

BULLETIN

DU

Musée royal d'Histoire
naturelle de Belgique

Tome XIII, n° 40.

Bruxelles, octobre 1937.

MEDEDEELINGEN

VAN HET

Koninklijk Natuurhistorisch
Museum van België

Deel XIII, n° 40.

Brussel, October 1937.

NOTES SUR LES MAMMIFÈRES,

par Serge FRECHKOP (Bruxelles) (*).

XXIII. *N'y a-t-il que deux phalanges dans le pouce
et le gros orteil des Primates ?*

1. Tout le monde est d'accord sur ce que, dans les extrémités des Mammifères les plus divers, on est en présence des modifications d'un *autopodium* pentadactyle correspondant à différents genres de vie.

Or, il ne semble pas exister de raisons utilitaires compréhensibles pour que la nature n'ait pourvu, dès l'origine des Mammifères terrestres, leurs pouces et leurs gros orteils du même nombre de phalanges que leurs autres doigts et orteils.

La position *marginale* du pouce et du premier orteil ne pourrait pas être invoquée pour expliquer cet état de choses, le cinquième doigt et le cinquième orteil l'ayant également. La position du pouce et du premier orteil *au bord interne* de l'*autopodium* ne l'explique pas non plus, si l'on considère l'état tétrapode comme initial et si l'on admet que les bouts des doigts et des orteils étaient dirigés en avant de tout temps.

Par contre, lorsqu'on s'imagine, dans l'évolution des Mammifères, un état antérieur, où les bouts des doigts et des orteils étaient dirigés vers les côtés, on entrevoit immédiatement la possibilité d'une explication de l'état particulier du pouce et du premier orteil.

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

En effet, la position de ces derniers est alors antérieure, de même qu'elle l'est dans les autopodia des embryons des Mammifères (fig. 1). La transition des autopodia, de la position à l'axe orienté latéralement à celle où leur axe est dirigé en avant, justifie, d'ailleurs, que l'on envisage la pronation comme une position secondaire par rapport à la supination (1).

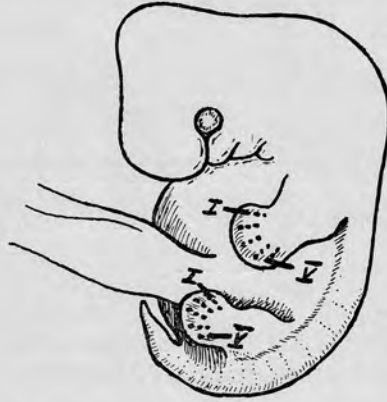


Fig. 1. — Schéma montrant la position *antérieure* du pouce et du gros orteil chez un embryon humain.

2. La faculté de la supination parfaite du membre antérieur (2) n'ayant pu être conservée qu'à condition d'une allure *bipède*, nous croyons devoir, en accord avec la théorie du Professeur MAX WESTENHÖFER (1926), telle que nous l'avons formulée antérieurement (3), *exclure* de la série des stades ancestraux de l'Homme, le *stade de Mammifère tétrapode*. La structure du pied humain appuie entièrement cette décision, car comparé avec les pieds des grands Singes anthropomorphes, le pied humain montre un état plus primitif qu'il est impossible de faire dériver de l'état du pied de grands Anthropomorphes, spécialisé en vue d'un genre de vie arboricole (4). Nous sommes parfaitement

(1) Voir notre note N° XX dans le Tome XII de ce *Bulletin*.

(2) Nous appelons « antérieures » les extrémités plus rapprochées de la tête, indépendamment de l'allure bipède ou quadrupède.

(3) Voir notre note N° XXI (« Sur les extrémités de l'Oryctérope ») dans le Tome XIII de ce *Bulletin*.

(4) Voir : WESTENHÖFER (1929) et notre essai : « Le pied de l'Homme », dans les *Mémoires du Musée royal d'Hist. natur. de Belgique* (Nouv. Série, fasc. 3, pp. 319-334, 1936), d'où nous empruntons la fig. 8 de la présente note.

d'accord avec WESTENHÖFER lorsqu'il dit que « ehe ein Greiffusz existierte war der Standfusz vorhanden ». Remarquons, d'autre part, que la façon de s'appuyer sur le sol par la surface tergale des secondes phalanges des doigts des extrémités antérieures chez les Anthropomorphes, dénonce immédiatement la nature *secondaire* de l'allure *quadrupède* de ces Singes (fig. 2).

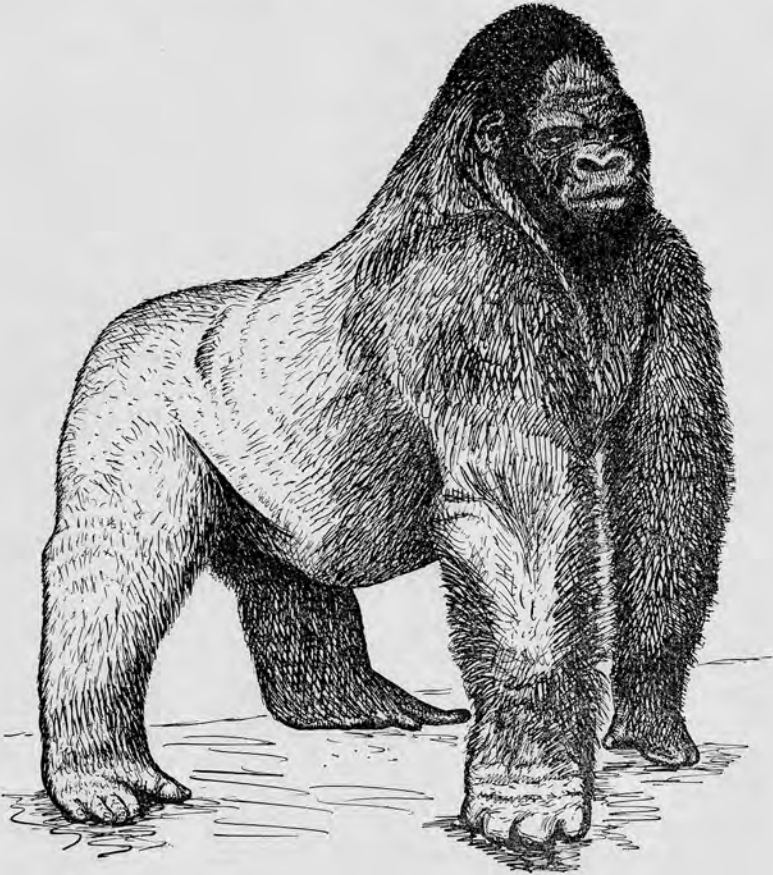


Fig. 2. — La façon de s'appuyer sur le sol par les extrémités chez les Anthropomorphes (comparez la position des mains avec celle des pieds). — Le Gorille « Bobby », de la race dite des Montagnes ou du Kivu, *Gorilla gorilla beringei*, qui a vécu au Jardin Zool. de Berlin (dessiné d'après une photographie reproduite dans « Das Reich der Tiere », 1936, vol. II).

