

*M. Durchon &  
Professeur Durchon /  
en l'honneur respectueux  
Fenart*

# THÈSES

présentées

devant la Faculté des Sciences de l'Université de Lille

pour obtenir

le grade de Docteur ès Sciences Naturelles

par

Raphaël FENART



Première thèse :

Influence des modifications : expérimentales et tératologiques de la station et de la locomotion, sur la morphologie céphalique des Mammifères quadrupèdes. Étude par la méthode vestibulaire.

Deuxième thèse :

Propositions données par la Faculté.

Soutenues le

1966, devant la commission d'examen :

MM. M. DURCHON, Président  
R. DEFRETIN, Rapporteur  
E. VIVIER, Examineur  
A. DELMAS, Membre invité

Influence des modifications : expérimentales et tératologiques de la station  
et de la locomotion , sur la morphologie céphalique des Mammifères quadrupèdes.

Etude par la méthode vestibulaire.

-----  
Raphaël Fenart.  
-----



Heim de Balzac	Zoologie
Hocquette	Botanique générale et appliquée
Lebégue	Botanique
Mme Lebégue	Physique
Lebrun	Radioélectricité et électronique
Mlle Lenoble	Physique
MM. Liebart	Radioélectricité
Linder	Botanique
Lucquin	Chimie minérale
Marion	Chimie
Mlle Marquet	Mathématiques
MM. Martinot-Lagarde	Mécanique des Fluides
Maurel	Chimie
Menessier	Géologie
Montreuil	Chimie biologique
Parreau	Mathématiques
Perez	Physique expérimentale
Pham Mau Quan	Mécanique rationnelle et expérimentale
Pouzet	Calcul numérique
Prouvost	Géologie
Savard	Chimie générale
Schaller	Zoologie
Schiltz	Physique
Mme Schwartz	Analyse supérieure
Tridot	Chimie
Vivier	Biologie animale
Waterlot	Géologie et Minéralogie
Wertheimer	Physique

Maitres de Conférences :

MM. Beaufils	Chimie appliquée
Blanchard	Chimie Générale
Boillet	Physique
Bui Trong Lieu	Mathématiques
Chastrette	Chimie générale
Combet	Mathématiques
Constant	physique
Dercourt	Géologie et minéralogie
Devrainne	Chimie minérale
Mme Dran	Chimie appliquée

Foata	Mathématiques
Fouret	Physique
Gavoret	Physique
Herz	Mathématiques
Huard de la Marre	Calcul numérique
Lacombe	Mathématiques
Maes	Physique
Montariol	Chimie
Moriamez	Physique
Mouvier	Chimie
Nguyen Phong Chau	Physique
Panet	Electromécanique
Rauzy	Mathématiques
Saada	Physique
Segard	Chimie Biologique
Tudo	Chimie minérale appliquée
Vazart	Botanique
Vaillant	Mathématiques
Vidal	Physique Industrielle

---

Secrétaire Général , Attaché Principal:

Monsieur Legros

Attachés d'Administration :

Messieurs Collignon

Facon

Jans

Leroy

---

## Sommaire

### Avant propos

### Introduction

#### Chapitre 1 - La méthode vestibulaire d'orientation du crâne.

- A - Historique de la méthode
- B - Caractères de l'orientation
- C - Preuves de la valeur de la méthode vestibulaire
- D - Technique vestibulaire
- E - Principaux résultats obtenus par la méthode vestibulaire.

#### Chapitre 2 - Le bipédisme expérimental

##### A - Considérations préliminaires

- 1) Historique
- 2) Rappels ontogéniques
- 3) Technique d'amputation
- 4) Problèmes de compétition
- 5) Courbes de croissance
- 6) Attitudes et comportement des rats amputés
- 7) Interprétation des observations faites "in vivo"
- 8) Modifications des courbures de la colonne.

##### B - Biométrie de l'extrémité céphalique

- 1) Matériel d'étude
- 2) Utilisation du poids du corps
- 3) Mesures effectuées
- 4) Détail des mesures
- 5) Méthode statistique utilisée.

##### C - Interprétation des résultats

- 1) Comparaison de la forme des crânes
  - a. La rotation cérébelleuse
  - b. Retentissement de la rotation cérébelleuse sur les os voisins
  - c. Direction masticatrice
  - d. Incurvation de la voûte
  - e. Largeur et indice céphalique
  - f. Répercussions sur l'encéphale
  - g. " sur la mandibule
  - h. Comparaisons après corrections
  - i. Autres modifications
- 2) Facteurs topogéniques
- 3) Evolution de la forme, dans les groupes adultes

##### D - Croissance différentielle entre témoins et rats amputés

- 1) Etablissement des groupes
- 2) Evolution des paramètres

.../...

- 3) Lieux géométriques des points
  - a. Mode évolutif général
  - b. Différence des trajets entre témoins et "bipèdes"
- 4) Construction du crâne

Chapitre 3 - Modifications crâniennes consécutives à l'ectromélie

- A = Définition et position du problème
- B = Historique
- C = Comportement et port de la tête
- D = Conditions de comparaison des crânes
- E = Etude biométrique
- F = Interprétation des résultats

Chapitre 4 - Autres considérations

Chapitre 5 - La méthode vestibulaire peut-elle aider à comprendre l'orthogénèse ?

- A = Crâne et cerveau
- B = Le problème de la néoténie
- C = Les facteurs constants
  - 1) La pesanteur
  - 2) La prise de nourriture
  - 3) Autres facteurs
- D = Rapports avec les théories classiques

Conclusions

Bibliographie

.../...

Avant propos.

A monsieur le Professeur Durchon qui a bien voulu accepter la présidence de ma thèse , vont mes sentiments respectueux et déferents , il m'a aiguillé sur la voie expérimentale , laquelle complète et confirme les observations morphologiques effectuées jusqu'alors , grâce à l'utilisation de la méthode vestibulaire.

Monsieur le Professeur Defretin connaît les sentiments de profonde considération que j'éprouve à son égard , ils se sont créés au cours des années où j'ai pu apprécier sa rigueur scientifique et son sens didactique. Je le remercie d'avoir bien voulu être le rapporteur de ma thèse.

Monsieur le Professeur Vivier, dont nous apprécions la grande compétence en matière de Biologie animale , a bien voulu accepter de participer à mon jury , qu'il en soit vivement remercié.

Mes sentiments de gratitude s'adressent à Monsieur le Professeur A. Delmas qui fut mon parrain dans mes débuts au C.N.R.S. et qui accepta de présider ma thèse de Doctorat en Médecine. Il vit naître la méthode vestibulaire en ses premiers balbutiements , et en a suivi les développements au cours des ans ; sa parfaite connaissance des problèmes anatomiques est pour moi un appui de grande valeur.

C'est à Monsieur le Professeur A. Delattre , Doyen honoraire de la Faculté libre de Médecine de Lille , Directeur du Laboratoire de crâniologie comparée , que je dois d'avoir pu , depuis 13 années , travailler aux nombreux problèmes posés par la considération du crâne de l'Homme , des Primates et des Mammifères quadrupèdes. Il m'a révélé la valeur d'un nouvel instrument d'investigation : l'orientation vestibulaire dont l'emploi s'est montré d'une constante efficience ; qu'il en soit particulièrement remercié.

A Monsieur le Professeur H.V. Vallois , Directeur de l'Institut de Paléontologie humaine , membre de l'Académie de Médecine , qui m'a prodigué ses bienveillants encouragements depuis mon entrée au C.N.R.S. , vont mes sentiments de gratitude les plus sincères. C'est à sa prodigieuse mémoire que je dois d'avoir pu retrouver, à la

.../...



fois le squelette du chevreau ectromèle sur lequel porte une partie de cet ouvrage et la précieuse référence dans laquelle son histoire biologique a été décrite par le Professeur DIEULAFE, en 1906.

Mes sentiments de reconnaissance vont à Monsieur le Professeur J. POULHES, de la Faculté de Médecine de Toulouse, qui s'est spontanément offert, dès que je lui en ai manifesté le désir, à me faire parvenir le squelette du chevreau ectromèle.

Le Professeur J. LIEFOOGHE, du Laboratoire de Physiologie de la Faculté libre de Médecine de Lille, sait bien la part technique importante qu'il a prise dans ce travail, en acceptant de procéder à l'élevage et à l'opération des rats dont le crâne sera décrit plus loin. Qu'il en soit remercié.

La seconde partie de cette publication n'aurait pu être menée à bien sans l'aide éclairée et efficace de Monsieur le Professeur J. ANTHONY, Directeur du Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum national d'Histoire naturelle, qui a fourni le crâne du chevreau témoin. Ma gratitude à son égard, repose aussi sur son heureuse compréhension de la science muséologique, qu'il a mise essentiellement au service de la recherche et dont notre Laboratoire a largement usé depuis sa création.

Pour les renseignements personnels qu'ils m'ont fournis, à titre de compléments d'informations relatifs à leurs remarquables travaux, je tiens à remercier Messieurs les Professeurs: E. J. SLIJPER du Laboratoire de Zoologie d'Amsterdam, F. P. LISOWSKI de l'Université de Birmingham, D. M. BADOUX de l'Institut d'Anatomie vétérinaire d'Utrecht et R. W. YOUNG de l'Université de Californie (Los Angeles).

Je ne puis passer sous silence les recherches, malheureusement restées infructueuses, entreprises pour découvrir des squelettes de Mammifères ectromèles, par Messieurs les Professeurs : C. BRESSOU et P.C. BLIN de l'École Nationale vétérinaire d'Alfort, ainsi que par le Professeur R. BAROME ; de l'École Nationale vétérinaire de Lyon. Ils ont droit à ma reconnaissance.

L'aboutissement de ce travail n'aurait pu se faire sans l'aide efficace et constante du C. N. R. S. tant pour la contribution de cet organisme à la couverture des frais de recherches, que pour l'organisation de son centre de documentation.

Enfin, et tant il est vrai qu'un travail ne peut être considéré comme effectif que s'il est publié dans des conditions adéquates, ma reconnaissance va tout particulièrement à Monsieur le Professeur G. WINCKLER de l'École de Médecine de Lausanne qui a bien voulu accepter cet ouvrage dans les Archives d'Anatomie, d'Histologie et d'embryologie normales et expérimentales, dont il est l'éclairé Directeur.

"Crâne érigé, crâne cérébral et  
crâne masticateur, interfèrent et  
se résument en une forme unique"

A. DELMAS

### Introduction

Il est courant d'entendre dire qu'à l'heure actuelle, les recherches concernant l'Anatomie humaine, classique, descriptive, tendent à marquer le pas, presque tout ayant été dit à ce sujet. Mais, l'apport de techniques nouvelles a permis la prise du relai, tant dans le domaine microscopique et ultra-microscopique, que dans l'emploi de corps nouveaux : plastiques, matières fluorescentes... L'introduction des statistiques a pu expliciter certains faits et toute une gamme de méthodes (en tête desquelles se placent la radiographie et le radio-cinéma avec amplificateur de brillance) est actuellement en voie de parfaire nos connaissances sur l'Anatomie fonctionnelle. (B. 181 et 23)

La crâniologie qui, en soi, n'est pas une science nouvelle, a bénéficié elle aussi, de ces perfectionnements ; et elle offre en outre l'avantage de se situer à un carrefour où de nombreuses disciplines scientifiques se rencontrent : l'embryologie, l'anatomie humaine et comparée, la zoologie, l'anthropologie, la paléontologie, l'orthodontie, la neurologie, l'oto-rhinologie et même l'orthopédie, cette série n'étant nullement limitative. Elle joint les spéculations de la science pure, aux préoccupations de la Médecine utilitaire et nul ne peut maintenant prétendre que telle recherche, d'ordre purement théorique au départ, n'aura pas, un jour ou l'autre, une application directe.

Les travaux effectués dans le Laboratoire de crâniologie comparée depuis ces quinze dernières années, sous la direction de Monsieur le Professeur A. DELATTRE, ont eu pour principal objet de rechercher les lois de "mécano-morphogénèse" qui régissent la forme du crâne mammalien en général et du crâne humain en particulier ; toute observation chez les Mammifères pouvant avoir un intérêt en anatomie humaine. Après un stade portant essentiellement sur la comparaison des phénomènes phylogéniques

.../...

et des diverses ontogénèses, (B. 52 à 98) l'introduction des statistiques sur des séries plus étoffées a été particulièrement fructueuse (B. 92, 101, 103, 126...), et actuellement, dans une troisième "époque", l'utilisation de techniques expérimentales (B. 120) nous a déjà apporté des renseignements de valeur, ainsi que cela sera montré dans cet ouvrage.

Il s'agit en somme, de ce qu'on pourrait appeler de l'"Anatomie expérimentale", laquelle n'est qu'une suite logique de l'embryologie expérimentale car l'individu nouveau-né a encore un long périple à parcourir avant d'être adulte ; cette période, justement, s'avère très propice à l'expérimentation.

Chez l'embryon, ce sont essentiellement les facteurs d'ordre génétique, bio-chimique et métabolique qui entrent en jeu au cours de la morphogénèse ; par la suite, d'autres facteurs interviennent, parmi lesquels les influences d'ordre mécanique qui retiendront spécialement notre attention. Ces facteurs mécaniques ne sont d'ailleurs nullement négligeables en embryologie : qu'on se souvienne par exemple du phénomène de la rotation "d'orientation" de l'oeuf des B'atraciens et de l'influence de la rotation intra-tubaire de l'oeuf d'Oiseau sur le déterminisme de l'orientation de l'embryon, pour ne parler que des cas les plus classiques.

Déjà, en 1923, R. ANTHONY (B. 7) recherchait les conséquences de l'ablation des muscles crotaphytes sur la forme des mâchoires et du crâne. LACOSTE (B. 160), la même année, dans sa thèse restée classique, exposait les tentatives faites, jusque là, dans le but de déterminer les lois de croissance des os, particulièrement chez le mouton. BRASH en 1934, (B. 27) exécute des études similaires chez le porc. JDANOV, tout récemment (B. 153) a fait le point de travaux analogues, effectués en U.R.S.S., portant sur l'incidence des facteurs musculaires sur le développement osseux, soit par l'entraînement, soit par amputation (unilatérale) chez des animaux, soit par ablation musculaire. La même année, DOKLADAL (B.111) coupe les muscles masticateurs du rat et provoque une brachycéphalisation. HUBER (B. 148) en 1957, analyse les conséquences de facteurs "topogénétiques", de nature mécanique, sur la forme céphalique du poulet. En Amérique, MOSS et son école ont, pendant ces dix dernières années, effectué des travaux sur la tête du rat, en y provoquant des lésions diverses (osseuses ou cérébrales) ou par injections hormonales (B. 174 à 177 et 246). Enfin, SERCER en Yougoslavie, vient de faire paraître une publication dans laquelle il dit avoir modifié la base du crâne par des cautérisations partielles de la cornée (B. 220, 221).

.../...

A tous ces travaux entrant dans le cadre de "l'anatomie expérimentale", il faut joindre ceux relatifs à la production de la "bipédie" chez des quadrupèdes ; nous nous réservons d'y revenir en détails plus loin.

Des observations cliniques peuvent, dans certains, cas, se rapprocher des conditions recherchées par expériences, sur des animaux, et permettre de faire avancer les connaissances anatomiques ; qu'il suffise de citer par exemple les travaux de DEJERINE sur la localisation des faisceaux dans les centres nerveux (B. 49).

Enfin, la nature, elle-même, peut aider l'anatomiste en lui soumettant des sujets tératologiques "qui ont la valeur de véritables expériences " ainsi que le reconnaissait R. ANTHONY (B. 7).



.../...

Dans le présent travail, nous avons essentiellement l'intention de montrer que des changements intervenant dans la station et la locomotion d'animaux normalement quadrupèdes, entraînent, par voie mécanique, des modifications morphologiques de l'extrémité céphalique. Ces changements dans l'habitus, seront de deux sortes : d'abord, d'ordre expérimental, par ablation des membres antérieurs du rat nouveau-né, et ensuite d'ordre tératologique, par analyse d'un cas d'ectromélie bi-thoracique chez un chevreau.

Tous ces individus (alors pourvus de leurs seuls membres postérieurs) seront, dans tous les cas, comparés à des témoins, possédant leurs quatre membres et une analyse statistique sera faite à propos des rats (nous n'avons disposé que d'un seul ectroméle !).

Pour expliquer que la position de l'ensemble du corps puisse réagir sur la morphologie céphalique, il faut d'emblée considérer l'intervention d'un facteur "cosmique", la pesanteur (B. 84) qui maintient constante la situation du canal externe du labyrinthe de l'oreille interne ; et c'est par rapport au labyrinthe que le crâne devra être étudié. C'est pourquoi, avant toute chose, il nous faudra exposer la "méthode vestibulaire" qui sera employée tout au long de cet ouvrage et pour la valeur de laquelle les résultats que nous avons obtenus constituent une démonstration probante.



.../...

"Il est impossible qu'un système qui n'est pas parfaitement le véritable satisfasse à tout".

Fontenelle

## Chapitre 1

### La méthode vestibulaire d'orientation du crâne

#### A - Historique de la méthode

La comparaison entre crânes de même espèce, et à fortiori, d'espèces différentes, nécessite une orientation préalable de ces crânes, suivie éventuellement d'une réduction à une commune mesure. Les plans qui ont été proposés par les divers auteurs sont fort nombreux et une énumération en serait fastidieuse, d'autant qu'une telle liste ne pourrait jamais être considérée comme complète ; nous avons eu déjà l'occasion, au cours d'une de nos publications (B.83) d'en rappeler les principaux et nous prions le lecteur de s'y reporter.

La plupart de ces plans sont conventionnels, tel est le cas du plan dit "de Francfort", un des plus employés actuellement et qui joint la partie supérieure des trous auditifs (porions) à la portion la plus basse des rebords orbitaires (B. 70 et 224). Quelques-uns ont cependant été déterminés avec un certain souci des exigences physiologiques : tels sont le plan de Broca (B.30), basé sur la direction du regard et le plan de Barclay (B. 14) ou plan masticateur. Mais, ainsi que l'écrivait H. Conte (B.44) "au lieu de prendre les mesures des crânes sur la base d'une ligne acceptée comme horizontale, il nous faut rechercher et marquer la véritable ligne horizontale d'un crâne et ainsi repérer un signe nouveau et important pour la connaissance du degré de développement d'un crâne".

C'est ce à quoi s'est attaché L. Girard, véritable inventeur de la méthode vestibulaire, qui proposait, dès 1910 d'orienter la tête de l'Homme et des animaux "suivant la direction des éléments de l'appareil qui donne le sens de l'espace" (B. 133) mais son travail princeps en ce domaine remonte à 1923, dans lequel les bases de la technique sont jetées et les premiers résultats apportés (B. 134, 135).

.../...

Entre-temps, F. Perez, en 1922, publiait les résultats de l'orientation vestibulaire portant sur 40 crânes mammaliens et 50 crânes humains ; de plus, il définissait un certain nombre de termes aujourd'hui classiques dans l'emploi de la méthode vestibulaire (B. 188 à 190).

En 1951, paraissait l'ouvrage du Professeur A. Delattre : "du crâne animal au crâne humain" (B. 50) et depuis cette date, à partir de laquelle j'eus l'avantage de collaborer à ses travaux, le Laboratoire de crâniologie comparée n'a cessé de s'intéresser aux problèmes relatifs au crâne mammalien, étudié en orientation vestibulaire.

Un certain nombre d'auteurs ont également utilisé la méthode vestibulaire et leurs travaux leur ont toujours apporté des résultats intéressants : en plus des 13 thèses de Doctorat en Médecine, soutenues sur des sujets issus du Laboratoire, nous citerons les auteurs suivants : J. Beauvieux (B. 16 et 17), J. Anthony (B. 3 à 6), R. Saban (B. 203 à 205), A. Sercer et J. Kmpotic (B. 216 à 219), Olivier G. et Cl. Libersa (B. 180 à 183), Caix M. (B. 38) ainsi que L. Gomez Oliveros (B. 137) qui nous a fait l'honneur de nous demander de rédiger un chapitre de son traité d'Anatomie humaine.

D'autres, voulant éviter la dissection du labyrinthe, ont essayé de proposer des techniques approchées qui, sans être dépourvues de valeur, ne possèdent pas toute la rigueur désirable. Citons : Fusté M. (B. 131) et tous les auteurs de l'école bordelaise : J. Autissier (B. 10), G. Beltrami (B. 21), P. Bonjean (B. 25 et 26), R. Dufour (B. 113), A. Rigaud (B. 200 à 202), E. Villemin (B. 233 et 234) et Ch. Wangormez (B. 235, 236).

