Sur le rapport du poids de l'encéphale avec la grandeur du corps chez les mammifères

Eugène Dubois de La Haye

► To cite this version:

Eugène Dubois de La Haye. Sur le rapport du poids de l'encéphale avec la grandeur du corps chez les mammifères. Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris, 1897, pp.337-376. hal-03581741

HAL Id: hal-03581741

<https://hal.science/hal-03581741>

Submitted on 20 Feb 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Distributed under a Creative Commons CC0 - Public Domain Dedication| 4.0 International License

Sur le rapport du poids de l'encéphale avec la grandeur du corps chez les mammifères ¹.

Par EUGÈNE DUBOIS (de La Haye).

(Mémoire présenté par M. Manouvrier).

Le système nerveux central des animaux a gagné en complexité et en volume à mesure que leurs relations avec le monde extérieur se sont multipliées. Chez les vertébrés, des poissons aux mammifères, la partie supérieurement organisée, l'encéphale, devient plus pesant en comparaison de la partie moins compliquée, la moelle épinière. Ce sont les parties les plus différenciées de l'encéphale, les grands hémisphères cérébraux, qui, surtout vont surpasser les autres. Les mammifères ont l'encéphale beaucoup plus volumineux et plus perfectionné que tous les autres animaux et montrent en quelque mesure suivant le degré de l'ordre auquel ils appartiennent un développement ascendant. Ils ont acquis cette organisation supérieure progressivement. Marsh et autres, ont démontré que les dimensions du cerveau chez les mammifères de l'époque éocène sont généralement moindres que chez les formes apparentées du Néo-tertiaire ou de l'époque actuelle². Les mammifères à placenta de tous les ordres dans le plus ancien terrain éocène ont la cavité crânienne extrêmement petite. Dans des animaux appartenant à l'un de ces ordres l'encéphale était plus mince que la moelle épinière, à ce point même, qu'on aurait pu facilement l'extraire du crâne par le trou occipital et par le canal vertébral. Marsh démontre en même temps que ce sont surtout les parties supérieurement organisées de l'encéphale, les hémisphères cérébraux, qui, chez ces plus anciens mammifères placentaires, étaient très peu développées, d'où il résulte que ces formes sont même moins éloignées sous ce point des reptiles que des mammifères placentaires récents.

Ce développement progressif de l'encéphale, en organisation et en volume, chez les vertébrés et principalement chez les mammifères, ainsi que le volume et la complexité en structure remarquables qu'il atteint finalement chez l'homme, démontrent que

¹ Publié déjà en substance en hollandais dans les *Mémoires de l'Académie royale des Sciences d'Amsterdam*, t. V, n° 10, avril 1897.

² A. Gaudry, *Essai de paléontologie philosophique*. Paris, 1896, p. 147-154.

dans cet organe aussi le développement de la fonction détermine la complication de la structure et la quantité. Aucun animal de même grandeur ne possède une quantité d'encéphale comparable à celle de l'homme. Les grands singes anthropoïdes, dont le poids du corps équivaut à celui de l'homme, n'atteignent pas même $1/3$, et les chiens du même poids $1/10$, quant à l'encéphale, du poids de celui de l'homme¹. Le cheval, qui pèse en moyenne six fois autant que l'homme, a un encéphale qui reste au-dessous de la moitié du poids de celui de l'homme. Seuls, l'éléphant, les plus grandes baleines et la Rhytine (*Rhytina stelleri*), animal disparu au siècle dernier, l'emportent sur l'homme, quant au poids absolu de l'encéphale. Chez l'éléphant, en effet, l'encéphale atteint presque 4 fois, chez les plus grandes baleines certes 5 fois, et chez la Rhytine, d'après le rapport de Brandt, à peine 1 et $1/2$ fois le poids moyen de celui de l'homme.

De deux animaux dont la taille est la même mais qui se trouvent à un degré très différent d'organisation, le plus haut placé de l'échelle possède toujours l'encéphale le plus pesant. Ainsi, chez le Siamang (*Hylobates syndactylus*), le poids de l'encéphale est de $1/73$, chez le Boudeng (*Semnopithecus maurus*) $1/126$, chez la Civette (*Viverra civetta*) $1/202$, chez le Pangolin javanais (*Manis javanica*) $1/615$, chez tous ces animaux le poids du corps étant à peu près le même. L'espèce d'Ouistiti (*Midas rosalia*), connu vulgairement sous le nom de singe-lion a 1 gramme d'encéphale sur 26 grammes de poids du corps, tandis que l'écureuil, dont le poids est à peu près le même, ne possède pas plus que 1 gramme d'encéphale sur 65 grammes de corps.

De deux animaux qui, par rapport à l'organisation cérébrale, sont du même type, mais de tailles très différentes, toujours le plus grand animal a aussi l'encéphale le plus pesant. Le lion, par exemple, a un cerveau 7 fois plus pesant que le chat ordinaire; celui du surmulot (le rat brun) pèse $5\frac{1}{2}$ fois autant que celui de la souris; celui du Beisa, antilope dont la taille est égale à celle du cerf commun, atteint facilement 7 fois celui de l'antilope pygmée (*Cephalophus maxwelli*), qui n'est pas plus grand de corps qu'un lièvre.

Chez chaque animal le poids de l'encéphale dépend évidemment de deux facteurs :

¹ Voir les tables ci-dessous. Toujours des animaux adultes et ayant prises leur crue normale sont comparés.

1^o Du degré de développement que l'encéphale a atteint comme organe, en d'autres termes de la céphalisation du système nerveux central ;

2^o De la grandeur du corps.

On ne peut cependant pas mettre simplement pour la grandeur du corps, son poids. Car si l'on compare le poids de l'encéphale avec celui du corps chez des animaux identiquement organisés on constate que le poids du cerveau ne constitue nullement toujours la même fraction du poids du corps. Universellement chez les petits animaux le poids de l'encéphale est *relativement* plus élevé. Le poids relatif de l'encéphale est chez le chat de $1/106$, le lion $1/546$, chez la souris $1/49$, le surmulot $1/190$, chez l'écureuil commun $1/63$, le grand écureuil de Java (*Sciurus bicolor*) $1/116$, chez l'antilope pygmée $1/88$, le Beisa $1/382$. Le poids relatif de l'homme qui est de $1/46$ à $1/45$, est dépassé par celui de quelques animaux dont le poids du corps est minime : par la musaraigne, dont le poids relatif de l'encéphale est de $1/23$, le singe-lion qui a un poids encéphalique $1/26$, le Tupaja javanais qui a $1/41$ d'encéphale, la chauve-souris à moustaches (*Vespertilio mystacinus*) qui en a $1/42$; cependant parmi ceux-ci, chez la musaraigne et la chauve-souris l'encéphale a une organisation fort inférieure.

Quoiqu'il soit connu depuis longtemps que la grandeur du corps influence le poids de l'encéphale et que Cuvier pouvait déjà dire que, toutes choses égales, les petits animaux possèdent proportionnellement les plus grands encéphales, la raison de cette influence est restée encore dans l'obscurité. La cause en réside surtout en ce que dans la plupart des anciennes déterminations de poids, il n'est pas suffisamment tenu compte du fait que l'encéphale augmente moins en poids avec l'âge que le reste du corps. Chez l'homme il atteint déjà vers la neuvième année à peu près le même poids que chez l'adulte, tandis que le poids du corps augmente encore plus du double. La même chose se constate, comme l'a démontré M. Weber, chez tous les mammifères; l'encéphale a achevé de croître beaucoup plus tôt que les autres parties du corps. C'est pourquoi il faut comparer les animaux adultes. Les animaux à comparer doivent aussi être autant que possible dans le même état de nutrition, et on ne doit pas seulement tenir compte du poids relatif, mais aussi du poids absolu de l'encéphale et de celui du corps. Les déterminations du poids doivent être faites sur des encéphales à l'état frais, et enfin — mais ceci restera

encore longtemps un *pium desideratum* — on devrait posséder pour chaque espèce d'animaux adultes des déterminations moyennes de poids d'un grand nombre d'individus. Les anciennes déterminations de Cuvier et de Leuret ne peuvent par là presque pas servir, et de même quelques autres séries de déterminations n'ont pu apporter que peu de lumière dans l'obscurité qui entoure ce sujet. Quelques-unes, entre autres celles de Colin, par là même qu'elles ont rapport surtout aux animaux domestiques, qui pour la plupart présentent à l'examen de grandes différences dans le poids du corps avec leurs congénères vivant en liberté.

C'est le grand mérite de M. Max Weber¹, d'avoir donné des poids exacts du cerveau et du corps chez un grand nombre d'espèces de mammifères bien déterminées, et d'avoir fourni en même temps de telles données, qu'on peut dans presque tous les cas juger l'état adulte ou jeune et aussi, à certain degré, la condition de nutrition de l'animal en question. Par le travail de M. Weber il est définitivement démontré qu'il existe réellement une disproportion entre le poids de l'encéphale et celui du corps, en ce sens que les petits mammifères possèdent par rapport au poids de leur corps plus d'encéphale que les mammifères appartenant au même groupe systématique, mais qui ont le corps plus grand. Par là un point de départ fixe est en même temps donné pour juger de la manière précise dont le poids du cerveau dépend de la grandeur du corps. Weber ayant définitivement prouvé le fait, qui fut longtemps cause d'un assez grand embarras pour ceux qui admettaient que pour le cerveau aussi il doit y avoir un rapport entre la masse et la fonction de l'organe, nous a procuré en même temps les données nécessaires pour mettre fin à cet embarras. En rapprochant ces données des faits établis aujourd'hui concernant la structure du système nerveux central on parvient à découvrir le « facteur somatique » en question.

Il conduirait trop loin de vouloir exposer les différentes manières dont on a tâché de le faire jusqu'ici; qu'une exposition succincte des différentes directions dans lesquelles on a cherché suffise.

Gratiolet² n'attribuait aucune signification à la quantité céré-

¹ Max Weber, *Vorstudien über das Hirngewicht der Säugethiere*. Separat-
abdruck aus *Festschrift für Carl Gegenbaur*. Leipzig, 1896.

² Leuret et Gratiolet, *Anatomie comparée du système nerveux*, t. II,
p. 104 sqq.

brale, vu que le poids relatif du cerveau de l'homme est dépassé par celui d'un certain nombre de petits animaux et qu'on n'avait pu démontrer que dans l'espèce humaine un plus grand volume cérébral marche toujours de pair avec une plus grande intelligence. Selon lui, il faudrait simplement tenir compte de la forme du cerveau et surtout du développement des circonvolutions.

Daresté¹ au contraire admettait que le poids relatif plus élevé de l'encéphale chez les petits animaux, en comparaison de celui des plus grands, appartenant à un même groupe, s'expliquerait par l'intelligence plus grande des premiers. En se référant aux données récentes cette interprétation n'est plus admissible, car chez le chat l'encéphale comme organe n'est certes pas cinq fois plus compliqué que chez le lion et chez la souris l'encéphale ne fait pas preuve, par sa fonction, d'une structure quatre fois plus compliquée que chez le rat brun.

Beaucoup ont cru que pour la détermination de la valeur de l'organe il fallait considérer l'encéphale non dans son ensemble mais dans certaines parties spéciales.

Selon d'autres la quantité de l'encéphale serait en partie déterminée par la masse des organes du corps, mais une autre partie, réglant les processus psychiques, serait dans ses fonctions plus ou moins indépendante de la quantité. Les animaux de grande taille devraient surtout le grand poids de leur corps à des organes dont la masse est de peu d'importance pour la quantité de l'encéphale, tandis que, chez les petits animaux, ce sont précisément les organes influant sur la quantité de l'encéphale qui sont relativement très développés. Cette interprétation a trouvé en M. Manouvrier son principal avocat. Les recherches de ce savant sont certainement les plus profondes que nous possédons sur ce sujet, et ses résultats sont le mieux en harmonie avec les idées nouvelles sur la structure de l'encéphale. Son opinion : « Dans des espèces extrêmement petites le développement relatif des organes les plus en rapport avec l'encéphale devient tel, que, même étant moins nombreux et moins compliqués que dans d'autres espèces de grande taille, ils égalent ou surpassent en poids et en étendue les organes dont l'accroissement influence le moins le cerveau. Il en résulte que ces animaux, en dépit de l'infériorité de leur type acquièrent

¹ Sur les rapports de la masse encéphalique avec le développement de l'intelligence. *Bull. de la Soc. d'Anthrop. de Paris*, 1862.

un poids cérébral relatif dépassant celui d'animaux bien supérieurs, mais de grande taille »¹, ne devra subir qu'une légère modification pour la mettre d'accord avec les résultats auxquels les déterminations de M. Weber, rapprochées des connaissances actuelles sur la structure du système nerveux peuvent conduire.