3. Lorsque, chez un Vertébré tétrapode, les bouts des doigts et des orteils sont dirigés vers les côtés, ses *autopodia* sont en position de supination. La pronation des membres postérieurs s'exprime par la communication aux pieds d'une position où les bouts des orteils sont dirigés en avant. Cette modification de la position des pieds entraîne le rapprochement des deux genoux sous l'abdomen, ce qui favorise l'acquisition de la station bipède (5).

La queue jouant le rôle d'un organe d'appui, les conditions du bipédisme des Kangaroos se trouvent alors réalisées.

L'augmentation de l'angle entre le corps et le fémur et de l'angle entre le segment fémoral et le segment crural de la jambe, — c'est-à-dire, le redressement de cette dernière, — réduit le rôle de la queue, en tant qu'organe de support, et les conditions de la station bipède du Gibbon, du lémurien *Indris*, de l'Ours, etc., sont ainsi établies.

Une *lordose* de la colonne vertébrale intervient pour créer les conditions de l'équilibre parfait du bipédisme de l'Homme (6).

4. Si au cours d'une évolution, engagée dans le sens des processus décrits, une raison quelconque empêche la réalisation des conditions d'équilibre de la station bipède, le Vertébré terrestre *retombe* dans la position quadrupède, sa colonne vertébrale subissant alors une *kyphose*, comme on la voit réellement exister chez les Mammifères quadrupèdes et chez les Dinosauriens secondairement quadrupèdes (7).

Les membres postérieurs ayant déjà acquis, dans ce dernier cas, une position de pronation bien accusée, les membres antérieurs peuvent avoir gardé la faculté de la supination plus ou moins prononcée. Cet état de choses est, en effet, réalisé chez beaucoup de Mammifères, par exemple, chez *Macropus*, chez *Orycteropus*, chez *Ursus*, chez *Felis*, chez les *Cercopithecidae*, etc. La faculté de la supination du membre antérieur est d'autant plus prononcée que, dans son évolution, l'espèce fut douée plus tôt d'une allure bipède; la comparaison, sous ce rapport, entre l'Homme, d'une part, et l'Oryctérope, le Kangaroo et le Dinosaurien (+) *Iguanodon*, d'autre part, est bien convaincante (8).

(5) Voir: WESTENHÖFER (1926 et 1929).

(6) Voir: WESTENHÖFER (1926).

(7) Voir: L. DOLLO (1905) et O. ABEL (1912).

(8) Ces considérations nous conduisent à comprendre que les formes qui, pour acquérir l'allure bipède, ont dû passer par une quantité plus grande de stades d'évolution, ne peuvent à aucun égard être semblables aux ancêtres des animaux ayant acquis l'allure bipède au cours d'une évolution plus rapide dans ce sens.

L'emploi, chez les Mammifères, de la *main* en qualité d'organe de support, plus récent que l'emploi analogue du *pied*, se révèle, comme nous l'avons déjà exprimé dans notre travail sur l'Oryctérope, aussi dans l'état « plus évolué » du pied, en comparaison de la *main*. En effet, chez des Mammifères parfaitement quadrupèdes, tels que les Ongulés, la réduction, au cours de l'évolution, des orteils marginaux précède la réduction des doigts marginaux (*Rhinocerotidae*, *Procaviidae*, *Dicotylinae*, certains *Ruminantia*).

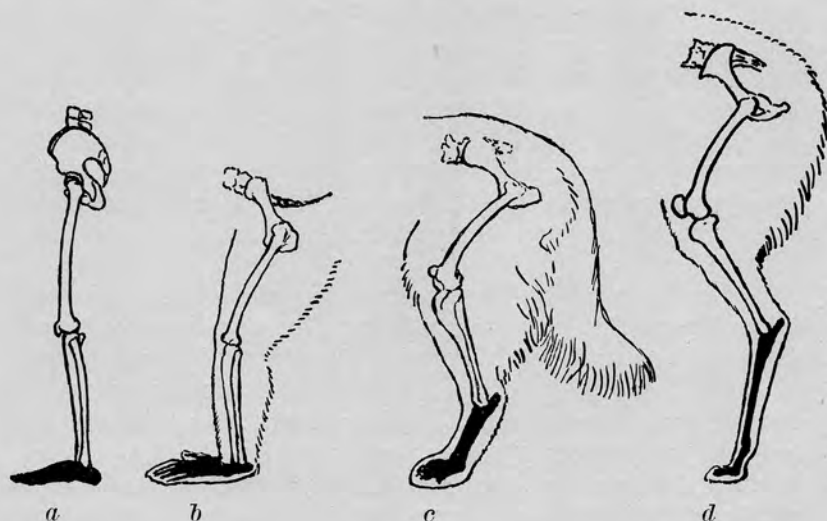


Fig. 3. — Gradation morphologique illustrant l'irréversibilité de l'évolution (conduisant de la plantigradie à l'unguligradie) et montrant l'éloignement progressif du talon du substratum (d'après un schéma de WESTENHÖFER, 1926); a — *Homo*; b — *Papio*; c — *Canis*; d — *Lama*.

5. Que le quadrupédisme peut être envisagé, chez les Mammifères, comme un état *secondaire* par rapport à l'état de bipédisme, ceci est fortement appuyé par le fait qu'il est aisé de faire provenir le pied unguigrade, au nombre des orteils réduit même jusqu'à un seul (Cheval), d'un pied *plantigrade pentadactyle*, tandis que l'inverse est impossible (fig. 3).

Il nous est difficile d'admettre que des Ongulés tels que (+) *Nesodon*, (+) *Colpodon*, (+) *Coryphodon*, etc., aient eu des pieds *secondairement* plantigrades, comme le décrit le Prof.

