BULLETIN

DU

Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique

Tome VI, nº 12. Bruxelles, août 1930.

MEDEDEELINGEN

VAN HET

Koninklijk Natuurhistorisch Museum van België

Deel VI, nr 12. Brussel, Augustus 1930.

NOTES SUR LES MAMMIFÈRES

par Serge Frechkop (Bruxelles).

II. — Caractères distinctifs et phylogénie du Wombat (Phascolymys) et du Koala (Phascolarctus).

1. — Un coup d'œil jeté sur les crânes du Wombat et du Koala suffit pour apercevoir qu'ils ont des caractères tout-à-fait opposés et, sans idée préconçue, on est immédiatement porté à noter leur différence plutôt que leur ressemblance.

Cette dernière que Winge (1) a trouvée dans la réduction du processus tympanicus de l'alisphenoide, dans la réduction de la queue, la présence dans l'estomac de glandes du cardia et la réduction du nembre de dents, l'avait conduit à rapprocher ces deux genres jusqu'à les unir en une même famille. Weber (2) a répété cette idée et depuis certains naturalistes continuent à se laisser guider par cette conception inexacte.

- 2. La ressemblance existant entre les deux animaux, qu'il serait difficile de nier, ne nous semble pas suffisante pour reconnaître des affinités plus étroites entre le Koala et le Wombat que celles qui existent entre le Koala et les Phalangers. La ressemblance que l'on trouve entre le Koala et le Wombat se borne, en réalité, à l'aspect extérieur lourd, rappelant celui d'un ours (caractère noté dans la dénomination générique du premier — Phascolarctus Blainv. [1816] et dans celle de l'espèce tasma-
- (1) Winge, H.-E., E. Museo Lundii, VIII, pt. 1, 1893. Cité de Pocock, R.-J., P. Z. S., 1921, p. 591-607.
 (2) Weber, M., Die Säugetiere, Jena, 1904 et 1928.

nienne du Wombat — Phascolomys ursinus (Shaw) [1800]), et à quelques caractères anatomiques, dont une bonne moitié peut être due à l'adaptation à un genre de vie semblable (régime végétarien, nourriture copieuse, mouvements lents, etc.), et l'autre à la conservation de caractères d'ancêtres très éloignés.

D'autres caractères anatomiques dont l'importance nous

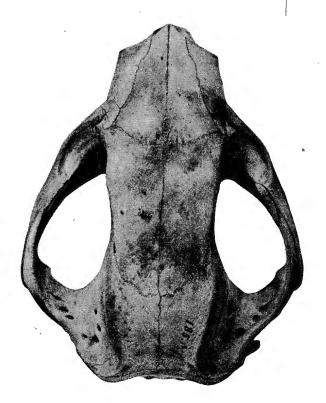


Fig. 1. a.

Phascolomys ursinus.
(Crâne, Face dorsale).

paraît beaucoup plus grande que celle de caractères invoqués par les partisans de la ressemblance, séparent et opposent les deux genres d'une façon nette et décisive.

3. — Parmi les caractères qui distinguent le Koala et le Wombat, se rangent en premier lieu les caractères craniologiques.

Déjà la configuration générale des crânes montre combien est lointaine la parenté de ces deux genres. La comparaison avec les crânes de quelques Phalangers et les mensurations que nous en avons faites nous indiquent en gros traits les tendances différentes suivant lesquelles ont évolué les genres qui nous occupent.

4. — Vu du dessus le crâne du Wombat (Fig. 1a) se présente



Fig. 1. b.

Phascolarctus cinereus.
(Crâne, Face dorsale).

large par derrière, à la hauteur des *processus zygomatici* des os temporaux, et s'amincit vers le nez. La forme générale du crâne est triangulaire.

Celui du Koala (Fig. 1b) a les arcs zygomatiques droits et parallèles et même tendant, chez les individus âgés, à se rapprocher vers l'arrière; le sommet de l'angle qu'ils forment se

projette derrière la région occipitale, tandis que chez le Wombat il est au-devant du nez.

THOMAS (3) avait bien noté ce caractère du Koala disant :

TABLEAU I.

	Numéros de Registre du Musée.	Longueur en mm. des os					
Genre et espèce.		nasaux.	frontaux.	parietaux + su- pra-occipitaux, jusqu'à la crête occipitale.			
Phascolomys ursinus .	42,3	55	48	32			
•	42	56	57	32			
	41 8	61	55	33			
	415	74	63	33			
» mitchelli.	43	77	63	33			
		<u> </u>					
Phascolarctus cinereus.	467	20	31	33			
`	45⊅	27	40	> 40 (4)			
	45 €	35	40	> 40			
	46	45	51	52			
		> <					
Pseudochirus albertisi.	47,3	23	19	> 20			
Trichosurus vulpecula.	517	29	22	> 25			
	50;	33	22	> 25			
Phalanger ursinus	55 E	30	28	> 30			
	552	33	28	> 30			

⁽³⁾ THOMAS, O., Catalogue of the Marsupialia and Monotremata, etc. (British Museum, London, 1888), p. 209.

⁽⁴⁾ Pour les crânes dont la partie occipitale est détruite, nous indiquons la longueur pariétale approximative qui, comparativement avec d'autres crânes, semble être la minimale.

« skull oblong, parallel sided, the zygomata running straight backwards from their broadest points at the orbits, not courved outwards ».

- 5. La longueur du museau étant en rapport avec la longueur des os nasaux, celui-ci est relativement beaucoup plus court chez le Koala que chez le Wombat. Comme le montre le tableau ci-dessus, chez ce dernier la longueur des os nasaux est plus grande que celle des frontaux et des pariétaux; chez le Koala c'est l'inverse elle est plus courte.
- 6. Le tableau ci-devant montre, en outre, que les pariétaux sont très constants chez *Phascolomys*, tandis que chez *Phascolarctus*, où ils sont environ égaux en longueur aux frontaux, ils suivent ces derniers pendant la croissance.

Les Phalangers examinés se rapprochent, au point de vue de la longueur relative des nasaux, du Wombat, mais par la lon-

gueur des pariétaux ressemblent plus au Koala.

Ainsi, le museau présentant en moyenne environ 42 p. c. de la longueur totale du crâne (mesuré suivant la surface dorsale) chez le Wombat, atteint à peine 28 p. c. de cette longueur chez le Koala. La forme des nasaux est aussi toute différente chez les deux genres.

La longueur relative des os frontaux se rapproche de celle des nasaux chez le Wombat et elle tend à égaler celle des pariétaux chez le Koala. Ces relations entre les trois paires d'os du crâne témoignent d'un cerveau beaucoup plus développé chez le Koala.

- 7. Les os frontaux forment une légère crête au bord supérieur de l'orbite chez le Wombat. Thomas (5) dit de ces crêtes latérales qu'elles sont « sharp, well-defined, and continued backwards as distinct temporal ridges to the occiput ». Chez le Koala, au contraire, ces crêtes temporales à peine marquées convergent au-devant des os pariétaux et donnent le début à la crête sagittale que forment les os pariétaux. La constriction post-orbitale à peine indiquée chez le Wombat, est bien marquée chez le Koala. Cette constriction, ainsi que la crête sagittale, ne se retrouvent pas chez le jeune Koala (notre spécimen n° 468), dont la surface dorsale du crâne diffère moins de celle du Wombat; d'où la supposition que la forme de la voûte du crâne est plus primitive chez ce dernier que chez le Koala.
- 8. La ligne de la crête occipitale recourbée en avant chez le Wombat, est courbée en arrière chez le Koala. Les Phalangers

⁽⁵⁾ THOMAS, O., op. cit., p. 214.

à ce point de vue présentent différents stades intermédiaires, les grandes espèces se rapprochant plus du Koala, de même qu'au point de vue de la forme de la cavité crâniale, de la constriction post-orbitale, de la crête pariétale, etc.