Nous devons, enfin, citer un certain nombre de travaux, effectués à propos du labyrinthe, et dont la lecture est fort instructive : Didier G. (B. 109), Cl. F. Werner (B. 238 à 241), puis deux auteurs qui se sont penchés sur le port de la tête des Oiseaux : Hadziselimovic H. (B. 141 à 144) et M. Duijm (B. 114, 115), et un autre J. Perraud (B. 191) qui a étudié l'oreille interne des Equidés. Quant au développement du labyrinthe, il a été récemment reconsidéré par les travaux de reconstruction de A. Delmas et C. Eyries (B. 105 bis).

.../...

## B = Caractères de l'orientation vestibulaire

Pour être valable, une technique d'orientation doit réunir un certain nombre de critères dont nous allons rappeler les principaux.

1. Elle doit être indépendante de tous les autres points qui doivent demeurer libres d'évoluer par rapport aux repères choisis. En effet, si un point crâniométrique est "fixé" arbitrairement, il devient impossible d'en étudier l'évolution. Le labyrinthe, étant situé en profondeur, n'a aucun rapport forcé avec les parois crâniennes et la face.

2. Elle doit être applicable dans tous les cas. Les canaux semi-circulaires commencent à apparaître chez les Agnathes, lesquels n'ont cependant pas de canal externe. L'absence de ce dernier coïncide avec celle des mâchoires ; en effet, chez tous les autres Vertébrés, les mâchoires (quelles que soient leur constitution anatomique exacte et leur origine embryologique) existent, corrélativement au canal semi-circulaire externe du labyrinthe. Ce rapport entre canal externe et mâchoires sera retrouvé plus loin. Ainsi, la méthode vestibulaire d'orientation de la tête (basée sur le canal semi-circulaire externe) peut être employée sur une très vaste échelle, puisqu'elle s'applique à tous les Gnathostomes.

3. Elle doit fournir des renseignements s'étendant à un vaste domaine. C'est bien le cas ici, car la méthode vestibulaire ne se contente pas de donner la notion de l'horizontale, par un plan, mais en plus, elle permet de déterminer un système de 3 plans orthogonaux (B. 147, 55, 75) comme on le verra plus loin, par rapport à quoi n'importe quel point peut être situé avec précision. Toute science nécessitant un tel repérage des éléments céphaliques, est dès lors justiciable de la méthode vestibulaire : stomatologie, orthodontie, neuro-chirurgie, clinique médicale (recherche des caractères sexuels secondaires et de leurs perturbations...) etc. Puis, par l'intersection des plans : horizontal et vertico-frontal, la méthode vestibulaire fournit un véritable axe de rotation autour duquel tourment de nombreux éléments crâniens au cours des diverses évolutions étudiées par nous : phylogénèse et ontogénèse de l'Homme, des Primates et des Mammifères quadrupèdes (B. 50 à 104). D'autres méthodes ne peuvent pas utiliser d'axe rotatoire car elles sont établies à partir d'un point de départ empirique (B. 1, 2, 195, 210 à 215, 36, 248 à 251, 157) ou ne donnent que des anamorphoses (B. 158, 159).

.../...



Au cours de ce travail, les deux séries d'applications précédemment citées seront utilisées ; point de vue statique : repérage des points pour comparer leur position, et point de vue dynamique : étude des trajets ontogéniques des points crâniométriques d'un individu en expérience, par rapport à ceux d'un témoin.

4. Elle doit être physiologique. Quoi de plus naturel de rendre horizontal ce qui précisément fournit le sens de l'horizontalité ? Il suffit, pensons-nous, de citer ici les conclusions de J. Paillard (B. 184), dans le traité de physiologie de C. Kayser (1963), à propos des afférences d'origine proprioceptives : "véritable balancier régulateur du positionnement de la tête dans l'espace, et, partant, organisateur des activités posturales antigraavitaires, l'appareil vestibulaire constitue l'un des dispositifs sensoriels les plus essentiels pour l'intégration spatiale de l'activité motrice. On ne s'étonnera pas de voir le plan des canaux demi-circulaires horizontaux, qui coïncide avec celui de la macula utriculaire, choisi par les anthropologues comme référence osseuse universelle pour l'étude comparative et évolutive des normes crâniennes des espèces humaines et animales". A ce texte était annexée la référence de nos travaux et y était jointe une figure que nous avons proposée pour comparer l'ontogénèse d'un Primate à celle de l'Homme.

Afin de bien préciser les idées, il est nécessaire de faire ici deux remarques relatives au texte précédent : tout d'abord, l'appel à l'horizontalité, qui se conçoit logiquement, à l'échelle de chaque individu dont on étudie le comportement physiologique, doit céder le pas à une autre notion qui en découle, celle de la verticalité, lorsqu'on considère le problème à l'échelle de la planète. La pesanteur nous "attache" au globe terrestre par une verticale, et, la notion d'horizontalité, fournie par le labyrinthe, ne peut avoir de sens que par référence à celle de la verticale au lieu considéré (B. 84). Ensuite, rappelons que le labyrinthe donne deux sortes d'indications sur la posture, selon qu'on considère celle-ci à l'arrêt (station) ou en mouvement (locomotion). La notion physiologique d'horizontale, en station, est fournie par les macules (de l'utricule et du saccule) et celle de l'horizontale en locomotion est donnée par le canal semi-circulaire externe. Or, "la macule utriculaire se trouve approximativement dans le plan du canal horizontal, alors que la macule sacculaire se situe dans un plan perpendiculaire au précédent, approximativement correspondant à celui du canal supérieur"(d'après Kayser). Il existe donc une nette relation positionnelle entre les macules et les canaux semi-circulaires : horizontal et supérieur, c'est-à-dire, entre ce qui fournit le sens de l'horizontale, en station

et en mouvement. Ce fait devait être souligné parce-que les rats sur lesquels portent nos expériences, ont des modifications dans leur station certes, mais aussi et essentiellement dans leur locomotion. De plus, au cours de précédents travaux (B. 92) nous avons pu démontrer que, par rapport au canal semi-circulaire horizontal pris comme base de référence dans l'application de la méthode vestibulaire, le canal supérieur (il vaudrait mieux dire "antérieur") était fixe au cours de l'évolution phylogénique des Mammifères, alors que le canal semi-circulaire postérieur, au contraire, présentait un mouvement très net de rotation vers le bas et l'arrière, autour du canal horizontal. Il ne faut donc pas s'étonner que des relations spatiales constantes ne s'établissent pas entre les macules et le canal postérieur.

5. Elle doit correspondre à la position "normale" de la tête. Un plan considéré comme horizontal doit encore être effectivement horizontal lorsque la tête est en position "normale". Mais ici intervient une difficulté majeure, c'est la mobilité de l'extrémité céphalique. Que doit-on considérer comme position normale ?

Commençons par éliminer d'office les prises de positions empiriques, parmi lesquelles il est regrettable de voir figurer celle de la plupart des cliniciens actuels : le plan du canal semi-circulaire externe, pour eux, ne serait pas horizontal pour la raison bien simple qu'il fait un certain angle avec un autre plan (plan de Francfort, plan zygomatique...) considéré, lui comme horizontal "par définition" ! (B. 18, 19, 20, 128, 129...) Perez, à ce propos, écrivait : "Les otologistes enseignent que le canal semi-circulaire externe n'est pas horizontal, attendu qu'il fait avec le plan de Francfort un angle de 28 à 37°. Je ne parviens pas à comprendre pourquoi ils ne soutiennent pas le contraire, c'est-à-dire que ce n'est pas le plan de Francfort qui est horizontal, mais bien le canal externe, puisqu'il fait avec lui un angle de 28 à 37 °" (B. 188). (1)

La position normale de la tête n'est pas donnée non plus par le plan du regard : plan de Broca (B. 29 à 35), ainsi que le dit Girard (B 135 bis) lequel dis-

(1) Il est cependant remarquable de noter que les otologistes, rejetant l'horizontale vestibulaire sont les premiers à s'en servir ! au cours de leurs examens sur l'Homme, ils ne manquent jamais, (comme le dit Girard) de faire pencher la tête en avant, en la mettant en situation orthovestibulaire, à partir de laquelle position sont effectuées les épreuves vestibulaires ! En effet, "la pesanteur exerce son maximum d'action sur l'otolithe quand celui-ci se trouve juste au-dessus de la macule, c'est-à-dire encore lorsque la tête est en position normale, légèrement inclinée et le labyrinthe en position droite".

.../...

cute longuement de ce problème, ni par le plan de Francfort (contrairement aux allégations de Frechlop : B. 128 et 129 et à la représentation qu'en donne Richer : B. 199 et 171). Elle ne peut être donnée non plus par la simple considération d'un équilibre statique de la tête sur la colonne (selon la technique de Schultz B. 213...), Monsieur le Professeur H.V. Vallois a montré à ce propos (B. 229) que même en position de vision horizontale, la masse faciale l'emporte toujours, surtout chez les dolichocéphales.

La seule position normale est celle qui met les organes des sens céphaliques à même de répondre, dans les meilleures conditions de fonctionnement, à un stimulus. Il ne s'agit donc pas d'une position de repos, mais d'une position "d'alerte". Girard (B. 135 bis) en donne de nombreux exemples : l'enfant qui, placé dans une salle obscure, baisse légèrement la tête pour essayer de localiser la direction d'où vient un avion, l'Oiseau qui cesse de picorer et se place en position "normale" à la perception d'un bruit, le chamois qui s'immobilise et écoute de longs instants sans changer d'attitude... etc. (2)

Récemment, Duijm (B. 115, 114), reprenant les idées de Van der Klaauw, a déterminé chez 32 espèces d'Oiseaux (par photographies suivies de dissections) la position des canaux semi-circulaires externes quand la tête était en position "caractéristique", ce qui était obtenu en état d'alerte. Dans ces conditions, le canal externe est dans une situation toujours "très voisine de l'horizontale", ce en quoi cet auteur est en accord avec Turkewitsch (B. 227). Ellenberger et Baum (B. 117) estiment, pour leur part, que la position particulière de la tête dépend de celle des canaux semi-circulaires, en rapport avec les forces de la gravitation. Lebedkin (B. 163), à propos d'animaux domestiques, dit que la position normale est donnée par les canaux semi-circulaires. De Beer (B. 47), sur quelques Mammifères (cheval, chien, souris, lapin) montre que la tête possède un canal externe en situation horizontale lorsque l'animal est "alerté". Il photographie les animaux devant une arête de mur, verticale, puis dissèque le canal, ou le radiographie (chez les petites espèces). Selon cet auteur, l'alerte peut-être de nature auditive, visuelle ou olfactive. Il trouve cependant une seule exception: l'Homme ! Il est, à notre avis inadmis-

---

(2) Tullio (B. 226 bis) a démontré expérimentalement qu'il existait un réflexe musculaire d'orientation des sons et "l'attitude de l'Homme ou de l'animal qui tend l'oreille, semble prouver que la perception de la direction du son est optimale quand le labyrinthe est placé en position droite" (c'est-à-dire : orthovestibulaire) Girard.

.../...

sible qu'une règle générale cesse brusquement d'être valable. La pseudo-exception doit tenir dans une différence de technique. De Beer demande à des étudiants de placer leur tête dans une position "qu'ils estiment" être normale, il en tire une radiographie qu'il oriente en "Francfort". Une position moyenne en est déduite, et celle-ci est enfin ramenée à l'orientation vestibulaire par une estimation moyenne, à 30° du plan de Francfort. Un tel processus comporte, à notre avis, de grosses imprécisions et il faut ajouter à cela le fait que de nombreux sujets avaient effectué leur service militaire ; l'estimation du plan "normal" s'est alors trouvée conditionnée par l'attitude "au garde à vous", la plus anti-physiologique qui soit.

La position normale de la tête a été également fondée sur l'examen d'animaux ayant un port de tête exceptionnel parmi lesquels : le chameau. Girard a montré, et nous avons pu le vérifier depuis, que le canal externe était bien horizontal chez cet animal (adulte !) lorsque le museau était en situation relevée.

En résumé, nous devons admettre, avec de nombreux auteurs, que la position normale, ORTHOVESTIBULAIRE, est celle qui met les organes des sens dans un état de réceptivité maximale et correspond à un état "d'alerte".

6. Il ne faut dès lors pas s'étonner que des relations anatomiques spatiales existent entre ces organes des sens céphaliques. Nous avons montré, par exemple, que chez les Primates et l'Homme, il existait un rapport angulaire assez strict entre l'horizontale vestibulaire et la direction de l'ouverture orbitaire (B. 72 et 74). Ajoutons encore que les travaux de Duijm (B. 115) ont montré la présence, dans l'oeil des Oiseaux d'une "aire centrale rubannée" qui, d'après cet auteur, est en position horizontale quand la tête est en situation normale (c'est-à-dire avec canal semi-circulaire externe également horizontal !) d'où Duijm conclut que "cela peut être interprété comme une expression spécialisée d'un phénomène général : la détermination dans la rétine, aussi bien que dans le labyrinthe, d'un système de référence de coordonnées spatiales". On comprendra mieux toute l'importance de ces considérations sur le port "normal" de la tête lorsqu'il s'agira d'interpréter les attitudes de nos rats, lesquels, quand ils sont en position érigée, n'ont jamais la tête orientée ortho-vestibulairement.

7. La méthode vestibulaire offre un autre critère de valeur, c'est la relation existant entre le plan horizontal et la direction générale de la mâchoire. C'est là une considération d'importance. Le crâne, pour reprendre une expression de M. le Professeur Delattre (B. 83), "est essentiellement une mâchoire portée".

.../...

L'anatomie comparée des Vertébrés et la paléontologie, surtout depuis les découvertes de Jarvik sur Eusthénopteron (B. 152), démontrent, bien que l'extrémité céphalique est "conçue" en fonction de la mâchoire. Celle-ci est commandée par un cerveau qui fut dirigé d'abord par des impulsions sensorielles, olfactives notamment, portant la mâchoire (et, par le fait même l'animal) vers la nourriture. Puis, à mesure de l'Evolution, la cérébralisation s'est compliquée et perfectionnée, allant de pair avec le passage du Vertébré, du milieu aquatique vers une vie terrestre. Mais la mâchoire demeure, avec ses adaptations diverses, elle reste "avertie par l'odorat, éclairée par la vue, alertée par l'ouïe, dirigée par l'encéphale". (A. Delattre). C'est dans le même sens qu'il faut interpréter la phrase de Huber (B. 148) "Le schéma de la construction céphalique semble être adapté tout spécialement aux Vertébrés inférieurs chez lesquels il a été créé à l'époque dévonienne. Ce schéma conservateur s'est maintenu malgré l'évolution "inattendue" du télencéphale et des yeux".

De façon générale, chez les Mammifères, il existe entre l'horizontale vestibulaire et le plan masticateur (ou le plan alvéolaire, ou le plan palatin...) un angle moyen de 30° environ (B. 68 et 72). Cet angle est constamment un peu supérieur chez les jeunes individus et ne se stabilise que lorsque la plupart des dents ont fait leur apparition et sont par le fait même, capables de remplir leur fonction. Bien entendu, on peut trouver quelques rares exceptions et la principale d'entre elles : le chameau, a déjà été évoquée. Une certaine marge de variation peut également être observée et nous aurons l'occasion de revenir sur ce problème à propos de nos rats amputés ; mais l'essentiel demeure une nette liaison entre le vestibule et la direction de la mâchoire.

Sans doute faut-il interpréter cela en disant qu'une telle direction masticatrice s'avère être la plus favorable à la prise de la nourriture ? Elle est en relation avec, d'une part les servitudes imposées à l'animal par la position plus ou moins élevée de la tête au-dessus du sol et d'autre part la nécessité de pouvoir prendre rapidement l'attitude d'alerte, propice à la défense et à l'attaque et aussi, à la recherche de la nourriture, car dans cette position ortho-vestibulaire le regard est dirigé vers le sol, en avant de l'animal.

8. Enfin, il est un dernier critère sur lequel il nous faut dire quelques mots, c'est que : une méthode doit être d'application commode. Il est certain que la dissection préalable d'un labyrinthe peut rebuter certains chercheurs qui préféreront employer une technique plus paresseuse mais combien moins valable, à partir de deux points directement visibles sur l'exocrâne (comme pour le plan de Francfort). En fait,

.../...

la pratique démontre à l'évidence que les difficultés sont moindres que celles qu'on peut se représenter de prime abord ; quelques minutes suffisent, en général, pour une telle dissection (B. 182 ; 126). Un ennui majeur, il faut bien le dire, réside en ce que certaines pièces de musée ne peuvent subir ce traitement (bien que la réparation consécutive à l'orientation vestibulaire puisse être rendue totalement invisible). On peut y pallier par la technique radiographique que nous évoquerons plus loin, technique valable également chez l'Homme, sur le vivant.

#### C - Preuves de la valeur de la méthode vestibulaire

Les précédents paragraphes exposent déjà, en eux-mêmes, un certain nombre de ces preuves, notamment lorsqu'il est question de posture physiologique, de relations avec la direction masticatrice... etc.... mais il en est d'autres, et de grande valeur. Une orientation quelconque (par exemple, en Francfort) peut montrer un certain nombre de faits évolutifs, une certaine rotation et un déplacement du trou occipital, ou de l'inion (protubérance occipitale externe), mais ces modifications intéressent des points relativement éloignés de l'oreille interne. Or, l'emploi de la méthode vestibulaire démontre que, non seulement les points éloignés varient, mais encore les points très proches de l'axe rotatoire déjà évoqué (passant par le milieu des boucles des canaux semi-circulaires droit et gauche, droite selon laquelle se coupent les plans : horizontal et vertico-frontal vestibulaires, et nommée "axe vestibien de Pérez"). Ces points rapprochés sont, par exemple, les éléments du fond du conduit auditif interne, les fenêtres du vestibule, l'ampoule du canal semi-circulaire postérieur... etc (B. 95, 80, 91). Nous avons pu démontrer, dans un travail antérieur que nous jugeons important, (B. 92) que l'amplitude rotatoire de ces mouvements est la même pour les organites proches et les points éloignés de l'axe rotatoire, d'où l'on peut conclure, de façon mathématique, que le centre de rotation est bien situé (en projection) au milieu du canal semi-circulaire externe.

Enfin, la dernière preuve, la plus convaincante de toutes, puisque basée sur des arguments expérimentaux et tératologiques, est ce travail même. Reproduisant l'inverse des mouvements évolutifs, les amputations auront pour conséquence de provoquer l'inverse des modifications crâniennes observées dans l'évolution des Mammifères. C'est ce qu'il nous faudra démontrer.

#### D - Technique vestibulaire

Quelques mots de technique s'imposent afin de bien suivre le raisonnement. La mise en évidence du canal semi-circulaire externe (B. 83, 182) peut se faire par dissection ou par radiographie.

Dissection. Certains auteurs l'ont pratiquée par voie intra-crânienne, nous préférons utiliser la voie exo-crânienne. Cela est mené à bien à l'aide d'une fraise électrique (au besoin, sous la loupe binoculaire), après ablation d'un volet osseux externe. Le détail du mode opératoire a déjà été indiqué par nous à de nombreuses reprises, et a fait l'objet d'un paragraphe spécial d'un ouvrage de G. Olivier (B. 182, p. 126). C'est pourquoi nous passerons rapidement sur ce problème, assez facile à résoudre somme toute, l'essentiel étant, dans tous les cas, d'avoir une vue latérale directe et totale de la boucle du canal semi-circulaire externe du labyrinthe (du côté gauche, par convention), depuis son ampoule, jusqu'à l'endroit où ce canal se fait enjamber par le canal semi-circulaire postérieur. La cavité du canal doit être visible sur toute cette étendue. Toutes les pièces faisant l'objet de cet ouvrage ont subi ce traitement (fig. 1, 13 et 41).

Radiographie. Sauf chez certains petits Mammifères, il est impossible de visualiser directement le canal externe par une radio standard de profil, c'est pourquoi nous avons préconisé et réalisé la mise en évidence du canal par des procédés radio-tomographiques qu'il faut associer soit à une radio standard de profil, strict, soit à une autre tomographie exécutée selon le plan médian sagittal (B. 169, 187, 57). Cette technique permettrait, outre l'application à l'Homme ou l'Animal vivant, d'orienter vestibulairement les crânes fossiles sans avoir recours à aucune dissection. Ce procédé n'a été employé par nous, jusqu'à présent, qu'à titre exceptionnel, mais des recherches sont en cours avec de nouveaux modèles de tomographes, en vue de préciser et de vulgariser cette technique. (Voir aussi B. 236).

Orientation. Elle est grandement facilitée par la section des crânes selon le plan sagittal ; c'est ce qui a été réalisé sur les rats et les chevreaux.

Chez les rats, il a fallu employer une scie circulaire très fine, et, pour aider à la manipulation des pièces, inclure celles-ci préalablement dans un bloc de paraffine, puis dégager le plan sagittal, de cette paraffine. L'orientation elle-même est fort simple : le plan horizontal passe par les deux extrémités (ampullaire et non ampullaire) du canal externe ; et le plan vertico-frontal vestibulaire est perpendiculaire au précédent et passe par le point situé au milieu du segment de droite déterminé par les deux extrémités du canal (Fig. 1). En pratique, il suffit de tracer sur un papier, un système d'axes rectangulaires et d'amener les deux extrémités du canal comme il vient d'être dit. Dans ces conditions, n'importe quel point pourra être repéré par ses coordonnées rectangulaires et dessiné dans le système d'axes (B. 55).