O. ABEL (1912). En effet, chaque paléontologiste moderne reconnaîtra que l'ancienneté des couches terrestres n'est pas un critère suffisant pour juger du niveau évolutif des formes qu'on y trouve. C'est pourquoi, si le (†) *Coryphodon hamatum* a été trouvé dans les couches *inférieures* du début de l'Eocène, tandis que le (†) *Coryphodon lobatum* a été trouvé dans les couches *supérieures* de ce même début de l'Eocène, ce n'est pas une preuve de ce que le second est « plus évolué » que le premier. On sait bien depuis E. COPE que la spécialisation trop rapide était souvent la cause de la disparition des espèces. Pourquoi, alors, admettre que le (†) *Coryphodon lobatum*, aux pattes postérieures *plantigrades*, avec le calcaneus formant un talon, aurait été *secondairement* adapté à une vie sur le sol marécageux, tandis que le *C. hamatum*, digitigrade, aux doigts et orteils marginaux en voie de réduction, aurait été plus primitif ? Pourquoi aussi le substratum marécageux aurait-il influencé seulement les extrémités postérieures du (†) *C. lobatum*, les obligeant à devenir plantigrades, tandis que les extrémités antérieures restaient digitigrades ?

Si nous supposons que les ancêtres du genre (†) *Coryphodon* étaient bipèdes, les choses s'expliquent plus simplement : retombés en position quadrupède, certains descendants évoluèrent trop vite dans le sens de la digitigradie, alors que la plantigradie présentait encore des avantages. Ils périrent plus tôt que les autres. Ceci est probablement juste autant pour le (†) *Nesodon*, le (†) *Colpodon*, etc., que pour le (†) *Coryphodon*.

6. Ce qui est important pour nous en ce moment, c'est que, chez les Mammifères quadrupèdes, le passage de la position de la supination à la position de la pronation de plus en plus accusée et permanente, s'exprime dans la *rotation* du bout de l'*autopodium*, — d'une position où il est orienté vers le côté, — vers l'avant (9). Cette rotation est en corrélation avec l'accroissement de vitesse de la locomotion des animaux quadrupèdes, car la locomotion rapide postule que l'axe dynamique des *autopodia* soit parallèle au plan sagittal du corps.

A la suite de la *rotation* d'un *autopodium* que nous supposons rester plantigrade, l'axe dynamique de celui-ci passera consécutivement par le doigt ou orteil I, puis II, puis III, etc., au fur et à mesure que le degré de la rotation de l'autopodium augmente.

(9) Dans le membre antérieur, la pronation entraîne, comme on le sait bien, le croisement du *cubitus* par le *radius*.

Pour mieux se représenter ce processus de substitution de divers doigts ou orteils sur la ligne de passage de l'axe dynamique de l'autopodium, comparons le *pied* (l'autopodium du membre postérieur) de divers Mammifères avec le pied de l'Homme.

Dans le pied humain (fig. 4), le premier orteil est normalement le plus long et le plus important (10). Comme nous l'avons déjà

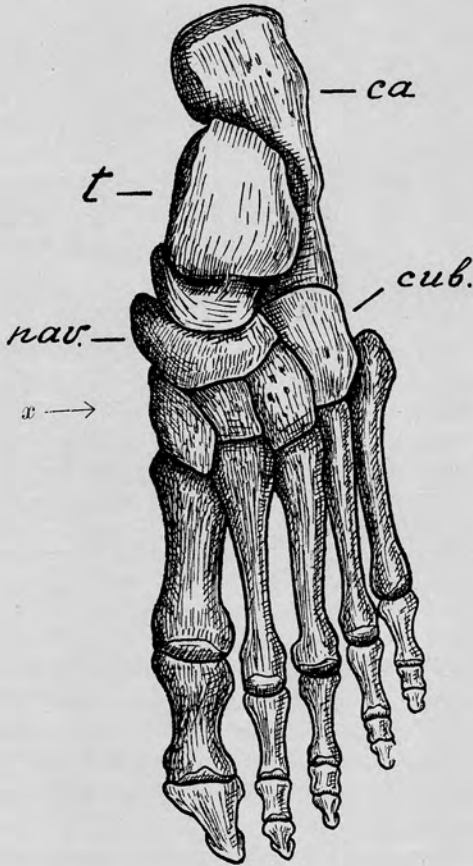


Fig. 4.— Squelette du pied humain (dessiné d'après l'atlas de TOLDT); *a* — astragalus (*talus*); *ca* — calcaneus; *cub.* — cuboideum; *nav.* — naviculaire; *x* — entocunéiforme ou, suivant notre interprétation, le vrai métatarsale I.

(10) Voir: WESTENHÖFER (1927).

remarqué ailleurs, à la course, c'est lui qui touche le premier le sol, et sans lui celle-ci serait impossible. — Ceci a été, d'ailleurs, apprécié déjà par le bon roi David qui voulait préserver ses prisonniers du danger d'une tentative de fuite. — C'est donc l'orteil par lequel passe l'axe dynamique du pied humain et qui forme ainsi le point d'appui d'une des extrémités de sa voûte longitudinale.

La série morphologique ci-après (fig. 5) montre la substitution successive sur la ligne du passage de l'axe dynamique du pied, des orteils (ou des espaces entre deux orteils) de plus en plus rapprochés du bord latéral du pied. Les *tarsalia* de la rangée distale suivent les orteils qui se rattachent respectivement à eux, et chevauchent, par rapport aux *tarsalia* de la rangée proximale, c'est-à-dire par rapport à l'*astragalus* et au *calcaneus*, également vers le bord interne du pied (11). L'orteil par lequel passe l'axe dynamique ou les orteils entre lesquels il passe, sont les plus gros et les plus longs.

7. La série morphologique de la fig. 5 permet de constater la *torsion hélicoïdale* du pied, décrite dans notre note sur l'Oryctérope. Dans la partie postérieure du pied, cette torsion s'exprime par la superposition de l'astragale sur le calcaneus. Cette superposition est la condition de la formation du vrai talon et constitue, suivant WESTENHÖFER, le caractère distinctif essentiel du pied des Mammifères. Le sens du chevauchement de l'astragale (*talus*) ou de sa *trochlea*, est contraire à celui dans lequel s'effectue la substitution des orteils.

La formation d'une *voûte longitudinale* et d'une *voûte transversale*, dans le pied de l'Homme, semble découler de cette torsion hélicoïdale, présentant une tendance inhérente à la structure des pieds des Mammifères. En effet, le mouvement hélicoïdal peut être décomposé en deux mouvements: celui de l'allongement dans le plan vertical passant le long du pied et celui d'un enroulement dans le plan transversal par rapport à l'axe du

(11) Remarquons que le chevauchement, l'une par rapport à l'autre, de deux rangées des *tarsalia* constitue le passage de l'état de *taxéopodie* à celui de *diplarthrie*; le pied du Kangaroo, dans la série représentée sur la fig. 5, montre, cependant, un état de taxéopodie, ce qui ne permet pas de considérer ce pied comme faisant une suite naturelle aux pieds des Ongulés; c'est seulement du point de vue d'un caractère — *passage de l'axe* — qu'il fait suite à ceux qui les précèdent sur notre schéma.

