

ANNALES
DES
SCIENCES NATURELLES

DIXIÈME SÉRIE

(TOME XVII. — CENTENAIRE
DES ANNALES)

ZOOLOGIE

S 21554

SUR LE DÉVELOPPEMENT PHYLOGÉNÉTIQUE DU CERVEAU

D'après les travaux récents d'EUGÈNE DUBOIS

Par LOUIS LAPICQUE

La question si discutée de la grandeur du cerveau comme signe de supériorité psychologique doit subir un remaniement très profond, si on admet la conception nouvelle que vient d'y apporter le Dr Eugène Dubois (de Haarlem). Il ne me semble pas que la série de mémoires où cet auteur a exposé ses idées récentes (1) ait attiré autant qu'ils le méritaient l'examen des naturalistes français ; ces mémoires sont, il est vrai, d'une lecture assez ardue, et l'application, à des données numériques parfois indécises, d'une théorie aussi abstraite et aussi rigide (expression de l'évolution phylogénétique du cerveau par une progression géométrique de raison 2), peut paraître inquiétante. Je me suis convaincu de la valeur objective de cette théorie, ainsi que de son importance pour le passionnant

(1) Phylogenetic and Ontogenetic increase of the volume of the Brain in Vertebrata (*K. Akad. v. Wetensk. d'Amsterdam, Proceedings*, t. XXV, p. 230-255, 1922). — The Law of the necessary phylogenetic perfection of the Psycho-encephalon (*Ibid.*, t. XXXI, p. 304-314, 1928). — Phyloblastese het beginsel der phylogenese en de grondvoorwaarde der aanpassingsbetrekkingen (*Ibid.*, t. XXXIX, p. 124-127, 1930). — Die phylogenetische Grosshirnzunahme autonome Vervollkommnung der animalen Funktionen (*Biologia generalis*, t. VI, p. 247-292, avec 1 planche, 1930). (Ce dernier mémoire peut être considéré comme l'exposé synthétique du travail.)

sujet qu'elle touche. M'occupant de cette question, parallèlement à Dubois, depuis trente-cinq ans, je crois devoir apporter à son évolution actuelle, avec mon adhésion critique, quelques documents confirmatifs et quelques considérations personnelles ; et je vais utiliser à cette fin la demande flatteuse par laquelle mon éminent collègue Bouvier m'a invité à collaborer à ce volume commémoratif.

Il faut d'abord rappeler et expliquer la formule par laquelle Dubois (1) a fourni la première solution objective de la question, formule qui permet d'exprimer le poids de l'encéphale en fonction du poids du corps. Nous ne pouvons nous passer d'une telle expression du *poids relatif*, car, évidemment, la comparaison directe de deux poids d'encéphale n'a pas de sens, s'il s'agit de deux animaux de grandeurs différentes ; par exemple, que représente l'unique gramme de l'encéphale d'un Moineau par rapport aux 6 kilogrammes de l'encéphale d'une Baleine ? D'autre part, on appelait poids relatif, au siècle dernier, le quotient de ce *poids absolu* de l'encéphale par le poids du corps. Il en résulte une erreur systématique inverse de ce que donne la comparaison précédente, car un tel calcul favorise les petits animaux, donnant 1/30 pour le Moineau et 1/10 000 seulement pour la Baleine. Autrement dit, un corps plus grand comporte un encéphale plus lourd, mais pas proportionnellement plus lourd. On peut s'exprimer algébriquement en disant : le poids de l'encéphale croît avec le poids du corps suivant une puissance plus petite que 1. On avait proposé la puissance $2/3$ (Brandt, 1867), qui a l'avantage de présenter un sens concret ; ce serait en effet la proportionnalité à la *surface*, relation extrêmement logique au point de vue physiologique. Mais Dubois, ayant pu se procurer un nombre suffisant de pesées d'espèces différentes, constata que cette relation n'est pas exacte, ni même suffisamment approchée. Posant le problème sans aucune théorie sous cette forme tout abstraite : quelle est la puissance qui met à égalité deux animaux semblables comme le Chat et le Tigre, ou le Rat et la Souris ? il arriva, pour l'exposant cherché, à la

(1) *Société d'anthrop. de Paris*, 1897, p. 337-376.

valeur de $5/9$, satisfaisante à l'approximation des mesures pour tous les couples d'espèce dont il avait les chiffres. Quelques années plus tard, avec Pierre Girard (1), j'ai constaté que la formule s'applique aussi bien aux Oiseaux et avec la même valeur de l'exposant, appelé par Dubois *exposant de relation*.