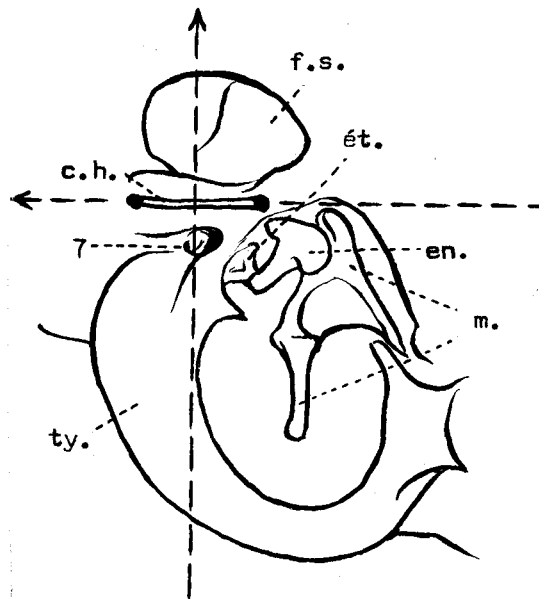


Fig. I En haut : aspect de la région de l'oreille du rat , après mise en évidence et dissection du canal semi-circulaire externe (côté droit ).  
 En bas : Interprétation de cette figure: c.h.canal semi-circulaire externe , ou horizontal , f.s. fossa subarcuata , 7 .sortie du nerf facial , m.mar-  
 teau , en. enclume , ét. étrier , ty. bulle tympanale.  
 Cette figure montre comment les axes vestibulaires ( en tirets ) sont tracés et orientés ( vers le haut et vers l'arrière ).



En ce qui concerne les rats, certains aménagements de technique ont encore dû être pris, à cause de la petite taille de leur crâne. Certains profils ont dû, par exemple, être dessinés après agrandissement (d'une valeur connue), par des procédés optiques ; mais la précision exige que d'autres mesures soient effectuées de façon directe (et même après plusieurs essais dont on fait la moyenne), à cause des déformations coniques apportées par la méthode optique. Par ailleurs, pour la prise de mesures angulaires concernant la face interne de la section sagittale, il s'est avéré indispensable d'effectuer une orientation d'hémicrânes collés sur une lame de verre de faible épaisseur sur laquelle ont été tracés préalablement, les axes vestibulaires. Il a alors suffi de retourner l'ensemble pour avoir les coordonnées et les caractéristiques des éléments internes.

Enfin, pour un certain nombre de crânes de rats, notamment en vue de faire des comparaisons, nous avons procédé à l'enrobage dans la résine polyester ACREST 6302 S, dans laquelle l'orientation a été matérialisée par des fils de fer fins (Fig. 13 et 14) (B. 127 et 116).

#### E - Principaux résultats obtenus par la méthode vestibulaire

Il n'est pas dans nos intentions de donner ici, même en un résumé succinct, les divers résultats obtenus par Monsieur le Professeur Delattre et moi-même, depuis une quinzaine d'années, ils sont fort nombreux et portent sur des aspects divers du problème crâniologique des Mammifères, des Primates et de l'Homme (Cf. Bibliographie pour les principaux). Néanmoins, il en est certains que nous devons évoquer ici, d'abord parce que nous aurons à les utiliser au long de ce travail et ensuite parce que ce sera l'occasion de préciser certains termes techniques nécessités par l'emploi de notre méthode.

Pendant la phylogénèse des Mammifères (ou tout au moins lorsqu'on compare entre-elles les formes actuelles, de degré évolutif divers) on observe, par rapport aux axes vestibulaires, une série de phénomènes : la face, y compris la mandibule, se réduit, elle recule sous l'avant-crâne et finit, chez l'Homme, par ne plus être visible par dessus lorsqu'on examine la tête en position vestibulaire. Ce recul s'effectue en respectant, de façon très générale, la règle déjà énoncée plus haut, à savoir : la constance de l'orientation masticatrice. L'arrière crâne (essentiellement la loge

.../...

cérébelleuse) bascule vers l'arrière et le bas, à mesure de l'apparition de la station érigée, d'où : bascule du trou occipital (foramen magnum), et déplacement de l'inion. L'angle foraminien (entre la direction du trou occipital, mesurée entre le basion et l'opisthion, et le plan vestibulaire horizontal) fournit le degré de déplacement du foramen magnum, et l'angle histique (entre la verticale vestibulaire et le rayon passant par le point de rencontre des axes vestibulaires et par l'inion) mesure le déplacement de l'inion (Fig. 12 A), (B. 83). Ces deux angles sont mesurés sur toutes nos pièces, mais l'inion du rat se trouvant en avant de la verticale vestibulaire, l'angle histique sera alors affecté d'un signe- (pour le distinguer de tous les cas où il se situe en arrière de cette verticale).

Au cours de la phylogénèse, telle que nous la concevons, la base du crâne présente à partir d'un certain stade, le phénomène de la "brisure", c'est-à-dire que l'ensemble de cette base, observée sur une section sagittale, est d'abord rectiligne, puis prend une allure en "accent circonflexe" ouvert en bas. Cette brisure se produit à partir de certains Primates à l'endroit où se trouve la selle turcique. Chez le rat amputé et le chevreau ectromèle, nous verrons que ce phénomène se présente autrement.

Toujours dans la phylogénèse, le rocher, considéré sur l'endo-crâne, tourne vers l'arrière, et à partir d'un certain degré rotatoire, il s'extériorise sur l'exo-crâne par sa portion dite "mastôïdienne". Pour visualiser ce fait, nous avons ici mesuré un angle, entre le plan horizontal et la projection sagittale du bord "tentorial" du rocher (là où s'insère la tente du cervelet, appellation que nous préférons à d'autres, basées sur la notion de position de ce bord, laquelle est variable, nous venons de le dire).

La bascule de l'arrière-crâne intéressant à la fois le basi-occipital et l'écaille de celui-ci (portion d'origine endochonurale, seule), un angle "sous occipital de Topinard") est mesuré entre ces deux directions afin de juger de l'évolution relative de ces deux éléments.

La même rotation phylogénique est observable encore sur toute une série d'éléments et de points crâniométriques sur lesquels nous ne pouvons nous étendre ; rappelons cependant que parmi eux figurent les fenêtres du vestibule.

Dans l'ontogénèse humaine on retrouve qualitativement les mêmes phénomènes au niveau de l'arrière-crâne, avec une répercussion, assez amortie, sur l'avant-crâne région beaucoup moins variable (comme aussi durant l'évolution phylogénique !). Tous les processus rotatoires qui, sur une vue latérale externe d'un héli-crâne gau-

che, conduisant les points crâniométriques à évoluer dans le sens des aiguilles d'une montre, sont nommés : ROTATION POSITIVE, ils accompagnent l'acquisition de la station érigée, tant dans la série mammalienne considérée jusqu'à l'Homme, que durant l'ontogénèse et la croissance de celui-ci (B.58)

Dans l'ontogénèse des Anthropomorphes, des autres Primates et de tous les Mammifères quadrupèdes étudiés par nous jusqu'à ce jour, des phénomènes inverses se produisent: ROTATION NEGATIVE (après parfois une courte phase positive) ce qui veut dire que le crâne d'un jeune Primate, par exemple, a son trou occipital regardant davantage vers le bas que celui de l'adulte correspondant ; cela indique, pour eux, une tendance ontogénique vers une quadrupédie plus accusée (B. 68).

Cette notion, de la rotation ontogénique des points du crâne postérieur, soit positive, soit négative, selon que le crâne devient davantage bipède ou quadrupède chez l'adulte de l'espèce considérée, est d'une importance capitale et c'est elle qui va nous fournir la clé des problèmes posés au cours de ce travail.

Il est un autre résultat, apporté par la méthode vestibulaire, observable, cette fois, sur des projections horizontales. Lorsqu'il faut comparer entre eux des crânes d'espèces et de tailles fort différentes, le choix d'une commune mesure de réduction s'impose (B. 99) Après de nombreux essais, nous sommes arrivés à la conclusion que, la mâchoire possédant une grande importance dans la "conception vestibulaire" du crâne, sa largeur bi-condylienne moyenne devait être prise comme base de comparaison. Dans ces conditions, de nombreux résultats intéressants ont pu être mis en évidence, et parmi eux, l'écartement phylogénique des labyrinthes, accompagné d'un élargissement crânien encore plus important. Dans ce travail, il ne sera pas fait usage de la commune mesure, mais, par contre, le point condylien moyen de la mandibule retiendra notre attention.

En résumé, la méthode vestibulaire (en accord avec les données générales de la théorie de Van der Klaauw B. 230 à 232), permet de mettre en évidence, dans le crâne des Mammifères, plusieurs composants ayant chacun leur déterminisme propre, mais réagissant mécaniquement les uns sur les autres. Il s'agit tout d'abord des labyrinthes qui donnent à l'extrémité céphalique sa position cosmique et répondent aux exigences de la pesanteur. Par rapport à eux s'agencent les autres parties de la tête : le splanchno-crâne (ici : la face et la mâchoire) pour la prise de la nourriture et le neuro-crâne, obéissant, lui, à deux séries de servitudes : l'une volumétrique, contenir l'encéphale, l'autre, morphologique répondre au mode de station et de locomotion (quadrupédisme ou bipédisme plus ou moins accusés) de l'espèce envisagée.

La suite de ce travail va nous permettre de dissocier et de mettre en évidence ces 4 séries de facteurs, d'une manière expérimentale et nous prouver ainsi les interactions existant entre ces facteurs. Ainsi, sera mise en lumière l'importance, souvent méconnue, des processus mécaniques intervenant dans l'ontogénèse et même dans la phylogénèse.

.../...

## Chapitre II

### Le bipéisme expérimental

#### A - Considérations préliminaires

##### 1. Historique

Les premiers essais portant sur le "bipéisme" expérimental, à partir de Mammifères quadrupèdes normalement constitués à la naissance, datent, à notre connaissance, au tout début du siècle ; Fuld (B. 130), dans son travail paru en 1901 publie avec beaucoup de détails ses expériences portant sur 6 chiens, de deux portées, comportant chacune un témoin. Il cite les expériences effectuées par d'autres auteurs : Knickmeyer (B. 155) qui opéra sur 3 chiens (avec 3 témoins) et Neisser et Stoss qui travaillèrent sur des chiens nés sans pattes antérieures. Malheureusement, Fuld ne donne aucune référence précise à propos des observations originales de ces trois auteurs. De toutes manières, leurs études ayant porté sur les modifications du squelette des membres postérieurs ne nous intéressent que de loin, sauf cependant en ce qui concerne l'attitude de ces chiens, sujet sur lequel nous devons revenir à cause de l'importance du problème.

C'est encore sur des chiens que, en 1907, Jackson (B. 151) expérimente afin d'étudier l'influence de la gravitation sur la forme du thorax, influence qu'il nie d'ailleurs. Aucune allusion n'est faite à l'extrémité céphalique, mais pour nous, l'intérêt de sa publication réside, une fois de plus, dans l'étude des attitudes et dans la façon de les modifier artificiellement.

.../...

Le premier travail sur le "bipédisme" du rat remonte à 1929, date à laquelle Colton (B. 42, 43) étudie les changements survenus dans les os des pattes postérieures après amputation des membres antérieurs. Ce travail princeps a d'autant plus d'importance qu'on y trouve, (malgré le titre) des indications précieuses sur les deux principaux diamètres de la tête, et une première ébauche statistique (sur 13 amputés et 10 témoins).

Bykov et Kotikowa, en 1933 (B.37) et Koweschnikowa et Kotikowa en 1934 (B. 156) ont travaillé sur des chats rendus "bipèdes".

Pratt en 1943 (B. 194) étudie avec attention le comportement, les attitudes les modes de déplacements et les aptitudes à la reproduction, de rats amputés des membres antérieurs et pose, entre autres, le problème du "membre fantôme".

Goff et Landmesser, en 1957 (B. 136) opérant sur des rats et des souris, attirent l'intérêt du lecteur sur l'importance de la pesanteur : "la gravité pourra agir sur cet animal (sans membres antérieurs) un peu comme elle le fait chez l'Homme... La scoliose, la dégénérescence des disques inter-vertébraux, l'ostéo-arthrite, les modifications au niveau des jointures des hanches, des genoux, des désordres des pieds et beaucoup d'autres conditions pourront être recherchées avec grande validité sur ces animaux de laboratoire... "Pour ces auteurs, un rat, rendu "bipède" par amputation est tout à fait comparable à l'Homme, au point de vue statique. Cela n'est pas notre avis, ainsi que nous avons l'intention de le démontrer plus loin.

Goff et Landmesser donnent bien d'autres précisions, sur leur technique, sur les processus d'adaptation des rats ( et même sur le coût de l'opération : 15 dollars par rat !), mais ne fournissent que peu de renseignements d'ordre anatomique, à part des considérations sur les os des membres postérieurs et sur les déformations de la colonne. D'autres travaux ont été annoncés sur ce sujet mais n'ont pas dû paraître, à notre connaissance. Nous attirons cependant l'attention sur une simple observation, faites par eux et qui peut à première vue passer inaperçue, alors qu'elle nous semble, au contraire, lourde de conséquences : "Les apophyses épineuses tendent à former un angle vers la tête, tandis que chez les témoins elles se dirigent plutôt vers la queue".

Puis viennent les travaux très intéressants et très documentés de l'école japonaise : Yamada (B. 243, 244, 245), Sakamoto (B. 206), Ushikubo (B. 228) et Sato (B. 209), de 1959 à 1962. Ces auteurs rendent "bipèdes" des rats dans le but bien précis de rechercher les modifications apportées par ce processus, dans les

courbures de la colonne vertébrale et les lésions macroscopiques et microscopiques de la région discale et intervertébrale, provoquées par la "bipédie". ici encore, ces auteurs rapprochent, un peu trop à notre avis, le bipédisme expérimental du rat à celui de l'Homme, chez lequel ils veulent expliquer certaines lésions, "rançons" de notre station érigée. Les travaux de l'école japonaise comportent une fort intéressante étude dynamique des masses en présence et des bras de levier intervenant en station quadrupède et après modifications de celle-ci par amputation des membres antérieurs. Certaines données radiographiques, biométriques, anatomiques... portent surtout sur les membres postérieurs et la colonne. Sakamoto propose une courbe de croissance comparée (entre témoins et amputés) sur l'intérêt de laquelle il nous faudra revenir ultérieurement.

En 1960-61, Lisowski et ses collaborateurs (B. 167, 168) travaillent également sur le rat amputé des membres antérieurs. Ils indiquent, outre les différences de taille entre ceux-ci et les témoins, certaines caractéristiques dans la position et le comportement ; quelques mensurations se rapportent au crâne, à la cage thoracique, à l'indice tibio-fémoral, mais ils insistent surtout sur des modifications d'ordre physiologique (notamment le taux respiratoire). Dans une correspondance personnelle, Lisowski indique, en 1961, qu'il a orienté des crânes de rats amputés d'après une méthode basée sur la confusion des capsules otiques et il a trouvé une rotation de la face vers le haut et l'arrière. Ces notes n'ont malheureusement pas été publiées pour une raison que cet auteur nous donne dans une autre correspondance de 1965, à savoir que, entre-temps, Moss avait fait paraître un travail dont les conclusions générales s'avéraient absolument identiques aux siennes et portaient sur le déplacement de la face et les rapports existant entre la capsule otique et la fosse cérébelleuse.

En 1964, Davias, Van der Stelt, Smit Vis et Lisowski (B. 46) se sont penchés sur le problème de l'importance pondérale des muscles des membres postérieurs, chez des rats amputés des membres antérieurs. Ils concluent à une hypertrophie adaptative de ceux-ci. Mais ce travail nous intéresse à un autre point de vue, à savoir que, pour ces auteurs, les divers paramètres mesurés doivent être rapportés, non pas à l'âge, mais au poids de l'animal considéré. Cela correspond exactement à nos idées personnelles sur la question, et reste entièrement valable lorsqu'on rapporte au poids total du corps, non pas le poids des muscles du membre postérieur, mais les mensurations (longueurs, angles, indices...) prises sur le squelette céphalique.

Comme on peut s'en apercevoir, tous les précédents travaux, reposant sur des Mammifères quadrupèdes amputés des membres antérieurs, apportent des éléments intéressants, à divers points de vue : technique, comportement, anatomie du thorax, de la colonne et des membres restants, importance de la gravitation, relations nécessaires avec le poids du corps etc... mais peu de renseignements sont proposés en ce qui concerne la tête et ses modifications, à part la longueur, la largeur du crâne et un indice céphalique, (et aussi la communication personnelle de Lisowski).

Tout ce que les auteurs ont apporté sur l'extrémité céphalique du "bipède", a été de dire, d'un commun accord, que, comparativement aux témoins, la longueur était plus faible, la largeur inchangée, d'où indice céphalique plus fort. Nous avons aussi retrouvé ces résultats chez des individus relativement jeunes (Fig. 6), mais pas chez les adultes (pour des raisons sur lesquelles nous reviendrons). La plus grande brachycéphalie des (jeunes) sujets "bipèdes" par rapport aux témoins quadrupèdes n'a pas manqué de retenir l'attention de certains, qui ont rapproché ce fait de la brachycéphalisation progressive, phylogénique, ayant son aboutissement chez l'Homme actuel. Il faut se méfier d'interprétations trop précipitées, car les mesures employées chez l'Homme dans le calcul de cet indice sont très différentes (la partie faciale n'intervient pas), de plus, ceci cesse d'être significatif au bout d'un certain temps de croissance, et enfin, nous dirons pourquoi le rat "bipède" ne peut, en aucune façon être comparé à l'Homme, du point de vue station.

Hors de ces notions de longueur et d'indice céphalique, pour le rat amputé, tous les autres renseignements relatifs à la tête reposent uniquement sur un seul travail publié celui de Moss (B. 178), en 1961. Celui-ci fait suite à un certain nombre d'autres, d'ordre expérimental, déjà effectués par lui et ses collaborateurs sur l'extrémité céphalique, notamment celle du rat, pour essayer de rechercher les rapports existant entre les parties : osseuse et cérébrale de la tête, d'une part, et entre les différents composants du crâne osseux, d'autre part.

Moss procède, sur les rats, par amputation des membres antérieurs (sur une série) et des membres postérieurs (sur une autre série). Pour simplifier les idées, nous ne nous étendons pas sur la seconde série, pour la simple raison que les résultats sont inverses de ceux apportés par la première, sur laquelle nous nous contenterons de raisonner (1).

---

(1) Afin de ne pas avoir à revenir, en détail sur les travaux de Moss, après avoir exposé nos résultats, nous avons jugé plus simple d'en faire la discussion immédiatement après leur analyse.



Les conclusions de Moss sont ~~éminemment~~ favorables à la méthode vestibulaire qu'il expose, en faisant à nos travaux une large place et en reproduisant une de nos figures ontogéniques, particulièrement significative, mais il n'utilise cependant pas l'orientation donnée par le canal semi-circulaire externe. Il se base sur le profil radiologique de la capsule otique "in toto". De ce fait, il résulte, entre nos vues personnelles et celles de cet auteur, un certain nombre de divergences.

Nous voulons ici attirer l'attention du lecteur sur le fait qu'il n'est pas indifférent de prendre comme repère de base, soit l'ensemble de la capsule otique (ici : le rocher ou os pétreux), soit le labyrinthe qui y est contenu ; et même dans ce labyrinthe toutes les portions n'ont pas le même degré de fixité relative par rapport à la notion d'espace. Nous avons bien insisté là-dessus dans certaines de nos communications (B. 71, 88, 92) dans lesquelles nous montrons que l'os pétreux comporte en son centre un "noyau" qui est le labyrinthe, autour duquel se trouve un "pallium", c'est-à-dire le reste du rocher. Ce pallium, malgré la texture de l'os qui semble le solidariser intimement à l'oreille interne, évolue grandement par rapport au "noyau", tant au cours de la phylogénèse que de l'ontogénèse. De plus, la totalité du labyrinthe (sauf le canal antérieur) tourne autour du canal semi-circulaire horizontal.

Lorsque Moss fixe la capsule otique, entre un rat amputé et un témoin, en rendant commun l'un des éléments les plus caractéristiques de celle-ci (le bord "tentorial" donnant attache à la tente du cervelet), il fixe aussi, par le fait même (Fig. 2) les éléments du postéro-crâne qui évoluent comme le bord tentorial (comme nous l'avons montré : B. 92, et comme l'a signalé Deggler B.48). Par contre, il libère les mouvements de la partie splanchnocrânienne (face) dont l'ampleur s'en trouve encore augmentée. (Ce même résultat pourrait facilement être retrouvé, à partir de nos figures 35 et 37, en ne tenant pas compte de l'orientation vestibulaire, mais en rendant commun le bord tentorial !).