Il me semble que les conclusions de Manouvrier n'ont pu prendre une forme décisive principalement parce qu'il s'est restreint surtout à l'homme, ne pouvant disposer que de très insuffisantes données sur les mammifères. Cependant en comparant les espèces de ces derniers, par cause des plus grandes différences des nombres il y plus d'espérance à résoudre le problème qui nous occupe.

Brandt cherche l'explication dans le rapport qui existe entre la grandeur d'un animal et la quantité du travail physiologique qu'il produit. Chez les petits animaux, en égard à leur surface du corps relativement plus grande, la perte de calorique et par conséquent l'échange de matière est plus forte, la circulation et la respiration sont plus actives. Laissant hors de considération les centres psychiques cérébraux proprement dits, inconnus à cette époque, Brandt admettait que ces procès physiologiques, qui tous sont sous la dépendance du système nerveux central, doivent avoir par conséquent des centres d'autant plus développés que les procès susnommés sont plus intenses. Les petits animaux ayant des procès physiologiques plus actifs, devraient donc posséder des centres nerveux plus développés. Aussi chez des animaux plus petits les procès de la vie animale proprement dite seraient relativement plus forts. Car la surface extérieure de l'animal est en même temps sa surface sensitive et celle-ci est relativement plus grande chez les petits animaux. De plus le nombre des fibres nerveuses motrices augmenterait proportionnellement suivant la surface de la section et non suivant la masse des muscles.

Bischoff³ admet avec Brandt que chez les petits animaux, par suite de leur échange de matière plus intense, un centre relativement plus grand doit présider aux fonctions somatiques du cerveau.

¹ L. Manouvrier, sur l'interprétation de la quantité dans l'encéphale et dans le cerveau en particulier. *Mémoires de la Soc. d'Anthropol. de Paris*, 2^e série, t. III (1885), p. 137-326.

² A. Brandt, sur le rapport du poids du cerveau à celui du corps chez différents animaux. *Bulletin de la Soc. Impér. des naturalistes de Moscou*, 1867, t. XL, 2, p. 525-543.

³ Th. L. W. v. Bischoff, *Das Hirngewicht des Menschen*. Bonn, 1880, p. 145

Snell¹ aussi attribue le poids relatif plus élevé de l'encéphale des petits mammifères à ce que l'encéphale outre ses fonctions psychiques doit remplir aussi une fonction pour l'échange de matière, donc pour une fin purement somatique. Et ces processus de l'échange de matière sont relativement plus grands à mesure que le corps de l'animal est plus petit, parce que les petits animaux ont par rapport au poids du corps une plus grande surface que les animaux de grande taille. Selon Snell, le poids de l'encéphale augmente toutefois en plus forte raison que la surface du corps, vu que la masse de l'animal exerce aussi de l'influence sur la somme de travail qui produit l'échange de matière. Snell veut donc interpréter le fait paradoxal à peu près de la même manière que Brandt l'avait fait. Il voit dans l'intensité de l'échange de matière même un facteur plus important que celui-ci. Son mérite spécial est toutefois d'avoir formulé l'hypothèse admise par Brandt déjà : que c'est la surface qui dans la grandeur du corps détermine le poids de l'encéphale — d'une manière plus mathématique.

L'interprétation de Fürbringer² est d'accord avec celle de Brandt. Il tend à attribuer le plus grand volume de l'encéphale des petits animaux, du moins en partie, en rapport avec l'échange plus actif de matière, à un centre calorique plus important de l'encéphale. Il croit aussi devoir attribuer à un moindre développement du centre thermique les petites dimensions de l'encéphale des mammifères du plus ancien terrain éocène et des oiseaux mésozoïques.

Les expériences de Regnault et Reiset nous apprenaient déjà et c'est démontré définitivement par les expériences de Rubner³ que l'échange de matière chez des animaux d'ailleurs comparables n'est pas proportionnée au poids de leur corps, mais aux surfaces. Aussi on peut déduire des chiffres donnés par M. Weber, qu'il existe réellement une approximation à un tel rapport entre la surface du corps et le poids du cerveau que présumaient Brandt et Snell, cependant le poids de l'encéphale ne croît aucunement *proportionnellement* à la surface du corps. Aussi ce rapport à une toute

¹ Archiv für Psychiatrie, 1891 Bd. 23, p. 436-446 et Sitzungsberichte der Gesellsch. für Morphologie und Physiologie, München 1891.

² Max Fürbringer, *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel*, II, Amsterdam, 1888, p. 1639-1640.

³ Zeitschrift für Biologie, 1888, Bd. 19, p. 536.

autre raison que ces auteurs supposaient. Brandt et ses imitateurs ont admis à tort un rapport direct entre deux phénomènes séparés, qui, il est vrai, s'influencent indirectement de part et d'autre. D'après les données établies sur la structure et la fonction de l'encéphale il faut admettre que cet organe ne préside qu'en *très faibles proportions* à l'échange de matière et non *principalement* comme le supposaient Brandt, Snell et surtout Fürbringer.

Gratiolet avait attribué une grande signification au développement des circonvolutions pour la détermination de la valeur du cerveau comme organe. Richard Owen avait même, d'après ce principe, réparti les mammifères vivants en trois sous-classes. Quoique le cerveau des mammifères des ordres supérieurs soit en général plus riche en circonvolutions que celui de quelques types inférieurs, il n'existe cependant pas de règle fixe sous ce rapport. Owen devait déjà en érigeant ses sous-classes excepter bon nombre de grands animaux des *Lissencéphales*, beaucoup de petits animaux des *Gyrencéphales*. C'est ainsi que le cerveau de la chèvre présente plus de circonvolutions que l'encéphale d'un poids à peu près identique du siamang, un singe anthropoïde. On remarque cependant comme une règle presque générale que les grands hémisphères du cerveau des grands animaux présentent plus de circonvolutions que chez les petits animaux du même groupe naturel. C'est un fait connu depuis longtemps, que Owen savait parfaitement et qu'il ne faut pas perdre de vue dans les considérations sur le poids relatif de l'encéphale. Car si les cerveaux des grands et petits animaux d'un même groupe naturel ne sont pas tout à fait semblables, c'est-à-dire sont différents dans leur structure, on ne peut non plus en comparer directement le poids. Chez les très petites espèces de tous les ordres des mammifères, même des singes, les circonvolutions manquent, et chez les plus grandes espèces des groupes aussi inférieurs que les Édentés et les Marsupiaux, on les rencontre. Elles atteignent leur plus grand développement chez les Cétacés. Le cerveau du singe-lion, petit animal de taille égale à celle de l'écureuil, est parfaitement lisse. Les gibbons ont beaucoup moins de circonvolutions que les grands singes anthropoïdes. Les hémisphères cérébraux du Kanchil (*Tragulus javanica*), présentent peu de circonvolutions; celles-ci sont beaucoup plus nombreuses et plus développées chez le cerf. Une diffé-

¹ Comp. anatomy, vol. III, p. 39, sqq.

rence analogue se constate dans la comparaison du hyrax et du rhinocéros. La différence du cerveau dans la famille si naturelle des chats consiste principalement en ce que chez les espèces les plus petites les circonvolutions secondaires font défaut encore ¹, ce qui se constate à l'évidence en comparant le cerveau du chat commun avec celui du tigre. Chez ce dernier cela fait l'impression comme si par enflure les circonvolutions ayaient dû se plisser quelque peu en sens vertical et latéral. Parmi les Rongeurs, la surface du cerveau, de la souris au lapin et de celui-ci au capybara, devient plus riche en circonvolutions. Les grands hémisphères du dauphin (*Delphinus delphis*) ont un nombre de circonvolutions considérablement inférieur à celui des Cétacés, par exemple de l'*Hyperoodon rostratus* ².

C'est donc un fait acquis que la grandeur du corps influe sur la richesse des circonvolutions. Cependant il ne faut pas exagérer cette influence; nous verrons dans la suite qu'elle trouve une compensation très réelle. Le premier, Baillarger ³ en a donné cette interprétation que chez les animaux apparentés, mais très différents en grandeur, non seulement le volume, mais certes pas moins la surface du cerveau doit augmenter. Si le cerveau acquiert par exemple un volume 8 fois plus considérable, sa surface devient seulement 4 fois plus grande. Si toutefois la surface doit augmenter dans la même proportion que le volume, elle doit se plisser; car c'est le seul moyen de s'agrandir. Jelgersma ⁴ est évidemment indépendamment de Baillarger, arrivé à la même interprétation qu'il a encore un peu plus développée. Il considère les circonvolutions cérébrales et les sillons comme une accommodation réciproque à l'espace, de la matière grise et des fibres conductrices qui forment la substance blanche. Sans plis de l'écorce, il y aurait chez les grands animaux trop d'espace pour la substance blanche. Cette manière de considérer me paraît fertile.

On a cherché à maintes reprises la signification plus profonde de cette extension de la surface de l'écorce dans ceci, que l'ali-

¹ *Ibid*, p. 116.

² Comparer les figures aux pages 115, 119 et 120, *ibid*, avec la table IV et fig. 3 de la table VII, chez Kükenhal et Ziehen, Das Centralnervensystem der Cetaceen, Iena, 1889.

³ Recherches sur la structure de la couche corticale des circonvolutions du cerveau. Paris, 1840.

⁴ G. Jelgersma in Morphol. Jahrbuch. Bd. 15, 1889, p. 76, 77, et autres.

mentation doit se faire de la surface et qu'ainsi l'écorce ne peut pas bien se développer en épaisseur. Henle dit : toujours la formation des circonvolutions a pour but et pour suite d'agrandir la surface des hémisphères au profit de l'aménagement du sang — et plus loin : La richesse en circonvolutions est, en premier lieu, en rapport avec la masse de l'encéphale. Car puisque le volume croît dans une plus forte proportion que la surface, pour que la fonction de la surface, consistant que dans l'aménagement du sang, augmente dans la même proportion que le volume, l'extension de la surface, c'est-à-dire son plissement, doit s'accroître avec le volume, sinon un cerveau plus massif serait le désavantage en comparaison d'un petit cerveau¹. Flower est du même avis. Dans l'afflux du sang, c'est-à-dire dans la nutrition de la couche corticale réside, à mon avis aussi, la cause de la formation de plis. Dans la substance grise ou ganglionnaire du système nerveux central s'effectue un échange de matière très actif, d'où il résulte que dans sa fonction elle dépend d'une manière excessive de l'afflux du sang. Tous les ganglions sont richement pourvus de vaisseaux sanguins et le cerveau reçoit son sang, le cinquième de tout le sang chez l'homme, par quatre grandes artères. La suppression de la circulation amène aussi rapidement la suppression de leur fonction. Les expériences de Mosso avec le pléthysmographe et d'autres appareils démontrent dans quelle importante proportion l'afflux du sang augmente avec la fonction du cerveau. Mosso démontre aussi que l'échange de matière dans le cerveau pendant la veille doit être considérablement plus grande que dans les muscles. Elle devient souvent si considérable que la température dépasse celle du sang, et pendant le sommeil et la narcose elle peut diminuer au point de rester en dessous de celle du sang. La consommation considérable de matière doit être réparée par le sommeil².

Sur le terrain de l'anatomie comparée la dépendance étroite de la substance grise du cerveau de l'afflux du sang ayant lieu par sa surface libre, se démontre tout d'abord par le fait, que chez tous les mammifères elle a à peu près la même épaisseur. La grandeur du corps n'a sur cette épaisseur qu'une influence mi-

¹ Traité d'anatomie de l'homme. Neurologie.