Il faut donc écrire que le poids E de l'encéphale est proportionnel au poids du corps P élevé à la puissance $5/9$.

$$E = KP^{5/9}.$$

K, facteur de proportionnalité, exprime alors le degré de richesse en centres nerveux propre à l'espèce ou à la famille considérée ; Dubois l'appelle *coefficient de céphalisation*.

C'est donc par ce coefficient, et par lui seulement, qu'on peut comparer deux animaux dès que les poids corporels diffèrent notablement. Et, en effet, au lieu des classements inadmissibles de l'ancien poids *relatif*, qui mettait l'Homme au-dessous du Ouistiti, à égalité avec la Souris, qui attribuait au Chat une richesse nerveuse cinq fois plus grande que celle du Tigre, le coefficient de Dubois range les Mammifères dans un ordre entièrement satisfaisant : l'Homme, en tête avec le chiffre 280 ; au-dessous les Singes anthropoïdes, le petit Gibbon comme le pesant Gorille, avec 70 à 80 ; puis les Singes ordinaires, avec 30 à 40, au voisinage de la plupart de nos grands Mammifères, Chevaux, Ruminants petits ou grands, Canidés, Félins, etc. Plus bas, le monstrueux Hippopotame, avec 18, est au niveau du Lapin de garenne ; nettement au-dessous encore, ensemble, le Rat, la Souris, la Taupe, le Hérisson ; enfin, tout en bas, la Musaraigne et nos petites Chauves-Souris.

Nous pouvons maintenant aborder l'idée nouvelle de Dubois.

La série de ces valeurs est constituée, non par des nombres dispersés au hasard tout le long de l'échelle de variation,

(1) C. R. Soc. Biol. Paris, t. LVII, p. 665, 1905.

mais par des échelons successifs dont chacun est moitié du supérieur et double de l'inférieur. La variation est discontinue, et cette constatation statistique transportée sur le terrain de l'évolution phylogénétique se traduit ainsi : le progrès quantitatif se fait par mutation brusque, le nombre des cellules nerveuses devenant double, sans intermédiaire. Au point de vue embryogénique, la conception est logique ; on sait que les neuroblastes se multiplient par bipartitions successives jusqu'à un âge foetal peu avancé, puis les cellules nerveuses ne changent plus de nombre ; la mutation consiste en une bipartition de plus.

Ce dernier point de vue rend la théorie très séduisante en raison de l'explication simple et claire qu'elle apporte au fait empiriquement constaté. Mais il faut passer au crible de la critique les bases expérimentales de l'affirmation de fait.

D'abord, aux chiffres directs donnés par les pesées a été substitué le rapport abstrait correspondant au coefficient K de la formule de Dubois. Cette façon de faire est entièrement correcte et conforme à la méthode scientifique générale, qui consiste à séparer les variables. Il était nécessaire d'éliminer la grandeur corporelle, qui est sans valeur comme signe de la filiation des espèces, tant elle varie rapidement, comme nous le voyons, par exemple, chez les Chiens domestiques.

La formule de Dubois n'est peut-être pas expliquée rationnellement, malgré les efforts de son auteur, mais son succès à résoudre quasi totalement les paradoxes du poids relatif a montré sa valeur pratique ; si maintenant le poids relatif ainsi calculé fait apparaître des lois par le simple classement des chiffres qu'il donne, c'est, *ipso facto*, une nouvelle justification.

