

Institut royal des Sciences
naturelles de Belgique

BULLETIN

Tome XXV, n° 28.
Bruxelles, octobre 1949.

Koninklijk Belgisch Instituut
voor Natuurwetenschappen

MEDEDELINGEN

Deel XXV, n° 28.
Brussel, October 1949.

NOTES SUR LES MAMMIFÈRES.

XXXVI. — Explication biologique,
fournie par les Tatous, d'un des caractères distinctifs
des Xénarthres et d'un caractère adaptatif analogue
chez les Pangolins,

par Serge FRECHKOP (Bruxelles).

Après que VICQ D'AZYR (1792) eut réuni en un même groupe, sous le nom d'Edentés (« *Edentati* »), les Paresseux (*Bradypodidae*), les Tatous (*Dasypodidae*), les Fourmiliers (*Myrmecophagidae*), — tous animaux sud-américains (1), — et les Pangolins, vivant en Afrique et dans le sud de l'Asie, GILL (1884) fut le premier à séparer les « Edentés » américains des « Edentés » indo-africains. A cette fin, il prit pour critère l'articulation particulière — « xénarthrale » — qui existe entre les vertèbres lombaires des premiers, les seconds ayant, à son avis, l'articulation intervertébrale normale — « nomarthrale », — c'est-à-dire ne différant pas de ce qu'on voit chez d'autres Mammifères.

Le caractère distinctif des « Edentés » américains qu'invoquait GILL, ainsi que d'autres particularités de ces animaux permirent à MAX WEBER (1891) d'attribuer à ce groupe la valeur taxonomique d'un ordre — celui des *Xenarthra* (2).

(1) La pénétration d'un genre de Dasypodidés au Mexique et au Texas ne contredit pas l'origine sud-américaine des Xénarthres, aussi caractéristiques pour l'Amérique du Sud que le sont les Marsupiaux pour l'Australie.

(2) Voir W. K. GREGORY (1910).

On verra plus loin que bien que les Pangolins ne possèdent pas le caractère propre aux Xénarthres, l'articulation entre leurs vertèbres lombaires se distingue par un détail qu'on ne retrouve pas chez d'autres Mammifères.

L'articulation extraordinaire existant entre les vertèbres lombaires et, souvent, entre les thoraciques postérieures, consiste chez les Xénarthres, comme l'on sait, en ce que des apophyses latérales (appelées anapophyses) d'une de ces vertèbres s'emboîtent dans des échancrures spéciales de la vertèbre suivante (3). Le dispositif « xénarthral » est très net, par exemple, chez le Grand Fourmilier, *Myrmecophaga tridactyla* LINNÉ (seu *M. jubata* LINNÉ) (fig. 1), mais sa signification fonctionnelle se révèle le mieux chez les Tatous.

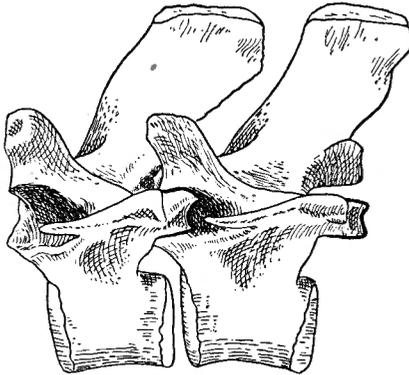


Fig. 1. — Articulation supplémentaire entre deux vertèbres lombaires du Grand Fourmilier, *Myrmecophaga tridactyla* LINNÉ. (D'après Max WEBER; modifié.)

Ce sont les descriptions de la locomotion des divers Dasypodidés qui ont suggéré l'explication biologique qu'on trouvera dans les lignes qui suivent. En effet, déjà AZARA notait que le Tatou à six bandes (*Euphractus sexcinctus*), court dans une direction rectiligne et, à cause de sa carapace, exécute difficilement des virages; il faisait également remarquer que le *Tolypeutes*, le Tatou capable de se rouler en boule, court sans étendre son corps, soulevant à peine ses pattes, s'appuyant sur les points de ses doigts les plus longs (4) et touchant presque le

(3) Ces échancrures constituent des surfaces d'articulation supplémentaires des zygapophyses antérieures de la vertèbre. Les anapophyses existent aussi dans les vertèbres lombaires d'autres Mammifères (des Primates, des Carnivores, des Marsupiaux), mais elles ne s'enfoncent pas, chez eux, dans la vertèbre qui suit.