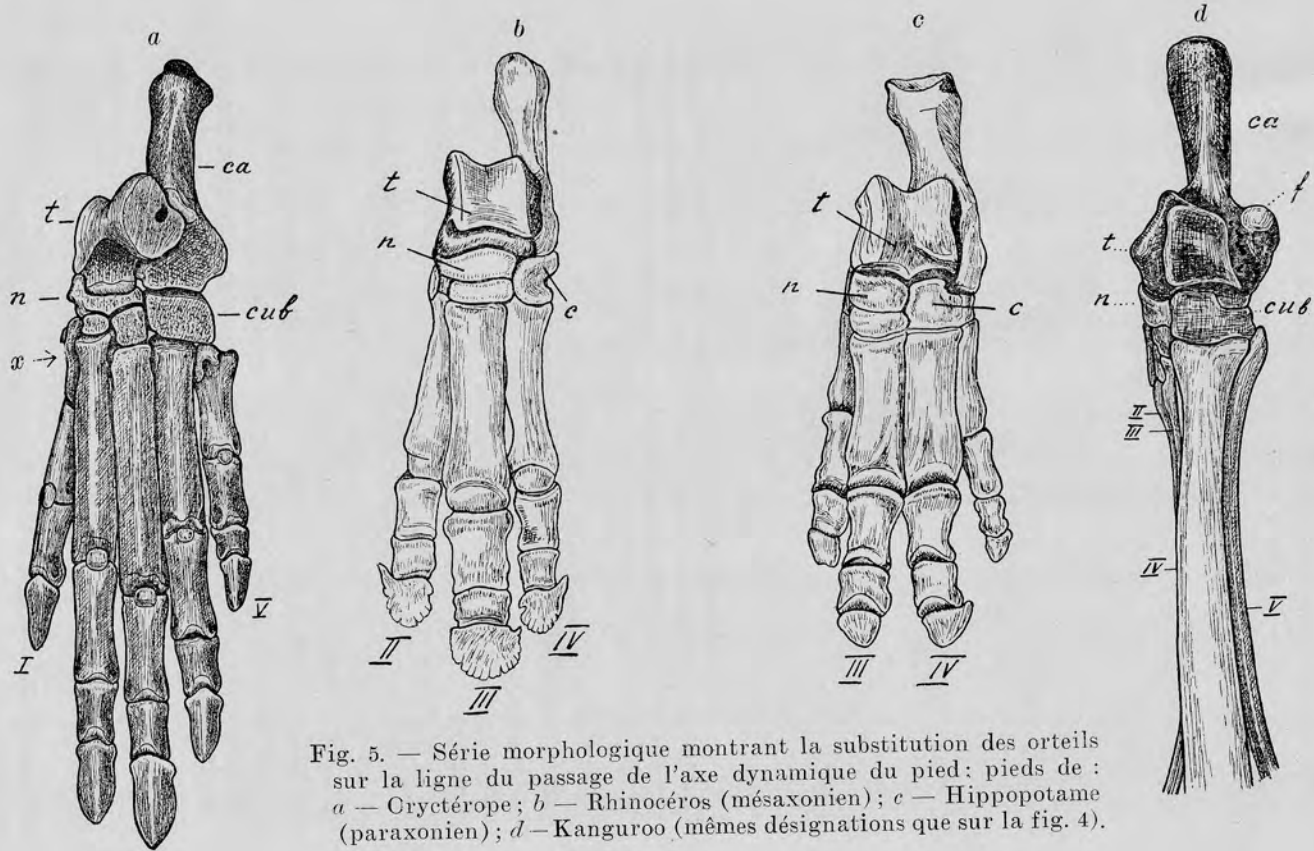


Fig. 5. — Série morphologique montrant la substitution des orteils sur la ligne du passage de l'axe dynamique du pied: pieds de : *a* — Cryctérope; *b* — Rhinocéros (mésaxonien); *c* — Hippopotame (paraxonien); *d* — Kangaroo (mêmes désignations que sur la fig. 4).

pied (fig. 6), comme on peut le voir dans le pied onguligrade de l'Éléphant où les sabots sont disposés en demi-cercle.



Fig. 6. — Schéma montrant les composantes de la force provoquant la torsion hélicoïdale du pied de Mammifère pentadactyle; *aa* — forces de l'allongement du pied; *bb* — forces de son enroulement; *ca* — *calcaneus*; *t* — *astragalus (talus)*.

D'autre part, la torsion hélicoïdale nous semble être la cause de cette *tension latérale*, agissant sur la position réciproque des éléments squelettiques du pied, que constate le Professeur WESTENHÖFER (« die laterale Zugspannung ») et qui agit en sens oblique, par rapport à l'axe du pied, notamment, du bord interne du bout du pied vers le bord extérieur du talon.

Cette *tension*, combinée avec le mouvement rotatoire de la *pronation* du pied (12), — à la suite duquel les orteils viennent, au cours de l'évolution, successivement se substituer l'un à l'autre, sur la ligne de l'axe dynamique, — doit provoquer le raccourcissement des orteils du bord interne du pied.

Ce processus de raccourcissement des orteils du bord interne (originellement antérieur) du pied peut être illustré par la série morphologique suivante :

	<i>Homo</i>	<i>Orycteropus</i>	<i>Mesaxonia</i>	<i>Macropus</i>
Orteil le plus long	I	II	III	IV

(12) WESTENHÖFER (1926, p. 29) dit que « la pronation concerne principalement les segments antérieurs du pied, notamment les métatarsiens et les phalanges ».

Dans le membre antérieur des raisons analogues sont aussi la cause de ce que les épiphyses proximales des métacarpiens chevauchent l'une par rapport à l'autre et développent des processus qui donnent lieu à cet état de choses que le Professeur W. K. GREGORY (1910) appelle le « overlapping » et qui est bien net dans le carpe du (+) *Claenodon* [*Creodonta*] (fig. 7). On retrouve actuellement cet état chez l'Oryctérope.

Cet « overlapping » n'est autre chose que le résultat d'un processus de *rotation* dans le plan horizontal (c'est-à-dire palmaire ou plantaire) des éléments squelettiques des autopodia, rotation résultant de la *tension latérale* décrite par WESTENHÖFER.