Nous préférons une autre figure de Moss (Fig. 3) où celui-ci rend fixe la partie antérieure de la surface cérébrale de la base endo-crânienne, cela répond mieux (mais encore imparfaitement !) aux conceptions de la méthode vestibulaire, en laissant l'arrière-crâne libre d'évoluer.

Ceci étant dit, nous pouvons maintenant faire le point des conceptions de Moss par rapport aux nôtres, que nous nous réservons de développer largement dans la suite de cette publication.

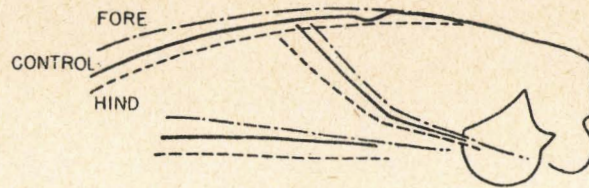


Fig. 2 ( reproduite d'après Moss ).

Profils de crânes de rats superposés en rendant commun le contour de l'os pétreux.

" control " : rat témoin.

" fore " : rat amputé des membres antérieurs.

" hind " : rat amputé des membres postérieurs.

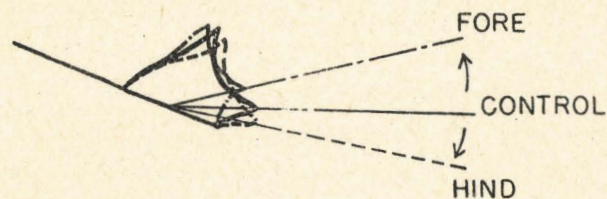


Fig. 3 ( reproduite d'après Moss ).

Les mêmes crânes que ceux de la Fig. 2 ont été ici superposés en rendant commune la direction générale de la partie antérieure de la base du crâne.

a) Moss admet comme nous, la nécessité et le bien fondé d'une technique d'orientation du crâne, tenant compte de la gravitation, laquelle a son "point d'impact" dans le labyrinthe.

b) Il admet, également comme nous, l'existence de diverses portions "fonctionnelles" dans l'extrémité céphalique, et cet accord demeure quant à la variation possible des rapports topographiques entre l'organe de l'équilibration et les autres os du crâne, variation apportée ici par l'expérimentation (la position du labyrinthe ne répondant qu'à la notion de pesanteur, et le reste du crâne à d'autres sollicitations : prise de nourriture pour la mâchoire et mode de station pour l'arrière-crâne), mais dont le principe demeure valable au cours de l'évolution.

c) La "relative" immuabilité de la loge cérébelleuse dans sa forme, ainsi que le relèvement de la face, sont des points sur lesquels nous sommes en accord, bien qu'avec des corrections d'ordre quantitatif. Moss signale, de plus, que "le squelette facial du rat nouveau-né est fortement fléchi ventralement par rapport au crâne neural (il est clinorhinque), avec l'âge, la totalité du crâne facial tourne en haut jusqu'à arriver virtuellement dans le même alignement que le crâne neural. Il apparaît que les rats amputés présentent une accentuation de ce processus". Nous ajouterons à cela que ce phénomène ontogénique (normal) a une portée probablement très générale puisque nous avons pu démontrer (B. 68 et 83) qu'il en était ainsi également chez les Anthropomorphes et chez le chat (B. 45). Nous avons retrouvé aussi cette même accentuation du mouvement du relèvement de la face par rapport au crâne, chez nos "bipèdes" aussi bien rats que chevreau.

d) Il est enfin un point sur lequel nos recherches divergent sensiblement, c'est sur la position de l'arrière-crâne. Moss dit que "en position plus érigée, par exemple après ablation des membres antérieurs, le crane tourne en totalité en bas et en avant en devenant plus plat". La méthode vestibulaire employée directement permet d'avoir une autre conception des faits : nous démontrerons que l'ablation des membres antérieurs n'a pas pour effet une attitude plus érigée, au contraire ! Cela entraîne une rotation ontogénique "négative" plus intense que chez les témoins ; celle-ci intéresse non pas la totalité du crâne mais essentiellement la voûte, et surtout la partie post-tentoriale de celle-ci. Enfin, l'aplatissement du crâne, accompagné d'une sorte de brisure de la voûte au niveau de la suture lambdoïde, ainsi que le dit Moss, n'est pas évident, les statistiques, appliquées à nos séries, montrent au contraire qu'il s'agit plutôt d'un léger arrondissement, allant de pair avec une plus grande ouverture d'un angle, centré à l'inion.

Il était nécessaire, avant de proposer le détail de nos résultats, d'essayer de faire clairement le point sur les conclusions de Moss, par rapport aux nôtres. Les quelques divergences de détails proviennent de ce que cet auteur, ainsi qu'il le dit, n'a pas utilisé "directement" la méthode vestibulaire, mais a voulu s'en approcher par des techniques indirectes, impuissantes à fournir certains renseignements sur la rotation de l'arrière-crâne. En effet, nous l'avons déjà dit, on ne peut pas extrapoler sans danger, de la capsule otique "in toto", aux canaux semi-circulaires qui s'y trouvent. Le mérite de Moss, et aussi de Lisowski, n'en est que plus grand, d'avoir pu mettre en exergue les aspects essentiels du problème.

Enfin, avant de clore cet exposé historique et les remarques qui s'y rapportent et bien qu'il ne s'agisse pas d'animaux dépourvus artificiellement de leurs membres antérieurs, nous devons rappeler les travaux de Sercer et Krmpotic (B. 220 et 221) sur le chien. Au lieu de modifier la position normale de la tête par une amputation des membres antérieurs, ces auteurs ont procédé différemment, mais l'essentiel ne résidant pas dans le mode opératoire mais plutôt dans les résultats à obtenir leurs travaux s'intègrent parfaitement au cadre de cet exposé. Dans le but de provoquer des changements significatifs de la base du crâne, l'auteur agit comme suit : "nous cautérisons la moitié supérieure de la cornée de chiens âgés de 6 semaines. Ces chiens étaient dès lors forcés, pour le reste de leur vie, de tenir la tête (ou plus exactement le museau) élevée. Par suite du changement de position de la tête la gravitation exerçait sur la partie antérieure de la tête une tension plus forte que d'ordinaire, quand la tête penchait constamment vers le bas, ce qui est la particularité biologique de l'espèce canine... Nous avons pu constater que la base crânienne des 7 chiens en expérience, tous de la même nichée, était visiblement courbée de 3 à 5°..." Ces recherches ont été poursuivies dans le but de provoquer l'apparition chez le chien, d'une otospongiose, maladie strictement humaine, qui est également une rançon de la bipédie ainsi que nous avons pu le démontrer (B. 92, 85, 87). L'intérêt des travaux de Sercer, en ce qui concerne le présent ouvrage, réside en l'obtention d'une modification de la forme d'un élément céphalique, consécutivement à un changement dans l'attitude de la tête. Sans doute aurait-il été intéressant de procéder à de telles expériences sur des animaux plus jeunes (moins de 6 semaines), les modifications auraient été probablement plus significatives.

Nous en arrivons maintenant à nous demander si les expériences de R. Anthony (B. 7) ne pourraient pas entrer plus ou moins dans le cadre de ce travail : cet auteur, enlevant les dents d'un chien à mesure qu'elles apparaissaient, arrivait à modifier la forme du crâne de façon assez considérable, le trou occipital ayant

varié de 15° et le bord tentorial du rocher, de 7°, dans le sens que nous appelons "négatif". Peut-être de telles modifications ont-elles pu être obtenues parce-que ce chien devait adapter la position de sa mâchoire au type de nourriture qu'elle était susceptible de prendre, d'où nouvelle position de l'arrière-crâne ? Il ne s'agit là évidemment que d'une hypothèse !

A toutes ces expériences, nous tenons à joindre la référence de celle de Nathan (Notkovich) qui, en 1964, a essayé de rendre "véritablement" bipèdes, des Primates (babouins) ; ces derniers, pourvus de culottes et de corsets rigides, étaient obligés de se tenir debout. Dans ces conditions, un recroisement des membres inférieurs a été obtenu et la cyphose lombaire s'est transformée en une lordose. Il n'est malheureusement fait aucune mention au port de la tête. (B. 179 bis).

## 2. Rappels ontogéniques

Quelques rappels sur la biologie du cycle vital du rat blanc, la croissance normale de cet animal, et en particulier sur celle de son crâne, sont nécessaires avant d'aborder les techniques à proprement parler. Ces renseignements sont empruntés à divers auteurs et nous nous réservons de proposer plus loin nos propres observations relatives à ce sujet, en les comparant à celles de nos individus amputés.

De nombreux ouvrages traitent de la biologie du rat blanc, animal de laboratoire par excellence (B. 40, 118, 193, 237, 139...), signalons en particulier le travail de Donaldson (B. 112) qui étudie la croissance du rat sous l'angle particulier de celle des organes (leur poids, leur longueur) par rapport au poids du corps. Cette référence n'est pas inutile si l'on considère toute l'importance que nous attribuerons au poids corporel dans nos expériences.

Pour se faire une idée de la durée sur laquelle doit s'étendre l'expérimentation, quelques données fondamentales, fournies par Goff et Landmesser (B. 136) sont d'un grand secours et doivent être rapportées ici : "les lignées de rats blancs (Wistar albinos) ont une période de gestation de 21 à 23 jours... ils sont fertiles à partir du 60ème au 90ème jour et le demeurent jusqu'à 300 jours... la ménopause arrive entre 15 et 18 mois... leur vie dure 36 mois environ (ce qui correspond à 90 années humaines !)... les mères mangent le placenta après délivrance, ce qui peut expliquer un certain "cannibalisme"... les jeunes commencent à téter à la 12ème heure, ils recherchent leur mère pendant 7 à 8 jours..."

.../...

En ce qui concerne en particulier la croissance du crâne, des renseignements peuvent être trouvés dans les travaux de plusieurs auteurs : Baer (B. 13) étudie cette croissance par des colorants vitaux qui permettent de mieux délimiter les différents os. Troitzky est l'un des premiers à étudier (en 1932) la croissance expérimentale de la voûte du crâne (B. 226) il a été suivi, en cela, par Moss et Young (B. 173 à 176, 246, 247). Moss montre que, chez le rat, il existe une rotation de la tente du cervelet, pendant la croissance (1) une rotation du "crible" ethmoïdal et une rotation de la face (ainsi que cela a déjà été signalé). Ces trois mouvements sont rapportés, par lui, à la direction de la partie antérieure de la base endocrânienne, renvue fixe. Ce même auteur (B. 173) affirme que, chez le rat, la croissance du neuro-crâne est pratiquement établie, pour l'essentiel, à l'âge de 34 jours (le pariétal a terminé sa croissance, ainsi que la partie postérieure du frontal), mais pas celle du splanchno-crâne. A ce stade de 34 jours, les différences sexuelles sont encore peu nettes. A 60 jours, les sutures inter-osseuses de la voûte ont établi leurs rapports réciproques de façon définitive.

Etudiant histologiquement les faits, Moss montre qu'une suture entre deux os de la voûte, passe par deux stades successifs : suture "présomptive" et suture "définitive" (c'est-à-dire quand les os ne peuvent plus s'étendre sur le territoire normal d'autres os) et le passage d'un type à un autre se fait (tout au moins pour les sutures principales de la voûte : la métopique, la sagittale et la coronale) à l'âge de 7 jours. Il écrit aussi que la situation des sutures est déterminée par la croissance relative des os adjacents.

D'autres renseignements complémentaires peuvent être tirés de l'important travail de Messler et Schour (B. 170) dont Moss s'est partiellement inspiré à propos des résultats qui viennent d'être évoqués. D'après ces auteurs, il existe, dans la croissance squelettique de la voûte crânienne du rat, deux périodes : d'abord une

---

(1) D'après Moss, la rotation du bord tentorial du rocher du rat serait "liée au développement des hémisphères cérébraux", elle s'opérerait donc dans le sens que nous nommons "positif" ! Cela s'oppose à notre point de vue, en effet, pour nous elle se fait dans l'autre sens ; la raison de cette divergence tient uniquement à la méthode employée, Moss fait ses superpositions par la direction générale de la base du crâne, laquelle varie au cours de l'ontogénèse, par rapport aux axes vestibulaires.

croissance osseuse généralisée, dont le taux est pratiquement invariable selon les encoûts, cette période dure jusqu'au 60ème au 70ème jour ; elle est caractérisée par un très rapide accroissement dans les dimensions de la voûte crânienne, avec seulement des changements mineurs dans les proportions (croissance différentielle à certains endroits) ; puis, après le 70ème jour, survient la période de croissance osseuse localisée, l'apposition osseuse ne se produit qu'à certains emplacements d'où changements marqués, dans les proportions de la voûte, avec léger accroissement de toutes ses dimensions. La croissance localisée est la plus nette au-dessus du sinus frontal, le museau s'allonge nettement alors que le crâne demeure plus stable.

Au 100ème jour le crâne a une forme "en raquette de tennis", la croissance du museau est toujours la plus nette et se poursuit jusqu'au 300ème jour (alors que par exemple, la largeur maximale du crâne est atteinte au 20ème jour et l'accroissement en longueur de la voûte neurocrânienne est virtuellement complète à 40 jours).

De telles considérations possèdent un grand intérêt lorsqu'on se propose d'intervenir sur la morphologie du crâne en cours de croissance. En effet, quelques remarques peuvent être faites, en se basant sur ce qui précède :

a) l'intérêt du passage d'une suture de type "primitif" à celle du type "définitif" est ici assez limité car nous ne procédons pas à l'ablation d'os de la voûte. Cependant une telle constatation montre que des structures s'établissent précocément dans la voûte neurocrânienne, et il n'est donc pas sans importance d'intervenir très rapidement après la naissance.

b) la croissance du crâne, d'abord celle de la voûte puis celle du splanchno-crâne est certes différentielle, mais elle est continue au moins jusqu'à 300 jours (limite de temps des observations rapportées par Massler et Schour). Cela possède pour nous une très haute signification, car si l'intervention expérimentale (amputation) est précoce, ses effets peuvent continuer à agir mécaniquement pendant très longtemps au niveau du crâne, puisque celui-ci a encore certaines zones susceptibles de se modifier.

c) le maximum de largeur est atteint rapidement (20ème jour), donc toute modification d'un quelconque indice céphalique ne sera fonction que de la longueur. Si celle-ci est la longueur totale de la tête, elle inclut deux portions : la voûte et la partie faciale dont on vient de voir qu'elles répondent à des lois différentes. A partir du 40ème jour (où la voûte a atteint sa longueur maximale), la variation de longueur, donc d'indice, ne sera pratiquement plus fonction que de celle de la face.

d) Moss, Massler et Schour et aussi un autre auteur : Hatai (B. 145) montrent, dans la même ligne d'idées, que la longueur de l'os nasal du rat est aussi un caractère sexuel secondaire caractéristique (statistiquement démontré).

e) la persistance assez prolongée d'une zone frontale antérieure non définitivement fixée (alors que la partie frontale postérieure et la zone pariétale le sont), ainsi qu'une région faciale encore susceptible de croissance, expliquent la possibilité, chez les rats amputés des membres antérieurs, de variations dans la courbure générale du profil de la tête et notamment, comme nous le montrerons, d'un relèvement de la zone faciale par rapport à la zone neuro-crânienne. Si cette observation, faite sur le rat, pouvait être extrapolée chez d'autres Mammifères (ce dont nous ne sommes pas certain !) cela permettrait d'expliquer certains phénomènes assez curieux, tels qu'une rotation de la face vers le haut et l'avant, par rapport au crâne et qui font des Mammifères qui la possèdent, des exceptions à la "règle" déjà énoncés antérieurement, de l'angulation habituelle de 30° entre la direction masticatrice et l'horizontale vestibulaire. Tels sont : les Camélidés (comparés aux Bovidés) (B. 135, 83) et l'Orang, *Pongo pygmaeus* (comparé aux Anthropomorphes africains) (B. 83, 66). Encore faudrait-il dans ces cas, que l'observation minutieuse du comportement de ces espèces nous livre la clé du facteur mécanique susceptible d'engendrer cette rotation autour d'un point "faible" (que nous avons nommé : "zone sensible" en des travaux antérieurs).

f) quand les auteurs disent que les sutures de la voûte ont établi leurs rapports définitifs au 60ème jour, chez le rat, il convient de bien s'entendre sur la signification exacte de ces termes : Pour eux, le crâne et particulièrement sa voûte sont considérés isolément, en eux-mêmes, en dehors de toute référence à un système quelconque d'orientation. Seuls entrent en jeu les rapports immédiats et réciproques des os voisins. Nous ferons ici une importante remarque, c'est que si ce même crâne est orienté, par exemple par la méthode vestibulaire, il faudra bien se garder de confondre entre la forme d'une région, en elle-même et la position qu'elle occupe dans l'espace, découpé, orienté et jalonné par les 3 plans vestibulaires et qu'on peut appeler simplement : "espace vestibulaire". Une région telle que la voûte fronto-pariétale peut très bien n'avoir en soi que des variations mineures de forme et posséder un déplacement dans l'espace vestibulaire.

g) nous attirons encore l'attention sur le fait que les auteurs précédemment cités se sont penchés essentiellement sur la voûte (fronto-pariétale) et sur la face, portions céphaliques qui, du point de vue embryologique, sont d'origine "membraneuse", ou "dermique" (sauf la partie profonde de la face) ; ils se sont moins

.../...



préoccupés de tout ce qui est d'origine endochondrale : base du crâne et portion sous-iniaque de l'occipital. Or, il découle de nos observations que les facteurs mécaniques mis en jeu par la modification de posture, chez nos animaux en expérience, agissaient précisément par l'intermédiaire de l'occipital (origine endochondrale), référence prise par rapport au labyrinthe, contenu dans la capsule otique (également d'origine endochondrale).

Les modifications au profil latéral supérieur des rats "bipèdes" (observation valable aussi chez le chevreau "bipède") seront étudiées en détails plus loin, mais, dès à présent nous pouvons dire que la zone pariéto-frontale (dont l'anatomie est fixée très tôt, comme le dit Moss) a une situation dans l'espace vestibulaire, qui dépend de 2 séries de facteurs : 1° des facteurs faciaux : la face tourne légèrement vers le haut et l'avant, profitant de la zone frontale antérieure encore malléable et 2° des facteurs occipitaux, la modification de station entraîne l'occipital en rotation "négative". La voûte fronto-pariétale, refoulée par la région occipitale et bloquée en avant par la rotation de la face, se déplace donc dans les axes vestibulaires en s'écartant un peu du centre des axes (labyrinthe), d'où également, léger arrondissement du profil chez les rats amputés (et aussi chez le chevreau ectromèle).

De plus, les modifications majeures de la forme de la voûte se produisent, non pas, comme le dit Moss, au niveau de la suture lambdoïde, mais bien plutôt à la hauteur de l'inion, lequel est précisément la limite entre les régions du crâne d'origine endochondrale et membraneuse. Cela est plus satisfaisant pour l'esprit. (La modification majeure dont on parle ici, consiste en une "ouverture" d'un angle, entre la direction pariétale, y compris l'inter-pariétal et celle de l'écaïlle occipitale, comme cela sera démontré plus loin).

h) une dernière considération doit être faite sur les données des auteurs précités, c'est que l'étude de mensurations effectuées sur le crâne, en dehors de toute orientation, ne fournit que des renseignements quant à la forme de ce crâne en ses diverses parties ; tandis que l'emploi préalable de la méthode vestibulaire permet de situer avec précision et à chaque moment de l'ontogénèse, n'importe quel point crâniométrique "dans l'espace vestibulaire" ; la notion de position est donc fournie en plus de la notion de forme et rien n'empêche, à partir des points repérés préalablement, de prendre ensuite n'importe quelle mesure biométrique classique. (Des courbes ontogéniques sur le déplacement des points seront exposées dans la suite de cet ouvrage).

.../...

### 3. Technique d'amputation

Fuld (B. 130) procède, sur ses chiens, à une désarticulation des membres antérieurs au niveau de l'épaule, sous anesthésie générale. L'opération est faite en deux temps, à des âges respectifs de 9 et 11 semaines. Sur les 6 chiens, l'un meurt au cours de la seconde anesthésie et un autre 15 jours après l'opération. L'expérimentation a eu une durée totale de 280 jours.

Jackson (B. 151) opère 2 chiens avec succès, à l'âge de 1 mois, par amputation au niveau des coudes (en un temps, semble-t-il) ; le niveau de cette amputation est assez bas, mais l'auteur, pour pallier à cet inconvénient, place ses chiens 12 heures par jour dans un cadre qui les maintient en position verticale. Les résultats ont été appréciés au bout d'une année.