(4) Autrement dit, sur les griffes de ces doigts.

sol de sa queue. Cette attitude du *Tolypeutes* pendant la locomotion est bien rendue sur la figure représentant son squelette qu'a publiée I. E. GRAY (1873) et qui a servi de modèle pour le schéma ci-après (fig. 2).

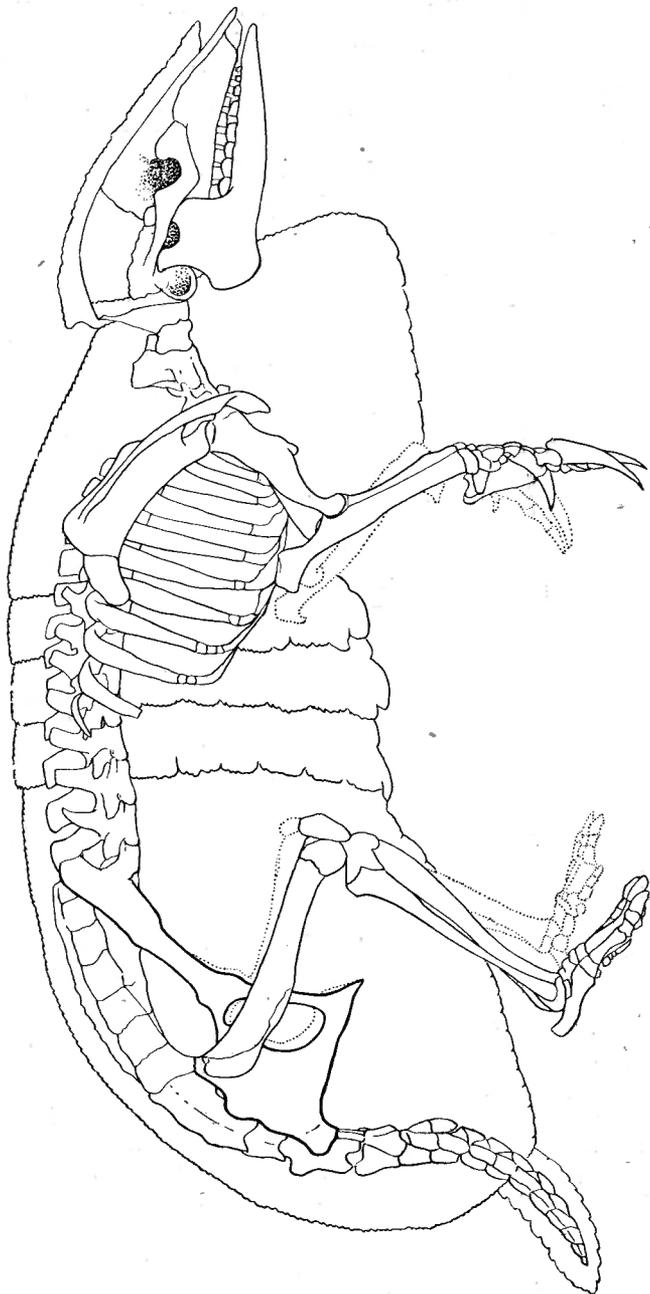


Fig. 2. — Squelette de *Tolypeutes conurus* Is. GEOFFROY St HILAIRE inscrit dans les contours de son corps. (Schéma exécuté d'après une figure donnée par I. E. GRAY, 1873.)