² Die Temperatur des Gehirnes, Leipzig, 1894. Aussi Les phénomènes psychiques et la température du cerveau. Philos. transact. R. Soc. London, vol. 183 (1892), p. 299 et La Peur, traduit de l'italien, par Félix Hément, p. 46 et suiv.

nime. Kükenthal et Ziehen donnent comme épaisseur moyenne de l'écorce grise, mesurée dans les sillons du cerveau d'une baleine (*Hyperoodon rostratus*), qui après durcissement dans l'alcool absolu pesait encore 2740 grammes, 2 à 3 millimètres¹. Chez le bœuf, pour un poids de l'encéphale s'élevant à 350 grammes, je constate la moyenne de 2 millimètres, et chez le lapin sauvage dont l'encéphale pèse 9,7 grammes, la même épaisseur moyenne de la substance corticale. Au cerveau de l'homme, dont le poids moyen est d'environ 1400 grammes, on trouve l'épaisseur de 2 à 3 millimètres. Cependant pour posséder, malgré cette épaisseur toujours à peu près égale, la même structure et en conséquence la même fonction comme organe chez les grands comme chez les petits animaux apparentés et occupant le même rang en organisation, le cerveau n'a pas seulement besoin d'un plus grand nombre de fibres conductrices, mais aussi d'un accroissement proportionnel de la quantité de l'écorce. Pour cela, il est trois possibilités : sans un épaississement considérable, le volume de l'écorce cérébrale peut augmenter :

- 1° Sans se plisser ; par accroissement considérable du volume de la substance blanche, c'est-à-dire par allongement des fibres ;
- 2° Par le plissement seulement, sans augmentation de la substance blanche ;
- 3° Tant par plissement de l'écorce que par augmentation de la substance blanche.

Dans le premier cas les fibres qui forment la substance blanche subissent, d'après la loi géométrique du rapport des surfaces avec les volumes un allongement consécutif considérable ; dans le second cas l'allongement fait défaut, dans le dernier cas il est moins considérable.

Le premier mode d'agrandissement du volume de l'écorce cérébrale, qui ne change presque pas en épaisseur, se rencontre exclusivement chez les petits animaux. Dès que la taille dépasse une certaine mesure, non identique pour toutes les ordres, la substance corticale se met en plis. De cette manière une perte superflue de matière est évitée ainsi qu'un agrandissement généralement désavantageux du crâne. Certainement par le plissement de l'écorce le cerveau arrive à une épargne considérable de matière. La distance qui sépare les différentes parties de l'é-

¹ Op. cit. p. 401.

corce entre elles et des autres centres peut devenir relativement moindre, toutes les fibres qui arrivent des parties de l'écorce repliées en dedans peuvent devenir en proportion plus courtes. Dans le cerveau de l'homme il y a $\frac{2}{3}$ de la substance grise à l'intérieur de la surface libre. La diminution de la substance blanche, ainsi obtenue, peut donc être très considérable, sans que sa fonction doive diminuer, le nombre de ses fibres restant le même.

D'autres besoins de l'organisme paraissent bien exercer de l'influence sur la mesure dans laquelle par plissement de l'écorce cérébrale et par augmentation du volume de la substance blanche, c'est-à-dire par allongement des fibres conductrices, s'obtient l'augmentation du volume du cerveau. Selon ces besoins l'écorce peut se plisser moins ou plus fortement que de coutume; si pour d'autres raisons l'agrandissement du crâne est nécessaire, le cerveau suit passivement, par allongement des fibres médullaires, et l'écorce se plisse relativement moins, et vice-versa.

Il se trouve qu'en général le plissement n'augmente pas avec la grandeur dans telle mesure que l'allongement relatif des fibres médullaires deviendrait par là superflue. Par exemple le cerveau du tigre n'est pas pour cela suffisamment plus riche en circonvolution que celui du chat. On peut admettre comme certain, ce qui ressortira surtout de faits à mentionner encore, que les cerveaux des grands animaux sont en général relativement plus riches en substance blanche que ceux des petits animaux apparentés, mais seulement par allongement des fibres, point par augmentation relative de leur nombre. Un même poids de substance cérébrale a donc moins de valeur chez les grands animaux que chez les petits animaux, appartenant au même groupe naturel.

On peut arriver par une autre voie que Brandt et Snell à trouver un rapport entre le poids du cerveau et la grandeur de la surface du corps. Elle revient en résumé à ceci. D'après nos connaissances actuelles sur la structure du système nerveux central, on doit considérer l'encéphale de chaque animal comme entièrement formé des parties centrales d'arcs reflexes, qui mettent en connexion les nerfs sensitifs et moteurs, lesquelles parties d'après l'organisation plus ou moins élevée de l'animal sont plus ou moins compliquées. Chez des animaux, dont le degré de l'organisation est le même, le nombre des arcs reflexes et — parce que les éléments nerveux n'augmentent nullement en grandeur au même degré que la grandeur du corps — leur poids total, sera approxima-

tivement en proportion du nombre des fibres nerveuses sensitives. Il se pourrait que chez des animaux de même organisation, mais de grandeur différente, il faille évaluer le nombre des fibres sensitives d'après la grandeur totale de la surface perceptive des sens, et celle-ci de son côté d'après la grandeur de la surface du corps. Si cela était, on aurait dans la surface du corps chez les animaux de même organisation, mais de grandeur différente, une mesure pour déterminer le poids de leur encéphale. Le chiffre obtenu de cette manière exigerait cependant de suite une correction de l'influence précitée, résultant de ce que l'écorce du cerveau n'accroît pas sensiblement en épaisseur. Mais aussi il paraîtrait qu'on ne peut absolument pas rapprocher directement la grandeur de la surface du corps de celle de la surface perceptive des sens et du nombre des fibres sensitives, même chez les animaux qui ne diffèrent que par la taille, mais qui du reste ont la même organisation. Ce rapport est plus compliqué du fait qu'à mesure que le corps est plus petit, le nombre des fibres nerveuses sensitives augmente relativement. Une partie des surfaces perceptives des organes de sens devient relativement plus étendue, dans une autre partie de ces surfaces les terminaisons des fibres nerveuses sensitives deviennent plus denses. Or c'est seulement dans le nombre de ces fibres qu'on a à chercher la mesure de l'encéphale chez les animaux de même organisation.

De deux animaux d'organisation différente, mais de même grandeur et avec des surfaces perceptives des sens à peu près de même étendue, et un nombre de fibres nerveuses sensitives à peu près égal, aura le cerveau le plus lourd celui chez le quel les parties centrales d'arcs reflexes en question, dont l'encéphale se compose, ont atteint la plus haute complexité. Cela découle de ce qu'un grand nombre de recherches sur divers terrains nous ont appris sur la structure du système nerveux. C'était certes là une vue lumineuse, comme dit Schopenhauer¹, par laquelle Sömmering² déjà, il y a plus d'un siècle, en vint à cette conclusion, qu'on ne doit pas évaluer le poids de l'encéphale d'après celui du corps entier, mais d'après l'épaisseur des nerfs.

Cette conclusion et l'analogie, à laquelle les connaissances

¹ Parerga et Paralipomena. Leipzig. Edition Reclam., t. II, 393.

² De basi encephali et originibus nervorum cranio egredientium libri. V. Göttingen, 1778, p. 17.

actuelles sur la structure du système nerveux central me paraissent devoir conduire nécessairement, demandent à être précisées et motivées.

Les recherches d'anatomie comparée et d'embryologie nous ont révélé que le système nerveux est formé primitivement d'unités se succédant sous forme de segments. On peut les qualifier comme unités sensori-motrices. A la suite de ce fait les nerfs sensitifs de chaque partie du corps pénètrent aussi dans la moelle épinière des mammifères près du point où sortent les nerfs, qui commandent les mouvements de la partie, et les impulsions arrivant par certaines fibres sensitives sont renvoyées en premier lieu aux muscles de la même partie. Cela prouve que certaines fibres nerveuses centripètes voisines — émanations de neurones sensitifs, si l'on veut — se mettent en connexion dans la moelle épinière avec certains neurones moteurs voisins et ainsi appartiennent à des cellules musculaires déterminées. Plusieurs de ces unités sensori-motrices ou arcs réflexes primaires, appartenant à divers segments, sont en connexions par les longs prolongements des cellules d'association, et de cette manière des combinaisons motrices plus parfaites sont rendues possibles.

Des coordinations encore plus compliquées et une efficacité plus grande des mouvements résultent d'une union semblable des appareils sensori-moteurs qui ont leurs organes terminaux placés au crâne dans les organes de sens supérieurs, avec des arcs réflexes primaires du sens dont le siège principal est la peau. Car, ainsi les muscles se trouvent sous l'influence combinée de plus d'un sens.

Sur les arcs sensori-moteurs primaires se développent les arcs sensori-moteurs secondaires, qui ont leurs sommets dans les centres de l'écorce cérébrale. Les impulsions conduites par voie des nerfs centripètes peuvent arriver aux centres des nerfs centrifuges de la moelle non seulement directement, mais aussi par l'intermédiaire des cellules plus haut placées de l'écorce cérébrale ; par là l'acte est devenu conscient. A mesure que le mammifère atteint un plus haut degré de développement, il s'est formé des arcs sensori-moteurs secondaires de plus en plus nombreux. C'est pour quoi l'on trouve que les faisceaux pyramidaux, qui mettent en relations les cellules efférentes (motrices) de l'écorce cérébrale avec les centres inférieurs du système nerveux, sont chez l'homme proportionnellement plus larges que chez les animaux inférieurs.

Les centres des appareils sensori-moteurs secondaires forment dans l'écorce du cerveau des zones de projection, ainsi nommées : la zone tactile-motrice, la zone visuelle, la zone auditive et la zone olfactive.

La structure sensori-motrice primitive est dans les appareils secondaires des sens supérieurs très obscurcie par cela que leur partie centripète a gagné une plus grande importance en comparaison de la partie centrifuge, que ce n'est le cas avec les appareils sensori-moteurs du sens tactile. Mais que l'organisation primitive des zones cérébrales sensorielles est la même que celle des appareils sensori-moteurs primaires cela est prouvé par là que la réaction motrice directe, qui suit l'excitation d'une de ces zones, s'effectue dans les muscles qui sont en relation avec l'organe du sens en question. Par excitation de la zone optique Ferrier vit se mouvoir chez les singes et les chiens les globes oculaires, et quelquefois la pupille se rétrécir ; par excitation de la zone acoustique les oreilles se mouvoir. Toutefois, la masse musculaire qui a sa surface sensible principale dans la peau est en comparaison des muscles des autres surfaces sensorielles très grande et très différenciée. D'où il résulte qu'aussi sa localisation dans le cerveau est d'autant plus différenciée, que l'on a appris à connaître en premier lieu la réaction motrice de la zone en question et que l'on a qualifié jadis, à dater des expériences de Fritsch et Hitzig, cette zone comme « zone motrice ». H. Munk a ensuite démontré que la projection centrale de la périphérie sensitive et motrice s'y combinent.

Tant la périphérie motrice que la sensitive sont représentées dans les grands hémisphères d'une manière très localisée. A chaque point de la périphérie correspond un point du centre dans l'écorce grise du cerveau. Pour la périphérie motrice cela pouvait seulement être démontré, pour les raisons indiquées, de la zone tactile et sa partie motrice, qui embrasse presque tous les muscles du corps. Beevor et Horsley virent chez des singes se succéder dans l'écorce les centres pour l'épaule, le coude, le poignet, les doigts et le pouce, et aussi pour la hanche, le genou, le pied et les orteils, dans le même ordre que ces parties se suivent à la périphérie dans les membres. Même pour les fléchisseurs et les extenseurs ils constataient une localisation distincte.

Pour la périphérie sensorielle on a pu démontrer que, en premier lieu à chaque sens correspond une certaine partie de la surface du cerveau, qui est analogue chez différents animaux

examinés à ce sujet. Mais plus loin on a aussi prouvé que les parties sensibles des membres antérieurs et postérieurs, du tronc, de la nuque et de la tête ont leur localisation représentée dans la zone sensitive. Ce qui est encore plus important c'est que H. Munk a pu démontrer que chaque point de la rétine est en relation avec un point déterminé de l'écorce cérébrale.