Colton (B. 42, 43) expérimente sur des rats blancs Wistar, soit de 2 à 3 jours après la naissance, soit, dans une autre série, 10 jours après la naissance (c'est-à-dire avant l'ouverture des yeux, qui se produit entre le 14 et le 17ème jour (B. 136) ). L'opération est faite en un seul temps, par section de l'humérus, juste au-dessus de l'articulation du coude, la plaie est traitée à la celloïdine. Dans la première série la mortalité était forte (cannibalisme de la mère), mais non dans la seconde. Les rats étaient sacrifiés généralement entre 150 et 210 jours.

Pratt (B. 194) enlève les membres entiers avec (dans certains cas) la ceinture scapulaire. Cette intervention a lieu en 2 temps : respectivement à une et deux semaines. Les résultats sont bons. Le temps d'expérimentation n'est pas précisé, ce qui n'a peut-être ici qu'une importance secondaire puisque Pratt ne décrit que des observations d'ordre biologique et non anatomique.

Goff et Landmesser (B. 136) sur des rats (de 18 à 36 heures) et des souris (de 60 à 72 heures) intervient sous anesthésie avec hibernation. Les individus, tirés du nid, sont placés sur des cubes de glace pendant 12 à 15 minutes ou bien encore, sont soumis à un froid intense pendant 10 minutes. Les deux membres antérieurs sont noués par une ligature transfixiante au niveau de l'humérus, et la queue à la base. Puis des sections aux ciseaux sont faites, au-dessus des coudes et à la queue ; une bonne hémostase est indispensable. L'intervention est suivie d'une réanimation dans un incubateur bactériologique à 37° jusqu'à reprise d'une activité "normale". Goff observe que le cannibalisme est plus marqué chez les souris que chez les rats, et qu'il est le fait de certaines mères seulement. Les rats sont observés pendant 18 mois.

La technique de Goff a été reprise par l'école japonaise (B. 228, 209, 206). Sakamoto signale que les rats amputés sur lesquels portent les observations représentent 15 % de tous les nouveaux-nés et Ushikubo précise la durée des expériences (1 à 2 ans).

Yamada (B. 243 à 245) utilise également la technique de Goff chez les rats, mais avec une modification : l'intervention est faite plus tardivement (3 à 7 jours après la naissance au lieu de 18 à 36 heures), afin de diminuer les déchets par cannibalisme. Malgré cela, les pertes sont encore de 77 % ; la durée expérimentale est de 24 mois.

Lisowski, Davids et collaborateurs (B. 167, 168, 46) opèrent sur des rats de 36 heures (et de 4, 5 à 6,5 grammes), par amputation mi-humérale et de la queue, sous anesthésie avec hibernation. Les sujets sont sacrifiés par groupes, à 4, 8, 12, 16, 21 et 28 semaines.

Moss (B. 178) intervient sur 40 rats âgés de 3 jours (répartis en deux groupes égaux dont l'un est amputé des membres antérieurs et l'autre des membres postérieurs). Une ligature serrée est placée à la racine des membres aussi près du corps que possible. Cela est suivi d'une gangrène sèche aboutissant au racornissement du membre et à sa chute spontanée en 5 à 6 jours. Les rats ont été sacrifiés à 90 jours. Le pourcentage des pertes n'est pas précisé.

Notre technique (B. 124) est assez proche de celle de ce dernier auteur. Les expériences ont été effectuées sur 171 jeunes provenant de 25 portées, mais avec des déchets très variables (9 portées entières ayant, par exemple, été dévorées). Les mensurations ayant porté finalement sur 49 individus "bipèdes", notre pourcentage de réussite est de 28,65 donc nos pertes sont de 71,35 %. Ce chiffre, bien que un peu meilleur, est du même ordre de grandeur que celui indiqué par Yamada (77 %). Mais notre résultat global se rapporte à des individus appartenant à deux séries. En effet, deux techniques ont été éprouvées successivement.

La première consistait à ligaturer (sans anesthésie) et le plus près possible du corps, les membres antérieurs des rats, dans les 24 heures suivant la naissance. Dans ces conditions (qui furent celles de 13 portées), sur 76 rats, deux seulement survécurent, les autres ayant disparu, dévorés par leur mère : déchet de 97,2 % !

C'est la raison pour laquelle nous avons changé de méthode, en opérant les ligatures en deux temps : la première ayant lieu au 3ème jour, et la seconde

au 6ème. Dans ces conditions, les résultats furent remarquablement bons, en général. Le sevrage a été effectué, selon les cas, du 24ème au 49ème jour (mais, en moyenne vers le 32ème jours) ; Goff sevrerait entre le 21ème et le 28ème jour. Après cela les rats ont reçu une nourriture standard.

Pour les survivants, la récupération d'une activité qu'on peut estimer "normale", compte-tenu évidemment du handicap apporté par l'opération, est très rapide. C'est aussi ce qui ressort de la lecture des autres auteurs ayant procédé à ce genre d'expériences (15 minutes suffisent, après la fin de l'opération, d'après Pratt, pour récupérer l'activité "normale").

Nous n'avons pas jugé utile de sectionner la queue. En effet, les auteurs qui ont procédé ainsi partaient du principe que pour produire un vrai bipède, "se tenant debout comme l'Homme", il fallait sectionner, outre les membres antérieurs, la queue, afin d'éviter que celle-ci ne serve de troisième point d'appui (attitude tripode). D'une part, il est apparu qu'entre les résultats des auteurs ayant coupé la queue de leurs rats, et ceux d'autres auteurs l'ayant laissée en place, il n'existait aucune différence significative ; et, d'autre part et surtout, il sera démontré à l'aide de la méthode vestibulaire, que le fait de couper les pattes antérieures d'un quadrupède n'en faisait pas pour autant un être érigé, au contraire ! d'où le peu d'intérêt à procéder à l'ablation de la queue.

Le résultat anatomique, vérifié par dissection du cadavre des adultes, n'a pas été une suppression totale du membre. La persistance du cartilage de conjugaison au-dessus du niveau de la ligature explique que la moitié environ de l'humérus ait pu pousser (Fig. 4). L'articulation scapulo-humérale s'avère normale, ainsi que la tête humérale. L'os restant possède une longueur moyenne (hors tout) de 17 mm et se termine constamment en "lame de sabre" dont la pointe est tournée en dedans (c'est-à-dire du même côté que la tête humérale). La comparaison avec un humérus normal montre pour celui-ci une longueur de 25 mm. Un membre normal, en extension maximale et mesuré de l'extrémité de la tête humérale jusqu'au carpe, est de 48 mm. Donc, la portion restante de l'humérus mesure un peu plus de la moitié de cet os à l'état normal et environ 35 % du membre normal total (la paume de la main étant supposée placée sur le sol). Le niveau de l'extrémité du moignon ne dépasse pas (ou très peu) le niveau ventral du thorax (Fig. 7).

La dissection du moignon montre, à son bout distal, une fibrose très intense et la production de plusieurs bourses séreuses.



Fig.4

Comparaison , à même échelle , du squelette restant après amputation (portion d'humérus ) ,à droite , avec la longueur du membre d'un témoin ( à gauche).

#### 4. Problèmes de compétition

Un des aspects de cette compétition nous est fourni par les résultats de nos amputations et de nos élevages.

Lorsque, dans une même portée, des témoins étaient laissés avec des rats amputés, les résultats étaient beaucoup moins bons que si la portée entière était opérée, fait déjà noté par Pratt. Il existe donc, au début, une nette compétition pour têter, et qui a pour effet d'éliminer pratiquement les amputés ayant échappé au cannibalisme de la mère. Par contre, tout se passe bien quand tous les individus d'une même portée possèdent le même handicap au départ.

La relative gêne apportée par le "bipédisme" expérimental doit sans doute être tenue pour responsable de la moindre valeur des divers paramètres biométriques (poids, longueur,...) chez les amputés, par rapport aux témoins de même âge. Il se produit au début de la croissance un "manque à gagner" qui n'est généralement plus rattrapé par la suite, bien que la compétition cesse très rapidement après le sevrage.

Il faut cependant ajouter à ce qui précède, que la notion de compétition doit tenir compte en outre, du nombre absolu de jeunes (amputés ou non) dans une portée. Quand ce nombre est très faible, les jeunes se retrouvent pratiquement dans des conditions égales, la compétition n'a pas lieu; c'est ce qui a pu être observé par exemple dans le cas d'une portée où seuls ont survécu un amputé et un rat normal. Non seulement l'amputé a vécu, mais encore il a atteint un poids relativement très élevé.

La période de sevrage passée, et malgré leur léger retard pondéral, les rats amputés acquièrent très vite une vivacité au moins égale à celle des témoins, on pourrait même dire qu'elle est supérieure, à certains égards, ainsi que le montre un film que nous avons tourné. Dans une cage étaient placés un témoin et un amputé, à jeun tous deux. La nourriture (un "galet") sitôt introduite, était accaparée par le "bipède" qui arrivait fort bien à se défendre grâce à des aptitudes particulières pour le saut, en transportant la nourriture entre ses incisives. Goff écrit aussi que les rats amputés deviennent très vite égaux aux témoins (dans la lutte pour l'existence).

En somme, nous pouvons, semble-t-il, résumer les faits en disant qu'au départ il existe une compétition qui est nettement défavorable aux amputés. Ceux qui dépassent ce cap, et malgré une moins forte valeur de leurs paramètres biométriques relativement aux témoins, n'ont dès lors plus à craindre la compétition; ce serait plutôt le contraire qui aurait tendance à se produire!

## 5. Courbes de croissance pondérale.

La comparaison de la croissance de l'amputé avec celle du témoin, doit maintenant retenir notre attention; elle nous montrera à l'évidence les conséquences prolongées du handicap initial dont il vient d'être parlé.

Colton (B. 42) propose un certain nombre de courbes de croissances comparatives, mais elles s'avèrent inutilisables pour nous, car il rapporte tous ses paramètres à la longueur du crâne. Or, précisément, cette longueur est, de façon caractéristique, plus faible chez l'amputé que chez le témoin! c'est ainsi que cet auteur conclut que le corps du "bipède" est plus long (relativement au crâne) que celui d'un témoin. Cela ne donne de la vérité qu'une vue fort déformée, car manifestement, et en valeur absolue, c'est l'inverse qui est vrai.

Goff et Landmesser (B. 136) annoncent un travail (non paru à notre connaissance) dans lequel la même technique de mesure serait utilisée.

Lisowski (B. 167) écrit que "les opérés sont plus petits en poids et en taille, la longueur de la tête et de la colonne vertébrale sont significativement plus courts chez les rats bipèdes de tous âges "... l'indice : tête=colonne est généralement plus grand chez les bipèdes", c'est à dire que chez eux, le corps est plus diminué que la tête, par rapport aux témoins.

Yamada (B. 244 - 245) trouve que les rats amputés sont, en général, plus légers de 25% que les témoins. Ce même auteur, dans un autre travail (B. 243) fournit le détail comparatif des poids entre les amputés et les rats normaux, en indiquant à chaque fois le sexe et l'âge, ce qui nous a permis de rétablir d'après ses données, un graphique (assez analogue à celui de la Figure 5), d'où l'on peut retirer des conclusions absolument identiques aux nôtres, à savoir que : les amputés sont de poids inférieur aux témoins de sexe correspondant, et que, dans une catégorie donnée (amputés ou témoins) les mâles sont plus lourds que les femelles.

Sato (B. 209) et Sakamoto (B. 206) publient chacun, une courbe de croissance comparative. Les amputés y sont plus légers, et, par exemple, la lecture du tracé proposé par le dernier auteur (portant sur des femelles), donne, pour un âge de 12 mois, un poids de 200 grammes pour les "bipèdes" et de 240 pour les témoins. D'après cette courbe, le décalage est très précoce, il augmente jusqu'à 3 ou 4 mois, puis diminue un peu et se stabilise pratiquement.

Dauids (B. 46) ne publie pas de courbe mais propose des chiffres, valables de 16 à 28 semaines : les témoins mâles pèsent de 250 à 400 grammes,

les femelles, de 150 à 225 grammes, cependant que les amputés mâles pèsent de 200 à 300 grammes, et les femelles, de 100 à 175 grammes. Ces chiffres sont plus élevés que les nôtres, mais le même degré de relativité y est respecté.

Personnellement nous avons établi des courbes de croissance pondérale et des courbes de croissance de la longueur totale (sauf la queue), aussi bien chez les témoins que chez les amputés des deux sexes. Mais c'est surtout à la croissance pondérale que nous avons attaché notre attention pour des raisons sur lesquelles il faudra revenir. En plus d'un début de courbe, réalisé avec peu d'individus (témoins seuls), les renseignements portent sur des rats sacrifiés à des âges divers, de 3 à 14 mois. La figure 5 montre quel est, en moyenne, le poids correspondant aux divers âges. Précisons que l'établissement de ces courbes est assez difficile, à cause de l'étalement pondéral assez grand, des individus pour un âge donné (même s'ils sont à la fois, de sexe, de portée et de conditions anatomiques identiques) et aussi, à cause d'individus "aberrants". C'est ainsi que l'un de nos "bipèdes" de 4 mois pesait 220 grammes ! les courbes de la figure 5 pourront encore utilement être comparées avec celles (établies pour des rats normaux) proposées par Poumeau Delille (B. 193) et celles d'autres auteurs classiques tels que Donaldson (B. 112).

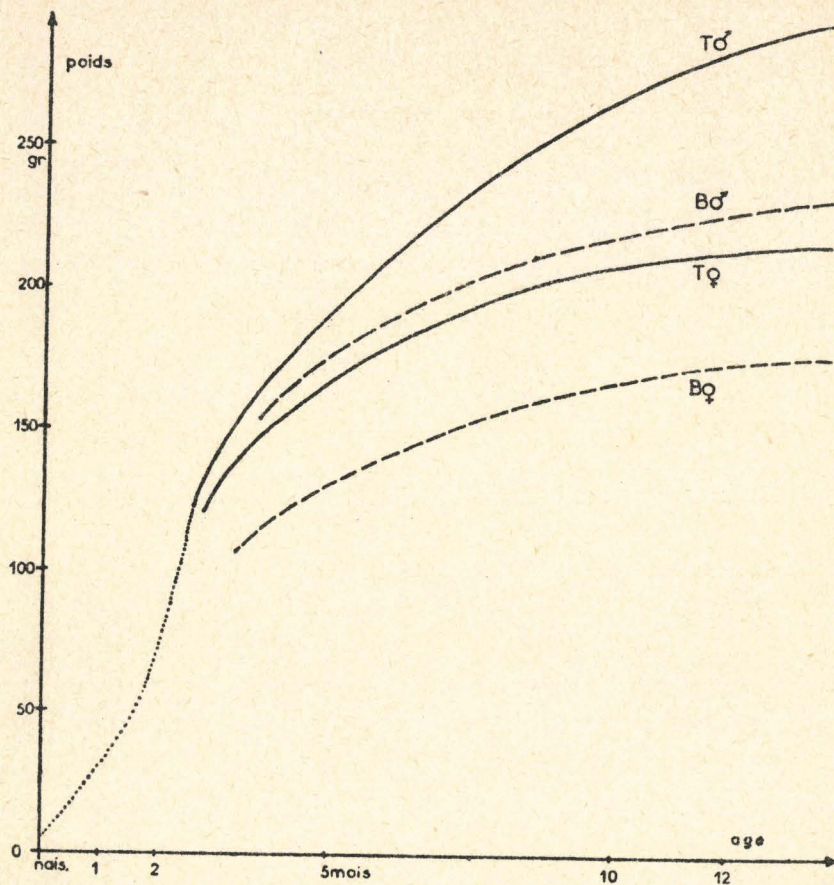
En ce qui concerne ce travail, la courbe de croissance pondérale en fonction de l'âge n'a qu'un intérêt secondaire, car toutes nos mesures seront rapportées au poids de l'individu adulte moyen, et ce n'est que pour se faire une idée générale des rapports existant entre un paramètre et un âge donné, que, dans un second temps, il sera toujours possible au lecteur de se rapporter à la figure 5, en considérant les relations entre le poids et l'âge (et aussi : le sexe et le type).

#### 6. Attitudes et comportement des rats amputés.

Ainsi que plusieurs auteurs le signalent, l'étude du comportement et de l'attitude des rats est plus instructive lorsque ceux-ci se trouvent à l'obscurité, d'où difficultés que d'aucuns (Goff) ont préconisé de tourner en filmant les rats en infra-rouge. Sans prétendre à la perfection, nous avons fait comme bien d'autres, en nous contentant d'observer les rats à la lumière du jour, et même de les filmer sous une lumière intense, faute de pouvoir nous permettre de faire autrement.

Les auteurs consultés ne sont pas avares de détails sur le comportement des rats amputés, et pour des renseignements plus complets, nous demandons au lecteur de s'y reporter. Nous nous sommes contentés ici d'en extraire l'essentiel. Ce qui frappe est que la plupart de ceux qui ont décrit ces rats "bipèdes", l'ont fait avec l'idée préconçue que le bipédisme anatomique qu'ils avaient ainsi réalisé, se rapprochait





**Fig.5**

**Courbes de croissance pondérale en fonction de l'âge.  
 Comparaison entre : témoins (T) , et rats amputés (B),  
 des deux sexes.**

de celui de l'Homme, et correspondait donc à un bipédisme physiologique ; les auteurs décrivent certes, avec beaucoup de détails, les attitudes érigées, mais ils reconnaissent d'une part, que ces mêmes attitudes existent aussi chez les témoins, et, d'autre part dépeignent d'autres types de comportement sans y attacher une grande importance. Or précisément, il s'est avéré d'après nos constatations, que ce sont ces dernières qui paraissent avoir eu une action morphogénétique prédominante.

Avant de pousser plus avant la discussion, voyons rapidement ce qu'en ont dit les auteurs :

Colton (B. 42 = 43) écrit que les rats "bipèdes" sont des plantigrades, et possèdent deux types de locomotion. Ils peuvent progresser par petits pas, d'une enjambée moitié moindre que celle d'un témoin, mais ont quelques difficultés dans le maintien de cette position, et leur région thoracique touche fréquemment le sol. De plus, ils font des bonds de 8 à 10 pouces (soit 20 à 25 cm.). Ils sont capables de sauter du fond d'un baquet de 25 cm. de profondeur, sur le rebord de celui-ci, ce que des rats normaux n'ont pas l'habitude de faire. Les pieds des "bipèdes" sont plus écartés et les orteils plus étendus que ceux des témoins.

Pratt (B. 194) distingue la posture de la locomotion. Il décrit, pour la posture, l'existence d'une cyphose exagérée (thoracique inférieure et lombaire supérieure), d'où attitude "en pingouin ou en kiwi", ceci étant en rapport avec le recul du centre de gravité. Ils peuvent avoir des postures de digitigrades et des attitudes en "tripodes". Le nez peut toucher le sol, par flexion de la colonne.

Pour la locomotion, Pratt décrit 3 méthodes employées par les rats amputés :

- 1/ La "marche comme un Homme" quand le rat est pressé.
- 2/ Le mouvement "en chasse neige" le long du plancher de la cage, en utilisant ce qui reste de la ceinture pectorale, mode "particulièrement commun" chez ces animaux.
- 3/ Ils peuvent sauter comme des kangourous et avancer alors très rapidement. Ils ont encore la faculté de sauter verticalement avec grande facilité.

Enfin, Pratt décrit le curieux réflexe de "face-washing"; le rat, bien que par amputation, n'ayant jamais eu de membre antérieur, fait comme si celui-ci existait pour se "laver la figure". Cette observation pose des problèmes assez difficiles à résoudre, et qui font intervenir soit l'hérédité d'un comportement, soit la notion du "schéma corporel" qui a pu s'inscrire pendant le très court intervalle de temps pendant lequel le rat était encore intact (?).

Les rats "bipèdes" n'ont pas de difficulté de reproduction ni de mise bas, ni d'élevage des jeunes (qui sont, bien entendu, normaux).

Goff et Landmesser (B. 136) écrivent que ces animaux "excellents dans leur méthode de mouvements acquis, toujours apprise rapidement, ils marchent à peu près droits en étalant leurs orteils et leurs pieds, leur démarche est branlante, le corps fléchi en avant à la hauteur du mi-thorax, ils marchent à pas courts et ont un dandinement de pingouin" (il faudrait sans doute dire plutôt "de manchot")!. "Aucune difficulté pour boire, manger, s'élever et se défendre". Occasionnellement, un rat "se mettait la poitrine sur le sol pour dormir". Ces mêmes auteurs décrivent l'existence d'une cyphose dorsale et admettent que "ce bipédisme est de même caractère que chez l'Homme".

Lisowski (B. 167) fait à peu près les mêmes descriptions que Pratt. Il décrit à part la station, et la locomotion avec ses trois modes :

1/ La marche bipède, les genoux fléchis.

2/ La marche en kangourou.