L'aptitude réduite des Dasypodidés à exécuter des virages m'a été confirmée verbalement par le Dr J. YEPES, qui a souvent eu l'occasion de capturer des Tatous du genre *Dasypus*, simplement en courant derrière eux ; légèrement dépassées à la course, ces bêtes peu intelligentes continuaient à courir et arrivaient fatalement dans la main du chasseur (5).

Les témoignages de MATSCHIE, suivant lequel le *Tolypeutes* courrait comme sur des échasses, et de SEITZ, suivant lequel ce Tatou aurait des mouvements semblables à des propulsions (ou à des poussées ou chocs), attirent également l'attention sur la locomotion particulière des Tatous (6).

Selon H. KRIEG (1929, p. 180), l'Armadillo Géant, *Priodontes giganteus*, serait plantigrade par ses membres postérieurs, tandis que par ses pattes antérieures il est onguligrade, mais pas dans le sens habituel de ce dernier mot ; en effet, l'énorme griffe du 3^e doigt de la patte de devant du *Priodontes* s'appuie sur le sol par sa courbure dorsale (ou antérieure), ce qui provoque l'usure en biseau de la pointe de cette griffe (fig. 3). Les pattes

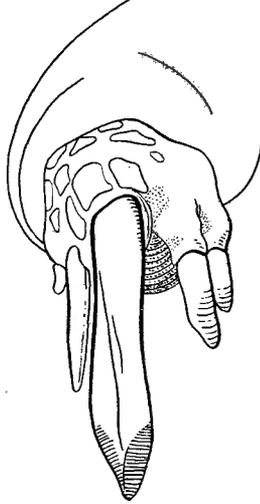


Fig. 3. — Patte antérieure gauche du Tatou Géant, *Priodontes giganteus* (E. GEOFFROY ST HILAIRE). Dessin montrant l'usure en biseau de la face antérieure de l'énorme griffe du 3^e doigt. (D'après H. KRIEG, 1929 ; modifié.)

(5) Le présent travail est d'ailleurs la suite d'une étude antérieure des Dasypodidés faite en collaboration avec le Dr José YEPES, Professeur à l'Université de Buenos-Ayres et excellent connaisseur des Xénarthres (voir le Bulletin n^o 5 de ce même tome).

(6) AZARA, MATSCHIE et SEITZ sont cités d'après A. BREHM, *Das Tierleben*, édition de 1926.

de devant du Tatou Géant traîneraient donc ou patineraient plus ou moins passivement, la progression de l'animal étant réalisée essentiellement grâce aux pattes postérieures et tout le poids du corps à peu près reposerait sur celles-ci. Le schéma ci-après (fig. 4), emprunté au travail de KRIEG, exprime clairement sa façon de se représenter le mécanisme de la progression de l'animal en question.

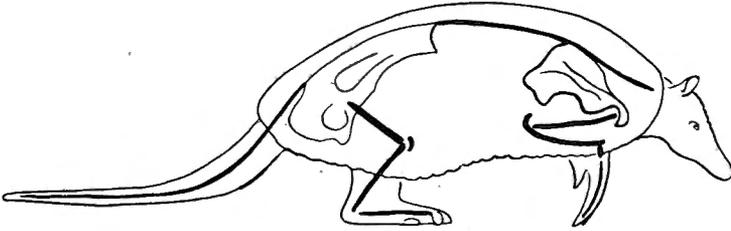


Fig. 4. — Schéma montrant la position des extrémités et de la colonne vertébrale d'un Tatou Géant qui avance. (D'après H. KRIEG, 1929.)

Cependant, un document photographique publié par CULLY (1939), qui a servi à l'exécution du schéma ci-après (fig. 5), montre que le Tatou Géant est plutôt semi-plantigrade par ses membres postérieurs.