Passons alors à l'examen de ce classement. Pour les termes supérieurs de la série, la gradation en échelons correspondant chacun à un facteur 2 en plus ou en moins est objectivement manifeste. Si l'on prend les nombres que j'ai donnés ci-dessus, faisant égal à 1 le coefficient de l'Homme, on trouve $1/4$ pour celui des Singes anthropoïdes, $1/8$ pour celui des Singes ordinaires, $1/16$ pour le niveau au-dessous. En particulier, pour l'Homme, les Anthroïdes et la masse des Singes ordi-

naires, entre des valeurs moyennes bien fermes, sans aucun accommodement arbitraire, le rapport invoqué par Dubois apparaît, sinon avec une exactitude mathématique qui est étrangère à la Biologie du moins bien clairement. Mais il y a une lacune : entre l'Homme et les Anthropoïdes, manque le terme $1/2$. Cette lacune marquerait la place du *Pithecanthropus*.

Il ne faut pas oublier que Dubois est le découvreur de ce Fossile ; et c'est pour bien comprendre celui-ci qu'il s'est mis à la recherche de lois relatives aux grandeurs cérébrales. Faire apparaître la nécessité théorique d'un tel intermédiaire est évidemment un résultat très remarquable, mais qui demande à être critiqué d'autant plus près qu'il était ainsi postulé.

Il n'y a malheureusement pas à chercher de vérification par la valeur exacte du coefficient chez le *Pithecanthropus*, et le *Sinanthropus*, qui consolide la réalité zoologique de cette forme intermédiaire, ne nous fournit pas davantage les éléments d'un calcul précis. Tout ce qu'on peut dire, c'est que, d'après les données fournies par ces Fossiles, un rapport de l'encéphale au poids du corps correspondant à l'échelon manquant entre l'Homme et les Singes est parfaitement admissible, si la loi est démontrée d'autre part. C'est cette loi générale qu'il faut mettre à l'épreuve ; elle présente d'ailleurs un intérêt plus large que la question particulière, si prenante soit-elle, de l'intermédiaire entre l'Homme et les Singes.

Eh bien, il faut le reconnaître, la série complète des Mammifères ne laisse pas ramener toutes les espèces (toutes celles dont nous avons les mesures) au petit nombre de paliers indiqués par cette loi pour les niveaux de céphalisation. Mais ce que nous avons considéré jusqu'ici, c'est l'encéphale tout entier, bien qu'il soit une somme de parties hétérogènes. Une telle simplification s'est montrée admissible en première approximation pour les types évolués, où le cerveau constitue plus des $4/5$ de l'encéphale, et où les autres parties le suivent en proportions à peu près constantes ; mais, pour la comparaison avec les types primitifs actuels, l'absence de similitude devient excessive ; chez les Insectivores, le cerveau n'est

plus que les $2/3$ de l'encéphale. L'écart, on le sait, augmente encore pour les Fossiles tertiaires ; aussi, quand Dubois a abordé ceux-ci, il a dû considérer à part le cerveau, ou, comme il dit, le psycho-encéphale. Les termes inférieurs de la série actuelle sont alors rentrés dans la règle, mais celle-ci n'est tout de même pas absolue. Pour le psycho-encéphale seul, représenté bien entendu par le rapport de son poids à la puissance $0,56$ du poids du corps, Dubois faisant égal à 1 le chiffre de l'Homme, donne un tableau rangeant les familles ou les genres sur des lignes $1/4$, $1/8$, $1/16$ et $1/64$, mais il est obligé, pour la plupart, d'ajouter *un peu au-dessus* ou *un peu au-dessous*. En réalité, dans la série totale, ces lignes théoriques sont estompées par quantité d'intermédiaires.

Je ne veux pas faire de cela une objection contre la théorie. Il n'est pas étonnant que les différentes lignées aient évolué d'une façon un peu différente les unes des autres, développant un peu plus ou un peu moins telle ou telle partie de la somme que l'on pèse ; le cerveau lui-même, s'il est moins hétérogène que l'encéphale entier, est bien une somme aussi.