3/ Le glissement quand la surface est lisse. Alors "ils se poussent avec les membres postérieurs, et glissent sur le thorax et l'abdomen". En même temps, "les omoplates et les épaules se meuvent régulièrement en une marche simulée bien que les moignons soient sans aide évidente". Ils mangent en fixant le comprimé avec le museau et peuvent faire des bonds de 50 cm." Enfin, Lisowski "considère que cette approche expérimentale peut jeter la lumière sur l'évolution de la station érigée".

Yamada (B. 243) décrit ces rats comme ayant "le plus souvent une posture semi assise, et quand ils changent de position pour devenir érigés, ils sont comparables à des humains portant un lourd fardeau". Mais il dit aussi que "la position droite des rats bipèdes est extrêmement instable du point de vue dynamique, et que le rat est sujet à tomber en avant". Il décrit avec beaucoup de soin les déformations de la colonne, et, pour lui, "le bipédisme du rat tend à être l'analogue de celui de l'Homme".

Moss (B. 178) est beaucoup plus nuancé dans ses appréciations, il dit que "la posture est modifiée dans tous les cas, les animaux ne deviennent jamais bipèdes au sens exact, ils ne se déplacent jamais debout sur leurs membres postérieurs, tout le temps. Le rat normal se tient fréquemment dressé sur ses pattes postérieures pendant de brefs intervalles. Toutefois, dans tous les cas, l'allure quadrupède de ces amputés est sérieusement troublée". "Les animaux amputés produisaient des moignons d'une taille telle qu'ils en usaient à la manière d'une sorte de locomotion quadrupède. Néanmoins, la posture érigée et le mouvement bipède étaient plus fréquemment observés que chez les animaux de contrôle".

A ces descriptions sur les rats, joignons celles sur les chiens amputés des membres antérieurs.

Fuld (B. 130) décrit ses chiens comme étant "vifs et remuants"... le thorax est incliné selon un angle d'environ 45° ... ils peuvent marcher en se dandinant ... le museau ou la poitrine peuvent être choisis comme troisième point d'appui... l'animal se reçoit sur le sternum quand il s'élançe pour parcourir une courte distance : saut de grenouille". Fuld joint des images particulièrement caractéristiques, et particulièrement l'une d'elles où il reproduit les empreintes du chien en déplacement, on y voit, au milieu, une traînée correspondant au frottement du thorax sur le sol.

Jackson (B. 151) dit que ses chiens "ont appris à marcher érigés, mais ne passaient pas tout le temps en cette position, et, en dehors du temps où ils étaient maintenus dans un cadre vertical, en liberté, ils restaient ordinairement posés sur le sol, par la surface ventrale du corps.

Nous n'avons pas l'intention, maintenant, de reprendre en détails, toutes les attitudes observées chez nos rats amputés, attitudes qui répondent évidemment à toutes celles qui ont été décrites par les auteurs, : phases érigées (Fig. 7), postures en "tripode" avec appui sur la queue, courtes marches bipèdes, sauts, progression en "reptation" (Fig. 8), manière de manger en fixant le "galeat" entre le sol et le museau ... l'essentiel demeurant dans l'interprétation de ces observations.

### 7. Interprétation des observations faites "in vivo".

Etant donné que le rat amputé est susceptible de présenter plusieurs types de stations et de locomotions, donc, par là même, plusieurs positions de la direction de sa colonne vertébrale relativement à l'horizontale, il est difficile et même impossible de savoir à priori, quelle est la position caractéristique, prédominante, celle qui, par sa répétition statistique au cours de la vie; va être à même de modifier le crâne dans un sens donné; il est de même impossible de présumer, à première vue, du sens dans lequel se fera cette modification. Comme le montre l'examen des textes qui viennent d'être rapidement analysés, les auteurs ayant amputé les rats ont cru en faire des animaux marchant comme l'Homme. Il aurait été normal, dans ce cas, de s'attendre à ce que la modification crânienne entraînée se fasse dans le sens "positif" ( pour employer notre vocabulaire) ( B. 83).

Moss s'est montré l'un des plus circonspectq à cet égard, et il faut bien dire ici que seule l'application de la méthode vestibulaire pouvait permettre, grâce au sens des changements intervenus dans le crâne, de savoir, après-coup quelle avait été

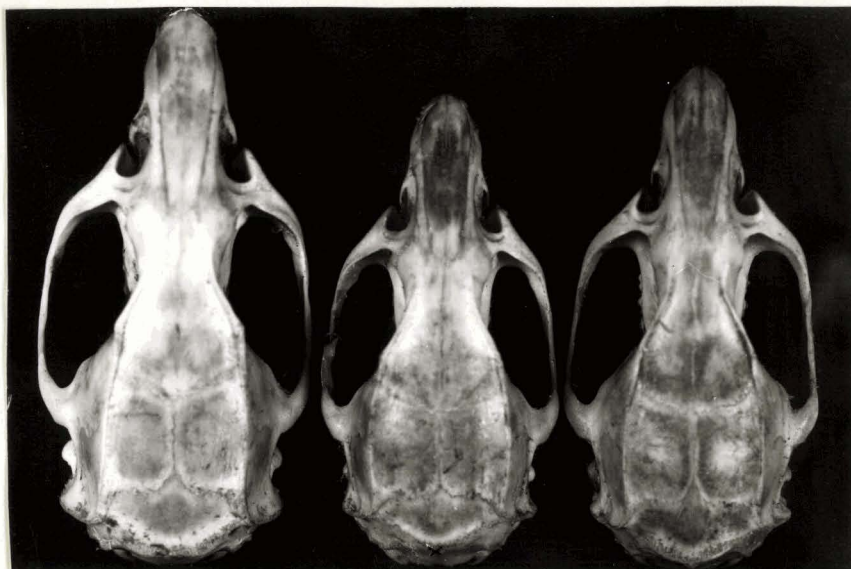


Fig. 6

Comparaison entre crânes de rats issus d'une même portée.

A gauche: témoin mâle , à droite: témoin femelle , au centre : mâle amputé. Noter sa taille plus réduite , et aussi l'avancée de l'inion ( marqué d'une petite croix, à l'arrière du crâne).



Fig.7

Rats amputés des membres antérieurs.  
 Au premier plan : attitude érigée, avec appui sur la queue. Au second plan : plusieurs rats amputés , en position habituelle.



Fig.8

Rat amputé. Attitude surbaissée typique, le thorax se trouvant peu au-dessus du sol.

la résultante des forces ayant agi sur le crâne au cours de toutes les sortes de positions décrites. De l'analyse qui sera faite plus loin, il ressort que le crâne a tourné dans le sens de l'accentuation des caractères de la quadrupédie (rotation "négative") et non dans le sens d'une bipédie plus accusée (rotation "positive"), que nous nous attendions à trouver de prime abord!

Pour retrouver directement ce résultat, dès le vivant de l'animal, l'observation visuelle est impuissante; il faudrait posséder un système permettant à chaque instant de la vie de déterminer le degré d'obliquité moyenne de la colonne, de l'enregistrer et d'en faire l'intégration sur toute l'existence du rat. Un tel procédé n'est sans doute pas irréalisable, de façon absolue, mais dépasse les "possibilités" de notre laboratoire. Nous nous sommes contentés d'attendre que la Nature veuille bien procéder à cet enregistrement à notre place.

En effet, on peut considérer que la déformation progressive du crâne d'un individu en expérience, est la conséquence de toute la somme (au sens mathématique du terme) des impulsions musculaires ayant eu à intervenir pour adapter la forme du crâne à une nouvelle position "moyenne". Ces interventions musculaires (et aussi, tendineuses et aponévrotiques, B. 229) sont elles-mêmes les réponses à toute une série d'arcs réflexes, nés du labyrinthe (entre autres!) obligé de toute façon à s'orienter selon la pesanteur. Pour fixer les idées, soit un rat amputé, la tête, ainsi que toute la partie antérieure du corps, privée de ses supports naturels, aura tendance à basculer vers le bas. Cela entraîne le labyrinthe en situation oblique dans le même sens. Il naît de là des impulsions sensorielles qui, par réflexe, tendent à rétablir les canaux semi-circulaires externes en situation horizontale (mais à un niveau plus bas qu'habituellement). Ce rétablissement ne peut se faire que par l'intermédiaire d'actions musculaires dans la région du cou. La répétition sans cesse renouvelée de telles actions musculaires doit être responsable d'une adaptation de la forme du crâne postérieur. En effet, celui-ci, une fois modifié, sera davantage à même de supporter le labyrinthe en position correcte, horizontale, et plus cette correction sera avancée, moins le labyrinthe enverra de stimuli correcteurs.

En somme, le crâne tend à prendre une forme "économique" du point de vue de la physiologie de son équilibre. Il est bien évident que si la position bipède, érigée était prédominante pendant la vie, le même principe serait également valable, mais le crâne aurait tendance à se modifier en sens inverse (rotation "positive"). Or l'analyse de la morphologie céphalique nous montre que la somme des impulsions a provoqué une rotation "négative", d'où l'on peut déduire que c'est l'attitude de "reptation", ou "en chasse-neige" pour reprendre l'image de Pratt, qui a été prédominante pendant la vie. (Fig. 9).

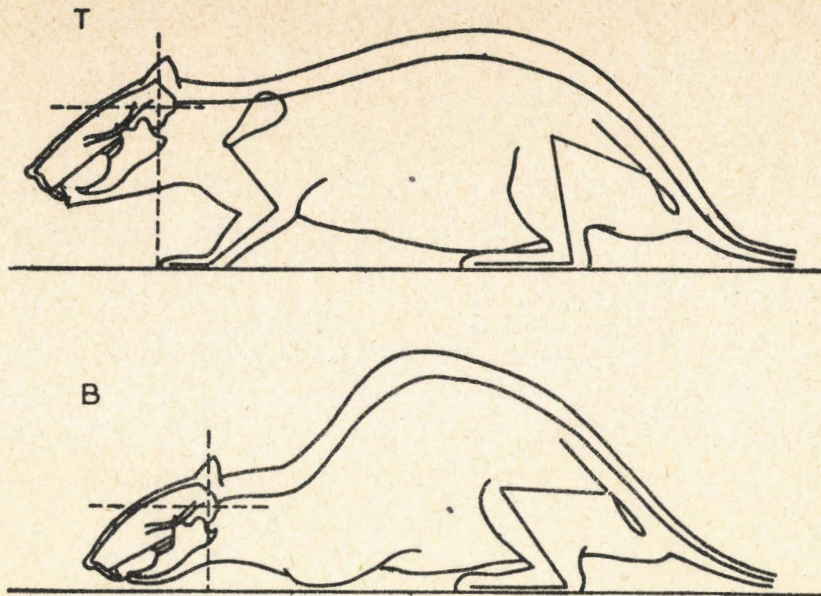


Fig. 9 . Position habituelle d'un rat témoin (T) , comparée à celle d'un rat amputé (B). Le squelette est représenté schématiquement.  
 Noter : la situation plus basse de la tête (dont l'orientation vestibulaire a été figurée) , les modifications de courbures de la colonne , et la situation du centre de gravité ( représenté par un point ).

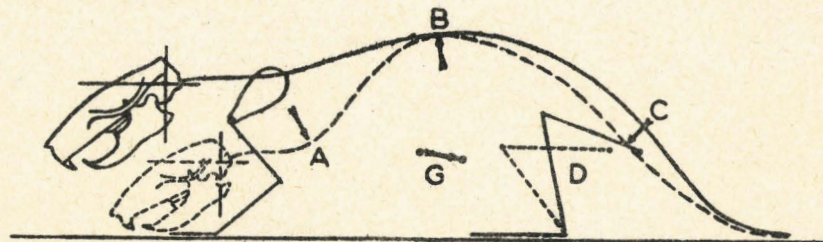


Fig. 10 . Superposition des squelettes de rats représentés sur la figure précédente. ( en tirets : le rat amputé , et en traits pleins: le témoin).

On y remarque :

- A : une lordose cervicale accrue.
- B : une forte cyphose thoracique.
- C : une légère lordose lombaire remplaçant la cyphose.
- D : une modification de l'indice tibio-fémoral.
- G : un recul du centre de gravité du corps.

Toute l'interprétation des modifications apportées chez les rats amputés doit être faite en ce sens, et il en est de même pour le chevreau ectroméle, ainsi que nous le montrerons plus loin.

Ceux qui, d'un point de vue anthropomorphique, ont considéré le rat amputé comme étant un animal se déplaçant à la manière d'un Homme, ont fait, en cela, une erreur d'appréciation, erreur bien compréhensible car, sans l'apport de la méthode vestibulaire, il leur était impossible de connaître la résultante temporelle des forces qui sont intervenues. Cela ne change cependant rien à la valeur de leurs conclusions relatives à la colonne et aux membres postérieurs, comme cela sera dit ci-après.

Sans cependant aller jusqu'à préciser le sens de la rotation, Moss en indique clairement la nécessité et le mécanisme physiologique : " La capsule otique du rat est capable de rotation par rapport aux structures crâniennes voisines, dans quelque direction que ce soit nécessaire pour permettre aux organes otolithiques de reprendre une orientation plus normale dans l'espace, et de faire disparaître ainsi l'influx nerveux afférent constant." Nous allons plus loin que cet auteur en disant que, non seulement la capsule otique tourne par rapport aux os voisins, mais encore que, dans le labyrinthe, il existe certaines portions (dont le canal externe) autour desquelles varie le reste de la capsule otique.

Nous croyons utile de rappeler au passage, que la mobilité (il faudrait même dire : la "liberté") de la capsule otique, et plus précisément du labyrinthe, n'a rien qui doive nous étonner. De nombreux travaux d'embryologie expérimentale ont porté sur la détermination, et sur les relations avec les organes voisins, des capsules otiques des Vertébrés inférieurs. Detwiler (B. 106 à 108), chez *Amblystoma*, retourne les capsules (sens : antéro-postérieur), et il observe par exemple, que le canal semi-circulaire externe est capable d'acquérir une nouvelle extrémité ampullaire à l'endroit normal, ce qui démontre bien une sorte d'autonomie physiologique du labyrinthe (questions d'induction et de compétence mises à part), comme si celui-ci avait dû se modifier afin d'être à même de répondre, à nouveau, aux sollicitations de la pesanteur.

En résumé, nous pouvons dire que les rats amputés, bien qu'anatomiquement bipèdes, ne le sont pas du point de vue physiologique, et les phases érigées qu'ils présentent, bien que plus longues que chez les rats témoins, sont insuffisantes pour compenser l'attitude inverse qui est prédominante. Et, lorsque dans le texte, le terme "bipède" est employé, celui-ci doit être interprété comme nous venons de le dire. Un tel individu est plutôt ce qu'on pourrait appeler un "superquadrupède" dans son comportement moyen. (Il faut entendre ce terme de superquadrupède, dans le même esprit que, chez la drosophile on parle de super-mâle ou de super-femelle ; ce sont les caractéristiques et non la fonction qui sont amplifiées).

.../...



Pour enlever au terme de "bipède" son sens trop fonctionnel, le qualificatif de "bipode" nous paraît plus satisfaisant, plus descriptif! mais afin de demeurer homogène par rapport aux autres auteurs s'étant occupé du même problème, l'appellation "bipède" sera maintenue.

La superquadrupédie ou si l'on veut, la bipodie, s'accompagne d'un port de tête à un niveau plus bas que chez le témoin (Fig. 9).

#### 8. Modifications des courbures de la colonne.

A. Delmas, dans son étude sur l'acquisition de la station érigée (F.105), met bien en évidence les rapports existant entre la forme de la colonne vertébrale, et le comportement de l'individu étudié. "Les courbures vertébrales seraient plus liées à l'activité motrice du sujet qu'à sa posture proprement dite. La courbure n'est qu'une des manifestations fonctionnelles de la posture".

Les déformations de la colonne des rats amputés ont été remarquées par tous les auteurs qui ont procédé à de telles expériences, il en est de même pour les chiens amputés des membres antérieurs, et une abondante figuration peut être trouvée chez les auteurs. Nous avons aussi observé et filmé ces modifications des courbures du rachis et sommes en accord avec ceux qui les ont déjà décrites, pour admettre que ces déformations vont de pair avec un report du maximum du poids vers les membres postérieurs restants. Ceux-ci sont plus écartés l'un de l'autre et les orteils plus étalés afin d'offrir un polygone de sustentation de surface augmentée. Là peut tomber la verticale du centre de gravité du corps, lequel point est en position plus reculée que chez un témoin (Fig. 10)

La situation de ce centre de gravité de l'ensemble du corps, ainsi que celle du centre des portions constituantes, ont été étudiées en détails par Yamada (B.243 - 244) qui a procédé par section du corps en plusieurs tronçons après congélation. Le recul du centre de gravité du corps, conséquence d'un certain "ramassement" au-dessus des membres restants, compense en partie, la perte des membres antérieurs, laquelle fait descendre la région antérieure du corps, vers le sol.

Il faut faire remarquer que la colonne a tendance à se redresser nettement quand l'animal se tient érigé (Fig. 7). C'est donc lorsque le rat est en position de "reptation", avec les moignons et le thorax posant sur le sol (locomotion), ou encore ne touchant pas tout à fait celui-ci (station) (Fig. 8), que ces courbures sont les plus typiques.

L'augmentation de l'aire portante, et le recul du centre de gravité, sont, en eux-mêmes insuffisants pour le maintien d'un bon équilibre. Un troisième facteur intervient, et sur lequel les auteurs ont tout particulièrement insisté, c'est l'augmentation de puissance de la musculature des membres postérieurs (3% de poids en plus, d'après Davids B. 46), entraînant elle-même des modifications des proportions dans la longueur des segments de membres (1). Le fémur est relativement plus long que chez le témoin (B. 42, I67) d'où il résulte une modification de l'indice tibio-fémoral dans le même sens que ce qui est observé chez l'Homme. L'inverse avait été noté chez les chiens amputés (B. I30 - I55) où ce même indice avait la tendance "kangourou. Cela tient à ce que l'Homme, et les rats amputés sont des plantigrades, alors que le chien amputé et le kangourou sont des digitigrades! (2).

(1) - Goff et Landmesser interprètent ces modifications en faisant intervenir 2 lois : la loi de Wolff (plus connue dans les milieux de l'orthopédie sous le nom de loi de Delpech) disant que : partout où les cartilages diarthrodiaux transmettent une pression anormalement diminuée, les cartilages de conjugaison voisins entrent en hyperactivité, et inversement (B. 242); et la loi des "carrés et des cubes" de Bergman : la surface d'un organe (ici, le cortex de l'os) s'accroît comme le carré pendant que le volume du corps s'accroît comme le cube (B. 22).

(2) - Morris et Coll (B. I72) ont insisté sur le rôle de la pression intrathoracique et intra-abdominale, dans le maintien de la forme des courbures de la colonne, dans la station bipède humaine. Sans doute ces pressions interviennent-elles aussi dans le cas de nos animaux amputés, ce serait alors un quatrième facteur.

L'école japonaise s'est attachée à montrer les lésions macroscopiques et microscopiques des vertèbres, des disques inter=vertébraux et des ligaments chez les rats amputés. L'obtention de telles lésions ne nécessite pas "forcément" la station droite, elle implique simplement l'existence de changements dans les courbures de la colonne et c'est ce qui est réalisé au maximum dans la position "en reptation". Ce n'est pas parce que des lésions discales ont été produites, comme il peut s'en faire chez l'Homme quand l'attitude est anormale, que cela justifie un rapprochement entre le bipédisme du rat et celui de l'Homme. On comprend d'autant moins cette assimilation, de la part de Yamada, qu'il démontre lui-même, à l'aide d'une courbe (force de tension des extenseurs en fonction de la position plus ou moins verticale ou plus ou moins horizontale de la colonne), que la force de traction est précisément maximum en position "de reptation", c'est donc cette dernière qui doit être la plus favorable chez le rat amputé à la production de désordres disco=vertébraux!

Ce qui importe finalement, pour les auteurs ayant provoqué le "bipédisme expérimental", a été de modifier la colonne et non d'avoir créé des bipèdes véritables. Cela nous explique pourquoi les conclusions particulières, tirées par ceux-ci, sont très valables quand ils considèrent les conséquences de leurs expériences, bien que l'interprétation générale du bipédisme, donnée par eux soit erronée. Les modifications du squelette axial, et celles des membres postérieurs, qu'ils expliquent par un vrai bipédisme, s'expliquent encore bien mieux par la "super quadrupédie". Et cette dernière est par ailleurs la seule à pouvoir rendre compte des modifications de l'extrémité céphalique.

La description des déformations de la colonne vertébrale est fort bien faite par Yamada ( B. 244) qui a radiographié les rats "bipèdes"; il leur trouve, par rapport aux témoins :

- 1/ Un accroissement de la lordose cervicale,
- 2/ Une forte augmentation de la cyphose thoracique,
- 3/ Une diminution de la cyphose lombaire, avec parfois une transformation de celle-ci en lordose,
- 4/ A ces trois composantes, il faut en ajouter une quatrième, citée seulement par Goff et Landmesser (B. 136), et mise en évidence par radiographie prise par dessus. Il s'agit d'une scoliose qui serait constante et assez marquée si l'on en juge d'après les clichés publiés par cet auteur.