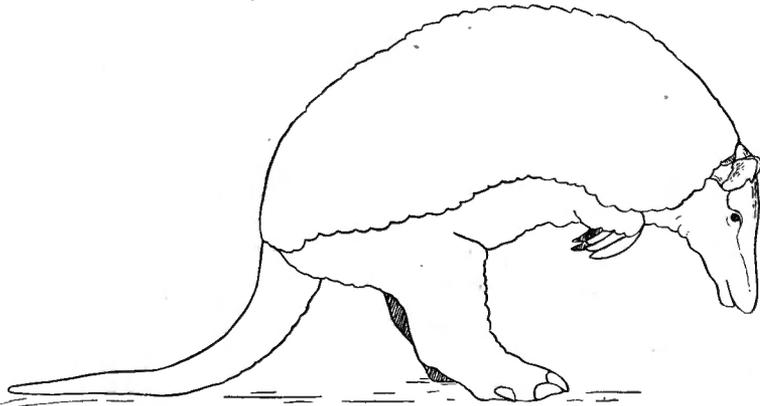


Fig. 5. — Attitude bipède du Tatou Géant; son corps garde une position presque horizontale. (Schéma exécuté d'après une photographie publiée par W. CULLY, 1929.)

Des observations que j'ai pu faire dernièrement au Jardin Zoologique d'Anvers sur des Tatous de l'espèce *Euphractus setosus* m'ont convaincu que ces animaux sont également semi-plantigrades, si pas digitigrades, par leurs pattes postérieures; d'autre part, leurs pattes de devant s'appuient sur le sol par les griffes, mais, contrairement au *Priodontes*, par la face palmaire de celles-ci (7).

Il ressort aussi bien du schéma de KRIEG que de la photographie de CULLY que, le poids de l'animal étant supporté par ses extrémités postérieures, la partie pré-pelvienne du corps du *Priodontes* se trouve suspendue à l'arrière-train.

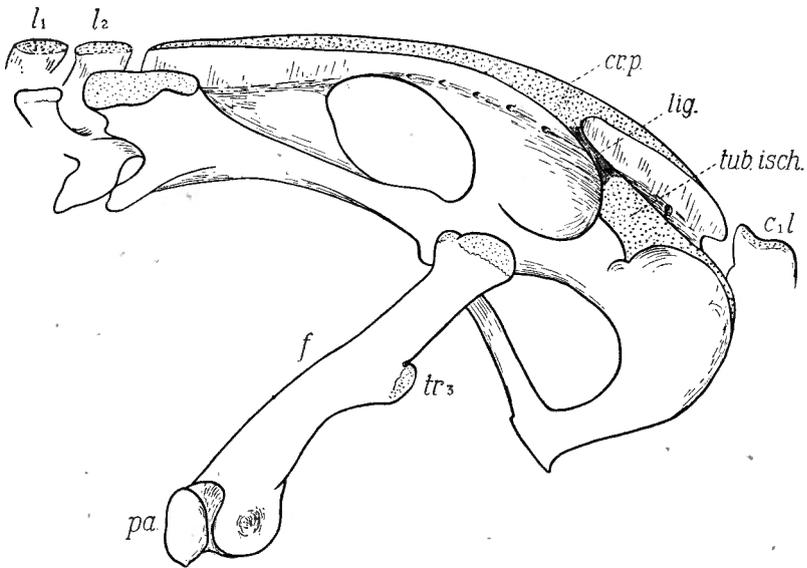


Fig. 6. — Bassin de *Priodontes giganteus*, vu du côté gauche; $c_1 l$ — première vertèbre caudale libre; *cr. p.* — crête pelvienne; *f.* — fémur; $l_1 l_2$ — 1^{re} et 2^e vertèbres lombaires; *lig.* — ligament; *pa.* — patela; *tr₃* — 3^e trochanter; *tub. isch.* — tubérosité de l'os ischium. (Schéma exécuté suivant un croquis de l'auteur d'après le squelette n° A. 3332 conservé au Muséum National d'Histoire Naturelle, à Paris.)

(7) Je profite de l'occasion pour remercier ici M. W. VAN DEN BERGH, Directeur du Jardin Zoologique d'Anvers, de l'accueil compréhensif et bienveillant qu'il fait toujours à mes entreprises scientifiques au sein de l'établissement qu'il dirige.