Quelles qu'elles soient, les lois biologiques, parmi l'infinie variété des formes, ne s'appliquent jamais qu'avec des accommodements ; il faut les reconnaître sur les cas favorables, et ensuite sur les autres cas, auxquels elles paraissent s'appliquer moins bien ou pas du tout, chercher comment en réalité elles s'appliquent avec une complexité qui les rend parfois méconnaissables. Ici, nous avons une hypothèse causale simple dans la multiplication des neuroblastes par bipartition en nombre limité. En principe, cela donne chaque fois, nécessairement, une quantité élevée au double. Il n'est d'ailleurs pas besoin d'un très grand nombre de ces opérations. D'après les données de Carl Hammarberg, H. B. Thompson (1899) a compté un peu plus de 9 milliards de cellules dans l'écorce cérébrale de l'Homme ; c'est, remarque Dubois, voisin de 8 590 millions, soit 2^{33} ; il suffirait donc de 33 bipartitions répétées pour produire le plus grand des cerveaux à partir d'une cellule ; alors pour les Anthroïdes il en faudrait 31, 30 pour les Singes ordinaires, et ainsi de suite, jusqu'à 27 pour les Musaraignes au niveau le plus bas actuel.

Mais, si toutes les parties du tube nerveux embryonnaire ne s'arrêtent pas exactement au même stade, chaque partie peut suivre la progression géométrique, sans que la totalité continue à correspondre à aucun des termes.

Précisément, dans une enquête sur la proportion des diverses parties de l'encéphale, Dubois a trouvé quelques cas particuliers où, bien nettement, apparaît une variation par doublement localisé. Ainsi, le cervelet présente uniformément une proportion voisine de 10 p. 100 chez l'Homme et les Singes, de 12 p. 100 chez les Ongulés, les Carnassiers, les Rongeurs ; les écarts extrêmes vont seulement de 8 p. 100 d'un côté à 15 p. 100 de l'autre. Mais cette proportion atteint 24 chez l'Éléphant, 20 en moyenne chez la Baleine ; cela veut dire que, chez ces animaux, les neuroblastes cérébelleux se sont divisés une fois de plus par rapport aux neuroblastes cérébraux.

Je retrouve dans mes anciens chiffres (1) sur les Oiseaux un fait exactement parallèle que j'avais noté autrefois sans le comprendre. Sur neuf Oiseaux de poids corporels peu différents, le Pigeon, la Bécasse et la Sarcelle ont pour coefficient particulier du cervelet 1,2 ou 1,3 ; le Pic-Vert, un Hibou, une Corneille et un Perroquet, 2,2 à 2,4 ; la Mouette 2,5 et l'Émouchet 2,9 ; pas de chiffre intermédiaire entre 1,3 et 2,2.

D'ailleurs, si, au lieu de considérer n'importe quels Mammifères, on prend des séries homologues, il y a souvent des échelons aussi bien marqués que pour l'Homme et les Singes.

On en trouvera dans Dubois toute une série de bons exemples ; on en peut trouver d'autres ; ainsi, chez les Rongeurs, cette famille si manifestement hétéroclite, j'ai noté pour des espèces qui se ressemblent par leur forme et leur allure les chiffres suivants (pesées personnelles, coefficient céphalique total) :

Campagnol.....	6,4
Cobaye	11,8
Myopotame	11,5
Gondi	12,3

(1) *C. R. Soc. Biol. Paris*, t. LVIII, p. 32, 1906.

Marmotte.....	13,5
Mara	22

Il n'est besoin d'aucune complaisance pour reconnaître dans ces chiffres une discontinuité entre la première espèce et la seconde ; une autre discontinuité entre l'avant-dernière et la dernière ; les quatre espèces du milieu de la colonne arrivent sensiblement au même chiffre, malgré la différence des tailles ; ce chiffre est double de celui qui précède et moitié de celui qui suit.

Pour les Oiseaux, dont Dubois ne s'est pas occupé, je peux confirmer ce qui vient d'être dit relativement aux Mammifères. Répartissant la centaine d'espèces dont j'ai déterminé les chiffres (1) suivant leur coefficient céphalique, j'en trouve presque tout le long de l'échelle, de 6 à 30. Mais, tandis que les valeurs les plus fréquentes sont voisines du coefficient 14, les valeurs les plus basses (Gallinacés) sont voisines de 7, et les plus élevées voisines de 28 (Corvidés et Psittacés), soit trois échelons suivant bien la progression géométrique de raison 2 ; les deux extrêmes, en tout cas, sont nettement dans le rapport 1 à 4. La complexité d'une série nombreuse peut voiler plus ou moins de telles relations ; elle ne supprime pas leur réalité. Dans la première note publiée avec Girard en 1905 (*loc. cit.*), nous n'avions que dix-huit espèces. La série ainsi simplifiée par le hasard des premières observations se groupe d'elle-même en trois paliers de coefficients : 6 à 8, 12 à 15, 24 à 30, sans intermédiaires. C'est une illustration schématiquement exacte de la loi actuelle de Dubois. On ne peut soupçonner une complaisance dans des chiffres publiés il y a près de vingt ans, et dont l'ordonnance, aujourd'hui si frappante, est, à l'époque, passée inaperçue.