9. — Le processus zygomaticus de l'os temporal long et plat à son origine, se prolonge chez le Wombat davantage dans le plan horizontal, tandis qu'il est plus court et replié vers le haut en une lame verticale qui se courbe au dessus de la partie postérieure de la fosse temporale, chez le Koala.

Ceci pour ne parler que des caractères les plus frappants et opposés des deux crânes vus du dessus; nombre d'autres détails distinctifs peuvent être constatés de plus.

10. — Vu de profil, le crâne du Wombat (Fig. 2a) se courbe



Fig. 2. a.

Phascolomys ursinus.
(Crâne, Face latérale).

vers le bas en avant et il est presque droit chez le Koala (Fig. 2b), où les os nasaux, les frontaux et les parietaux sont placés en une ligne presque droite.

Le palais au-devant des prémolaires forme une voûte qui, chez le Wombat, descend vers les incisives à un niveau inférieur à celui des alvéoles des molaires supérieures; chez le Koala cette voûte remonte vers les incisives à un niveau supérieur à celui des mêmes molaires. L'excavation profonde du palais antérieur (6) du Phascolarctus ne se retrouve plus chez aucun autre genre de

(6) THOMAS, op. cit., p. 209: « Anterior palate deeply concave ».

Marsupiaux et témoigne d'un degré de spécialisation très élevé.

11. — Le jugale est, chez le Wombat, aplati près de l'orbite dans le plan horizontal, formant ainsi une corniche infra-orbitale; il est au même endroit élargi dans le plan vertical chez le Koala.

Le bord postérieur de l'arc zygomatique remonte, chez le Koala, en arrière à la hauteur de la crête pariétale, vue de profil (fig. 2b); tandis que chez le Wombat ce bord reste parallèle sur toute sa longueur avec la suture sagittale. Chez Phalanger ursinus, contrairement à ce qui a lieu chez le Koala, ce bord descend vers l'arrière, tandis que Trichosurus vulpecula



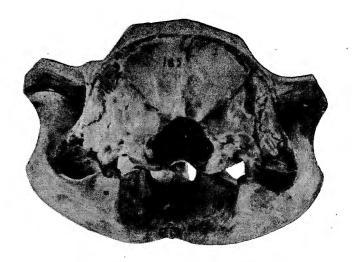
Fig. 2. b.

Phaseolarctus cinereus.
(Crâne, Face latérale).

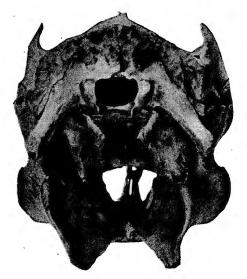
et *Pseudochirus albertisi* se rapprochent à ce point de vue du Koala.

Cet arc recouvre entièrement de l'extérieur l'incisure non profonde entre le processus coronoideus et le processus articularis de la mandibule du Koala, ainsi que celle des Phalangers examinés; cette entaille, très profonde chez le Wombat, reste bien découverte de côté chez ce dernier.

12. — Puisque nous parlons de la mandibule, notons, chez le Wombat, une fosse masseterique profonde, mais non delimitée du devant comme l'ont les Kangourous; par contre, chez le Koala elle est à peine marquée, bien que sur le crâne d'un vieil



Phascolomys ursinus.



b
Phascolarctus cinereus.
Fig. 3.
(Crânes, Face postérieure).

individu, présenté sur nos figures (7), elle est delimitée postérieurement par une crête. Ensuite, la forme du condylus de la mandibule est, chez le Wombat, beaucoup plus large transversalement que chez le Koala (voir fig. 3) ; la surface du condylus est aussi toute différente chez les deux animaux. Ce qui est encore plus remarquable, c'est le processus angularis de la mandibule très large et très incliné à l'intérieur chez Phascolomys et restant dans le même plan avec les processus coronoideus et articularis chez Phascolarctus. Notons encore le rameau ascendant de la mandibule qui, chez le Koala, est environ deux fois plus haut que chez le Wombat. Remarquons aussi pour la mandibule que conformément à la configuration générale des crânes du Koala et du Wombat, l'angle entre les deux moitiés de la mandibule est beaucoup plus large chez le second; seul le symphysis de deux moitiés propre aux deux genres indique le niveau égal de spécialisation de la mandibule atteint par les deux genres probablement indépendamment et sans qu'il soit la preuve d'une parenté étroite.

13. — Notons entre parenthèses les relations intéressantes qui se trouvent chez les Marsupiaux.

Le processus angularis incliné de la mandibule propre aux Marsupiaux et aux Insectivores, les premiers étant aussi entomophages ou d'origine entomophage, est un caractère qui est presque perdu par le Koala. Thomas (8) dit des Marsupiaux que « the mandible, except in Tarsipes, has its angle more or less inflected, although some Marsupials have this character less developed than certain of the Insectivora ».

Ce caractère, presque absent chez le Koala végétarien, est, d'autre part, absent chez le Tarsipes mellivore (et en partie entomophage, mais saisissant la proie avec la langue et non pas avec les dents). Ainsi, l'abandon du régime insectivore entraînerait la disparition de l'angle incliné de la mandibule? — D'autre part, ce caractère ne peut pas être mis en rapport avec la réduction du nombre de dents, comme pourrait nous le faire croire Tarsipes, dont le nombre de dents est réduit au minimum (22) parmi les Marsupiaux, car le Wombat tout en ayant moins de dents que le Koala, a l'angle de la mandibule incliné très fortement. — Il ne se rapporte pas également à la présence d'une

⁽⁷⁾ Le crâne de Koala présenté sur nos figures, porte le n° 46 du Registre des Mammifères du Musée; le crâne du Wombat est le n° 42.

⁽⁸⁾ THOMAS, op. cit., p. 2.

langue protractile chez Tarsipes avec son minimum de dents, car une langue protractile est propre aussi au Myrmecobius avec son maximum de dents (52) parmi les Marsupiaux. — C'est là une question éthologique qu'il faut éclaircir.

14. — Dans la partie occipitale notons, pour ne nous borner qu'aux plus saillantes, les différences suivantes.

Les crânes du Wombat et du Koala vus par l'arrière présentent un contour, formé par la crête occipitale, tout autre chez chacun d'eux (Fig. 3).

Les condyles occipitaux plus horizontalement situés chez le Wombat, sont dirigés plus verticalement chez le Koala; les mouvements plus libres de la tête chez ce dernier sont en outre favorisés aussi par les vertèbres cervicales différentes de celles du Wombat (voir plus bas).

Le foramen magnum présentant la forme plus ou moins triangulaire chez tous les deux, le sommet du triangle est dirigé en haut chez le Wombat et renversé vers le bas chez le Koala.

Les processus paroccipitales sont, chez le Wombat, courts, peu développés et convergent vers le bas, tandis que, chez le Koala, ils sont fortement développés et divergent vers le bas. Ce dernier état se rencontre aussi chez certains Kangourous et Phalangers. Ce n'est pas évidemment un caractère de grande importance, car, par exemple, chez les Rongeurs nous voyons ces processus bien développés chez Cavia leucopiga, presque aussi fort que chez Hydrochoerus capibara, et pas du tout développés chez Cavia cuteri. Mais toujours le sens, dans lequel ces processus s'allongent chez les deux animaux qui nous occupent reste inverse, comme c'est le cas pour tant d'autres caractères de leurs crânes. Notons encore que dans le crâne d'un jeune Koala (n° 468) la partie occipitale montre toutefois moins de différences avec celui du Wombat que les adultes (cf. § 7).

15. — L'aspect de crânes vus de devant (Fig. 4) présente encore plus de caractères opposés. Descendant vers le nez, avec des pommettes applaties découvrant ainsi par le devant le rameau coronoidal de la mandibule, l'orifice nasal aplati et tricuspidé, les deux moitiés de la mandibule divergent fortement vers l'arrière, — le crâne du Phascolomys se distingue nettement de celui du Phascolarctus; chez ce dernier le crâne est comprimé des deux côtés, avec de longues pommettes étendues dans le plan de la face, cachant entièrement du devant le rameau ascendant de la mandibule, avec l'orifice nasal à contours non

lobés et avec l'angle entre les deux moitiés de la mandibule beaucoup plus étroit.