Alors que, chez le Tatou Géant, la suspension de la partie antérieure (pré-pelvienne) du corps est partiellement facilitée par la longue et grosse queue qui la contrebalance, on ne pourrait pas attribuer le même rôle à la courte queue du *Tolypeutes* (voir la fig. 2).

Comparons ce dernier à un chien qui cherche à déterrer quelque chose: on le voit presque assis sur sa croupe; l'arrière de son dos est courbé en arc, tandis que ses pattes de devant, libérées du rôle d'organes de support, lui servent de houes ou de râtaux. Si on le radiographiait à ce moment de profil, sa colonne vertébrale présenterait à peu près la même courbure qu'elle a constamment chez le *Tolypeutes*.

La permanence de cette courbure dans la partie postérieure de la colonne vertébrale de ce Tatou est assurée par la soudure du bassin à cette colonne non seulement par les *ossa ilia*, mais aussi par les *ischia* (voir la fig. 2).

À ce même point de vue, l'Armadillo Géant (*Priodontes*) est l'expression extrême de la tendance à rendre rigide toute la partie du corps comprise entre la 1^{re} vertèbre sacrale et la première des vertèbres caudales libres (fig. 6) (8). Les os coxaux sont ici, de même que chez *Tolypeutes* et chez d'autres Tatous, attachés en deux points à la colonne vertébrale; de plus, les *processus spinosi* des vertèbres situées entre ces deux points sont soudés entre eux et forment ainsi une crête pelvienne continue. Le même état de choses se présente également, suivant REYNOLDS (1897, p. 513), chez les Fourmiliers et les (†) *Glyptodontida* (9).

Une telle structure de l'arrière du corps a pour conséquence de libérer les membres antérieurs de leur rôle habituel d'organes de support — ils peuvent donc être employés principalement comme outils pour creuser la terre — et de prévenir l'usure

(8) Qu'il me soit permis d'exprimer ici ma vive gratitude à M. le Prof^r E. BOURDELLE, du Muséum National d'Histoire Naturelle, à Paris, pour l'amabilité avec laquelle il m'a permis d'examiner des pièces conservées à ce Muséum, et à M. le Prof^r V. VAN STRAELEN, Directeur de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, qui m'a donné la possibilité de me rendre à Paris.

(9) Cette famille fossile semble pouvoir être considérée comme celle des Tatous à carapace unifiée et à régime phytophage, ainsi que l'atteste le crâne pareil à celui des Paresseux. Il est probable que ces animaux éteints acquirent trop rapidement cette rigidité absolue du corps, qui les rendit semblables à des Tortues et qui, comme toute spécialisation précipitée, leur fut fatale.

irrationnelle des griffes qui résulterait de leur fonction d'organes d'appui. Cependant pour parvenir à creuser le sol, les pattes de devant doivent pouvoir s'y implanter; autrement dit, il faut que la colonne vertébrale garde la position horizontale.

Alors que, chez les Kanguroos, les Gerboises, etc., les vertèbres du corps proprement dit s'appuient — seulement obliquement, il est vrai — l'une sur l'autre, chez les Tatous elles reposent chacune sur la suivante par les surfaces d'articulation de leurs zygapophysies et, dans la région lombaire, de leurs anapophysies.

C'est donc grâce à cette articulation « xénarthrale » qu'est obtenue cette rigidité de l'échine qui permet la suspension de la partie thoracique du corps (avec la tête et les membres antérieurs) sur le « piédestal » que constitue, chez ces animaux, l'arrière-train.

Le dispositif « xénarthral », assurant la rigidité de la colonne vertébrale, n'exclut pas la possibilité pour celle-ci de se courber dans le sens ventral, au point que le *Tolypeutes* a même la faculté de se rouler en boule dans le plan sagittal du corps. Il est probable que, en plus du relâchement des muscles intervertébraux, il y a aussi, lors de l'enroulement de ce Tatou, déboîtement des anapophysies de leurs échancrures respectives.