On comprend donc aisément que l'étendue de la zone de projection correspondante doit augmenter avec la différenciation plus élevée de chaque organe de sens, et pourquoi celle d'une si petite surface de perception que la rétine n'a pas une étendue beaucoup inférieure à celle du sens tactile, qui s'étend à toute la surface du corps et qui a en outre encore à l'intérieur des surfaces importantes d'extension. Suivant les calculs de Stilling, chez l'homme environ un demi million de fibres nerveuses sensibles entrent dans la moelle épinière, mais le nombre de fibres nerveuses, dont le nerf optique est composé, est évalué par Salzer à peu près au même nombre.

C'est dans les centres qui constituent les zones de projection que réside le pouvoir de l'aperception. La zone tactilomotrice acquiert ainsi, d'après Munk, la signification de régler et de perfectionner les mouvements, de rendre leur efficacité encore plus parfaite. Du moins cela paraît résulter des expériences faites chez les singes et les chiens ainsi que des observations pathologiques chez l'homme. Lorsque chez l'homme, par lésion, une certaine partie de la zone tactilomotrice (le centre des circonvolutions centrales) est mise hors de fonction, les mouvements réflexes et automatiques du bras peuvent persister, mais le mouvement volontaire est devenu impossible, car la sensibilité est presque entièrement abolie dans le membre. Le mouvement volontaire ne peut s'effectuer que par le manque d'aperception du mouvement; aucune impulsion n'atteint plus l'écorce cérébrale, ni celles qui partent de la peau, ni celles qui proviennent du mouvement réflexe dans les tendons et les ligaments, et par là aucun mouvement volontaire ne se produit plus. Donc aussi, dans les appareils sensori-moteurs secondaires la sensibilité est intimement liée à la motilité.

Sur les appareils sensori-moteurs secondaires se développent enfin, entre les différentes zones sensorielles, chez les mammifères supérieurs, comme arcs réflexes de l'ordre le plus élevé, les appareils d'association tertiaires, les centres d'association de

Flechsig. D'après Flechsig ils manquent complètement chez les rongeurs, et sont encore peu développés chez les carnivores, mais atteignent chez les singes la même étendue que les centres sensoriels; chez l'homme cependant l'écorce grise est composé pour 2/3 de centres d'association¹. Par le fait qu'ainsi les perceptions de divers sens peuvent s'associer, le cerveau obtient enfin comme organe sa plus haute signification fonctionnelle.

Ces connaissances acquises sur la structure et les fonctions de la partie la plus différenciée et la plus étendue de l'encéphale, le cerveau, ainsi que de la partie la plus inférieure et la plus primitive, la moelle épinière, rendent le fait probable que les parties de l'encéphale dont la structure et la fonction sont encore moins connues, sont aussi construites suivant le même type. Nous pouvons considérer l'encéphale comme formé d'unités, plus complexes chez les animaux supérieurs, moins complexes chez ceux qui se trouvent à un degré plus bas de développement phylogénétique, plus nombreuses chez les animaux de grande taille, moins nombreuses chez les animaux de petite dimension. Nous avons appris à connaître la fonction comme intimement liée à la structure de l'organe central, gagnant en perfection à mesure que l'organe devient plus complexe, de sorte que nous pouvons admettre aussi une structure identique là où nous observons une très grande analogie, même dans les fines nuances de la fonction. Les animaux dont les fonctions psychiques présentent une si grande analogie comme cela se voit, par exemple, dans la famille des chats, doivent aussi s'accorder à ce point dans la structure intime de leur système nerveux central, que nous pouvons, pour les considérations, qui forment le sujet de cet article, les considérer comme équivalents.

Chez les animaux qui sont de la même taille, la quantité de l'encéphale dépend donc du degré de la complexité qu'il a atteint. La masse et le poids de l'encéphale augmentent dans une proportion égale à celle de sa complexité, car continuellement des arcs réflexes secondaires sont superposés aux primaires et enfin des tertiaires aux secondaires. Ce qui par conséquent augmente c'est la *céphalisation* du système nerveux central, tant en qualité qu'en quantité. Toutefois nous ne pouvons encore exprimer en quelque sorte en chiffres que la *céphalisation* quantitative.

¹ P. Flechsig, *Gehirn und Seele*, 2^e Ausgabe, Leipzig 1896, p. 23 et 84.

On avait d'abord tenté cela par la comparaison du poids ou de la largeur de l'encéphale avec celui ou celle de la moelle épinière. L'homme, dont le poids de la moelle épinière n'atteint pas celui de cet organe chez les grands mammifères, n'est pourtant dépassé dans le poids de l'encéphale que par quelques-uns des plus grands. L'encéphale pèse chez l'homme 50 fois, chez le chien et le chat 3 à 4 fois, chez le cheval 2 fois $1/2$ et chez le lapin 2 fois autant que la moelle épinière¹. La moelle allongée mesure à sa base, chez l'homme seulement $1/7$, chez le cheval, le bœuf, le mouton, le cerf, le cochon, le chien, le chat et le lapin $1/3$ ou peu moins de la largeur de l'encéphale².

Ensuite, comme nous l'avons déjà fait remarquer, Sömmering a pensé le premier à mesurer la céphalisation du système nerveux central par la grosseur relative des nerfs, en d'autres termes, par le nombre relatif des fibres nerveuses qui sont en relation avec l'encéphale. Quant aux nombre des fibres nerveuses, ou à l'épaisseur des nerfs chez les différents animaux, les données voulues font presque totalement défaut. On pourrait arriver en quelque sorte à juger de ces rapports par la comparaison des éléments musculaires d'animaux de taille différente mais appartenant à un même groupe naturel. La plupart des fibres musculaires striées ne sont pourvues que d'une seule fibre nerveuse motrice. Or comme chez des animaux semblables, mais de grandeur très différente, les masses des muscles analogues sont dans le même rapport que le poids du corps, on pourrait juger le nombre relatif de leurs éléments musculaires, ainsi que des fibres nerveuses motrices, d'après le volume, donc d'après la longueur et l'épaisseur des fibres musculaires chez les animaux comparés. Les rares faits acquis, à ma connaissance, concernant les dimensions des fibres musculaires semblent en harmonie avec cette supposition, que le nombre des fibres nerveuses motrices augmente dans une mesure moindre que la masse des muscles, et par conséquent que le poids du corps. Les cellules musculaires striées paraissent être plus longues et plus épaisses chez les grands que chez les petits animaux congénères. Chez la souris les éléments musculaires

¹ Bischoff, Das Hirngewicht des Menschen, p. 37. Donaldson, The growth of the brain, p. 191. Ranke, Corresp. Blatt der deutsch. anthrop. Gesellsch. N° 10, 1895 Table I.

² Cuvier, *Leçons d'anatomie comparée*, 9^e leçon.

striés ont 3 à 24 millimètres de long et chez le lapin 60 à 75 millimètres, chez le mouton 20 à 35 millimètres et chez le bœuf 80 à 100 millimètres¹. L'épaisseur varie chez la souris de 0.0038 à 0.0798 millimètres², tandis que les fibres musculaires de l'homme, avec une longueur de 53 à 98 millimètres, ont une épaisseur de 0.011 de 0.072 millimètres³. Il se pourrait donc bien que le nombre des fibres nerveuses motrices augmente avec la section, non avec le volume du muscle, comme déjà Brandt, se basant sur la thèse, prouvée insoutenable, de Kölliker, que les fibres musculaires striées sont toujours aussi longues que le muscle tout entier, l'avait supposé.

Pour deux espèces d'animaux intimement apparentés et de même forme, mais de grandeur très différente, on peut à peu près évaluer le nombre relatif de leurs fibres nerveuses sensitives d'après la grandeur des surfaces sensorielles, et celles-ci doivent en quelque sorte être jugées d'après la grandeur de la surface du corps, sans cependant, comme il est déjà dit, lui être proportionnelles. Qu'il puisse être question d'une surface sensorielle, d'une différenciation non égale chez les différents animaux, cela s'entend facilement pour la peau; mais les terminaisons périphériques des nerfs sensitifs internes sont également étendues en surfaces, dans les muqueuses, les séreuses, les aponévroses, les ligaments. Les nerfs olfactifs et auditifs sont également déployés dans les muqueuses. C'est dans les membranes du Labyrinthe que s'étendent les appareils terminaux périphériques du nerf auditif. La rétine est une membrane.

En comparant de plus près les surfaces sensorielles avec la surface générale, l'on a depuis longtemps trouvé que pour la surface sensorielle de l'œil, il n'existe certainement pas un rapport proportionné à la surface générale. Haller savait déjà que les petits animaux ont proportionnellement de plus grands yeux que les grands; cela se remarque le mieux en comparant des animaux intimement apparentés, comme le chat, le lynx et le lion⁴. C'est à ce point que la grandeur linéaire des

¹ R. Mayeda in Zeitschrift für Biologie. Bd. 27, 1890, p. 149.

² W. Félix, Die Länge der Muskelfaser bei dem Menschen und einigen Säugethieren, Würzburg. 1887, p. 281.

³ Vierordt, Daten und Tabellen für Mediciner 2. Aufl. Jena, 1893, p. 63.

⁴ R. Leuckart, Organologie des Auges. Handbuch der gesammten Augenheilkunde von Gräfe und Sämisch. Bd. II, cap. VII, p. 181.

images sur la rétine est chez le lion seulement de 1.67 fois, et la surface de ces images 2.8 fois aussi grande que chez le chat ¹. Le poids du corps du lion est à peu près 36 fois celui du chat, dont on peut déduire que la surface du corps du lion est environ égale à 11 fois celle du chat. On sait de plus que les éléments pour la perception de la forme, les bâtonnets de la rétine, ont chez la plupart des mammifères la même grosseur, d'où il s'en suit que par millimètre carré, sur la même surface de membrane rétinienne il y en a toujours à peu près le même nombre ², chez le chat comme chez le lion.

Si chez ces animaux la surface de la membrane rétinienne était en proportion de la surface du corps, le chat verrait un même objet aussi clairement à la distance de 1 m. que le lion le voit à $\sqrt{11} = 3.3$ m. Mais parce que chez le chat la rétine est relativement environ 4 fois plus grande, l'acuité visuelle de cet animal peut déjà être égale à celle du lion, si les objets sont de 1.67 fois plus rapprochés de lui que du lion. Le chat voit, par cet agrandissement de son œil, les objets aussi clairement à une double distance de celle qu'il les verrait sans agrandissement de son œil, ou n'a qu'à les approcher de la moitié.

En règle générale, chez tous les vertébrés, les petites espèces ont des yeux relativement plus grands que les grandes espèces apparentées. Les images de la rétine de la baleine géante (*Balaenoptera sibbaldi*) sont linéairement seulement $2\frac{1}{2}$ plus grandes que celles de la rétine du marsouin (*Phocaena communis*), tandis que les dimensions linéaires de leurs corps sont en proportion de 10 à 20 pour 1. Les images sur la rétine de l'orfraie ou aigle pêcheur sont à peine $1\frac{2}{3}$ aussi longues et larges que celles de la crécerelle, tandis que les dimensions linéaires du corps de l'orfraie sont 3 à 4 fois plus grandes que celles de la crécerelle ³. Emmermann a trouvé chez le cheval, le bœuf, le mouton, le porc, le chat, et le lapin que, *sans exception*, les plus petits animaux de la même espèce ont relativement les plus grands yeux ⁴.

¹ L. Matthiessen, Die neueren Fortschritte in unserer Kenntnis von dem optischen Bau des Auges der Wirbeltiere. Hamburg und Leipzig, 1891, p. 62.

² R. Leuckart, *Ibid.* p. 249.

³ Leuckart et Matthiessen, *ll. cc.* — Par *Delphinus communis*, sans doute est désigné le marsouin (*Phocaena communis*) que l'on plaçait autrefois dans le genre *Delphinus*.

⁴ *Zeitschrift für vergleichende Augenheilkunde von Berlin und Eversbuch*, IV. Wiesbaden, 1886.