La plus frappante peut-être des démonstrations données par Dubois concerne les chiffres aberrants présentés par une espèce au milieu d'une famille homogène. Les Cervidés, et avec eux les Ruminants en général, ont des coefficients

(1) La plupart sont cités *Bulletin du Muséum*, 1909, p. 408.

compris entre 40 et 45 ; une seule espèce fait exception, le Chevrotain de Java (*Tragulus javanicus*) ; son coefficient est 22. Le coefficient de l'Ours des Cocotiers (*Helarctos malayanus*) est précisément double de celui des autres Ours ; celui du *Chiromys madagascariensis*, double de celui des Lémuriens en général, etc.

Je trouve quelques cas analogues dans ma série d'Oiseaux ; le Torcol (*Yunx torquilla* L.) a un coefficient de 13 ; le Pic-Vert (*Gecinus viridis* L.), un coefficient de 23. Le Grand-Duc (*Bubo bubo* L.) a un coefficient de 14 ; celui du Moyen-Duc (*Asio Otus* L.) est 27 ; il est vrai que la Chevêche (*Athene noctua* Scop.), avec un coefficient de 22, et la Chouette brachyote (*Asio accipitrinus* Pall.), avec un coefficient de 19, viennent estomper le ressaut. De même, le Grimpereau (*Certhia familiaris* L.), avec un chiffre de 12,6, par rapport à la Sittelle (*Sitta cæsia* M. et W.), qui a un coefficient de 18 ; le Héron crabier (*Ardeola raloides* Scop.) avec 11,8 contre 16,9 à la Cigogne (*Ciconia ciconia* L.), montrent bien une discontinuité, mais suivant le rapport 2 à 3. Ce sont des cas à examiner, mais avec lesquels, encore une fois, je ne veux pas attaquer la loi de Dubois, qui a vraiment pour elle des faits trop frappants.

Parfois une famille d'apparence très homogène se divise entre deux étages bien nettement dans le rapport 1 à 2 ; par exemple, chez les Mustélidés, le Blaireau, le Putois, la Belette, l'Hermine ont des coefficients de 18 à 20 : mais la Loutre a un coefficient de 40 (encore un fait que j'avais noté jadis sans le bien interpréter), ainsi que nos deux espèces du genre *Martes*, la Marte commune et la Fouine. Dubois insiste avec raison sur la comparaison de la Fouine au Putois, car les deux espèces ont le même poids corporel, et la première a un encéphale deux fois plus lourd que la seconde ; ici la loi est vérifiée sans théorie ni calcul.

Il en est de même, pour certains cas bien nets, entre une espèce actuelle et son prédécesseur fossile. Dubois a poussé des investigations assidues et patientes dans cette direction, correspondant avec tous les musées du monde pour se faire communiquer des documents de toute sorte, mensurations

de squelettes, moulages de crânes, surtout, quand cela était possible, moulages intracraniens. Il s'est efforcé de reconstituer de la sorte des poids d'encéphales, ou mieux de psycho-encéphales, ainsi que des poids corporels lui permettant de calculer ses coefficients. Il a pu ainsi établir entre la série paléontologique et les Mammifères actuels des relations remarquablement conformes à sa loi.

Une des plus belles et des plus sûres est donnée par le Fossile miocène nord-américain *Procamelus gracilis* Leidy, considéré généralement comme le prédécesseur du Guanaco (*Lama huanacus* Mol.) de la faune actuelle sud-américaine. Les squelettes sont de même taille et de formes étonnamment semblables, dit Dubois. Le volume du psycho-encéphale, calculé sur des moulages intracraniens, est de 120 centimètres cubes pour le Fossile et 245 pour l'espèce actuelle.