Les Fourmiliers, — et en particulier le Grand Fourmilier —, qui, de même que les Tatous *Priodontes* et *Cabassous*, s'attaquent aux dures parois des termitières, — s'appuient aussi sur le sol principalement par les extrémités postérieures; leurs pattes de devant touchent la terre également par la courbure dorsale (ou antérieure) des griffes; l'articulation du type « xénarthral » des vertèbres lombaires leur est donc aussi avantageuse qu'aux Dasypodidés.

Ainsi les Tatous nous fournissent une clef qui permet de comprendre la valeur biologique d'une des particularités anatomiques les plus frappantes des *Xenarthra*.

Comme cette particularité structurale est en corrélation, chez les Tatous, avec le genre de vie plus ou moins fouisseur, il semble utile de noter ici quelques détails concernant leurs outils de travail — les membres antérieurs.

Chez les genres tels que *Priodontes* et *Cabassous*, les membres antérieurs ont subi une réduction manifeste de la liberté des mouvements. A l'articulation du poignet, les épiphyses distales du radius et du cubitus encadrent le carpe de telle manière que l'autopodium ne peut plus pivoter que sur un axe

transversal, comme l'a mis en évidence KÜHLHORN (1938) (10) ; l'articulation du coude, comme chez tous les Mammifères, ne permet les mouvements de l'avant-bras que dans un seul plan, déterminé par la position de l'humérus ; de plus, chez les Tatous, la carapace s'oppose aux déplacements latéraux du bras. Ainsi la main est contrainte à n'exécuter des oscillations que dans un plan parallèle au plan sagittal du corps. Cette restriction de la liberté des mouvements a pour effet une plus grande force du seul mouvement possible de la main.

Le rôle du bouclier scapulaire en tant qu'entrave au balancement latéral de l'humérus n'est pas déterminé par les modalités du genre de vie des divers Dasypodidés ; il semble que ce soit plutôt l'inverse, car, si le *Priodontes* et le *Cabassous* sont de puissants démolisseurs des parois des termitières, le *Dasypus* et le *Tolypeutes* sont des genres peu adaptés à l'éventration de ces constructions ; de plus, le dernier cité ne creuse pas de terriers et, d'autre part, il se défend principalement par l'attitude passive de l'enroulement en boule ; cependant, la voûte que présente la coupe transversale du bouclier scapulaire est en forme de fer à cheval chez *Tolypeutes*, alors qu'elle n'est qu'en forme de dôme chez *Dasypus* et en forme d'arc chez les autres genres (fig. 7).

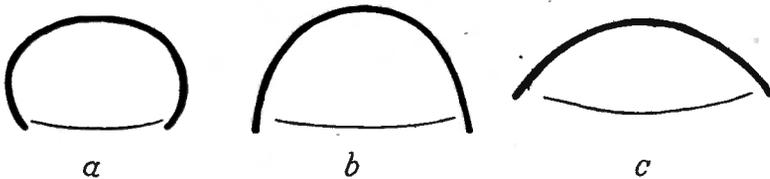


Fig. 7. — Schéma de coupes transversales des boucliers scapulaires de : a — *Tolypeutes* ; b — *Dasypus* ; c — *Euphractus*. (D'après H. KRIEG, 1929 ; modifié.)

L'interprétation de la signification fonctionnelle de l'articulation « xénarthrale » donnée plus haut, paraît d'autant plus fondée qu'on trouve une construction analogue dans la région lombo-sacrée des animaux d'un autre ordre, mais par leur genre de vie ressemblant le plus aux Tatous et aux Fourmiliers. Il s'agit des Pangolins ou *Manidae*, famille qui constitue l'ordre des *Pholidota*.

(10) Voir la figure 13 de la planche XIX du volume comprenant le travail de cet auteur.