16. — Ce qui est encore plus frappant si on regarde les crânes



a
Phascolomys ursinus.



b
Phascolarctus cinereus.
Fig. 4.
(Crânes, Face antérieure).

de face, c'est la position inverse des molaires chez les deux ani-

maux. Non seulement ces dents sont de structure toute différente, laquelle, — si on voulait considérer les Didelphia comme un groupe équivalent d'après son importance aux Monodelphia, — suffirait à elle seule pour séparer le Wombat et le Koala en deux ordres différents, — ces dents sont fixées dans un sens inverse chez les deux animaux, comme le montre notre schéma (Fig. 5). La position extraordinaire des molaires chez le Wombat, position qui se rencontre encore seulement chez certains Rongeurs simplicidentés (9), est connue depuis longtemps et a été noté par Thomas dans son Catalogue; elle ne pouvait pas



Fig. 5.
Section schématique à travers le museau.

être certainement méconnue par Winge, d'autant plus qu'elle détermine la forme générale des mâchoires toute dissemblable chez les deux Marsupiaux qui nous occupent.

Plus haut, en parlant de la partie antérieure du palais, nous avions noté la voûte qu'il forme. Cette voûte étant différente chez les deux animaux, la position des incisives supérieures, dont déjà le nombre est différent, vient accentuer encore plus cette dissemblance. Elles sont inclinées en avant chez le Wombat et plus en arrière chez le Koala, comme on peut voir sur la Fig. 2. — Nous reviendrons plus bas sur la structure des dents.

17. — Ajoutons à tous ces caractères opposés ou, tout au moins, autres, encore deux dissemblances avant de finir la comparaison de deux crânes.

Le palais osseux (Fig. 6) atteint par sa longueur seulement la moitié de la longueur basale du crâne chez le Koala adulte, tandis que chez le Wombat il atteint presque deux tiers de cette dernière (voir le tableau II plus bas).

Les bulles tympaniques « remarquably high and prominent » et ressemblant à ceux du porc (Thomas), sont, chez le Koala, des processus de l'alisphenoide, tandis que, d'après le même auteur, elles sont, chez le Wombat, « imperfect, open behind,

⁽⁹⁾ Cf. Weber, op. cit., v. I (1927), p. 252.

their anterior woll founded by a downwardly projecting process of the squamosal (10), instead of by the alisphenoid as usual ».

18. — Ces quelques caractères que nous montre un examen superficiel de crânes de deux Marsupiaux en question ne suffisent-ils pas à eux seuls pour constater deux tendences divergentes suivant lesquelles ont évolué les deux genres? Nous voulions surtout faire ressortir les caractères des crânes montrant

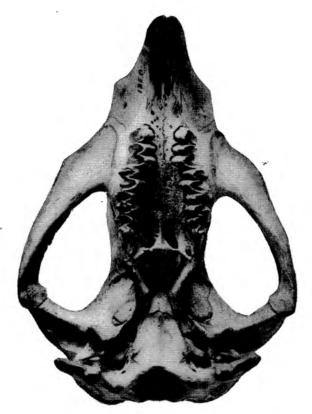


Fig. 6. a.

Phascolomys ursinus.
(Crâne, Face inférieure).

que les deux genres sont deux extrémités parmi les *Diproto-dontia*. Et si à certains points de vue les deux animaux se ressemblent, c'est pour autant qu'ils appartiennent tous les deux à cette subdivision des Marsupiaux. Leur origine nous paraît

(10) Souligné par nous.

être une évolution divergente, dont le début remonte aux ancêtres très éloignés, à une époque qui précède de beaucoup le moment de la séparation d'une souche commune du Koala et des Phalangers.

19. — Admettant que le Wombat et le Koala sont deux formes extrêmes et sous certains rapports opposées, on pourrait s'imaginer des formes intermédiaires conduisant graduellement d'une



Fig. 6. b.

Phascolarctus cinereus.
(Crâne, Face inférieure).

extrémité à l'autre. Or, précisément ces formes intermédiaires nous manquent dans la série des *Diprotodontia* récents.

Certains caractères intermédiaires peuvent être, cependant, observés dans les crânes de différents Phalangers. Mais d'autres caractères crâniologiques, anatomiques et éthologiques déterminent un plus grand écart entre le Wombat et les Phalangers

qu'entre le premier et le Koala. Ce n'est pourtant pas là une raison pour reconnaître une parenté étroite entre ce dernier et le Wombat.

20. — Comme exemples de caractères intermédiares entre le crâne du Koala et celui du Wombat peuvent servir, chez les Phalangers, les suivants.

La crête pariétale absente chez le Wombat et bien développée chez le Koala présente différents degrés de développement chez

différentes espèces des Phalangers.

Ensuite, comme il a été dit plus haut, la ressemblance de rapports entre les os nasaux et frontaux (les premiers étant plus longs que les seconds) rapproche les Phalangers du Wombat, d'un côté, tandis que, d'un autre côté, la ressemblance de rapports entre les frontaux et les pariétaux rapproche davantage les Phalangers du Koala.

Le tableau II ci-après permet en outre de constater que la largeur postérieure du crâne, dont il a déjà été question plus haut, beaucoup plus grande que la largeur antérieure, chez le Wombat, tend à l'égalité avec cette dernière chez le Koala. Chez un vieux spécimen de ce dernier (n° 46) les deux largeurs se présentent même en rapport inverse avec celui qui a lieu chez le Wombat (11).

Cependant dans le crâne du jeune Koala (n° 46) le rapport entre les deux largeurs est dans le même sens que chez le Wombat, ce qui indique, ainsi que l'absence de la crête parietale, que l'état de *Phascolomys* est probablement plus primitif.

Chez les Phalangers examinés, bien que la largeur postérieure soit plus grande que l'antérieure, elle l'est dans une mesure moindre que chez le Wombat, mais ne tend pas cependant à l'égalité d'une façon aussi forte que chez le Koala. Seul *Pseudochirus* qui, parmi les Phalangers, a le plus d'affinités avec le Koala, présente presque exactement les mêmes proportions du crâne que le jeune Koala (cf. dans le tableau III plus bas, le n° 47'β avec le n° 46).

21. — Ces relations sont mieux appréciables par le tableau III ci-dessous où les mesures absolues du tableau II sont traduites

en p. c. de la longueur basale de crânes.

22. — Comme le montre le tableau III, la longueur relative du palais osseux est la plus grande chez *Phascolomys*

(11) Comparez, par exemple, les données pour le crâne n° 46 du Koala avec celles pour le crâne n° 418 du Wombat, les deux crânes ayant la longueur basale égale.

TABLEAU II.

-						. 0
Genre	et espèce.	Numéro du Registre du Musée.	Longueur basale du crâne.	Largeur antérieure (orbit.),	Largeur postérieure (tempzyg.).	Longueur du palais
			mm.	mm.	mm.	mm.
Phascolom	ys ursinus .	42,3	115	80	102	73
»	»	42	130	87	112	84
»	>>	41:	138	93	124	90
»	>>	41;	148	97	123	93
»	mitchelli .	43	170	110	137	111
Phascolarc	tus cinereus.	467	74	48	51	40
»	»	454	> 100	64	63	52
»	»	467	107	64	64	54
»	»	45 s	> 105	67	69	57
))	»	46	137	. 85	82	69
Pseudochir	us albertisi .	47,3	c. 60	38	39	32 (12)
Trichosorus	s vulpecula .	51;	67	37	46	40
»	»	517	c. 70	39	46	c. 43
»	» ·	505	c. 70	44	51	c. 43
» ·	»	51 ₇	82	46	54	48
Phalanger	ursinus	55:	> 70	47	57	47
»	»	557	> 73	45	55	47

⁽¹²⁾ L'indication c (= circa) indique que la longueur donnée est approximative, la partie occipitale étant plus ou moins détruite.