Il est également presque certain que, en général, chez les petits animaux la peau contient par unité de surface considérablement plus de terminaisons périphériques de fibres nerveuses sensitives que chez des animaux plus grands et qu'ainsi la surface sensorielle du sens tactile est plus serrée chez les petits animaux. L'animal veut-il dans ses rapports avec le monde extérieur employer divers sens combinés, cela ne peut pas être autrement; un sens ne doit pas rester en arrière en acuité de sensation de l'autre. Des objets, rapprochés de l'œil à ce point qu'ils peuvent venir en contact avec le corps, le chat observera, avec son œil relativement plus grand des détails linéaires qui ont seulement la moitié des dimensions de ceux que le lion peut dans ce cas observer. Le chat a à faire, aussi bien de près que de loin, avec des objets plus petits que le lion, qu'il ne doit pas moins bien pouvoir palper que les voir. Mais l'ouïe aussi doit gagner en acuité, pour rendre l'accord avec les autres sens possible; par agrandissement de la surface sensorielle dans l'oreille, les ondes sonores trouvent une face d'appui plus étendue et des sons moins intenses peuvent être sentis de cette manière. Par extension de la muqueuse olfactive, une plus grande quantité de gaz et de vapeurs peuvent venir en même temps en contact avec elle. Mais concernant l'agrandissement relatif de ces deux derniers sens il n'existe pas de données.

En tout cas il se trouve que la zone optique de l'écorce cérébrale n'est pas plus développée chez les petits animaux que chez les grands, mais tout à fait dans la même proportion que la zone tactile et la zone auditive; comme par exemple chez le chat commun, le chat jaune des forêts de Sumatra (*Felis temminckii*) et le tigre, animaux apparentés mais formant une série quant à la grandeur du corps.

Tout de même par cette influence généralement chez les petits animaux l'encéphale s'agrandit d'une manière importante. On peut démontrer la constance de ce facteur, par lequel, chez des animaux de même groupe naturel, le poids de l'encéphale augmente en beaucoup plus faible raison que la surface du corps, plus loin encore. Que les organes des sens chez les petits animaux sont faits pour apercevoir à des distances relativement plus grandes et en même temps pour des objets plus petits, que ces petits animaux ont en comparaison de leur taille un champ d'observation plus étendu que les animaux de grande taille, appartenants au

même groupe naturel, cela est indubitablement lié à ce qu'ils ont besoin d'un plus grand champ d'activité pour pouvoir satisfaire aux besoins de leur échange de matière, qui est tant plus forte. Chez le chat, celle-ci est *par unité de surface de corps* environ aussi considérable que chez le lion. Comme le grand animal pèse 36 fois autant que le petit animal, mais présente seulement une surface de corps 11 fois aussi grande, l'échange de matière chez le chat est 3.3 aussi considérable par unité de poids que chez le lion. La quantité de travail musculaire que l'animal doit faire est calculée dans la même proportion et suivant celui-ci les organes des sens, avec leurs terminaisons centrales dans l'encéphale, sont disposés. Généralement il semble par conséquent admissible que le facteur de la densité des terminaisons sensitives dans les surfaces de sensation chez les grands et les petits animaux d'un même groupe naturel présente une valeur constante.

Cette conclusion peut-être motivée de la manière suivante.

Les dimensions des objets, auxquels chaque animal a à faire, sont en proportion de celles de son corps. Les objets du lion sont donc en moyenne 3.3 fois plus longs et plus larges, 11 fois plus grands en surface, 36 fois plus lourds que ceux du chat. Si les deux animaux touchent maintenant leur objet, par exemple avec la patte, il se trouve à une distance 3.3 fois plus grande de l'œil du lion que de celui du chat. Mais il a aussi une surface 3.3 fois plus grande, l'intensité de l'image rétinienne est donc égale chez les deux animaux, dont les yeux sont uniformes. Chez le lion 2.8 fois autant de fibres nerveuses optiques sont influencées par cette image que chez le chat. En supposant qu'il n'existe pas de différence qualitative dans les nerfs chez ces animaux intimement apparentés, il faudra, pour que le même rapport entre les incitations reçues d'un même objet dans les différents sens reste conservé — comme il convient chez des animaux intimement apparentés — que 2.8 fois autant de nerfs tactiles soient influencés chez le chat. Mais comme la surface tactile du lion est 11 fois plus grande que celle du chat, la densité des terminaisons nerveuses de la surface tactile peut n'être environ que $\frac{2.8}{11} = \frac{4}{4}$ de celle du chat. Et par ce que, *généralement*, des espèces plus petites d'animaux vertébrés ont les yeux plus grands que des espèces plus grandes intimement apparentées, les terminaisons nerveuses doivent aussi, *généralement*, se distribuer d'une manière plus compacte dans la peau.

Cela est d'accord avec la manière dont le système musculaire fonctionne. La force musculaire chez des animaux intimement apparentés est, en rapport avec le poids du corps, d'autant plus petite que l'animal est plus grand, sans que l'on doive supposer quelque différence qualitative dans les muscles. Elle est tout à fait indépendante de la longueur, mais au contraire, comme l'on sait, proportionnée à la section du muscle, donc chez le lion 11 fois aussi grande que chez le chat. Notons que cette force 11 fois plus grande a à déplacer un poids 36 fois plus considérable, ce qui provient de ce que les parties du corps du lion sont d'autant plus lourdes, ainsi que les objets auxquels il a à faire. Par suite de cette plus grande charge, le muscle ne peut se contracter que plus lentement. D'où les mouvements chez les grands animaux sont plus lents que chez les petits. C'est un fait à observer généralement que les petits animaux sont plus agiles dans leurs mouvements, que dans la locomotion leurs membres se remuent plus lestement que chez les grands. Les pas du tigre, marchant à son aise, sont beaucoup moins agiles que ceux du chat, lorsque celui-ci se déplace de la même manière. Si les membres de la souris ne faisaient, dans un temps égal, plus de mouvements que ceux du cheval, sa locomotion ressemblerait, dit Plateau, à celle d'une tortue. C'est à cette faculté que les petits animaux doivent de ne pas trop être dépassés en vitesse absolue de locomotion par les grands, que par exemple le renard et le lièvre ne courent pas moins vite que le cheval, et que des chiens peuvent attrapper un cerf. Tous les petits animaux répètent leurs mouvements dans un rythme plus rapide que les animaux plus grands, et l'influence défavorable de leurs faibles dimensions corporelles, sur la vitesse absolue de la locomotion, est en grande partie compensée de cette manière.

C'est ainsi que l'observation directe nous l'apprend et l'on peut démontrer, que la raison de ce phénomène admirable se trouve dans de simples rapports mathématiques. Si, de deux animaux apparentés et de forme très semblable, l'un grand et l'autre petit, L et l sont les dimensions linéaires, M et m les masses, V et v les vitesses de la locomotion (c'est-à-dire les distances parcourues par les parties analogues des corps dans l'unité de temps), F et f les forces musculaires, nous avons

$$\frac{F \cdot L}{f \cdot l} = \frac{M \cdot V^2}{m \cdot v^2}$$

Les forces musculaires se rapportent chez des animaux de même forme et intimement apparentés assez exactement comme les sections des muscles, et les masses comme les volumes. On peut donc aussi mettre

$$\frac{L^2}{l^2} \cdot \frac{L}{l} = \frac{L^3}{l^3} \cdot \frac{V^2}{v^2}$$

D'où il suit

$$V = v$$

Le petit animal parcourt donc (dans la supposition de ressemblance parfaite, et en admettant que les forces se rapportent exactement comme les sections dans les muscles analogues) le même chemin dans le même temps que le grand animal. Les mouvements élémentaires des parties correspondantes du corps, doivent en conséquence chez les animaux plus petits se répéter plus rapidement, et les muscles correspondants se contracter dans un temps plus court. Pour chaque mouvement, c'est-à-dire pour chaque contraction continue ou naturelle d'une fibre musculaire, un animal plus grand (quand on ne suppose aucune différence qualitative dans les nerfs) ne dispose pas d'une impulsion nerveuse plus forte qu'un plus petit animal. Dans les deux cas une dose égale doit affluer aussi pour exciter la contraction, et par conséquent les contractions singulières, dont se compose la contraction continue du mouvement naturelle, devront être également nombreuses. Pour que la contraction continue soit pourtant de plus courte durée chez le petit animal, ses fibres musculaires doivent être plus petites et le nombre relatif de ces fibres et des fibres nerveuses être λ fois plus grand, si λ est le rapport entre les dimensions linéaires des animaux. Plus il y a de fibres musculaires et nerveuses, plus il y a de points d'excitation, plus nombreuses sont les explosions d'énergie moléculaire dans la substance du muscle pendant le même temps, et d'autant plus rapide est la contraction du muscle. Chez l'animal plus grand l'énergie du muscle à l'état potentiel, mise en liberté par l'excitation nerveuse, doit se développer plus lentement. Ce n'est possible que parce que le muscle est composé de fibres musculaires plus grandes, et qu'il reçoit par conséquent, en proportion de son volume, moins de fibres nerveuses. Car l'onde de contraction parallèle, dans chaque fibre musculaire, du point d'innervation, exige alors plus de temps pour la parcourir dans toute sa masse. S'il faut considérer actuellement le système nerveux comme un en-

semble d'arcs réflexes, il doit exister, chez les animaux organisés de la même manière, le même rapport entre le nombre des fibres nerveuses motrices et sensitives. La surface cutanée du plus grand animal est λ^2 fois, mais la dimension linéaire du corps n'est que λ fois plus grande que chez l'animal plus petit, par conséquent, les fibres nerveuses tactiles doivent être chez le plus grand animal considérablement moins nombreuses, par unité de surface, que chez le plus petit.

Ainsi l'intensité de l'échange de matière est donc liée avec le poids du cerveau, mais seulement, indirectement et d'une toute autre manière que se le figuraient Brandt et Snell.

Ce facteur de la densité de la surface sensorielle, lequel rend l'encéphale relativement plus grand chez les petits animaux, aussi bien que le facteur agissant en sens inverse, qui s'écoule de l'épaisseur égale de l'écorce cérébrale, sont à considérer en cas comme fonctions mathématiques du poids du corps. En faisant abstraction pour un moment des deux facteurs, ainsi que d'autres influences, tels que la grandeur plus ou moins inégale des cellules ganglionnaires chez des animaux intimement apparentés, mais de grandeurs différentes, nous arrivons à formuler semblable à Snell le problème qui fait le sujet de cet article de la simple manière mathématique suivante.

De deux animaux d'organisation égale et de même forme, a et A , dont les poids de leur corps s et S sont connus, les surfaces se rapportent l'une à l'autre comme $\sqrt[3]{s^2} : \sqrt[3]{S^2}$; car, vu que les animaux comparés sont aussi à peu près conformes dans les parties internes du corps, on peut, sans faire une faute appréciable, établir les volumes en proportion des poids.

Admet-on que le poids du cerveau, chez ces animaux d'organisation également élevée et de forme identique, augmente proportionnellement avec la surface du corps, les poids de leurs encéphales doivent aussi être l'un à l'autre comme $\sqrt[3]{s^2} : \sqrt[3]{S^2}$, donc comme les racines cubiques des carrés des poids des corps. Au lieu de $\sqrt[3]{s^2}$ on peut aussi écrire $s^{2/3}$ ou bien $s^{0.6666...}$.

Suppose-t-on que la quantité de l'encéphale soit en proportion directe de la surface du corps, 0.6666... serait donc le nombre qui, comme exposant, doit être ajouté aux poids de deux ou plusieurs animaux, exprimés par une certaine unité de poids, pour donner le rapport du poids de leurs encéphales. Qualifions ce nombre (correspondant à « l'exposant somatique » de Snell), l'exposant de re-

lation, puisqu'il aide à exprimer l'étendue des relations avec le monde extérieur.

Voudrait-on comparer les poids de l'encéphale d'animaux d'organisation d'un degré différent, la valeur trouvée $s^{0.6666...}$ devrait encore être multipliée pour chaque animal par un facteur qui exprime le degré d'organisation de l'encéphale, la quantité de celui-ci par unité de surface du corps, c'est-à-dire la céphalisation relative de l'animal en question. Ce nombre, correspondant en certaine mesure au facteur psychique de Snell, nous l'appellerons facteur de céphalisation et l'indiquerons par c . Alors le poids de l'encéphale d'un animal, dont le poids du corps est s , serait égal à $c \cdot s^{0.6666...}$. Le chiffre obtenu de telle manière a seulement une signification relative, il donne seulement la quantité relative de l'encéphale chez les animaux comparés.