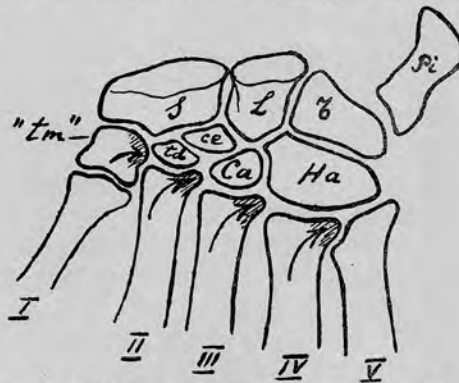


Fig. 7. — Carpe du Créodonte *Claenodon* montrant la rotation dans le plan horizontal (palmaire) des éléments squelettiques; cette rotation provoque le « overlapping » des épiphyses proximales des métacarpiens; les processus qui « empiètent » sur les épiphyses voisines sont ombrés sur ce schéma (d'après W. K. GREGORY, 1910; modifié); « *tm* » — ce qu'on appelle habituellement le *trapezium*. Pour les autres désignations, voir la fig. 10.

8. Etant celui qui doit subir la réduction avant tout autre, le premier orteil la subit réellement, lorsque le rôle de support principal est transmis à l'un des orteils qui lui succèdent dans le processus de déplacement de l'axe dynamique, ainsi qu'on peut le voir chez les Ongulés (13).

(13) La réduction des doigts et orteils marginaux ayant débuté, dans l'évolution des Equidés, à partir des extrémités *pentadactyles*, dans lesquelles l'axe passait encore par le III^e doigt et par le III^e orteil, les éléments du premier doigt et du premier orteil homologues aux sabots se retrouvent chez les Chevaux actuels (« châtaignes »), bien qu'aucun vestige des os du pollex (voir MATTHEW, 1917) ou du hallux n'existent plus chez les Périssodactyles. Les extrémités des Artiodactyles actuels sont dérivées des extrémités *tétradactyles*, où l'axe se trouvait déjà entre le III^e et le IV^e doigts (resp. orteils); on ne retrouve, chez les Artiodactyles, évidemment pas de formations homologues aux « châtaignes ».

Sa réduction débute, notamment, par le raccourcissement de son *métatarsale*, qui s'assimile aux *tarsalia* de la rangée distale et devient ainsi ce qu'on appelle généralement l'« *entocunéiforme* » (14). En effet, chez l'Oryctérope, qui à nos yeux est un descendant très spécialisé d'un groupe très primitif d'Ongulés, cet os est encore assez long et bien différent des deux *cuneiformia* voisins (fig. 5 a).

La plupart des Ongulés et beaucoup de Carnivores présentent une structure du pied moins primitive que l'Oryctérope, chez lequel nous avons, dans notre note déjà citée, reconnu un état « prémésaxonien ». Aussi l'« *entocunéiforme* » — ou le *vrai métatarsale I*, suivant notre conception, — est-il fortement réduit ou perdu chez la majorité des Ongulés (15) et chez les Carnivores digitigrades. D'autre part, le dédoublement de l'*entocunéiforme* chez l'Homme (BÖKER et MÜLLER, 1936) nous semble être plutôt un retour à un état primitif.

9. Admettons maintenant que dans un pied restant plantigrade ait lieu la torsion hélicoïdale, suivie d'autres processus corrélatifs, mais qu'elle concerne surtout la partie postérieure du pied et s'exprime principalement dans la formation d'un talon à la suite du chevauchement du calcanéus sous l'astragale; admettons, en outre, que dans la partie antérieure du pied, au contraire, l'*axe dynamique* ne se déplace pas et *continue à passer par le premier orteil* qui reste le plus long.

Dans ce cas, la pointe du premier orteil dépassant en avant les pointes des autres orteils et l'extrémité proximale de son *métatarsale* (c'est-à-dire de l'« *entocunéiforme* » des auteurs) se rattachant au naviculaire, il n'y a qu'un moyen pour la conservation de la continuité du premier rayon digital du pied : c'est l'*allongement* des phalanges. Et c'est précisément ce qui s'est

(14) L'appréciation de l'*entocunéiforme* comme un *vrai métatarsale I* est en accord parfait avec ce qui a lieu dans l'autopodium de l'extrémité antérieure des Mammifères terrestres, chez lesquels, suivant Max WEBER (op. cit., I, p. 135), le Métacarpale I, contrairement aux Metacarpalia des autres doigts, « *verhält sich... wie die Phalangen, bei denen gewöhnlich nur eine proximale Epiphyse sich entwickelt* ». (Voyez, chez l'auteur de suite cité (p. 136), la constatation de BROOM chez les *Anomodontia*).

(15) Nous nous proposons de reparler spécialement des relations existant dans les *autopodia* de l'Eléphant, qui est devenu digitigrade, tout en conservant l'état de taxéopodie et certains éléments, disparus chez d'autres Mammifères (voir: H. NEUVILLE, 1934).

produit, à notre point de vue, dans le pied humain (voir la figure 4) : la *phalange* proximale du gros orteil a gagné l'importance et la place d'un *métatarsale*, sa phalange médiane a pris place dans la série des phalanges proximales des autres orteils et sa phalange distale est devenue, tout au moins par sa longueur et sa position, équivalente à l'ensemble de la deuxième phalange et de la phalange ongulaire du second orteil.

Ainsi, à notre point de vue, dans le pied humain, le gros orteil a *trois phalanges* et s'attache à ce qu'on appelle généralement l'« entocunéiforme », mais qui, en réalité, est le *métatarsale* très raccourci du premier orteil, ou, — si notre interprétation du phénomène décrit par BÖKER et MÜLLER (1936) est exacte, — ce qui est le produit d'une fusion d'un vrai cunéiforme et d'un métatarsale très réduit.

10. Si nous supposons maintenant qu'un Primate, à structure du pied semblable à celle du pied humain, embrasse un genre de vie arboricole, les plantes de ses pieds devront se serrer contre les troncs des arbres sur lesquels il grimpera. Nous voyons, en effet, que les pieds *adaptés* à l'ascension des arbres, comme ceux du Chimpanzé, de l'Orang-outan, etc. (16) ont une position qui, sur le sol, oblige le Primate arboricole à marcher sur le *bord latéral* des plantes des pieds. A la suite d'une telle allure, *la pointe du gros orteil perd le contact continu avec le sol* et ses phalanges commencent à subir, sous l'action de la *tension latérale*, le raccourcissement progressif, comme le montre la comparaison des pieds du Gorille, du Chimpanzé et de l'Orang-outan avec le pied de l'Homme (fig. 8).

Or, ce processus est en tête de toutes les modifications qui contribuent à donner aux pieds des Anthropomorphes la forme de « mains ».

Nous arrivons ainsi à la question de la différence entre *main* et *pied*, chez les Primates.