TABLEAU III.

Genre e	t espèce	Numéro du Registre.	Largeur antérieure relative.	Largeur postérieure relative.	Longueur du palais relative.
Phascolom	ys ursinus .	42,3	70	89	63
))))	42	67	86	65
»	»	41:	67	90	65
»	»	415	66	83	64
»	mitchelli.	43	65	80	65
"	щисиени.	40	00		
Phascolarc	tus cinereus.	467	65	68	54
>>	»	457	c. 64	c. 63	
))	· »	467	60	60	50
»	»	45:	c. 64	c. 66	_
»	»	46	62	60	50
Pseudochir	us albertisi.	47,3	c. 63	c. 65	с. 53
Trichosuru	s vulpecula.	515	. 53	69	60
»	»	517	c. 56	c. 69	c. 64
»	»	50;	c. 63	c. 73	c. 61
n	»	517	56	66	59
Phalanger	ursinus	55,	c. 67	c. 81	c. 67
»	»	554	e. 62	c. 75	c. 62
		1	1	•	

(65 p. c.), auquel se rattache à ce point de vue *Phalanger ursinus*; elle l'est moins chez *Trichosurus vulpecula* (environ 60 p. c.) et est la plus petite chez le *Phascolarctus* adulte (50 p. c.).

A beaucoup d'autres points de vue, — tels que la forme générale du crâne, la forme de certains os de celui-ci, la position, le nombre et la structure de dents, etc. — les crânes des Phalangers se rapprochent beaucoup plus de celui du Koala que de celui du Wombat.

23. — Nous basant sur les caractères examinés des crânes, nous pouvons nous présenter les relations phylogéniques des animaux en question de la façon suivante.

La branche qui représente les ancêtres communs du Koala et des Phalangers (autrement dit, les ancêtres des Phalangeridae dans le sens de Thomas, 1888) et qui diverge avec celle à laquelle appartient le Wombat (la branche des Phascolomyidae de THOMAS), aurait pu donner, à un certain moment de l'évolution des Diprotodontia, un rameau dont est issu le Koala. Ce rameau avant subi des adaptations semblables — régime exclusivement végétarien, nourriture copieuse, mouvements lents et les modifications de structure qui s'en suivent — avec celles qui déterminèrent l'aspect du Wombat, l'évolution morphologique du Koala a pu s'engager dans le sens de l'évolution du Wombat. Et par ce fait-ci, les deux animaux ont pu, aux caractères ancestraux, conservés par eux et perdus ou modifiés chez les Phalangers, dont l'évolution a subi d'autres adaptations, - (régime omnivore, autant végétarien qu'insectivore et, à l'occasion carnivore ou ovivore. - d'où vie plus mouvementée, progression dans les branches des arbres semblable à celle des écureuils ou même des singes, et enfin en voltigeant), - le Wombat et le Koala ont pu ajouter de nouveaux caractères adaptifs convergents. — Nombre d'autres caractères que ceux du crâne, viennent appuyer notre conception de l'évolution des Diprotodontia autres que les Macropodidae. Parmi ces caractères après le crâne suivent d'autres particularités du squelette.

24. — Treize paires est le nombre typique pour les côtes chez les Marsupiaux. Mais Phascolaretus n'a que onze paires, tandis que Phascolomys ursinus et mitchelli en ont quinze. Il est vrai que le nombre de côtes à lui seul n'est pas suffisant pour pouvoir juger de la parenté des espèces, car dans le même genre Phascolomys une troisième espèce — Ph. latifrons — a le nombre habituel pour les Marsupiaux. D'autre part, ce n'est pas en gagnant ou en conservant, les uns, deux paires de côtes en plus, et l'autre, en en perdant deux, que Phascolomys ursinus et mitchelli, d'un côté, et le Koala de l'autre, deviennent plus ressemblants.

Suivant le nombre de côtes, nous sommes toutefois obligés de ranger les *Diprotodontia*, mentionant pour la comparaison le fossile *Diprotodon australis* OWEN, dans l'ordre suivant :

Phascolarctus cinereus — 11.

Phalangeridae
Macrapodidae — 13.
Phascolomys latifrons

Diprotodon australis — 14.

Phascolomys ursinus Phascolomys mitchelli \ - 15.

25. — Les vertèbres lombaires forment par leurs processus transversaux allongés et aplatis des espèces de « côtes lombaires » chez le Wombat; ce caractère ne se retrouve pas chez le Koala. Ainsi l'espace entre la dernière côte thoracique et le bassin est protégé du dessus par des éléments osseux chez le Wombat; chez le Diprotodon grâce à une 14° paire de côtes qui se rapprochent des os iliaques fortement ramenés en avant, cette région lombaire est aussi plus ou moins protégée par des éléments squelettiques. Chez le Koala cet espace est plus grand par suite de la réduction du nombre de côtes et non protégé par des éléments osseux.

Ce caractère démontre la tendence de fournir à la partie postérieure du tronc du Wombat une plus grande stabilité; l'animal fouisseur refoulant avec ses membres postérieurs la terre excavée par les membres antérieurs, les jambes font des mouvements énergiques exigeant beaucoup de force. Les doigts faibles, presque rudimentaires (voir plus bas fig. 7) en proportion avec la taille immense, le Diprotodon pouvait bien déterrer les racines des plantes, mais ne pouvait certainement pas s'enfouir dans des terriers. La stabilité de la partie postérieure du corps du Wombat, est, chez le Koala, remplacée par une plus grande flexibilité de la partie lombaire, flexibilité avantageuse pour la vie arboricole.

Aux deux vertèbres sacrées qui se rattachent à l'ilium, il y en a encore deux chez le Wombat (et 3 chez le Diprotodon) qui s'ajoutent pour fusioner en un os sacrum; tandis que chez le Koala cet os est formé par trois vertèbres en tout. Cette distinction s'ajoute à la précédente, assurant la même fonction.

De même les vertèbres cervicales qui s'élargissent transversalement d'une façon très accentuée, en allant du devant en arrière, chez le Wombat, témoignent d'une flexibilité moindre que chez le Koala. D'autres caractères ostéologiques encore augmentent l'écart morphologique entre les deux animaux; l'ostéologie de ces Marsupiaux ne faisant pas précisément le sujet de notre étude, n'en rappelons que les suivants : la présence d'un troisième trochanter sur le femur seul chez le Wombat, les quatre éléments du sternum chez le même au lieu de six sternebrae propres au Koala et aux Phalangers, et enfin la structure de membres toute dissemblable chez le Wombat et le Koala.

26. — Si dans le pied des animaux qui nous intéressent et dont la structure a été maintes fois examinée (OWEN, 1877; STIRLING et ZIETZ, 1899, DOLLO, 1899 et 1900; BENSLEY, 1903; SONNTAG, 1929, etc.) il s'agit seulement du degré du développement de la syndactylie (du 2^{me} et du 3^{me} orteils), de la prédominance du 4^{me} orteil et de l'opposabilité du hallux, le carpe du Wombat manifeste une différence plus profonde avec celui des Phalangers et du Koala.

Chez le Diprotodon les doigts présentent un état presque pareil, le 3^{me} étant peut-être un peu plus long que les autres et le 5^{me},— le plus massif (fig. 7 E.). Le centre de gravité de la spécialisation du membre antérieur siège chez ce fossile dans le renforcement des carpalia et metacarpalia au dépens même des phalanges. Dollo (13) dit que « d'après la restauration donnée par Owen, ses membres étaient adaptés à la marche et l'allure de la bête était lourde, rappelant celle des Pachydermes ». Seul le hallux opposable du pied, témoigne d'une vie arboricole des ancêtres du Diprotodon, comme l'a noté Dollo. Dans le pied du fossile (fig. 7 A), le 5^{me} orteil est non seulement renforcé, comme le 5^{me} doigt du carpe, mais il est encore plus long que les autres orteils; le 1^{er} orteil a perdu les phalanges.