Ainsi, la tendance au tassement du corps vers l'arrière se produit à l'aide de composantes à la fois sur une projection sagittale et sur une projection horizontale; leurs effets s'additionnent.

Le moment est maintenant venu de nous souvenir de l'observation de Goff et Landmesser, relative aux apophyses épineuses des vertébrés de la région dorsale. Elles se dirigent vers l'arrière chez les témoins, et vers l'avant chez les rats amputés. Cela est certainement en rapport avec le changement intervenu dans la station et la locomotion, d'autant plus que le même phénomène a pu être retrouvé chez les chevreaux ectromèles! Quant à l'interprétation qu'il faut en donner, nous pensons que cela peut être en relation d'une manière ou d'une autre, avec le phénomène de la rotation "négative" plus accentuée du postéro-crâne, mais des investigations plus poussées mériteraient d'être faites sur cet important problème (voir aussi : B. 105 et 223).

En ce qui concerne notre étude du crâne, ce qui nous intéresse finalement ici, est la direction oblique en avant et en bas, de la partie antérieure de la colonne, allant de pair avec des canaux semi-circulaires externes demeurant horizontaux (mais plus proches du sol). Ces conditions entraînent une rotation de l'arrière-crâne en haut et en avant (rotation "négative"), car le pourtour du foramen magnum et, par là même, la totalité de la loge cérébelleuse obéissent au changement de direction de la colonne.

Dans la suite de ce travail, les éléments du crâne seront rapportés au système d'axes vestibulaires afin de montrer leurs modifications entre un témoin et un rat amputé. Dans de telles superpositions, les deux systèmes d'axes (celui du témoin et celui de l'amputé) seront confondus en un seul, sans tenir compte bien entendu, de la situation plus ou moins élevée du labyrinthe au dessus du sol. Pourtant cette hauteur relative doit avoir quelque importance comme le suggèrent les résultats qui seront développés plus loin, comparant les directions "masticatrices".

---

B - Biométrie de l'extrémité céphalique.I - Matériel d'étude.

Trois séries de crânes ont été analysées : une série concernant des rats amputés, une autre se rapportant à des témoins, et une troisième, plus réduite, comportant des stades très jeunes. Les deux premiers groupes de crânes ont servi aux comparaisons morphologiques et à l'analyse des modifications provoquées par le changement d'attitude, et le troisième groupe nous a permis d'établir des courbes de croissance se rapportant aux variations ontogéniques des divers paramètres et aussi de tracer les déplacements vrais, des points crâniométriques dans "l'espace vestibulaire" d'un stade très jeune à l'adulte.

Premier groupe - (Tableau I) Il comporte 49 crânes de rats "bipèdes"; sur ceux-ci un certain nombre n'ont pas pu servir à toutes les mensurations, soit qu'ils aient été "accidentés" en cours de manipulation, soit qu'ils aient servi pour être inclus dans le plastique. Il en est resté 44, dont 24 mâles et 20 femelles. Le poids de ces individus considérés comme "adultes" va de 120 à 280 grammes. Pour les mesures mandibulaires, 45 "bipèdes" ont servi, 20 femelles et 25 mâles.

Deuxième groupe - (Tableau II). Il est formé de 49 témoins dont finalement 44 ont servi aux calculs statistiques : 31 mâles et 13 femelles. Leur poids varie de 110 à 310 grammes dans la tranche d'âge considérée comme adulte. Les mesures mandibulaires ont porté sur 47 rats : 15 femelles et 32 mâles.

Troisième groupe - (Tableau III). Il s'agit ici de rats très jeunes, et soigneusement sélectionnés, leur nombre est donc plus réduit : il s'agit de 4 "bipèdes" : 2 de 20 grammes, 1 de 35 grammes, et 1 de 55 grammes, et de 5 témoins sacrifiés à 1 - 2 - 3 - 4 et 5 semaines d'âge, dont les poids étaient respectivement de : 10 - 17 - 21 - 29 et 38 grammes. A ceux-ci il faut ajouter un nouveau né qui peut être utilisé à la fois dans les deux séries puisque l'amputation n'a eu lieu qu'au 3ème jour. Chez tous les sujets de ce troisième groupe il est inutile de vouloir différencier les sexes, car les premières manifestations de différences sexuelles, au niveau du crâne, n'apparaissent que relativement tardivement (après le 34ème jour, d'après Moss (B. 173)).

Tous les crânes ont été dépouillés des parties molles, inclus dans la paraffine (pour être sciés sagittalement sans danger pour les doigts de l'opérateur!), puis débarrassés de la paraffine. Leur labyrinthe gauche a été disséqué, puis l'hémi-crâne correspondant, orienté vestibulairement (comme cela a déjà été expliqué), et enfin les mensurations diverses ont été prises comme il sera dit plus loin.

## 2 = Utilisation du poids du corps.

Comme base de comparaison pour les autres mesures, c'est le poids du corps que nous avons choisi, et pourtant d'autres caractéristiques générales nous étaient connues : l'âge et la longueur (avec ou sans la queue). Les raisons de ce choix reposent sur les considérations suivantes :

Etant donné que les modifications du crâne sont dues à l'intervention de facteurs mécaniques, il nous est apparu que le poids était le plus à même de nous fournir une représentation de la "masse" corporelle, dont une partie intervient dans les manifestations mécaniques.

Cette raison pourrait suffire à rejeter au second plan la notion de longueur. Mais il en est une autre, en effet, la longueur mesurée sur le cadavre, est une longueur totale, après déploiement des courbures de la colonne, lorsque que le corps est devenu flasque. Or, cela ne donne qu'une idée très approximative et même assez inexacte de la longueur "fonctionnelle" au corps, notamment chez les rats amputés. Chez ceux-ci nous avons vu effectivement, qu'il existait des courbures rendues nécessaires par leur nouvel état de statique.

Au lieu du poids corporel, l'âge aurait pu être choisi comme base de comparaison. Cela n'a pas été réalisé parce que, pour un âge donné, l'étalement des poids est très grand, et les courbes établies d'après ce procédé manquent de précision. De plus, certains individus particulièrement favorisés, se trouvent avoir des mesures très aberrantes lorsqu'on considère leur âge, mais qui, au contraire, s'intègrent parfaitement dans l'ensemble lorsque le poids est pris en considération; cela est bien une preuve de l'évolution des paramètres de la tête, non pas tellement avec l'âge, mais plus exactement avec le poids du sujet.

Mais le meilleur critère étant encore celui du résultat obtenu, nous avons procédé à des essais d'évolution d'un même paramètre au crâne, avec l'âge puis avec le poids; alors que les différences entre "bipèdes" et témoins ne se révèlent guère de façon très caractéristique avec l'emploi de l'âge, ces différences au contraire, deviennent particulièrement nettes et généralement statistiquement significatives lorsque le poids est pris en considération.

Une importante remarque doit être faite dès à présent : la comparaison des paramètres entre témoins et amputés, s'effectuant à poids égaux, il résulte des phénomènes de compétition déjà évoqués, que les rats amputés sont plus vieux que les rats témoins (cf. tableaux : I = II). Alors vient à l'esprit une objection non négligeable : les différences observées entre les deux séries ne cesseraient-elles pas d'être significatives si des rats témoins plus vieux étaient pris en considération ? autrement dit,

toutes les variations crâniennes ne se feraient-elles pas uniquement en fonction de l'âge sans que les facteurs externes puissent intervenir ? un rat témoin, avec le temps, n'arriverait-il pas à posséder les mêmes caractéristiques crâniennes qu'un amputé ? Nous pouvons rejeter catégoriquement cette objection grâce à l'étude des variations ontogéniques de la forme du crâne relativement aux axes vestibulaires, (comme cela sera démontré plus loin). Un rat témoin a, par exemple, les points de son arrière-crâne qui présentent un phénomène de rotation ontogénique "négative", un rat amputé a aussi une rotation négative de ces mêmes points, et de façon plus poussée, mais le trajet d'un point crâniométrique d'un amputé n'est jamais superposable à celui du point correspondant d'un témoin. Il s'agit de courbes qui sont d'emblée, différentes et non d'une accélération d'un seul et même processus. D'où l'on conclut au bien fondé du choix du poids et non de l'âge, comme base de référence.

De plus, les figures 30 = 31 et 32 montrent que les paramètres dont l'étude sera faite, tendent à se stabiliser chez le témoin adulte.

Donc, quel que soit l'âge, le crâne d'un rat amputé n'aura jamais la même forme que celui du témoin.

Les mensurations seront considérées de deux manières :

I = Isolant les individus, respectivement du premier et du deuxième groupe, on en recherchera la moyenne et les caractères de distribution du poids dans la tranche adulte, ceci afin de pouvoir faire des comparaisons de tous les paramètres du crâne. En effet, il faut d'abord que les deux groupes (considérés comme adultes) aient un poids de même répartition et de même valeur quant à sa moyenne générale. Ces tranches sont effectivement pratiquement superposables : de 120 à 280 grammes pour les "bipèdes" et de 110 à 310 pour les témoins. Les témoins ont un poids moyen de 205 grammes, avec un  $\sigma$  de 46,41, et les amputés de 188,18 grammes avec  $\sigma$  de 40,88. Par des méthodes statistiques classiques (sur le principe desquelles nous reviendrons) et afin de comparer ces deux poids moyens, les caractéristiques " $S_d$ " et " $t$ " ont été calculées, elles valent respectivement : 9,32 et 1,8. Ce dernier chiffre étant inférieur à la fois à 2 et à 2,6 (degré de sécurité de 99 et de 95%), démontre qu'il n'y a pas de différence "significative" dans les poids moyens de nos deux groupes.

Nous sommes ainsi en mesure de pratiquer toutes nos autres observations qui pourront être considérées comme effectuées "à poids moyen égal".

Cependant, et afin de faire des comparaisons à poids moyen strictement égal, une correction sera apportée plus loin, et nous montrerons qu'avec cette méthode, les résultats généraux sont les mêmes que ceux obtenus à partir des comparaisons brutes des deux groupes d'adultes, les différences sont même encore amplifiées entre les

témoins et les "bipèdes".

Les séries se rapportant aux mesures mandibulaires avec un nombre de sujets légèrement plus grand, donnent des chiffres assez voisins pour la moyenne et la répartition du poids dans les deux groupes : témoins : moyenne 202,1 grammes avec  $\sigma$  de 47,9, et "bipèdes" 187,2, avec  $\sigma$  de 41,7 (d'où valeur de "t" encore diminuée et différence encore moins significative entre les poids moyens).

Dans ce genre de mesures, les sexes n'ont pas été différenciés, cependant, la figure 11 montre comment notre échantillonnage se trouve exactement réparti à la fois, du point de vue : poids, et du point de vue : sexes.

Afin de se faire une idée de l'influence du poids sur l'évolution de chaque paramètre étudié, une recherche de corrélation sera ensuite faite à l'intérieur de chacun des deux groupes d'adultes.

2 : Dans un autre temps de l'opération et au lieu de considérer les deux groupes adultes (témoins et "bipèdes") de façon homogène, chacun de ceux-ci sera scindé en tranches de poids plus réduites, dans lesquelles on tiendra compte cette fois, des sexes. A ces renseignements, les sujets jeunes de ce que nous avons nommé le troisième groupe, seront ajoutés. De cette façon, il sera possible d'avoir une représentation assez précise de l'évolution, en fonction du poids, de chacun des paramètres choisis, depuis la naissance, et en différenciant les mâles des femelles, et les témoins des amputés. (L'étude des corrélations n'en donne, en effet, qu'une idée fragmentaire et plus générale, mais elle a l'avantage d'une plus grande rigueur dans les calculs).

### 3 - Mesures effectuées.

19 principaux facteurs ont été déterminés sur chaque crâne, afin d'en rechercher ensuite les différences statistiques entre témoins et "bipèdes". Certaines mesures nécessitent obligatoirement l'orientation vertibulaire, d'autres, non, mais leur analyse sera cependant facilitée par l'emploi de cette orientation.

Les paramètres étudiés comportent des angles, des valeurs linéaires et des indices (nécessitant donc eux-mêmes, la prise de deux mesures).

Le choix de ces mensurations n'a pas été fait au hasard, bien au contraire, il a été guidé par les résultats déjà acquis par l'application de la méthode vestibulaire depuis le début de son emploi, et il a pour but de vérifier expérimentalement, point par point, chacun de ces principaux résultats.

La figure I2 (A et B) montre la manière de prendre ces mesures.



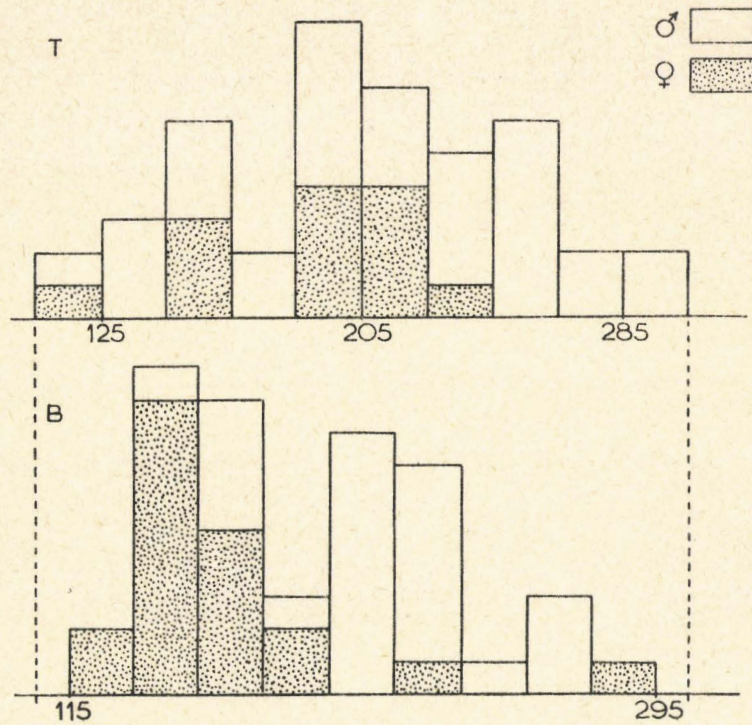


Fig. II.

Distribution de fréquences, se rapportant au poids des individus à partir desquels seront effectuées les comparaisons.

T : témoins , B : rats amputés.

### a) La rotation de la loge cérébelleuse

La rotation des éléments de la loge cérébelleuse, par rapport aux axes vestibulaires, peut être analysée par la prise de deux angles, dont on a déjà eu l'occasion de parler au début de ce travail, où ils ont été définis, il s'agit de l'angle hiatique  $h$ , et de l'angle foraminien  $F$  (Fig. I2A). Sans revenir sur la technique de la prise de ces angles, rappelons cependant qu'une rotation du type "négatif" s'accompagne d'une plus grande valeur de  $F$  et d'une plus petite valeur de  $h$  (celui-ci portant le signe  $-$  en avant de la verticale vestibulaire, il est évident qu'une plus petite valeur de  $h$  correspond à une plus grande valeur négative de cet angle, c'est à dire à une position plus avancée de l'inion).

Ensuite, il est nécessaire de se demander si, la loge cérébelleuse en "basculant", présente ou non des déformations. C'est en ce but qu'a été pris l'angle  $O$ , entre la direction (exocrânienne) du basi-occipital et de l'écaïlle occipitale (position sous iniaque). Cet angle n'est autre, sous une autre forme que celui nommé "sous-occipital" par Topinard (B. 224 = 225), lorsque cet auteur l'appliquait à l'Homme, c'est le sommet théorique de "l'entonnoir cérébelleux" (B.92).

Comment la rotation de la loge cérébelleuse retentit-elle sur la base et sur la voûte du crâne ?

A ces deux questions, la prise des angles O.S. et Gén. permettra de répondre (Fig. I2 A) O.S. est l'angle occipito-sphénoïdal, centré, sur l'exocrâne, sur la suture du même nom, et dont les côtés sont la direction du basi-occipital et celle de la partie plus antérieure de la base.

Gén. est l'angle compris, sur l'exocrâne, entre la direction de l'interpariétal et celle de l'écaïlle occipitale sous iniaque; cet angle est centré à l'inion et répond à l'angle "interpariétal" de Young ( B. 246), c'est aussi ce qu'on peut appeler l'angle de "généiculation" (B. 186, p. 77).

### b) La direction masticatrice.

Elle est définie, comme le montre la figure I2 A, par le rebord alvéolaire supérieur prolongé vers l'avant sur la plus grande partie de la mâchoire supérieure. Elle pourrait encore être avantageusement remplacée par la direction du plan palatin (partie postérieure de celui-ci). Entre le plan alvéolaire et l'horizontale vestibulaire, un angle  $M$  est formé (Fig. I2 A) qui caractérise la direction des mâchoires.

De plus, il est intéressant de comparer la direction de ce même plan, avec celle du foramen magnum, afin de juger de l'ensemble des modifications susceptibles de se produire à la fois dans le crâne et dans la face. Cet angle : foramino-masticateur

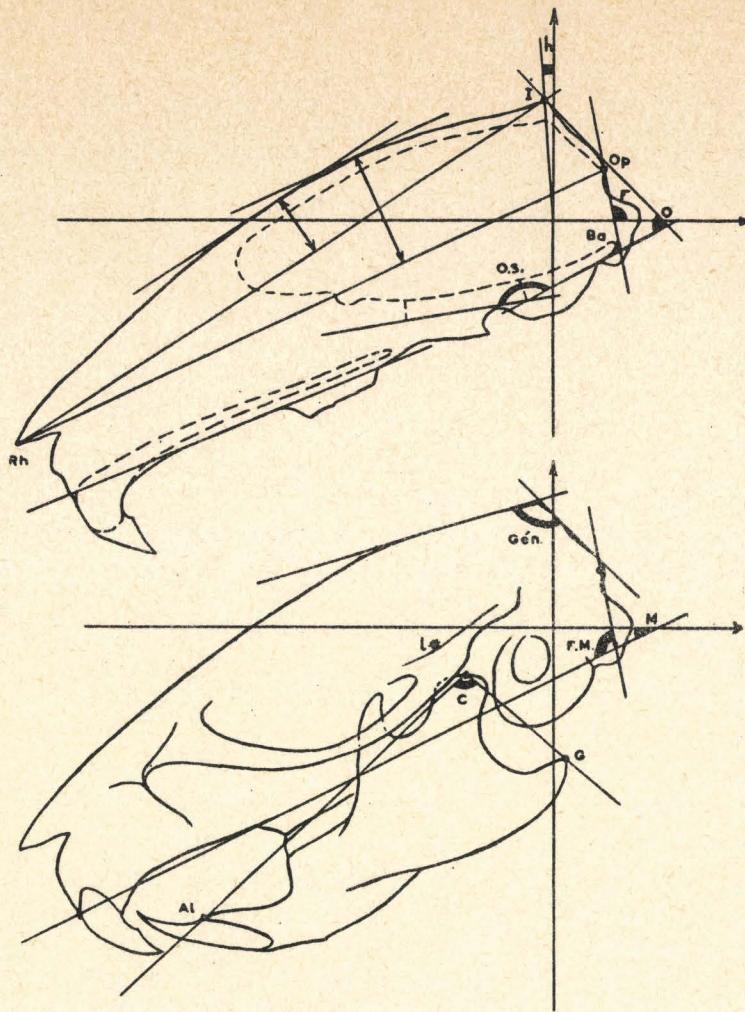


Fig. I2 A . Divers paramètres mesurés sur les crânes.  
 ( orientation vestibulaire ).

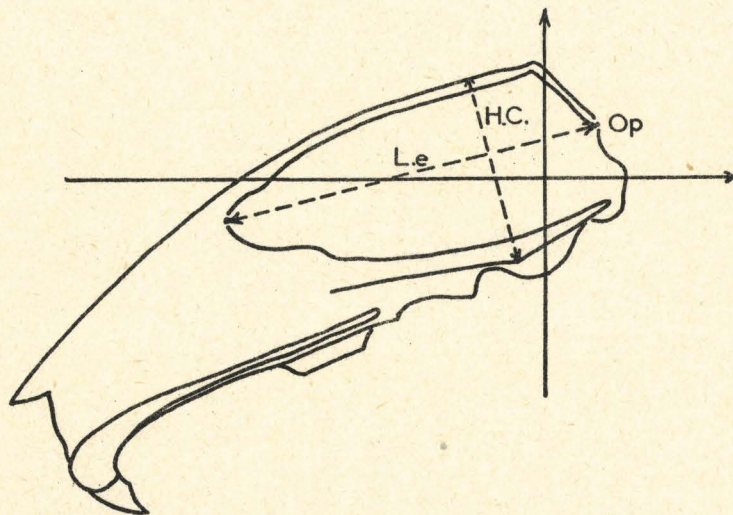


Fig. I2 B . suite de la fig. I2 A.