De deux animaux d'organisation égale et de même forme, dont le poids des corps sont s et S , les poids des encéphales seraient l'un à l'autre en proportion comme $c \cdot s^{0.6666...} : c \cdot S^{0.6666...}$ ou $s^{0.6666...} : S^{0.6666...}$.

Snell pensait que son « exposant somatique » devait avoir une plus grande valeur que 0.6666..., placée entre ce nombre et 1, parce que suivant lui le volume du corps, aussi bien que sa surface, a une influence sur la grandeur de l'encéphale. Cependant par l'influence, dont j'ai parlé plus haut, de la différence en développement des organes de sens entre les grands et les petits animaux, l'exposant devra avoir au contraire une moindre valeur que 0.6666... Cela ressortira des calculs suivants; qu'il soit déjà remarqué ici, que chez les animaux qui diffèrent seulement par la taille, mais pour le reste comparables, toujours les plus petits présentent, par unité de surface du corps, plus d'encéphale que les grands :

le siamang	1.27	autant que l'orang-outan.
l'antilope pygmée	1.37	— le beisa.
le chat	1.51	— le lion.
la souris	1.40	— le rat brun ¹ .

En tout cas la quantité de l'encéphale d'animaux systématiquement égaux, mais différents de grandeur corporelle, est d'une certaine manière en rapport avec la grandeur du corps, que l'on peut exprimer par le poids. De quelle manière, l'exposant de relation à chercher nous l'apprendra.

¹ Ces nombres sont calculés d'après la formule $c = \frac{e}{s^{0.6666...}}$.

Pour trouver l'exposant de relation il est nécessaire de connaître de deux animaux adultes, semblables dans le degré de céphalisation de leur système nerveux central et de même forme, le poids du corps et le poids de l'encéphale. Soit e (encephalon) le poids de l'encéphale, s (soma) le poids du corps du plus petit, et E le poids de l'encéphale, S le poids du corps du plus grand, r l'exposant de relation, et c pour tous deux le même facteur de céphalisation. On a alors les rapports suivants :

$$\begin{aligned} E : e &= c \cdot S^r : c \cdot s^r \\ E : e &= S^r : s^r \\ \left(\frac{S}{s}\right)^r &= \frac{E}{e} \\ r (\log S - \log s) &= \log E - \log e \\ r &= \frac{\log E - \log e}{\log S - \log s} \end{aligned}$$

Pour l'exposant de relation r on devra trouver, par le développement plus considérable et la densité plus grande de la surface sensorielle chez les petits animaux, ainsi qu'il est mentionné plus haut, en général une valeur en-dessous de 0.6666... Le facteur qui résulte de la persistance de l'état mince de l'écorce cérébrale, agit cependant dans une forte mesure contre ce facteur de la densité de la surface sensorielle. La surface sensorielle du chat est probablement environ quatre fois aussi dense que celle du lion, ce qui n'empêche pas que le chat n'a en proportion de la surface de son corps qu'une fois et demi autant d'encéphale que le lion. Il y a donc une compensation pour l'encéphale du plus grand animal, par laquelle l'influence de son nombre relativement moindre des unités senso-motrices, est en partie effacée. Cette compensation ne peut-être trouvée que dans l'allongement des voies de conduction (et l'épaississement de leurs gaines médullaires) qui composent la substance blanche du cerveau. Il me semble qu'on ne puisse expliquer d'aucune autre manière comment, malgré l'augmentation beaucoup plus considérable du nombre relatif des éléments sensitifs du chat, le poids de son encéphale ne peut croître qu'une fois et demi.

Seulement pour des mammifères chez lesquels les deux influences sont compensées à peu près l'une par l'autre, on devra trouver l'exposant de relation environ égal à 0.6666...; pour la plupart des mammifères, on devra trouver une valeur inférieure

à ce nombre. Mais comme les deux facteurs en question, agissant en sens contraire, dépendent également de la grandeur du corps, les chiffres trouvés par comparaison d'animaux semblables de chaque groupe doivent être à peu près identiques, si toutefois les idées sur la structure du système nerveux suivies dans ce travail sont justes.

On peut, avec l'aide des chiffres communiqués par Weber et en partie empruntés à d'autres, et par quelques nouvelles déterminations de poids, prouver d'une manière frappante la justesse de ces conclusions, résultant comme de soi de nos connaissances actuelles sur le système nerveux central.

Parmi les séries des pesées communiquées par Weber, j'ai choisi chaque fois deux espèces de différents groupes, en faisant bien attention à ce qu'elle soient autant que possible semblables en forme du corps et en organisation de l'encéphale, mais très différentes en taille. Par une différence considérable dans le poids du corps, des variations individuelles et autres déviations des chiffres qui, pour l'espèce en question, peuvent être considérées comme normales, ont moins d'influence sur les résultats de la comparaison. Les animaux comparés doivent surtout être entièrement adultes et représenter la taille et le poids normaux pour leur espèce. Pour le reste, je ne me suis laissé conduire par rien dans ce choix. Seulement 12 espèces ont été trouvées aptes pour la comparaison. La plupart des animaux énumérés ne sont pas adultes, ou n'ont pas le poids du corps qui, pour l'espèce, est à considérer comme normal, d'après des indications données ailleurs ou des observations personnelles. Aussi, dans chaque groupe d'animaux très rapprochés on ne peut que rarement former des couples pour la comparaison. Ces 12 espèces (table I), rendaient 7 comparaisons possible et par conséquent l'exposant de relation r pouvait être calculé 7 fois (table II). C'est certes une surprenante et belle confirmation de la justesse de nos idées actuelles sur l'organisation du système nerveux, que, chaque fois, des données si différentes conduisaient au résultat qui pouvait être attendu d'après ces idées. Toujours la valeur calculée pour r se trouvait inférieure, mais pas trop, à 0.6666.

C'est donc vraiment l'étendue et la densité de la surface sensorielle qui détermine la quantité de l'encéphale chez les animaux d'organisation égale.

TABLE I ¹⁾.

	Longueur du corps (de la base du nez à l'anus). (en c. M.)	POIDS (en grammes)		POIDS relatif de l'encéphale.	
		du corps	de l'encéphale		
1. <i>Simia satyrus</i> L. ♂	140	73500	400	1/183	(Longueur: vertex—plante du pied).
2. <i>Hylobates syndactylus</i> Desm. ♀ . . .	62.5	9500	130	1/73	
3. <i>Hylobates leuciscus</i> Kuhl ♀ . . .	52	6250	94.5	1/66	
4. <i>Oryx beisa</i> Rüpp. ♂	177	107000	280	1/382	
5. <i>Cephalophus maxwelli</i> H. Sm. . . .	60—68	3357	38	1/88	Moyennes de 2 indiv. ♀ et 1 ♂.
6. <i>Felis leo</i> L. ♂ . . .	182	119500	219	1/546	
7. <i>Felis concolor</i> L. ♂	140	44000	137.5	1/320	
8. <i>Felis domestica</i> Gm. ♂ . . .	51—59	3300	31	1/106	Moyennes de 5 indiv.
9. <i>Mus decumanus</i> Pal-las ♂ . . .	26—27	448	2.36	1/190	Moyennes de 3 indiv.
10. <i>Mus musculus</i> L. ♀	9.5	21	0.43	1/49	
11. <i>Sciurus bicolor</i> Sparrm. ♂ . . .	40	1400	12	1/116	
12. <i>Sciurus vulgaris</i> L. ♀ . . .	—	389	6	1/65	

¹⁾ Toutes ces données sont communiquées par M. Weber (l. c.), n° 1, d'après Deniker et Boulart in Nouv. Arch. du Muséum, 3^e sér. Tome VII, 1895, p. 32 et 55 n° 41, d'après Kohlbrugge in Natuurk. Tijdschr. v. Ned.-Indië. Deel 55 1896, p. 37.

TABLE II.

ANIMAUX COMPARÉS	Exposant de relation
<i>Simia satyrus</i> et <i>Hylobates syndactylus</i>	0.5493
<i>Simia satyrus</i> et <i>Hylobates leuciscus</i>	0.5854
<i>Oryx beisa</i> et <i>Cephalophus maxwelli</i>	0.5769
<i>Felis concolor</i> et <i>Felis domestica</i>	0.5751
<i>Felis leo</i> et <i>Felis domestica</i>	0.5446
<i>Mus decumanus</i> et <i>Mus musculus</i>	0.5564
<i>Sciurus bicolor</i> et <i>Sciurus vulgaris</i>	0.5412
Moyenne	0.5613

On trouve donc que la moyenne de c n'est pas très différente de $\frac{e}{s^{0.56}}$, qui est environ égal à $\frac{e}{s^{\frac{2}{3}}}$ ou $\frac{e}{s^{\frac{3}{9}} - s^{\frac{1}{9}}}$

Pose-t-on $c = \delta \frac{e}{s^{\frac{2}{3}}}$, alors δ — le facteur dans lequel tout est

renfermé, par quoi c s'écarte de la simple proportion entre le poids de l'encéphale et la surface du corps — est environ égal à $\frac{1}{s^{\frac{1}{9}}}$, c'est-à-dire proportionnel avec la racine cubique de la dimension linéaire (du radius) du corps de l'animal.

Chez quelques animaux inférieurement organisés et petits, l'influence des circonvolutions sur le poids de l'encéphale n'existe pas. Ainsi, le cerveau chez les plus grandes chauve-souris vivantes en Europe est aussi lisse que chez les plus petites. L'augmentation relative de la matière blanche chez les espèces plus grandes

est donc plus considérable que dans les cerveaux où il y a plissement de l'écorce. Quoique les plus grandes espèces soient encore très petites, elles atteignent cependant plus que quatre fois le poids du corps des plus petites espèces. Tous se trouvent à un très bas degré d'organisation de l'encéphale, et sont dans chaque rapport très rapprochées entre eux. Par là qu'ils ne s'écartent pas trop par la grandeur du corps, mais surtout par le très peu de développement de leur sens visuel, le facteur de la différence de densité et d'étendue de la surface sensorielle est plus petit que d'ordinaire. Leur sens principal est le sens tactile, dans le développement duquel ils paraissent dépasser tous les autres mammifères. Ils l'emploient pourtant d'une manière toute particulière, non comme sens du toucher proprement dit, et l'on peut admettre que dans le développement relatif de ce sens chez les différentes espèces, qui se ressemblent beaucoup dans leur manière de vivre, dont la forme du corps est très semblable, et qui sont toutes petites, il n'existe pas de différence notable. Les animaux ayant servi pour la comparaison ont été pris dans les carrières souterraines de la Montagne de Saint-Pierre, près Maastricht, les uns près des autres dans un demi sommeil hivernal, vers la fin du mois de décembre 1896, et tués bientôt après, cependant ils ne purent être examinés que 12 heures plus tard, mais entre-temps ils furent conservés dans une température de 0° à 2° C. Chez aucun d'entre eux l'intestin ne paraissait contenir de restes de nourriture. Quatre animaux, bien adultes d'après les dents et les extrémités des os longs, furent choisis, l'état de nutrition de leur corps, la quantité relative de leur graisse paraissant très bien d'accord. A cause de la petite dimension des encéphales, la détermination du poids demandait des précautions particulières. Ils furent extraits soigneusement du crâne dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau, aussi vite que possible, et séparés, tous de la même manière, de la moelle épinière près du grand trou occipital. Après enlèvement de la dure-mère chaque encéphale fut de suite mis entre deux verres de montre, et pesés sur une bonne balance à milligrammes. Des déterminations du poids-contrôle montraient, que même à découvert et pendant un temps beaucoup plus long que n'avait duré l'extraction du crâne, aucune perte sensible d'humidité n'avait lieu dans la chambre saturée de vapeur d'eau. Des mesures prises des animaux employés, est donné seulement ici la longueur de l'avant-bras; la longueur du corps, la largeur

des ailes étendues, etc., sont chez d'aussi petits animaux des mesures peu certaines.

TABLE III.