Le pied du *Phascolomys* (fig. 7 B), montre le caractère commun à tous les *Diprotodontia* récents : le 4^{me} orteil le plus long et le 2^{me} et le 3^{me} syndactyles, mais, comme dit Bensley (14), « the original plantigrade condition has been retained, as in... *Diprotodon*. The hallux is reducet to a tubercle externally ». La syndactylie du pied du Wombat n'est pas si prononcée que chez le Koala, comme le montre, en outre du squelette et de

⁽¹³⁾ Dollo, L., Le pied du Ditrotodon et l'origine arboricole des Marsupiaux. — Bull. scient. du Nord de la France et de la Belgique, v. 33, 1900, p. 276.

⁽¹⁴⁾ Bensley, B. A., On the Evolution of the Australian Marsupialia, etc. — Transact. Linn. Soc. London, 2 ser., vol. IX, Zool., 1903, p. 173.

l'apparence extérieure, la musculature. Sonntag (15) donne dans son travail une figure par laquelle on voit que, tandis que chez le Koala les teudons du 2^{me} et du 3^{me} orteils fusionnent en un seul le long des métatarsiens, chez le Wombat le muscle ex-

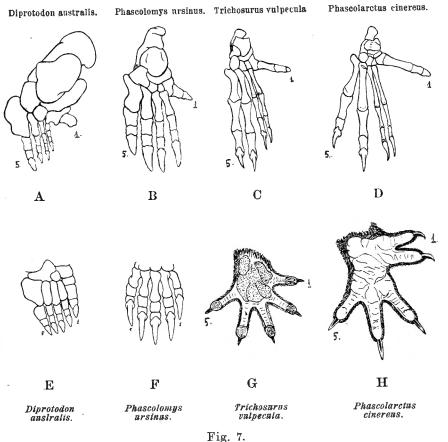


Fig. 7. — A, B, C, d'après Bensley, modifiées; D, d'après Flower and Lydekker; E et F, orig.; G et H, d'après Pocock, modifiées. A-F, face dorsale des extrémités droites; G et H, face ventrale des extrémités gauches.

tenseur long des orteils envoie des ligaments indépendants 3 chaque orteil.

(15) SONNTAG, Ch. F., On the Myology and Classification of the Wombat, Koala and Phalangers. — P. Z. S., 1922, p. 885, fig. 41.

Quant au carpe du Wombat, la forme générale de son squelette représente un membre pentadactyle très régulier avec le 3^{me} doigt le plus long (fig. 7 F.).

Le Phascolarctus (fig. 7 H) est tout autre à ce point de vue. Il a le 4^{me} doigt le plus long et comme dit Sonntag (16) : « In Phascolarctus and the Phalangeridae the pollex and index cane be opposed to the long axis of the manus, and Young regarded these two digits as constituting one group, the remaining three digits forming a second. These conditions are slightest in Phalanger, intermediate in Pseudochirus, and most highly developed in Phascolarctus ». Et comme disait Young (17), « As the result of the arrangement of the digits into two groups, the middle line of the hand no longer passes trough the third digit, but along the fourth ». Ainsi la tendance au déplacement de l'axe du membre du 3^{me} doigt au 4^{me}, marquée dans le pied de la plupart des Marsupiaux, s'étend chez certains des Phalangeridae (18) aussi sur la main, et parmi ces derniers le Koala avec sa main nettement divisée en deux lobes et son pied (fig. 7 D), au hallux « more perfectly opposable » que chez Pseudochirus (19), se classe comme l'extrême perfection.

Ainsi l'écart entre le Wombat et le Koala, au point de vue de la structure des membres reste aussi grand qu'au point de vue de tous les autres caractères ostéologiques examinés.

Ajoutons encore ici la forme différente des griffes, larges et applaties chez le Wombat, comprimées de côtés et fortement courbées chez le Koala. Et si même la peau des plantes des pieds chez les deux animaux se ressemble, caractère auquel Sonntag et Pocock (1921) attachent tant d'importance, n'oublions pas que cette réduction des « plantar pads » a lieu aussi chez Sarcophilus (20).

27. — Parmi les caractères extérieurs, outre la dissemblance mentionnée des griffes, notons encore ceux-ci:

Le pelage qui, d'après Thomas (21), est laineux — « thick, close and woolly » — chez le Koala, présente deux aspects dif-

⁽¹⁶⁾ Op cit., p. 891.

⁽¹⁷⁾ Nous citons de Sonntag, op. cit., (1922), p. 880. (18) Nous suivons la classification de Thomas (1888).

⁽¹⁹⁾ Bensley, op. cit., p. 170. — Trichosurus vulpecula, dont nous reproduisons, pour la comparaison, sur notre figure 7 les membres (C et G) les a encore moins spécialisés que Pseudochirus, qui à ce point de vue est intermédiaire entre le Koala et le Trichosurus.

⁽²⁰⁾ Ib., même page.

⁽²¹⁾ Op . cit., p. 211 et pp. 214, 216 et 217.

férents chez les Wombats: « fairly long, but coarse, harsh, and hispid », chez *Phascolomys ursinus* et *mitchelli*, il est « straight, soft and silky » chez *Ph. latifrons*.

Le muffle (rhinarium) nu « more or less pentagonal in shape », d'après le même auteur, et faisant la pointe du museau, chez les Wombats, s'étend fortement en arrière, jusqu'à la moitié du museau, chez le Koala.

Des deux caractères de Rongeurs, l'un — la peau des lèvres entrant à l'intérieur de la bouche et touchant la langue, — est propre au Wombat, et l'autre — la présence des abajoues, — est propre au Koala; n'oublions pas que parmi les Monodelphia les abajoues se rencontrent aussi chez les Primates (cf. plus bas — langue).

D'après la forme des oreilles, Pocock (22) range les genres qui nous occupent et les Phalangers dans l'ordre suivant : *Trichosurus*, *Phalanger*, *Pseudochirus*, *Phascolarctus* et *Phascolomys*. Sonntag (23) rapproche également les deux derniers genres, car



Phaseolomys latifrons.



Trichosurus vulpecula.



Pseudochirus peregrinus.



Phase oiarctus

Fig. 8. - D'après Pocock.

contrairement aux autres, chez lesquels le supratragus présente « a prominent ridge with à welldeveloped lobe », ils l'ont indistinct et dépourvu du lobe. L'auteur dit que d'après son opinion ceci présente « a character of importance, for it does not appear to depend on modes of life ». Nous sommes, par contre, enclins à n'y voir qu'une convergence de specialisation, ainsi que dans le nombre de mammelles, réduit à deux, dans l'absence de vibrissae au carpe et au tarse, dans la réduction des coussinets plantaires, dans la réduction de la queue et d'autres caractères de ressemblance extérieure. Nous ne nions pas cette dernière, mais nous la considérons d'importance secondaire.

⁽²²⁾ POCOCK, R.-J., The External Characters of the Koala (Phascolarctus) and some related Marsupials, P. Z. S., 1921, p. 591.

⁽²³⁾ SONNTAG, op. cit. (1921), pp. 887-888.

En ce qui concerne notamment la forme de l'oreille, contrairement à la rangée de Pocock et utilisant les figures qu'il donne dans son travail, nous nous trouvons forcés de ranger, d'après le contour de l'oreille (24) le Koala et le Wombat comme deux formes divergentes (fig. 8) et de remarquer une fois de plus, que comme par sa main préhensible, ses abajoues, sa langue (voir plus bas) et certains autres caractères, de même par le contour de l'oreille, le Koala démontre des tendances propres aux Primates.

28. — Un caractère de signification beaucoup plus importante, la dentition, montre l'époque lointaine quand les souches, dont proviennent le Koala et le Wombat, se sont séparées.