Les Pangolins sont, en effet, comme l'on sait, myrmécophages (donc aussi termitophages) ; ils sont, comme les Tatous, recouverts d'une cuirasse qui, bien que construite autrement (11), joue à peu près le même rôle que chez ces derniers ; ils sont également pourvus de griffes assez puissantes aux pattes de devant ; de même que le *Tolypeutes*, ils sont capables de se rouler en boule. La plupart des espèces de Pangolins sont arboricoles et ont, de même que les Fourmiliers arboricoles (*Tamandua*, *Cyclopes*), la queue préhensile.

Tout comme pour les Dasypodidés, il est donc avantageux pour les Pangolins de ne pas user leurs griffes antérieures dans la locomotion, autrement dit, d'avoir les pattes de devant

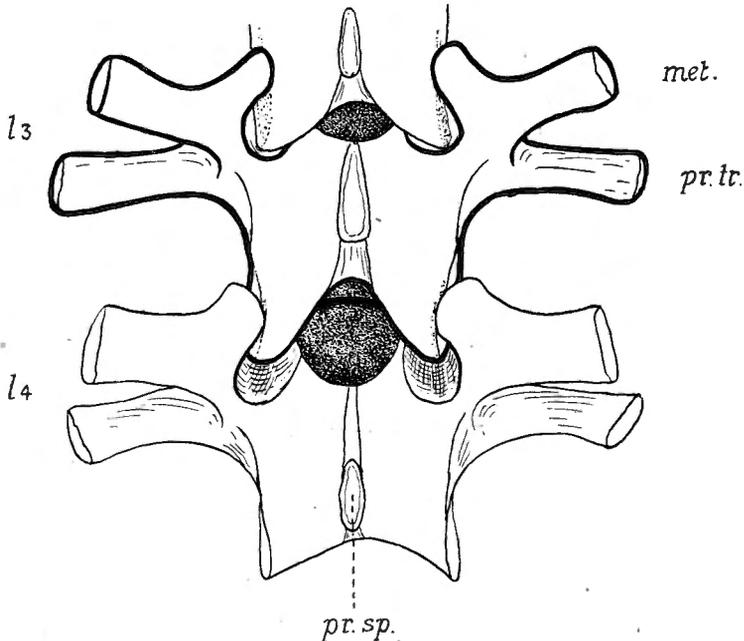


Fig. 8. — Articulation entre les vertèbres lombaires du Pangolin Géant, *Smutsia temmincki* (SMUTS) ; vue supérieure ; l_3 et l_4 — 3^e et 4^e vertèbres lombaires ; *met.* — métapophyse ; *pr. sp.* — processus dorsal ; *pr. tr.* — processus transversal. (Schéma original.)

(11) Les Pangolins ont une cuirasse constituée d' « écailles onguiformes entuillées les unes sur les autres », suivant P. GERVAIS (1855, II, p. 243) ; ces écailles sont disposées en séries obliques et non transversales ; de plus, le potentiel ostéogène de l'organisme des Pangolins ne participe pas à la construction de la cuirasse.

libérées autant que possible de la fonction d'organes de support et de posséder une rigidité plus grande de la partie lombosacrée de la colonne vertébrale, rigidité assurant la liberté de ces pattes.

La rigidité de la partie lombaire du squelette se trouve, en effet, également réalisée chez les Pangolins, mais elle est obtenue par un autre moyen que chez les Tatous; cette différence consiste en ce que les zygapophysés postérieures, de forme semi-cylindrique, d'une vertèbre coulisent dans les rainures que forment les zygapophysés antérieures de la vertèbre suivante, ces dernières ayant leur bord extérieur replié au-dessus des zygapophysés de la vertèbre précédente (fig. 8).