Comme le montre la fig. 8, le *pied* peut, à la suite ou conformément au genre de vie arboricole, acquérir *secondairement* la forme qui le rend semblable à la main humaine. Par contre, chez

(16) Les pieds humains ne s'adaptent que *temporairement* pour chaque ascension des arbres et le pied d'un Australien, d'un Papou, etc., n'est pas plus « arboricole » que le pied d'un Européen (voir : WESTENEÖFER, 1927); au contraire, les pieds des grands Anthropomorphes, essentiellement arboricoles, s'adaptent temporairement pour la marche sur le sol.

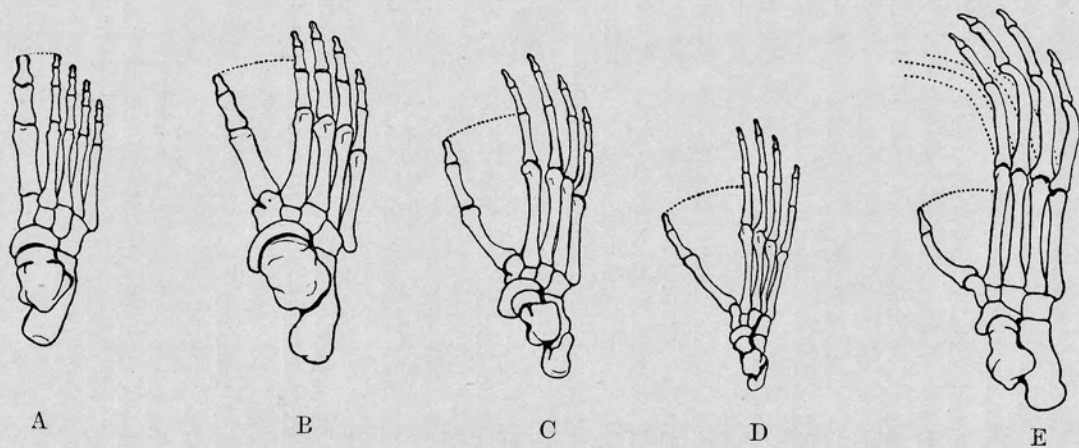


Fig. 8. — Squelettes des pieds: de l'Homme (A); du Gorille (B); du Chimpanzé (C); du Gibbon (D); de l'Orang-outan (E).

les Primates qui, après avoir choisi les arbres comme milieu d'habitat et après avoir grimpé sur ceux-ci, se sont adaptés pour courir en position quadrupède le long des branches plus ou moins horizontales, la *main*, semblable au début à celle de l'Homme (fig. 9 a), s'est écartée par sa forme de la main humaine et a acquis certains traits qui la rendent semblable à un *ped*. Ainsi, dans la main des Cercopithèques, on voit à la surface palmaire un lobe correspondant au talon du pied (fig. 9 b) ; la *main*, dans ce cas, a donc *secondairement* acquis un trait typique du *ped*.

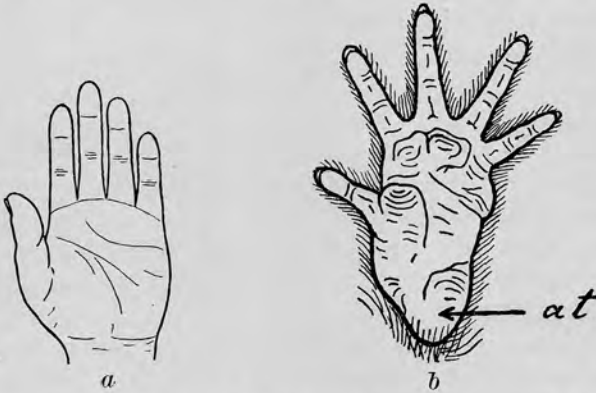


Fig. 9. — Mains : a — de l'Homme, face palmaire (d'après Ch. MIDLO, modifié) ; b — d'un Cercopithèque (d'après Pocock) ; formation dans cette dernière d'un lobe ou coussinet (*at*) analogue au talon du pied.

11. La formation de ce coussinet, analogue au talon du pied et distinguant la main des *Cercopithecidae* de celle de l'Homme, est un processus assimilant la main des premiers à leur pied. Ce processus ne peut être apprécié, nous semble-t-il, que comme la conséquence d'un passage d'une allure bipède à une allure quadrupède. Les Singes qui se meuvent sur les arbres essentiellement au moyen de leurs bras et que Sir Arthur KEITH (1934) appelle les « brachiators » ; ne prennent la position quadrupède que temporairement ; ce faisant, ils n'appuient pas contre le sol la paume de la main (fig. 2) ; aussi ne trouvons-nous pas dans la main du Gorille, par exemple, de lobe allongé en forme de talon, comme nous venons de le voir chez les Cercopithèques. Les grands Anthropomorphes ont, donc, conservé un état de structure de la main plus primitif et ressemblant davantage à celui de la main humaine. Ainsi la différenciation des extrémités dans

l'ordre des Primates nous apparaît sous l'aspect suivant : si l'on compare la main de l'Homme, du Gorille, du Chimpanzé et des *Cercopithecidae*, on voit une transformation de la main en un autopodium tendant à gagner la forme d'un pied plantigrade ; au contraire, le pied, par l'écartement progressif et par l'opposition du premier orteil aux autres orteils, se transforme, dans la même série, en un autopodium ressemblant à une main (fig. 8). L'état « quadrumane » apparaît nettement comme étant secondaire par rapport à l'état « bimane » ; ou, autrement dit, l'allure quadrupède se présente, chez les Primates, comme une allure secondaire par rapport à l'allure bipède.

Remarquons que l'allure quadrupède perfectionnée est le galop ; le galop « pithécoïde » (P. MAGNE DE LA CROIX) exige, de même que le galop du Cheval, une flexion rapide de la colonne vertébrale ; aussi les apophyses dorsales des vertèbres post-thoraciques sont-elles dirigées en avant chez les Cercopitèques, de même que chez les Ongulés à allure rapide, tandis qu'elles ont la même direction que dans les vertèbres thoraciques chez l'Homme et les Anthropomorphes, de même que chez le Rhinocéros, par exemple.

12. La structure de la *main humaine* peut servir de point de départ pour plusieurs séries de transformations : une série conduisant à l'aile des Chéiroptères, l'autre à l'autopodium antérieur des Mammifères quadrupèdes, une autre encore à l'extrémité antérieure des Mammifères aquatiques.

Si l'autopodium antérieur d'un Mammifère parfaitement bipède n'est pas chargé de la fonction de support du poids corporel, la position la plus « neutre » pour l'axe *morphologique* de cet autopodium est alors fournie par le 3^e doigt ; aussi est-il le plus long dans la main humaine (fig. 10).