	Longueur du cubitus, en c. M.	POIDS (en grammes)		POIDS relatif de l'encé- phale.	EXPOSANT DE RELATION
		du corps	de l'en- céphale.		
<i>Vespertilio murinus</i> Schreber ♀	65	33.3	0.445	1/75	0.6656
<i>Vespertilio mystacinus</i> Leisler ♂	34	6.5	0.150	1/42	
<i>Vespertilio mystacinus</i> Leisler ♀	36	6.5	0.150	1/42	
<i>Rhinolophus ferrum equinum</i> Schreber ♀	64	23.5	0.350	1/67	0.6593

Les chiffres calculés pour l'exposant relatif sont si rapprochés de la valeur 0.6666., que r obtiendrait si le poids de l'encéphale se rapportait comme les surfaces du corps, qu'il paraît déjà démontré par ces deux comparaisons, que réellement ici les pré-nommés facteurs, agissant dans un sens contraire, suppriment l'un l'autre, que c'est aussi réellement le développement différent des éléments sensoriels, en quelque sorte compensé par la différence dans la quantité relative du cerveau en substance blanche, qui, dans les sept autres comparaisons donnait des chiffres toujours moindres comme résultat.

Par introduction de l'exposant relatif r , ainsi trouvé, dans la comparaison

$$e = c. s^r \quad \text{ou} \quad c = \frac{e}{s^r}$$

on peut maintenant calculer aussi c , le facteur de céphalisation relatif (table IV). Proprement on devrait pour certains animaux toujours employer la valeur de r trouvée pour ces mêmes animaux. C'est pourtant encore rarement faisable, mais la faute résultant de l'emploi de la valeur moyenne trouvée 0.5613, n'est pas considérable, parce que r est en général peu variable — ou du moins on

ne veut qu'une évaluation approximative de la céphalisation relative.

En harmonie avec l'idée que Snell se faisait de « l'exposant somatique », comme étant déterminé par l'échange de matière, il pensait que cet exposant chez tous les animaux à sang chaud pourrait être accepté comme égal. Ainsi qu'il a déjà paru et qu'il paraîtra encore dans la suite, et aussi comme il faut déduire de la signification de cet exposant, ce n'est certainement pas le cas.

On commettrait certainement des fautes plus importantes, lorsqu'on désirerait considérer le facteur de céphalisation ainsi trouvé comme une mesure du degré de l'organisation réelle de l'encéphale (donc avec Snell comme « facteur psychique »). Les encéphales d'animaux qui appartiennent à des groupes naturels différents ne sont pas de même valeur. Ils sont formés de parties plus et moins compliquées, d'organisation supérieure et inférieure, et augmentent chez ceux qui ont un développement supérieur non seulement en quantité, mais aussi en qualité; les parties plus compliquées deviennent de plus en plus prépondérantes et en même temps plus fines dans leur structure intime, des animaux les plus inférieurs jusqu'aux plus élevés.

Chez les animaux supérieurs le facteur de céphalisation, désirerait-on l'interpréter comme facteur psychique ou d'organisation, serait par là généralement trop bas, et chez les animaux inférieurs trop élevé. On pourrait mieux juger ce dernier facteur, ainsi que Snell l'a proposé, en prenant pour base au lieu du poids total de l'encéphale, le poids des hémisphères cérébraux. Ceux-ci ont chez l'homme environ $\frac{4}{5}$, chez les petits animaux de l'ordre des rongeurs, les insectivores et les carnivores, environ la moitié, selon Snell, du poids total de l'encéphale. Cependant il n'existe presque pas de telles données sur le poids des hémisphères cérébraux, et aussi avec l'introduction de ce poids, au lieu du poids total de l'encéphale, l'organisation relative réelle de l'encéphale chez des animaux différents ne pourrait être calculée, les hémisphères cérébraux eux-mêmes d'animaux d'un degré très différent d'organisation n'étant pas encore équivalents.

Il ne faut donc pas exagérer l'importance de la table suivante, généralement calculée avec 0.5613 comme valeur de r . Elle n'a qu'une signification très limitée pour juger du degré de l'organisation de l'encéphale chez des mammifères différents et ainsi du développement de leurs « fonctions psychiques ». Pour cela il

faudrait encore considérablement hausser les chiffres très élevés, abaisser les chiffres très inférieurs; parce qu'une organisation supérieure se manifeste aussi bien dans la qualité (macroscopiquement et microscopiquement) que dans la quantité.

Toutefois, à l'exception de quelques-uns de ces chiffres, ceux-ci sont mieux d'accord que ceux que l'on a donné déjà avec le rang que les animaux en question occupent dans le système naturel, comme aussi avec nos connaissances de leurs « facultés psychiques ».

APPENDICE A LA TABLE IV.

1) D'après H. Vierordt, Daten und Tabellen für Mediciner. 2 Aufl. Jena, 1893, p. 13, 21, 22, 23. Voir aussi Th. L. W. von Bischoff, Das Hirngewicht des Menschen. Bonn, 1880, p. 143 et 152. — Bischoff rejette lui-même (p. 27-28) la moyenne des poids du corps trouvés par lui sur des cadavres d'hommes ayant été plus ou moins longtemps malades, dont les poids relatifs de l'encéphale 1/36 et 1/35 sont calculés (p. 31). La valeur trouvée pour c chez l'homme est encore un peu trop basse, en comparaison de celle de la femme, à cause du poids spécifique plus considérable du corps de l'homme, par suite du poids relativement plus grand de son squelette et de la moindre richesse de son corps en graisse.

2) Deniker et Boulart, *Nouvelles Archives du Muséum*, 3^e série t. VII, 1895, p. 56.

3) Propres déterminations des poids d'un grand individu, très âgé d'après ses dents et son squelette, tué dans l'état naturel.

4) J. H. F. Kohlbrugge *Bydragen tot de natuurlyke geschiedenis van menschen en dieren*. IV, p. 20 in *Natuuk. Tijdschr. v. Ned. Indië*. Deel 55. Batavia, 1896.

D'un autre individu adulte, plus maigre, de la même espèce, dont me furent communiquées les données par M. Kohlbrugge, ces chiffres seraient 11156, 72, 1/155 et 0.3850.

5) C. Crisp in *Proceed. Zool. Society of London*. Part. 23. 1855, p. 186.

6) G. Colin, *Physiologie comparée*, 3^e édition, Paris, 1886, t. I. p. 302-303.

7) Colin, *Ibid.*, p. 303.

8) M. Weber, *Verslag van de Vergadering der Kon : Akademie v. Wetensch. te Amsterdam*, 31 octobre 1896.

9) Le poids de l'encéphale d'après l'évaluation de Weber (Vorstudien, p. 4 (106). Le poids du corps d'après pesage de Sir William Turner, communiqué par Weber (*Ibid.*, p. 17 [119]). *Balaenoptera sibbaldi* — est plus lourd encore, dépassant même 100,000 kg. toutefois il faut

TABLE IV

	POIDS (en grammes)		POIDS relatif de l'encé- phale.	Facteur de cépha- lisation	
	du corps	de l'en- céphale.			
<i>Homo sapiens</i> L. ♂ . 1)	66200	1431	1/46	2.8186	Moyennes de 25 indiv.
<i>Homo sapiens</i> L. ♀ . 1)	54800	1224	1/45	2.6778	Moyennes de 33 indiv.
<i>Simia satyrus</i> L. ♂ . 2)	73500	400	1/183	0.7423	
<i>Hylobates syndactylus</i> Desm. ♀	9300	130	1/73	0.7607	
<i>Hylobates leuciscus</i> Kuhl ♀	6250	94.5	1/66	0.6994	
<i>Semnopithecus maurus</i> Desm. ♂ 3)	8800	70	1/126	0.4276	
<i>Macacus cynomolgus</i> L. ♂ 4)	12000	71	1/169	0.3636	
<i>Midas rosalia</i> L. ♀ . .	335	12.8	1/26	0.4897	
<i>Nycticebus tardigradus</i> L. ♂	500	8.18	1/61	0.2499	
<i>Elephas indicus</i> L. ♂ 5)	3048000	5443	1/560	1.2484	$c=0.4000$, si $r=0.6375$
<i>Equus caballus</i> L. . . 6)	375000	615	1/698	0.4573	Moyennes de 30 ind. ♂ et ♀
<i>Equus asinus</i> L. ♂ . 7)	175000	385	1/457	0.4390	
<i>Tapirus americanus</i> L. ♂	160000	169	1/947	0.2026	
<i>Capra hircus</i> L. . . . 7)	37500	124	1/302	0.3358	
<i>Oryx beisa</i> Rüpp. ♂ . .	107000	280	1/382	0.4209	0.3514
<i>Cephalophus maxwelli</i> H. Sm.	3357	38	1/88	0.3987	0.3514
<i>Camelopardalis giraffa</i> Schreb. ♂	529000	680	1/778	0.4169	0.3394
<i>Tragulus javanicus</i> Pal. ♂	2037	15.85	1/129	0.2202	
<i>Hippopotamus amphibi- us</i> L. ♀ 8)	1755000	582	1/3015	0.1819	
<i>Balaenoptera sibbaldi</i> Gray 9)	74000000	7000	1/10571	0.2680	$c=0.2263$ si $s=400000$ K.G. (poids rel. de l'en- céphale = $\frac{1}{14280}$)
<i>Mustela putorius</i> L. ♀ 10)	593	7.8	1/76	0.2166	
<i>Lycan pictus</i> Temm. ♂	25400	131	1/193	0.4413	très vieux.
<i>Canis familiaris</i> tappon. ♂	12040	70	1/72	0.3586	vieux.
<i>Canis familiaris</i> Bernh. ♂ 11)	46000	123	1/373	0.2970	
<i>Canis familiaris</i> Bernh. ♂ 11)	53000	123	1/430	0.2743	

	POIDS (en grammes) g		POIDS relatif de l'encé- phale.	Facteur de cépha- lisation	
	du corps	de l'en- céphale.			
<i>Canis familiaris</i> Leonb. ¹¹⁾	59000	135	1/437	0.2834	
<i>Viverra civetta</i> Schreb. ♂	8500	42.1	1/202	0.2623	
<i>Paradoxurus musanga</i> Gray	3100	22	1/141	0.2414	
<i>Felis leo</i> L. ♂	119500	219	1/546	0.3093	
<i>Felis concolor</i> L. ♂	44000	137.5	1/320	0.3403	
<i>Felis domestica</i> Gm. ♂	3300	31	1/106	0.3284	Moyennes de 5 indiv.
<i>Lepus cuniculus</i> L. ♂ (ferus)	1420	9.7	1/146	0.1644	
<i>Lepus cuniculus</i> L. ♀ (ferus)	1032	8.9	1/116	0.1810	
<i>Hydrochoerus capybara</i> Ersl. ♂	28500	75	1/393	0.2369	0.1728 si s = 50 kg.
<i>Lagostomus trichodac- tylus</i> Brookes. ¹³⁾	3854	8.8	1/439	0.0855	
<i>Mus decumanus</i> Pall. ♂	448	2.36	1/190	0.0767	Moyennes de 3 indiv.
<i>Mus musculus</i> L. ♀	21	0.43	1/49	0.0779	
<i>Castor canadensis</i> Kuhl ♂	19500	35.6	1/548	0.1391	
<i>Sciurus bicolor</i> Sparrm. ♂	1400	12	1/116	0.2057	
<i>Sciurus vulgaris</i> L. ♂	389	6	1/65	0.2111	
<i>Myrmecophaga jubata</i> L. ♀	28086	84	1/334	0.2675	0.2193, si s = 40 kg.
<i>Manis javanica</i> Desm. ¹⁵⁾	8000	13	1/615	0.0837	
<i>Pteropus edulis</i> Geoffr. ♂	1262.5	10.6	1/119	0.1926	Moyennes de 2 indiv.
<i>Vespertilio murinus</i> Schreb. ♂	33.3	0.445	1/75	0.0431	r = 0.6356.
<i>Vespertilio mystacinus</i> Leisl. ♂	6.5	0.150	1/42	0.0431	" "
<i>Rhinolophus ferrum equinum</i> Schreb. ♀ ¹⁷⁾	23.5	0.350	1/67	0.0436	r = 0.6593.
<i>Tupaia javanica</i> Horsf. ♂ ¹⁸⁾	104	2.54	1/41	0.1874	
<i>Erinaceus europaeus</i> L. ♀ ¹⁹⁾	885	3.15	1/281	0.0698	
<i>Sorex vulgaris</i> L. ²⁰⁾	2.9	0.125	1/23	0.0688	
<i>Talpa europaea</i> L. ²¹⁾	95	0.962	1/99	0.0746	Moyennes de 12 indiv.
<i>Didelphys marsupialis</i> L. ♂	3480	6.5	1/535	0.0668	♂ et ♀

drait aussi mettre hors de compte les 30,000 kg. de lard, dont est couvert le corps de ces mammifères.

