säugetiere (2te Auflage, Jena, G. Fischer, Bd. 1 et 2).
- WESTENHÖFER, M., 1926. Vergleichend-morphologische Betrachtungen über die Entstehung der Ferse und des Sprunggelenks der Landwirbeltiere mit besonderer Beziehung auf den Menschen. (*Archiv f. Frauenk. und Konstitut.*, Bd. XII, Heft 4, pp. 1-48.)
- 1926. Idem: résumé dans *Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde, Berlin*, 9 mars 1926, pp. 36-37.
-





GOEMAERE, imprimeur du Roi, Bruxelles.