Des tendances morphogénétiques inhérentes à l'organisme, — indépendamment des influences extérieures évoquant des réactions adaptatives de ce dernier, — ne peuvent pas être niées (17). Ces forces peuvent être analogues dans les deux paires d'extrémités et y provoquer des mouvements morphogénétiques identiques. C'est à quoi fait croire, d'ailleurs, la ressemblance de leurs plans structuraux. Aussi avons-nous vu plus haut une *rotation dans le plan horizontal* (palmaire) des éléments squelet-

(17) La présence des tendances morphogénétiques inhérentes à l'organisme est reconnue dans la « préadaptation » de L. CUÉNOT, dans « l'inertie biologique » d'O. ABEL, etc.

tiques de la main, analogue à la rotation ayant lieu dans le pied. D'autre part, la *torsion hélicoïdale*, — qui, dans la partie postérieure du pied, s'exprime par le chevauchement du calcaneus sous l'astragale, — n'est pas exclue dans le membre antérieur; elle y est seulement propagée sur une étendue plus grande, notamment

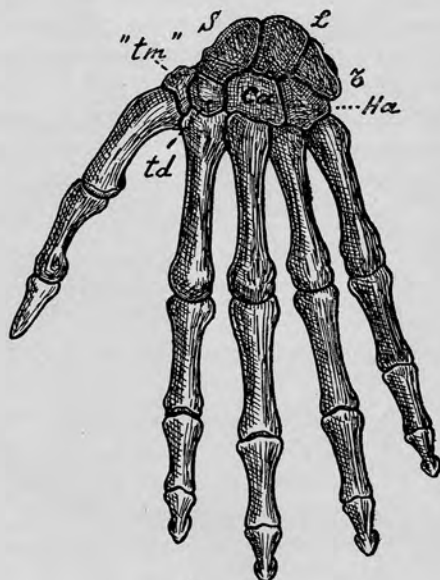


Fig. 10. — Squelette de la main (gauche) de l'Homme; *S* — scaphoïdeum; *L* — lunatum; *T* — triquetrum; *Ca* — capitatum; *Ha* — hamatum; — *td* — trapezoïdeum; *tm* — l'os qu'on appelle habituellement le « trapezium ».

sur la main et l'avant-bras pris ensemble. En effet, lors de la pronation, le cubitus est croisé par le radius, et le coude de notre bras repose, quand nous sommes assis dans un fauteuil, sur la manche de ce dernier, comme le talon de notre pied sur le plancher.

Ainsi, des processus morphogénétiques analogues ont dû conduire, nous semble-t-il, dans la main humaine, à un état analogue à celui que nous voyons dans le pied humain. Nous pensons, notamment, que le *vrai métacarpale* du pouce a dû subir un raccourcissement et s'être transformé en ce qu'on appelle généralement le « trapezium ».

Il y aurait donc, suivant notre conception, *trois* phalanges dans le pouce : la proximale, qui est habituellement appelée « mé-

tacarpale I », la seconde, qui la suit, et l'ongulaire, dont le bout n'atteint généralement pas la deuxième phalange de l'index. Comme l'axe du membre antérieur ne passe pas par le pouce et comme la pointe de celui-ci n'est pas obligée de dépasser les pointes des autres doigts, les phalanges du pouce n'ont pas dû subir d'allongement, compensatif par rapport au raccourcissement de son *métacarpale* (« *trapezium* »), comme l'ont dû faire les phalanges du gros orteil pour remédier au raccourcissement de son *métatarsale* (« *entocunéiforme* »).

13. On pourrait nous reprocher de ne pas avoir comparé la structure des autopodia des Mammifères avec la structure de ceux des Vertébrés « plus primitifs », notamment avec ceux des Reptiles, puisqu'il est devenu quasi-obligatoire de faire provenir les Mammifères de ces derniers (18).

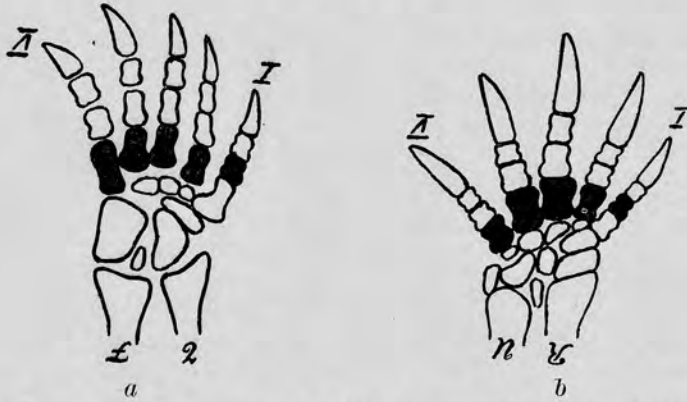


Fig. 11. — Squelettes de la main (a) et du pied (b) du (+) *Oudenodon* (Reptile « primitif »); interprétation habituelle des éléments squelettiques; les *métacarpalia* et les *métatarsalia* sont représentés sur ce schéma en noir (dessiné d'après une figure de BROOM, cité par WEBER).

Il nous est impossible de nous attarder ici sur les raisons pour lesquelles nous croyons devoir exclure les Reptiles de la lignée des ancêtres des Mammifères. Notre point de vue ne nous empêche pas, cependant, de reconnaître, chez les Reptiles, des processus morphogéniques analogues à ceux que nous venons de décrire chez les Mammifères.

(18) Comme on le sait, il n'y a rien de plus simple et de plus naturel, du point de vue des darwinistes, que de faire provenir, par exemple, les traits de visage d'un Apollon ou la peau de la face d'une Fornarina du crâne et de la peau d'un Reptile théromorphe à l'aspect de Varan ou de Crocodile.

En effet, BROOM (1906) a noté, comme le dit MAX WEBER (op. cit., I, p. 136), « die starke Entwicklung von Carpale I und Tarsale I der Anomodontia, die derart verlängert sind, dass sie funktionell als Metacarpale und Metatarsale erscheinen ».

Du point de vue de notre hypothèse d'une *rotation en plan horizontal* des éléments squelettiques des *autopodia*, la structure qu'on voit chez le (†) *Oudenodon trigoniceps* est l'expression même du processus dynamique qui s'y produisait au cours de l'évolution des (†) *Anomodontia*, ainsi que d'autres Reptiles. La *tension latérale* de WESTENHÖFER est franchement rendue par la position réciproque des éléments squelettiques des autopodia du (†) *Oudenodon*. L'interprétation habituelle (fig. 11) des éléments des autopodia appliquée à ce fossile n'exprime rien du tout; l'interprétation que nous leur donnons (fig. 12), rend évident le processus morphogénique qui a moulé la forme des extrémités de ce fossile, et explique comment une extrémité pentadactyle, avec un nombre égal de phalanges dans tous les doigts ou orteils, se transforme en une extrémité dont le pouce ou le gros orteil comporte une phalange de moins que les autres doigts ou orteils de la même extrémité. Remarquons que cette interprétation projette aussi de la lumière sur le mode de formation des extrémités au nombre de phalanges augmentant du premier au quatrième doigt (resp. orteil) chez des Reptiles disparus.