Le *Merycoidodon Culbertsoni*, de la famille des Oreodontes, Fossile oligocène nord-américain, est bien connu par de nombreux squelettes et plusieurs moulages intracraniens ; comme forme et comme grandeur de corps, il était très semblable au Pécari actuel, quoiqu'il ne soit pas question d'une filiation directe entre eux. Le volume de son cerveau s'établit de 37 à 39 centimètres cubes, celui d'un Pécari moyen est de 78^{cc},9, soit presque exactement le double.

Notre *Anoplotherium* de Montmartre, avec une grandeur de corps analogue à celle de *Tapirus terrestris* (200 kilogrammes), offre une cavité crânienne égale à celle d'une Chèvre moyenne ; on peut en déduire, pour le volume du psycho-encéphale, une valeur de 62 centimètres cubes ; celui du Tapir monte à 247 centimètres cubes. Ces deux valeurs sont entre elles comme 1 est à 4.

Un crâne d'*Arctocyon primavus* Blainv. (paléocène), du Muséum de Paris, très semblable par sa forme générale et ses dimensions à celui d'un Loup de taille moyenne, présente un volume psycho-encéphalique de 13^{cc},4 ; on en déduit un coefficient de 4 : c'est celui de la Musaraigne, au niveau le plus bas des Mammifères actuels ; il est égal à 1/8 de la moyenne entre les Canidés et les Félidés actuels.

Dubois a réuni un grand nombre de comparaisons de ce

genre, mais en général moins directes, obligées de passer par le calcul du coefficient en raison de la différence des grandeurs corporelles. Par exemple, un petit Équidé de l'Éocène nord-américain, *Mesohippus Bairdi* Leidy, dont on possède des restes abondants, laisse calculer son coefficient à 24 environ : c'est la moitié du coefficient du Zèbre. *Proviverra Cayluri* Filhol, des phosphorites du Quercy, donne un coefficient de 11, contre 22, chiffre des Viverridés actuels. Le genre *Palæosyops*, au nom évocateur, permet de calculer pour lui un coefficient égal au quart de celui du Pécari ou du Tapir, etc.

Je dois laisser aux paléontologistes le soin de critiquer avec compétence les documents dont se sert Dubois. Mais il ne paraît pas douteux qu'en règle générale les échelons discontinus correspondant aux puissances successives de 2 se retrouveront dans les cas paléontologiques permettant le calcul.

Pour le *Pithecanthropus*, on peut estimer avec une précision convenable le poids de l'encéphale à 900 grammes et celui du psycho-encéphale de 760 à 780 grammes. Pour que ces chiffres donnent des coefficients exactement moitié de ceux de l'Homme, il faut attribuer au *Pithecanthropus* comme poids corporel 103 kilogrammes. Dubois montre que ce chiffre est vraisemblable. En tout cas, la discontinuité est nette, car toutes les espèces d'Homme fossiles ou vivantes ont sensiblement la même grandeur cérébrale, la même capacité crânienne.

Ce dernier fait est bien établi depuis quelques années. Il a beaucoup étonné et semble encore paradoxal. Comment l'Homme le plus primitif, le type Néanderthal, peut-il être notre égal à ce point de vue ? La conception de Dubois, et ce n'est pas un de ses moindres mérites, en rend parfaitement compte. La grandeur encéphalique procède par sauts ; il s'est fait un saut des Singes anthropoïdes au Pithécantrophe, un autre du Pithécantrophe à l'Homme ; qu'il n'y ait pas de gradation dans ce dernier progrès, c'est précisément la loi de Dubois.

On a vu quelle est la portée de cette loi pour les conceptions évolutionnistes. D'autre part, comme je le disais en commen-

çant, elle va nous obliger à reviser toutes nos idées sur la relation entre le poids de l'encéphale et l'intelligence. Mais ceci est une nouvelle question essentiellement spéculative ; elle ne pourra être traitée qu'après mûre réflexion.