Comparant leurs dentitions, on voit immédiatement que l'évolution dans le sens « rongeur » est beaucoup plus avancée chez le Wombat, qui n'a qu'une incisive supérieuse et qui n'a plus de canines, tandis que le Koala a, comme tous les Phalangers, trois incisives supérieures et la canine supérieure. Bien que l'absence des canines a lieu aussi chez la plupart des Kangourous, qui se ralient étroitement aux Phalangers, le Wombat se distingue aussi bien des Kangourous que des Phalangers, par l'anisognathie spéciale, notée plus haut (v. fig. 5). Quant au Koala, il se rattache étroitement par la forme de ses molaires au Petauroides et au Pseudochirus parmi les Phalangers (25).

29. — Examinons de plus près deux moments de l'évolution du Koala. Quels sont les caractères des molaires qui le distinguent des Phalangers, ou en d'autres termes : à quel moment de son histoire diverge-t-il avec les Phalangers ? Ensuite, le stade précédent où la souche contenant potentiellement le Koala et les Phalangers actuels s'est séparée de celle qui a donné naissance au Wombat.

A la première question Bensley (26) nous répond :

« With regard to the special dental evolution of the Phalange-

⁽²⁴⁾ Bien que nous nous basons dans cette étude sur les caractères que nous trouvons, parmi les Wombat, chez *Ph. ursinus* et *mitchelli*, tandis que Pocock donne l'image de l'oreille de *Ph. latifrons*, nous nous voyons autorisé de reproduire sur notre fig. 8 l'oreille de cette dernière espèce, vu que l'auteur dit que chez elle l'oreille ressemble beaucoup à celle des autres Wombats, mais est plus longue (op cit., p. 598); pour nous il est d'importance que le contour pointu de l'oreille des Wombats cède la place à un contour s'élargissant vers la périphérie, chez le Koala.

⁽²⁵⁾ THOMAS, op. cit., p. 210.

⁽²⁶⁾ Op. cit., p. 125.

ridae, we may distinguish three lines of development, characterized by the modification of the mollar patterns as follows:

Genera: Pseudochirus, Petauroides, Phascolarctus.

B. Molars quadrituberculate, with bunoid cusps. Upper teeth without external styles or intermediate conules... Phalangerinae.

Genera: Acrobates, Distoechurus, Dromicia, Gymnobelideus, Petaurus, Dactylopsila, Phalanger, Trichosurus.»

Dans la troisième sous-famille il range le seul genre *Tarsipes*.

Ainsi nous nous voyons obligés de reconnaître ensemble avec

Bensley et Thomas:

- 1) le rapprochement du Koala aux Pseudochirus et Petauroides;
 - 2) la spécialisation avancée des dents chez ces trois genres.

Donc, reconnaître la position plus élevée que le Koala occupe parmi les *Phalangeridae*; d'autre part, lui conserver sa place dans cette famille, dans laquelle nous ne pourrions pas placer le Wombat.

La séparation de la souche ayant donnée l'origine aux trois genres que Bensley réunit en la sous-famille *Phascolarctinae* a dû avoir lieu avant la spécialisation des autres Phalangers récents, car les premiers ont seuls conservés les « styles » extérieurs des molaires, tandis que « in all the remaining members of the Diprotodont section they have completely disapeared» (27).

Et parmi ces trois genres qui se sont séparés des autres *Phalangeridae*, c'est chez le Koala que la dernière molaire supérieure est la plus évoluée, étant quadricuspide, les deux autres l'ayant gardée triangulaire; chez les différentes espèces, suivant toujours le même auteur, « the metacone-like element shows a tendency towards division, and this condition appears to be prophetic of that in *Phascolarctos*, where the posterior lobe of the fourth molar bears two distinct cusps », ce qui représente: « the final stage of a processus of cleavage of an originally single cusp » (28). En outre, l'auteur dit que chez le Koala, dans les molaires supérieures, « all of the main cusps are more completely selenoid than in *Pseudochirus* ».

Ainsi, s'étant séparé des Phalangeridae à une époque très loin-

⁽²⁷⁾ Ibidem, p. 136.

⁽²⁸⁾ Ib., pp. 137-138.

taine avec deux autres genres, le Koala s'éleva dans la spécialisation de sa dentition non seulement au-dessus des autres Phalangers, mais aussi au-dessus de ses deux congénères les plus proches.

30. — A un moment de l'évolution des *Diprotodontia* précédant le moment où les *Phascolarctinae* de Bensley se sont détachés des autres *Phalangeridae*, l'ancêtre du Wombat a dû se séparer de la souche commune.

Bensley dit dans l'ouvrage que nous citons (29) : « The dental characters of Phascolomys, the single living representative of the family, are of interest as indicating another line along which the herbivorous evolution begun in the Phalangeridae has proceeded »... L'auteur dit ensuite que la forme des molaires non usées présente une ressemblance avec celle des Phalangers bunodontes plus évolués, que les modifications des incisives représentent un stade plus avancé que celui qui a lieu chez les Phalangerinae (dans le sens de l'auteur cité) ou chez le Diprotodon, et que le développement modéré des prémolaires postérieures démontre une ressemblance avec celui de Dromicia, d'un côté, et celui des fossiles Nototherium et Diprotodon, de l'autre. Et, par conséquent, l'auteur trouve que le Wombat « appears to represent a specialized offshoot of the same line leading from the more primitive Phalangerinae to the Diprodontidae »(30). Enfin, l'auteur cite les caractères des molaires, par lesquels le Wombat se distingue comme « not only highly specialized, but also unique among existing Marsupials »; parmi ces caractères se range au premier plan celui que « as in the more specialized members of the Rodentia, the teeth are elongated and openrooted. »

Nous n'allons pas nous arrêter sur tous les détails qu'indique Bensley; il nous semble qu'en présence de faits cités ci-dessus, il est impossible de douter de la séparation très ancienne de deux souches, dont une a donné naissance aux *Phalangeridae*, y compris le Kaola, et l'autre — au Wombat. Les dents à racines ouvertes, c.-à-d. à croissance continue, leur forme, leur position et leur nombre, ensemble avec tous les caractères de dissemblance mentionnés plus haut, — ne suffisent-ils pas pour ne plus vouloir unir le Wombat avec le Koala ou n'importe quel autre des *Dipro*-

⁽²⁹ Ib., p. 158.

⁽³⁰⁾ L'auteur veut dire par là que la famille Diprotodontidae provient des ancêtres qui avaient des caractères propres encore maintenant aux Phalangers moins évolués (aux Phalangerinae de BENSLEY).

todontia récents? Ne se rallie-t-il pas, le Wombat, davantage avec les ancêtres communs des *Phalangeridae* et des *Diprotodontidae*? Se basant sur un certain nombre de caractères dentaires, Bensley dit que les *Phascolomyidae* et les *Diprotodontidae* « appear to be allied in several features » (31), auxquels nous pourrions ajouter les ressemblances de caractère ostéologique.

31. — Nous allons maintenant passer en revue les caractères anatomiques examinés par Sonntag (32) et qui l'avaient amené à appuyer la conception erronée de Winge et Weber.

Parmi les caractères myologiques que Sonntag note spécialement dans son travail (de 1922), mais qu'il ne trouve pas valables pour la classification (33), le caractère suivant nous paraît une acquisition postérieure du Koala.

Les muscles mylo-hyoide et sterno-hyoide n'ont pas d'attache à l'os hyoide, le m. omo-hyoide évite également de s'attacher et passe en avant pour pénétrer dans la langue, où il forme un muscle lingual (34). Il nous semble avoir affaire ici à une modification importante, étant donné que c'est précisément chez Phascolarctus que la langue est la plus évoluée progressivement parmi les Marsupiaux.