Ainsi les relations des éléments squelettiques des extrémités

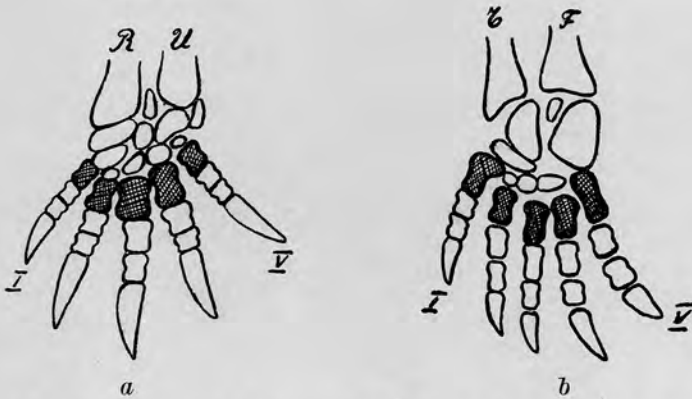


Fig. 12. — Squelettes de la main (a) et du pied (b) du (†) *Oudenodon*; schéma montrant notre interprétation des éléments squelettiques des autopodia; les *métacarpalia* et les *métatarsalia* sont ombrés (d'après la figure citée plus haut; modifié).

des Reptiles ne présenteront certainement pas d'objection à nos hypothèses, car celles-ci peuvent aussi bien être appliquées à cette classe de Vertébrés qu'à celle des Mammifères (19).

L'unité du plan structural des Vertébrés nous rend certain, d'ailleurs, de l'action des *lois morphogéniques communes pour toutes les classes* de ces animaux. C'est la recherche de ces lois qui nous semble être le vrai but de la morphologie et non ces phylogénies faites de toutes pièces et auxquelles on a consacré tant de temps et de travail, et qui, ayant presque tout le charme des « dessins animés », perdent souvent tout contact avec la physique.

OUVRAGES CONSULTÉS.

- ABEL, O., 1912. Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere.
 BÖKER, H., 1935. Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere (Band I).
 BÖKER, H. & MÜLLER, W., 1936. Das Os Cuneiforme I bipartitum, eine fortschreitende Umkonstruktion des Quergewölbes im menschlichen Fusz. (*Anatom. Anzeiger, Bd. 83, pp. 193-204*).
 DOLLO, L., 1905. Les Dinosauriens à la vie quadrupède secondaire. (*Bull. Soc. Belge de Géolog., Paléont. et Hydrol., Bruxelles, pp. 441-448.*)
 GREGORY, W. K., 1910. The Orders of Mammals. (*Bull. Amer. Mus. of Natur. Hist., vol. 27.*)
 — 1934. Man's Place Among the Anthropoids. Three Lectures on the Evolution of Man from the Lower Vertebrates. (*Oxford University Press.*)
 KEITH, Sir A., 1934. The Construction of Man's Family Tree. (*London, Watts & Co.*)
 MATTHEW, W. D., 1917. Absence of the Pollex in Perissodactyla. (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., v. 37, pp. 573-577.*)
 MIDLO, Ch., 1934. Form of Hand and Foot in Primates. (*Amer. J. of Physic. Anthropol., v. XIX, pp. 337-389.*)
 NEUVILLE, H., 1934. Troisième note préliminaire sur l'organisation du pied des Eléphants. (*Bull. Muséum National d'Hist. Nat. (Paris), 2^e série, T. VI, N° 3, pp. 210-217.*)
 OSBORN, H. F., 1928. The influence of bodily locomotion in separating man from the monkeys and apes. (*The Scient. Monthly, 26 pp.*)
 POCOCK, J. R., 1925. The External Characters of the Catarrhine Monkeys and Apes. (*Proc. Zool. Soc. London, pp. 1479-1579*).
 RAVEN, H. C., 1936. Comparative Anatomy of the Sole of the Foot. (*Amer. Mus. Novitates, N° 871, 9 pp.*)

(19) Nous nous proposons de reparler plus tard spécialement de l'homologie des éléments carpaux et tarsiaux des Tétrapodes.

- SCHREIBER, H., 1934. Zur Morphologie der Primatenhand. (*Anatom. Anzeiger*, Bd. 78, pp. 369-429.)
- SCHUTZ, A., 1926. Fœtal Growth of Man and Primates. (*Quart. Review of Biology*, vol. I, N° 4, pp. 465-521.)
- STRAUS, W. L., 1930. The Foot Musculature of the Highland Gorilla (*G. beringei*). *Quart. Rev. of Biol.*, vol. V, N° 3, pp. 361-367.)
- THOMSON, J. A., 1924. Science old and new. (Chapitre: The Human Hand, pp. 269-274.) (*A. Melrose Ltd., London & New York.*)
- WEBER, MAX, 1928. Die Säugetiere (2te Auflage), 2 vols.
- WERTH, E., 1928. Der fossile Mensch. (Chapitres : Aufrechter Gang, pp. 855-862; Der Menschenfusz, pp. 862-868.) (*Gebr. Borntraeger, Berlin.*)
- WESTENHÖFER, M., 1926. Vergleichend-morphologische Betrachtungen über die Entstehung der Ferse und des Sprunggelenks der Landwirbeltiere mit besonderer Beziehung auf den Menschen. (*Archiv für Frauenkunde*, Bd. XII, pp. 1-48.) [Résumé dans : *Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde (Berlin)*, 9 mars 1926, pp. 36-37.]
- 1927. Ueber die Klettermethoden der Naturvölker und über die Stellung der groszen Zehe. (*Arch. f. Frauenkunde*, Band XIII, Heft 5, pp. 361-392.)
- 1929. Die hintere Fuszwurzel von Mensch und Gorilla. (*Zeitschrift für Säugetierkunde*, Band IV, Heft 3, pp. 186-192, pl. XV-XVI.)
- WOOD JONES, F., 1929. Man's Place Among the Mammals. (*E. Arnold & Co, London.*)

(Il nous a été impossible de consulter l'ouvrage de ASHLEY-MONTAGU, 1931, Size and Shape of the Thumb (1 digit.) in the Primates [dans l'*Amer. Journal of Physic. Anthropol.*, vol. XV, pp 291-314].)