10) Propres pesages d'un individu adulte. Longueur du tronc avec la tête 35 c. m.

11) Rüdinger in Verhandlungen Anatom. Gesellschaft. Jena 1894, p. 173, Cf. Weber l. c. p. 9 (111).

12) Propres pesages d'animaux, étant adultes d'après le squelette.

13) R. Owen in Proceed. Zool. Soc. of London. Part. 7, 1839, p. 175.

14) Kohlbrugge, loc. cit., p. 37.

15) Kohlbrugge, loc. cit., p. 35.

16) Kohlbrugge, loc. cit., p. 38 et Weber, Vorstudien, p. 7 (109).

17) Propres pesages.

18) Kohlbrugge, l. c. p. 38 et Weber, Vorstudien, p. 6 (108).

19) Propres pesages.

20) O. Snell, Archiv für Psychiatrie. Bd. 23, 1891, p. 443 et 445. Le poids du corps est calculé d'après le poids absolu et relatif de l'encéphale communiqués par lui. Ces chiffres sont si bas que probablement ils ont rapport à *Sorex minutus* L. et non à *Sorex vulgaris* L.

21) L. Manouvrier, sur l'interprétation de la quantité dans l'encéphale, loc. cit., p. 297.

Les autres données sont empruntées aux Vorstudien de Weber, qui mentionne aussi celles sous les numéros 2), 5), 11), 13), 14), 15), 16) et 18).

Il paraît que *Hydrochaerus* et *Myrmecophaga* peuvent devenir plus lourds sans que le poids de l'encéphale augmente. C'est pour cela que pour eux *c* est calculé deux fois différemment.

Dépassant même environ quatre fois en vraie quantité relative de l'encéphale les singes anthropoïdes, l'homme occupe une place très élevée au-dessus de tous les autres mammifères. Les singes anthropoïdes ont seulement environ une quantité double d'encéphale que les carnivores et les ruminants, au-dessus desquels s'élèvent à peine les singes inférieurs. Les carnivores et les ongulés sont à peu près égaux. Les poids relativement bas du Kanchil, de l'hippopotame et des cétacés résultent peut-être de ce qu'ils sont des formes très anciennes. L'hippopotame et la baleine géante, qui d'après leur poids relatif de l'encéphale occupent une place fort inférieure, sont néanmoins considérablement élevés, si on les considère du point de vue, auquel je me suis placé dans ce travail, et se rangent près des rongeurs. Ceux-ci sont en partie beaucoup en dessous des ongulés et des carnivores; il vaudrait certes la peine de chercher quelle est la cause des différences re-

marquables qu'on observe dans ce groupe. Les insectivores, le pangolin et les marsupiaux occupent, au point de vue du poids de leurs encéphales, une situation encore inférieure à celle des rongeurs. Le tamanoir est cependant considérablement supérieur au pangolin, une nouvelle raison pour séparer les édentés américains de ceux de l'Ancien Monde. La roussette s'écarte aussi, en proportion considérable, des microchiroptères, (les chauves-souris insectivores), qui de tous les mammifères récents examinés se trouvent au dernier degré pour ce qui concerne la quantité relative de l'encéphale.

Plus bas encore se trouvent toutefois les mammifères de l'époque éocène. D'après un modèle d'un moulage de la cavité crânienne du *Phenacodus primaevus*, l'ancêtre du cheval du plus ancien terrain éocène, le poids de son encéphale peut être évalué approximativement à 35 grammes. L'animal était environ de la taille du tapir, et ainsi on trouve pour c une valeur de 0.0420, qui paraît surtout petite quand on considère que, par rapport au poids de l'encéphale en question, le cerveau avait moins de quote-part que chez les chauve-souris ou toute autre espèce de mammifères actuellement vivante. C'est le *Dinoceras mirabile* de l'ancien terrain éocène qui, de tous les mammifères disparus et récents, présente la plus petite quantité d'encéphale en rapport avec le poids du corps. D'après le moulage de la cavité crânienne on peut évaluer à 92 grammes le poids de l'encéphale de cet animal qui avait la taille de l'hippopotame, et on ne trouve alors pour c que la moitié de la valeur du *Phenacodus primaevus*.

Une situation absolument écartée des autres mammifères est occupée par l'éléphant. La quantité de l'encéphale trouvée pour celui-ci serait environ trois fois aussi grande que chez les ruminants. Cela n'est d'accord ni avec le rang que l'éléphant occupe dans le système zoologique, ni avec ce que l'on sait de ses facultés psychiques — quoiqu'on en ait une très bonne opinion. La cause de ce résultat évidemment défectueux de l'évaluation de c doit, je pense être cherchée dans la valeur donnée, à r , qui pour l'éléphant devrait être plus grande. Car l'influence des circonvolutions cérébrales se fait ici moins valoir qu'il ne faudrait pour un cerveau de telles dimensions, d'après ce que l'on voit ailleurs. Ainsi l'influence directe de la ténuité constante de l'écorce cérébrale peut se faire valoir d'une manière extraordinairement considérable. Quoique l'encéphale de l'éléphant pèse dix fois autant

que celui du bœuf¹ il ne le dépasse pas très considérablement par la richesse des circonvolutions, et est sous ce rapport certes inférieur à celui des cétacés, même des plus petits, comme le dauphin. Le cerveau de l'éléphant est donc moins riche en substance grise, en comparaison avec d'autres mammifères, qu'on ne le déduirait du poids de l'encéphale, et relativement plus riche au contraire en substance blanche, par le fait que les fibres médullaires, dont celle-ci se compose, sont devenues relativement plus longues. Il faut en rechercher la cause dans l'accroissement secondaire du cerveau par suite de l'agrandissement excessif que le crâne a subi. Celui-ci a pris, grâce aux cavités aériennes très larges dans le diploë de presque tous ses os, des dimensions vraiment énormes par rapport au reste du corps. Sans doute, cela est une suite de l'élargissement de la surface d'implantation pour les muscles de la trompe, qui chez l'éléphant n'est pas seulement l'organe de l'odorat et du toucher, mais aussi un instrument très adroit et puissant de préhension; dans cette fonction la trompe est pour l'éléphant la lèvre, le doigt, la main et le bras réunis. Or il paraît que la cavité crânienne aussi, cédant, aux exigences de cet organe important, a suivi l'accroissement extérieur du crâne, et que par là l'encéphale a été très agrandi. Cet agrandissement passif de l'encéphale ne pouvait toutefois être atteint que par l'allongement et l'épaississement des gaines, fonctionnellement indifférents des fibres médullaires de la substance blanche, ce qui n'imposa pas à l'organisme de grandes dépenses en matériel, parce que l'activité d'échange de matière de ces fibres est très faible. Le volume de la substance grise, le nombre des cellules nerveuses et la ramification de leurs prolongements n'augmentaient pas par là. Pour évaluer le facteur de céphalisation de l'éléphant en comparaison avec les autres mammifères, il faut donc donner à l'exposant de relation r une plus grande valeur. Il paraît qu'on trouve le facteur de céphalisation environ égal à celui des ruminants, donc égal à 0.4000, si l'on pose $r = 0.6375$, qui est beaucoup moins différent de 0.6666..., que la valeur moyenne trouvée 0.5613, avec laquelle dans la table c est calculée aussi chez l'éléphant.

C'est au plissement relativement très abondant de l'écorce cérébrale qu'il me semble falloir attribuer le chiffre inférieur trouvé

¹ Voir les poids de l'encéphale des bœufs chez Robin, l. c. Le poids du corps du bœuf est aussi environ seulement la dixième partie de celui de l'éléphant.

pour *Nycticebus*. Tandis que, chez les plus petits singes, la surface du cerveau est presque lisse, on la trouve chez ce lémurien et ses proches parents relativement très plissée, quoique la grandeur du corps soit à peu près la même.

Le cheval et l'âne ont, en comparaison avec d'autres ongulés, un assez haut chiffre pour la quantité relative de leur encéphale. Cela peut cependant provenir de ce qu'on ne vient à examiner ces animaux que quand ils sont très maigres et déperis. A la même cause on peut bien attribuer aussi le poids relatif plus élevé de l'encéphale des chiens qualifiés par Weber comme « vieux » et « très vieux ». Au contraire le rat et la souris, de ce qu'ils pourvoient facilement à leur existence, auront obtenu de grands poids du corps et ainsi de faibles poids relatifs de l'encéphale.

Je pense qu'il faut mettre en rapport avec les phénomènes dont il est parlé ici, le fait remarquable que le cerveau des échidnés, quoique ces animaux ne soient pas plus grands que l'ornithorinque, est cependant beaucoup plus riche en circonvolutions que celui de ses proches parents. Chez les échidnés l'encéphale semble avoir dû s'adapter à un crâne plus petit que chez l'ornithorinque, par suite de la surface d'insertion beaucoup moindre nécessaire pour l'attache des muscles masticateurs, notamment des temporaux. Une réduction de volume de l'encéphale, sans que sa fonction reste en arrière, n'est possible que par raccourcissement des fibres, peut-être combiné avec épaissement de leurs gaines médullaires, de la substance blanche, qui par là diminue en volume; l'écorce cérébrale n'étant pas diminuée doit alors se plisser. Il semble bien certain que l'encéphale ne s'agrandit pas toujours activement, mais que celui-ci doit suivre parfois passivement le crâne, ce qu'il ne faut pas non plus perdre de vue lors d'une appréciation de la quantité de l'encéphale.

M. MANOUVRIER dit qu'ayant traité le premier la question d'évaluation de la supériorité cérébrale quantitative, d'abord en 1881², puis dans son mémoire sur l'interprétation de la quantité dans l'encéphale (1883), etc.³, il aura des remarques à présenter sur l'intéressant travail de M. Dubois.

¹ N. Chudzinski, sur les plis cérébraux des lémuriens en général et du lorin grêle en particulier. *Bull. Soc. d'Anthr. de Paris*, 1895, t. VI, fasc. 4.

² L. Manouvrier : C. de l'Acad. des sciences.

³ Sur un procédé d'analyse du poids cérébral. (Soc. de Biologie, 1891). — Art. cerveau du Dict. de Physiol. de Ch. Richet, 1897.

667^e SÉANCE. — 3 Juillet 1897.

15^e Conférence annuelle transformiste.

Le Transformisme et son interprétation en craniologie

PAR M. G. PAPILLAULT

I

Avant d'aborder le sujet spécial de cette conférence, je tiendrais à faire comme une introduction qui nous sera très utile pour bien comprendre la craniologie, en disant tout d'abord quelques mots sur le transformisme lui-même, et en expliquant pourquoi la Société d'Anthropologie rend hommage à cette doctrine et semble l'identifier avec la science même.

La zoologie, dont l'anthropologie n'est qu'une partie, demande, comme toute science, pour être bien comprise, à être envisagée sous deux points de vue : la méthode et la doctrine. Seule, en effet, la méthode conduirait à un formalisme creux, et la doctrine, c'est-à-dire l'ensemble des résultats, étudiée sans qu'on ait compris la méthode générale, conduirait à un empirisme grossier, incapable de se diriger à travers la complexité des phénomènes vitaux. Or le transformisme, comme je le comprends, n'est pas seulement une des plus belles lois découvertes par la science moderne, c'est avant tout une méthode d'étude, absolument nécessaire à la biologie, et fertile en découvertes futures.

Quand la science n'était encore qu'à ses premiers débuts, alors qu'on avait constaté que certains phénomènes, comme ceux de l'acoustique, obéissent à des rapports numériques, un bel enthousiasme s'emparait des esprits. Pythagore répétait que tout était nombre, et Platon n'hésitait pas à expliquer l'univers avec sa théorie des nombres. Au fond, c'était la raison humaine qui prenait conscience d'elle-même, et qui, avec la belle confiance des premiers âges, affirmant l'identité des lois logiques et des lois naturelles, manifestait, dès ses premiers pas, son besoin d'unifier quantitativement la variété des phénomènes, et de fondre en une