En 1921, Sonntag écrivait lui-même de la langue du Koala les lignes suivantes (35): « Many Marsupialia have a sublingua which differs from that of the Lemuroidea in being firmly fixed by its apex to the under surface of the tongue. It varies in size in different species, but that of the Kaola is the smallest; it has been reduced to the condition of plicae fimbriatae in the same way as the sublingua of the Lemuroidea gives way to the plicae of the Simiidae... Thus there is a complete horny sublingua as in

⁽³¹⁾ Op. cit., p. 161. — En outre à la page 125 du même ouvrage l'auteur dit : « in the Phascolomyidae and Diprotodontidae... the median upper and lower teeth present an open-rooted condition, and a formation of anterior enamel bands fitting them for a rodent habit. »

⁽³²⁾ Sonntag, Ch.-F., 1) On the Comparative Anatomy of the Koala and Vulpine Phalanger (Trichosurus vulpecula). P. Z. S., 1921, p. 547.—2) Contributions to the Visceral Anatomy and Myologie of the Marsupialia. P. Z. S., 1921, p. 851.—3) On the Myology and Classification of the Wombat, Koala, and Phalangers. P. Z. S., 1922, p. 863.

⁽³³⁾ Op. cit., (1922), p. 893.

⁽³⁴⁾ Ib., p. 864.

⁽³⁵⁾ Op. cit., 1921, p. 555.

Lemur, the softer and smaller sublingua as in Tarsius, and the plicae fimbriatae as in Anthropopithecus » (36).

Et en rapport avec cette modification progressive de la langue a eu lieu la formation du m. lingualis.

Voilà le degré élevé auquel est arrivé le Koala au point de vue de la structure de sa langue, comme au point de vue d'autres caractères précités, degré qui le fait peut-être plus « singe » que « ours » (37).

32. — Le niveau élevé qu'a atteint l'évolution du Koala a été noté par Owen, qui, suivant Sonntag, « stated that the Koala is the Marsupial which has the greatest claim to the typical preeminence ». Ces particularités qui l'élèvent au-dessus des autres Marsupiaux, consistent en partie dans les caractères myologiques. Suivant le même auteur, Macalister avait montré pour le Koala « that it has more individual pecularities in its myology than has any other Didelphian ».

Parmi les caractères myologiques que Sonntag indique comme « additional ones » chez le Koala, en comparaison avec Pseudo-chirus, Phalanger et Phascolomys, nous apprécions les uns comme des caractères anciens conservés, d'autres comme des caractères acquis par le Koala seul, d'autres encore — comme l'absence chez lui de caractères conservés ou acquis par les autres genres.

Ainsi, par exemple, « platysma continuous with muscles of orbit, auricle and mouth » pourrait être un état primitif, peu différencié, conservé par le Koala seul.

L'omo-hyoide devenant un m. lingualis, chez le Koala, est certainement une spécialisation postérieure, comme nous l'avons dit plus haut.

Comme exemple de caractères perdus ou non-acquis pourrait servir, dans la musculature du corps, l'absence du m. quadratus lumborum, etc.

Certaines particularités dans la musculature des membres et de leurs ceintures sont en rapport avec la modification du *mode* de progression de l'animal, qui se cramponne à l'arbre et grimpe plus lentement que les Phalangers; ces modifications ont été éla-

(36) D'après le témoignage de Semon et de Saville Kent (voir Brehm, *Tierleben*, v. X. Leipzig, 1928), le Koala pousse un cri d'enfant; les Kangourous sont presque muets, d'après Brehm.

(37) R. OWEN comparait les Phalangers avec les Singes et le Koala avec l'ours ou les paresseux d'Amérique (voir Waterhouse, The Natural History of the Mammalia; v. L., p. 15: [London, 1846]).

borées en même temps que la main est devenue bilobée, la queue préhensive s'est réduite et la patella du genou s'est oblitérée chez le Koala. Les modifications de la musculature des membres sont, chez lui, par conséquent, des spécialisations postérieures. Comme exemples rappelons les particularités du m. gluteus maximus, du m. tibialis posticus, du m. peronei, des muscles internes de la main et du pied, du m. coraco-brachialis, et ainsi de suite, — détails pour lesquels nous renvoyons au travail de Sonntag (38).

33. — Parmi les caractères myologiques mentionnés par l'auteur que nous citons et qui, en outre de caractères ostéologiques, de la dentition, de caractères extérieurs examinés plus haut, distinguent le Wombat des Phalangeridae, y compris le Koala, nous paraissent intéressantes certaines modifications dans la musculature de membres. Ainsi, par exemple, dans le membre postérieur, l'absence, chez le Wombat, du m. quadratus femoris, du m. obturator internus et du m. popliteus, ainsi que quelques autres particularités myologiques, peuvent être envisagées, en semble avec la présence d'un troisième trochanter au fémur, comme des adaptations postérieures évoquées par le genre de vie fouisseur (39).

34. — Certains caractères semblables chez le Koala et le Wombat démontrent une adaptation à un genre de vie semblable sous certains rapports.

A juste titre Sonntag note en premier lieu que « as regards the diet, that of *Phascolarctus* and *Phascolomys* is bulky, whereas that of the *Phalangeridae* (40) is not ». En conséquence, les premiers « have specialisations in the structure of their alimentary canal to meet the demands imposed by it » (41). L'estomac simple de ces deux animaux « possesses the so-called gastric gland », que l'auteur lui-même considère comme un caractère convergent, puisqu'il dit que ces glandes « could not be employed as a test of affinity ».

Les deux animaux se distinguent des Phalangers aussi par la

⁽³⁸⁾ Op. cit., (1922), p. 874-886.

⁽³⁹⁾ Probablement à la même cause est due l'étendue plus grande de l'insertion du m. latissimus dorsi, chez le Wombat, où il occupe l'espace entre la 5^{me} et la 15^{me} vertèbres thoraciques inclues, tandis que chez *Phalanger* et *Pseudochirus* il occupe seulement les vertèbres 4-12, et chez le Koala encore moins — 4 à 10.

⁽⁴⁰⁾ Sonntag exclut le Koala de cette famille.

⁽⁴¹⁾ Op. cit., p. 887.

structure du foie, car chez les derniers « the caudate lobe is present, but the main lobes are not complicated by secondary sulci », tandis que chez le Koala et le Wombat « there is no caudate lobe, and many secondary sulci subdivide the main lobes » (42).

D'autres caractères du tube digestif distinguent cependant les deux animaux; tel le caecum long chez le Koala et plus court, mais pourvu d'un processus vermiformis, chez le Wombat.

L'appréciation de toutes ces différences splanchnologiques serait prématurée, vu que jusqu'à présent l'embryologie des Marsupiaux, précisément l'organogénèse, est à peine connue.

- 35. Le système circulatoire des deux animaux qui nous occupent démontre également une certaine ressemblance pouvant être expliquée comme étant une adaptation convergente chez eux. Notamment « the pericardium adhers to the diaphragm, the postcaval vein does not conceal the abdominal aorta, and anterior jugular veins are absent », tandis que chez les Phalangers « the pericardium is connected to the diaphragm by two membranous sheets, and the post caval vein conceals the posterior part of the abdominal aorta » (43); les veines jugulaires antérieures, l'auteur a pu les trouver chez les genres Trichosurus et Phalanger. Nous ne pourrions pas entrer ici dans l'examen plus approfondi du système circulatoire; mais la fixation du pericarde au diaphragme chez les Phalangers s'explique peut-être comme une adaptation à la vie agitée sur les arbres, tandis que le Wombat terrestre et le Koala lent dans sa progression ont pu conserver les conditions primitives.
- 36. C'est probablement à la convergence qu'il faut également attribuer la ressemblance des conditions dans l'appareil genital femelle, chez le Koala et le Wombat. D'après l'auteur que nous citons (44), chez tous deux, « the vaginal culs-de-sacs are separate but they coalesce in some of the Phalangeridae, at least in Trichasurus » -(45).

Quant à la ressemblance des membranes foetales chez le Koala et le Wombat, — ressemblance qu'avait communiquée à l'auteur le Prof. J.-P. Hill, — et leur différence avec celles des Phalangers, ceci s'explique aussi bien comme une convergence par adap-

⁽⁴²⁾ Ib., p. 889.

⁽⁴³⁾ Ib., p. 888.