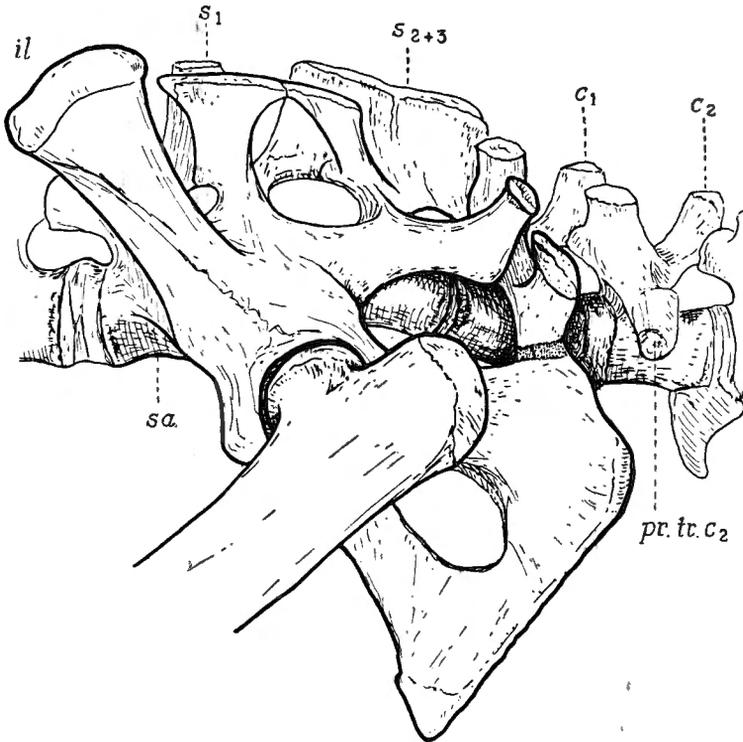


Fig. 9. — Bassin du Pangolin Géant, vu du côté gauche; *il* — *ilium*; *c*₁ et *c*₂ — processus dorsaux de la 1^{re} et de la 2^e vertèbres caudales; *pr. tr. c*₂ — proc. transvers. de la 2^e vertèbre caudale; *sa* — première vertèbre sacrale; *s*₁ — processus dorsal de la 1^{re} vertèbre sacrale; *s*₂₊₃ — processus dorsaux réunis de la 2^e et de la 3^e vertèbres sacrales. Environ 5/6 de la grandeur naturelle. (Dessin original.)

En outre, de même que chez les Tatous, le bassin des Pangolins est attaché à la colonne vertébrale non seulement par les *ilia*, mais aussi par les *ischia* (12). Ces derniers os se rattachent chez le Pangolin Géant, *Smutsia temmincki* (SMUTS), à des protubérances inférieures des processus transversaux de la première vertèbre caudale par un ligament très court, comme le montre la fig. 9 ci-devant.

On se trouve ainsi en présence, chez les Tatous et chez les Pangolins, d'une adaptation identique, mais obtenue par des dispositifs mécaniques distincts chez des animaux phylogénétiquement éloignés les uns des autres.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

- BREHM, A., 1926, *Das Tierleben. — Die Säugetiere.* (Neubearbeitet von Ludwig HECK. — I. Band. — Bibliograph. Institut, Leipzig.)
- GERVAIS, P., 1855, *Histoire Naturelle des Mammifères.* (Paris.)
- GRAY, J. E., 1873, *Hand-List of the Edentate, Thick-Skinned and Ruminant Mammals in the British Museum.* (London.)
- GREGORY, W. K., 1910, *The Orders of Mammals.* (Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., vol. 27; New-York.)
- KRIEG, H., 1929, *Biologische Reisestudien in Südamerika. IX. Gürteltiere.* (Zeitschr. f. Morphol. u. Ökologie der Tiere, Bd. 14, S. 166-190.)
- KÜHLHORN, F., 1938, *Die Anpassungstypen der Gürteltiere.* (Zeitschr. f. Säugetierkunde, Bd. 12, S. 245-303.)
- REYNOLDS, S. H., 1897, *The Vertebrate Skeleton.* (Cambridge.)
- WEBER, Max, 1927-28, *Die Säugetiere.* (2^{te} Auflage; G. Fischer, Jena.)
- YEPES, J., 1928, *Los « Edentata » Argentinos, sistemática y distribución.* (Revista de la Univers. de Buenos-Ayres, 2^o série, sect. V, tome I, pp. 461-515.)

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

(12) Voir: REYNOLDS, 1897, pp. 447 et 513.