⁽⁴⁴⁾ Ib., p. 890.

⁽⁴⁵⁾ L'auteur se base sur les données de Forbes (P. Z. S. 1881, pp. 180-195).

tation chez les premiers, que comme une ressemblance par suite de la conservation d'un état primitif, qui a subi des modifications postérieures chez les Phalangers récents.

- 37. Nombre d'autres détails anatomiques également cités par Sonntag (46) viennent à l'appui de notre conception de l'évolution des Diprotodontia, avec séparation très ancienne du Wombat, moins ancienne de la branche du Koala, du Pseudochirus et du Petauroides, et la spécialisation plus tardive des autres Phalangers actuels. Nous basant sur les caractères morphologiques examinés et tenant compte des affinités établies entre les différents genres des Diprotodontia par nos précurseurs, nous nous permettons d'exprimer les relations phylogéniques à l'intérieur de ce groupe par le schéma suivant (fig. 9).
 - 38. A notre point de vue les caractères anatomiques exami-

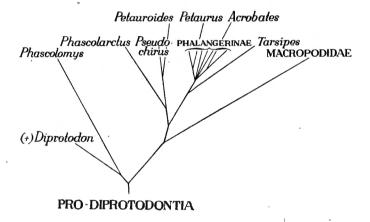


Fig. 9.

nés par Sonntag, qu'il réunit en quatre groupes, pourraient être appréciés de la façon suivante (47):

- 1) les caractères qui d'après cet auteur séparent le Koala et les Phalangers du Wombat témoignent, à notre avis, d'une époque très ancienne quand les deux souches, — l'une ayant don-
- (46) Tels la 7^{me} vertèbre cervicale perforée chez le Koala et le Wombat, leurs petits os de l'oreille différents de ceux des Phalangers; tels les particularités du Koala seul, comme la vagina masculina, l'épiglottis entier, un lobe azygos au poumon droit, etc.

(47) L'ordre dans lequel sont mis ici les quatre groupes n'est pas celui de Sonntag (op. cit., [1922], p. 892-893); cet ordre est renversé

par nous pour les deux premiers groupes.

né naissance au Wombat et l'autre aux Phalangers ensemble avec le Koala, — ont divergé;

- 2) les caractères qui différencient le Wombat et le Koala des Phalangers sont pour nous les preuves de la séparation de la souche commune du Wombat et ensuite du Koala, avant la différenciation des genres actuels des Phalangers;
- 3) les caractères qui distinguent le Koala du Wombat et des Phalangers nous les apprécions comme seul propres à la branche ayant donné naissance au Koala et perdus ou pas acquis par les autres branches;
- 4) les caractères « differing in all forms » sont à notre point de vue les spécialisations particulières de chacune des branches.

On pourrait, en outre, distinguer dans chacun de ces groupes les caractères ancestraux conservés par les uns et perdus par les autres, les adaptations héritées des ancêtres plus récents et les spécialisations de chaque branche ou de chaque genre à part. De plus, chaque particularité pourrait être appréciée comme étant due à un développement progressif ou bien à la réduction d'un élément morphologique. Mais, comme nous venons de le dire, pour une pareille analyse approfondie seules les données anatomiques ne suffisent pas, et les données embryologiques nous manquent.

39. — Tout en reconnaissant l'importance des données de l'auteur cité, il nous semble cependant certain que la conclusion à laquelle il est arrivé n'est pas juste. Cet auteur écrivait en terminant son travail (48): « Phascolarctus cannot be included in the Phalangeridae. Although dentition and foot structure have led some observers to put it in that family in close relation to Pseudochirus, there are many very important points in which it differs from them. If they are united it will be by superficial characters, and one will break up the series of fundamental characters uniting the Koala and Wombat ».

Il nous semble que la dentition et la structure des membres sont des caractères de signification extrêmement profonde, et que ces deux caractères ne peuvent pas être rangés dans la catégorie des « superficial characters ». Nous doutons même si ce n'est pas ces deux caractères, — ensemble avec la structure de crânes, non seulement différente, mais opposée à beaucoup de point de vue, chez le Wombat et le Koala, comme nous l'avons montré au début de cette note, — qui doivent être considérés comme les caractères les plus fondamentaux.

⁽⁴⁸⁾ Op. cit., 1922, pp. 894-895.

Nous ne pouvons pas également reconnaître que l'importance de caractères qui unissent le Koala et le Wombat « far outweighs the ressemblances between the former and the *Phalangeridae* ». Ne niant pas leur grande importance, nous les considérons comme: 1) des caractères conservés des ancêtres très lointains, conservés par le Koala et le Wombat, et perdus par les Phalangers, et, en partie, comme 2) des adaptations convergentes chez les deux premiers.

Quant aux caractères qui distinguent le Koala du Wombat, il nous semble que s'ils suffisent pour les distinguer l'un de l'autre, comme l'admet Sonntag, il y a au moins autant de caractères pour rapprocher le premier des Phalangers, comme l'avait fait à juste titre Thomas. — Toutefois, l'écart entre le Wombat et le Koala nous paraît, après notre analyse, être beaucoup plus grand et plus important que celui entre le Koala et les Phalangers récents.

40. — Pocock (49) trouve que les caractères qui distinguent le Wombat et le Keala sont plus importants que ceux qui distinguent les Kangourous des Phalangers. Il réunit pour cette raison les deux dernières familles en une super-famille — les Phalangeroidea, — et établit pour le Wombat et le Koala, pour chacun d'eux également une super-famille, — celle des Phascolomyoidea pour le Wombat ensemble avec le Diprotodon fossile, et celle des Phascolarctoidea, — peur le Koala.

D'autre part Weber (50) réunit les Kangourous-et les Phalangers en une famille, les Phalangeridae, réunissant, contrairement à Pocock, le Wombat au Koala, en une seule famille, — les Phascolarctidae. Cette classification de Weber est assez incommode, car il applique à l'ensemble de deux familles un nom ayant servi précédemment pour désigner l'une de celles-ci. C'est pourquoi il nous semble préférable d'accepter pour l'ensemble des Kangourous et des Phalangers le terme Phalangeroidea de Pocock. Le nom de Phascolomyoidea pour le Wombat et le Diprotodon nous paraît également admissible. Mais vu les affinités qui existent entre le Koala et le Pseudochirus et le Petauroides, qui ont amené Bensley à réunir ces trois genres en une sous-famille — les Phascolarctinae, nous nous voyons forcés de ne pas séparer le Koala de deux autres genres qui lui sont proches et qui sont précisément des Phalangeridae. Nous

⁽⁴⁹⁾ Op. cit, p. 606.

⁽⁵⁰⁾ Op. cit, v. II, p. 76.

préférons donc conserver la famille des *Phalangeridae* dans le sens de Thomas, avec la sous-famille Phascolarctinae, dans laquelle nous rangeons, d'accord avec Bensley, en outre du Koala, le *Pseudochirus* et le *Petauroides*. Quant au *Thylacoleo* fossile, nous en savons encore trop peu pour pouvoir le réunir au Koala.

Vu les affinités qui existent entre le Diprotodon fossile et le Wombat et tout en nous basant sur l'écart considérable entre ce dernier et tous les Diprotodontia récents, nous divisons tout ce groupe en deux branches, auxquelles nous appliquons les termes de Pocok, de la façon suivante :

DIPROTODONTIA.

I. — PHALANGEROIDEA.

- 1. Macropodidae.
- 2. PHALANGERIDAE.
 - 1. Tarsipedinae. (Tarsipes).
 - 2. Phalangerinae.

 (Acrobates, Distoechurus, Dromicia, Gymnobelideus, Petaurus, Dactylopsila, Trichosurus, Phalanger).
 - 3. Phascolarctinae.
 (Phascolarctus, Pseudochirus, Petauroides).

II. — PHASCOLOMYOIDEA.

- 1. Phascolomyidae. (Phascolomys.)
- 2. (+) DIPROTODONTIDAE.