F.M. peut être déduit des données précédemment obtenues à partir de l'orientation vestibulaire (angles M et F), mais il peut encore, à la rigueur, être mesuré de façon directe, sans orientation préalable. Cette seconde méthode ne fournit évidemment aucun renseignement sur l'évolution particulière de chaque branche du compas mais présente cependant un intérêt que nous signalerons plus loin.

c) Analyse des répercussions imposées par les facteurs précédents sur la voûte du crâne.

Afin de savoir si la courbure de la voûte totale a été modifiée, un indice a été calculé entre la corde : Rhinion = Opisthion (Rh = Op), (fig. I2 A) et la flèche maximale correspondante. Mais, étant donné que, dans cette voûte, une partie a déjà été analysée d'une autre manière (par l'angle de Géniculation), un autre indice plus partiel, a aussi été calculé, entre le rhinion et l'inion (et la flèche maximale s'y rapportant).

De plus, il s'est révélé d'un grand intérêt de savoir si le neuro-crâne seul, considéré sur une section médiane, subissait des modifications de forme (d'où il résulterait, par le fait même, des changements dans la morphologie encéphalique!) Cette analyse a été menée à bien par la prise de deux mesures : une hauteur du crâne H.C. (fig. I2 B), au niveau de la suture occipito-sphénoïdale, (entre ce point exocrânien de la base, et le point exocrânien de la voûte, situé en regard) et la longueur de l'endo-crâne : L.e. (Fig. I2 B) de l'opisthion à l'endroit le plus avancé et le plus supérieur de la fosse criblée. La hauteur utilise des points exo-crâniens et non endo-crâniens, d'abord pour des raisons de commodité et surtout afin de pouvoir comparer nos résultats à ceux de Hatai (B. I45) pris de cette même façon.

Puis un indice faisant intervenir ces deux paramètres (indice vertical : I.V.) a été calculé.

d) Etude des répercussions imposées par les mêmes facteurs, sur la forme de la mandibule.

Toutes les précédentes mesures ont été effectuées dans le plan médian sagittal. Il s'est révélé utile d'y ajouter un angle, en projection sur ce plan sagittal. C'est l'angle : Al = C = G (fig. I2 A), joignant le point condylien moyen de la mandibule, respectivement au point alvéolaire inférieur et au gonion. Il s'agit encore d'une mesure "non vestibulaire", mais dont les modifications ne peuvent être expliquées valablement sans faire appel à cette technique d'orientation.

e) Largeur du crâne.

La largeur du crâne : I., a été également prise en considération, elle joint, à droite et à gauche, des points situés immédiatement au-dessus du milieu de l'implantation du zygoma sur l'écaïlle temporale (endroit marqué d'un astérisque sur la figure I2 A). Elle a servi à établir un indice céphalique, avec l'aide de la longueur : Opisthion-Rhinion; la largeur a aussi été indispensable dans l'établissement d'une autre donnée dans laquelle interviennent, en outre, la longueur endocrânienne (L.e) et la hauteur du crâne (H.C.). Grâce à ces trois mesures, une notion de volume peut être tirée. Elle ne répond pas exactement, bien sûr, au volume de l'endo-crâne, mais en donne cependant une notion approchée (comme cela se pratique aussi en Anthropologie). Ce volume est celui d'un ellipsoïde dont les 3 diamètres correspondent aux 3 mesures précédentes, sa formule est

$$\frac{4}{3} \pi a b c, \text{ avec } a = \frac{L.e.}{2}, \quad b = \frac{H.C.}{2}, \text{ et } c = \frac{l}{2}.$$

Le volume de cet ellipsoïde, contrairement aux autres facteurs étudiés, n'a pas été calculé sur chaque crâne, mais sur les chiffres moyens obtenus par ailleurs, il en a été de même pour sa variabilité.

f) Autres mesures.

Enfin, en plus des 19 facteurs analysés du point de vue statistique, d'autres considérations seront faites, de manière davantage morphologique qu'analytique, mais la valeur de telles observations n'en est pas, pour autant, négligeable.

Les figures : I3 et I4, montrant la photographie d'un crâne de rat amputé, comparé à celui d'un témoin, tous deux orientés vestibulairement, permettent de mieux comprendre la technique de prise de certaines mesures indiquées sur la figure I2. Le cliché I3 est orienté avec la face regardant à gauche de la figure comme nous avons coutume de le faire, par raison d'homogénéité, afin de faciliter la compréhension des faits, et la figure I4 a été orientée autrement, pour la simple raison que ces deux images sont la reproduction d'une seule et même pièce de plastique dans laquelle sont enrobés les crânes, et à travers quoi est prise la photographie.

4 - Détail des mesures.

Les détails de toutes les mesures effectuées en vue d'une comparaison statistique sont exposés dans les tableaux I - II et III.

Aucun commentaire n'est maintenant nécessaire car nous reviendrons sur l'analyse des résultats que nous avons pu en tirer.

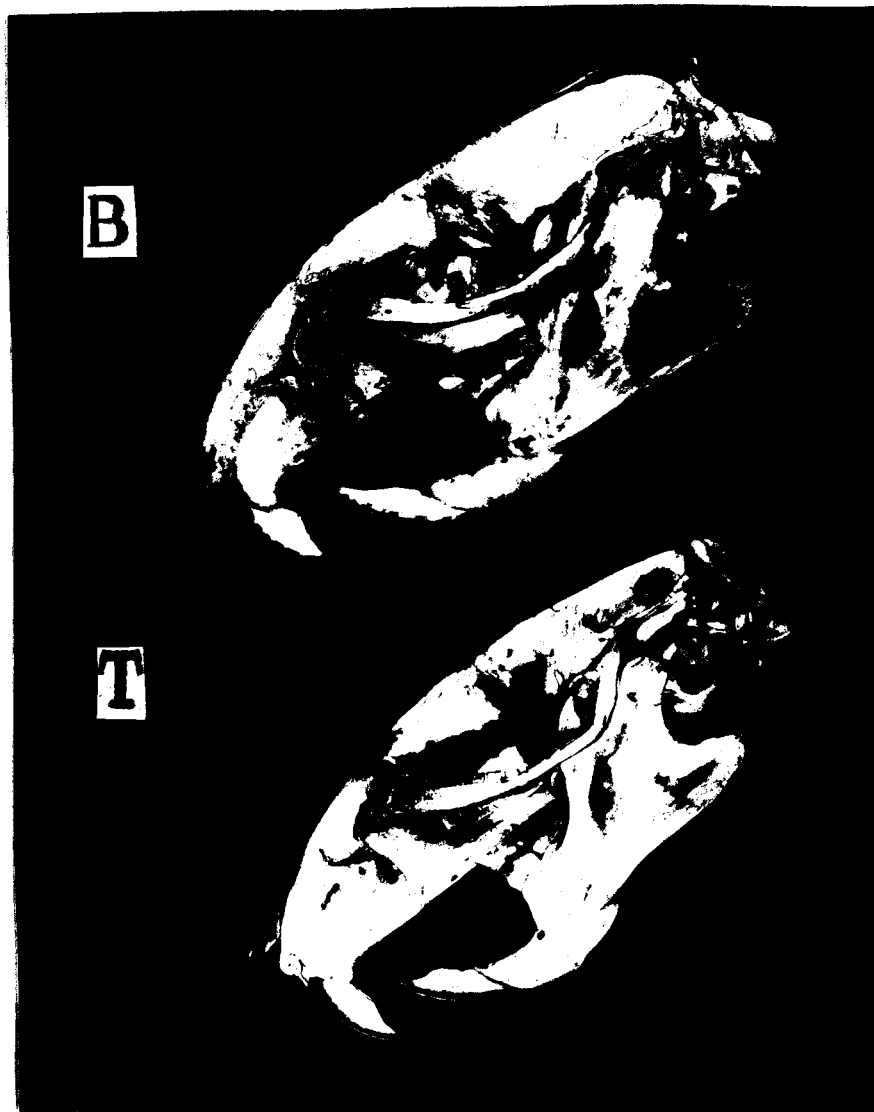


Fig. 13. Photographie d'un bloc de plastique dans lequel ont été inclus les h mi-cr nes gauches d'un rat amput  (B) et d'un t moin (T).

Noter , sur chacun d'eux , le canal semi-circulaire horizontal, ouvert.  
Orientation vestibulaire.

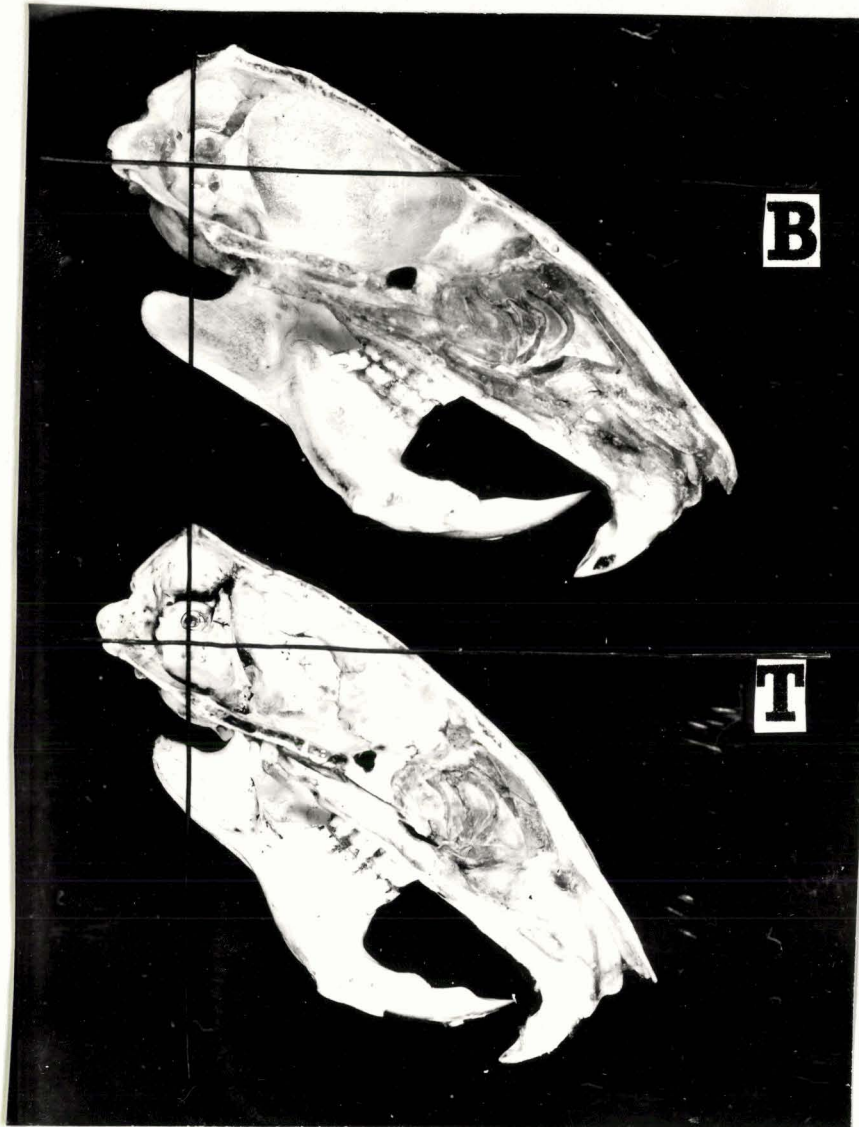


Fig. I4 Mêmes crânes que pour la figure I3 , mais vus par leur section sagittale.

N°	Sexe	Age	Poids	O.S.	ind.Rh.I.				M.	ind.Rh.Op.				ind. céph.	Al. C.G.	H.C.	L.e.	I.V.				
					Rh.	I.	fl.	Rés.		Rh.	Op.	fl.	Rés.									
B.1	M	4M, IS	115												93							
B.2	M	4M	220	109	162	40	4	10	32	126	103	41	7	17	16	39	75	-10	94	11,9	24,8	47,9
B.7	M	4M	170	93	162	39	4	10,2	32	121	119	41	7	17	15,5	36,5	76	-4	89	11,2	23,2	48,2
B.8	M	4M, 2S	170	99	163	39,5	4	10,1	30	126	111	41	6,8	16,5	15,5	36,5	71	-4	87	11,2	22,8	49,1
B.9	F	4M	120	96	160	37	4,5	12,1	32	123	116	38	7	18,4	15,5	40,7	75	0	85	11,3	23	45,4
B.10	F	4M	120	92	163	37,5	4	10,6	30	122	118	38,5	6,5	16,8	15,3	39,7	78	-3	84	11	22,8	48,2
B.11	M	5M, IS	205	97	164	40,5	4,5	11,1	33	128	116	41	7,2	17,5	16	39	69	-6	85	12	24,7	48,5
B.12	M	5M, IS	175	91	156	39	4,5	11,5	30	131	119	41	7,5	18,2	15,3	37,3	69	-4	88	11,8	24,8	47,5
B.13	M	5M	150	100	161	39	4,5	11,5	31	133	111	40,3	7,5	18,6	16	39,7	69	-6	87	11,3	23,9	47,2
B.14	M	5M	185	93	162	40,5	4,5	11,1	30	128	117	42	7,7	18,3	16	38	69	-9	86	11,9	25	47,6
B.15	F	9M, 2S	150	94	163	40,5	4,5	11,1	30	126	116	42	6,8	16,1	16	38	74	-8	86	11,2	25	44,8
B.16	F	9M, 2S	235	108	162	42	4	9,5	31	128	103	42	6	14,2	16,3	38,8	68	-11	86	11,5	24	47,9
B.17	F	9M, 2S	170	103	162	40,5	4	9,8	33	122	110	42	7	16,6	16	38	72	-8	87	11,8	25	47,2
B.18	F	9M, 2S	170	100	161	40,5	4,5	11,1	30	121	110	42,2	7	16,5	15,5	36,7	76	-7	85	11,4	24	47,5
B.19	F	9M, 2S	150	97	161	40	4,2	10,5	31	123	114	41,8	7	16,7	15,8	37,7	73	-5	83	11,6	24,9	46,5
B.20	F	9M, 2S	140	98	159	39	4,5	11,5	32	120	114	40	7	17,5	15	37,5	76	-11	82	11,6	25,2	46
B.21	F	9M, 2S	280	104	156	44	4,8	10,9	32	122	108	45,8	7,8	16,3	15	32,7	70	-9	87	12	26,8	44,7
B.22	M	10M	210	102	160	43	4,5	10,4	36	123	114	45	7,3	16,2	15,8	35,1	71	-8	87	11,8	26,2	45
B.23	M	10M	200	101	155	41,5	4	9,6	30	126	109	42,8	7	16,3	15,4	35,9	78	-1	85	12	25,4	47,2
B.24	F	10M 2S	170	106	160	40,5	4,5	11,1	35	128	109	42	7,2	17,1	15,3	36,4	73	-11	86	11,7	25	46,9
B.25	M	10M 2S	220	101	156	40,5	4,5	11,1	34	134	113	42,5	7,3	17,1	15,3	36	68	-7	89	11,8	24,3	48,5
B.26	M	10M 2S	220	102	155	43	4,5	10,4	30	129	108	44,3	7	15,8	16,8	37,9	76	-8	88	12,3	25,5	48,2
B.27	M	12M 2S	210	107	156	43	4,5	10,4	32	131	105	45	6,8	15,1	15,6	34,6	72	-17	87	12,5	26,5	47,1
B.28	M	12M 2S	205	101	157	43,5	4,5	10,3	36	126	115	45,3	7,5	16,5	17,3	38,1	76	-17	84	12,5	26,8	46,6
B.29	M	13M IS	230	96	152	43	5	11,6	32	135	116	45	8	17,7	16	35,5	76	-10	85	13,6	26,6	51,1
B.30	M	12M 2S	260	95	159	44	4,8	10,9	30	129	115	46	8	17,3	16,3	35,4	75	-7	87	13,2	26,2	50,3
B.31	M	12M 2S	205	98	161	43	5	11,6	31	124	113	44	7,5	17	15	34	71	-10	89	11,8	25,5	46,2
B.32	M	12M 2S	260	102	155	44	5	11,3	35	127	113	46	7,8	16,9	15,8	34,3	68	-14	91	12,5	27,5	45,4
B.33	M	12M 2S	230	100	158	43	4,5	10,4	32	128	112	45	7,5	16,6	15,7	34,8	72	-7	89	12,2	26,8	45,5
B.34	F	12M 2S	180	99	155	40,5	4,5	11,1	32	128	113	42,5	6,8	16	15	35,3	72	-13	87	11,9	25	47,6
B.35	F	13M 2S	150	108	158	40	4	10	37	126	109	41	7,1	17,3	15,7	38,2	72	-13	87	11,5	24,5	46,9
B.36	F	13M 2S	175	97	163	42	4	9,5	33	122	116	44	7	15,9	16	36,3	70	-10	85	11,4	25,2	45,2
B.37	M	13M 2S	215	100	163	43	4,5	10,4	31	127	111	44,8	7	15,6	16,1	35,9	75	-14	87	12	26,3	45,6
B.38	M	13M 2S	170	104	154	39	4	10,2	27	133	103	41,5	6,5	15,6	15	36,1	68	-14	87	11,4	24,6	46,3
B.39	M	13M 2S	240	107	159	43	5	11,6	30	128	103	44,3	7,8	17,6	15,5	37,2	69	-12	86	12,2	26,3	46,3
B.40	M	13M 2S	230	102	157	42	4	9,5	31	126	109	44,2	6,8	15,3	15,2	34,3	72	-13	91	11,6	26	44,6
B.41	M	13M 2S	270	103	156	42	4	9,5	32	125	109	45	7	15,5	15,9	35,3	71	-16	87	12	26,5	45,2
B.42	F	13M 2S	170	100	163	41	4	9,7	34	123	114	43	7,2	16,7	15	34,8	70	-12	85	11,5	26	44,2
B.43	F	13M 2S	150	102	153	38,5	4	10,3	32	130	110	40	7	17,5	14,6	36,5	72	-9	85	11,8	24	49,1
B.44	F	13M 2S	180	103	154	41	4,5	10,9	31	123	108	42	7,7	18,3	15,4	36,6	76	-10	87	12	25,9	46,3
B.45	M	13M 2S	225	99	156	43	4	9,3	30	123	111	45	7,2	16	15,8	35,1	73	-8	87	12,1	26,8	45,1
B.46	F	13M 2S	150	101	160	40	4	10	29	124	108	41	7,2	17,5	15	36,5	73	-2	84	11,8	25	47,2
B.47	F	13M 2S	145	101	158	40	4,5	11,2	32	125	111	41,3	7	16,9	14,6	35,3	73	-10	83	11,3	24,5	46,1
B.48	F	13M	155	103	159	39	4,8	12,3	32	130	109	41	7,8	19	15	36,5	69	-12	82	11,2	25,2	44,4
B.49	F	14M	155	103	158	40	4	10	31	124	108	42	7	16,6	14,8	35,2	72	-9	85	11,5	25	46

Tableau I

Détail des paramètres se rapportant aux rats du groupe I

" bipèdes " de la tranche adulte.



N°	Sexe	Age	Poids	F.	ind. Rh. I.			M	Gen.	F.M.	ind. Rh. Op.			I	ind. céph.	O	h	Al. C.G.	H.C	L.e.	I.V.	
					Rh. I	fl.	Rés.				Rh. Op.	fl.	Rés.									
T.1	M	4M, IS	310														84					
T.2	M	4M	280	87	160	43	4	9,3	20	I22	II3	44,5	6,6	14,6	15,5	34,8	76	-7	91	I2	26	46,1
T.3	F	4M	200															86				
T.4	F	4M	140															87				
T.5	M	IOM	250	I06	160	45,5	4,5	10,3	36	I22	I08	45	7,8	17,4	15,5	34,4	73	-15	79	I2,3	27	45,5
T.6	M	IOM	250	I04	159	42	4	9,5	36	I21	I09	42,5	6,8	16	15	35,3	75	-13	78	I2	25,9	46,3
T.7	M	IOM	250	I04	161	43	4,2	9,7	33	II7	I09	44	7	15,9	15,6	35,4	76	-8	80	I2	26,5	45,2
T.8	M	IOM	245	I01	160	43	4	9,3	35	I21	II4	45	7,5	16,6	16,4	36,4	76	-10	82	I2	26	46,1
T.9	F	8M	215	I07	164	41,5	4,5	10,8	40	I22	II3	42	7,2	17,1	15,9	37,8	76	-15	78	II,4	25,2	45,2
T.10	F	8M	210	90	159	40,5	3,5	8,6	31	I25	I21	42	7	16,6	16,1	38,3	74	-12	82	I2	26,5	45,2
T.12	F	8M	190	I05	168	42	4	9,5	32	I23	I07	42,5	6,5	15,2	15,3	36	68	-8	80	II,2	26,3	42,5
T.14	F	2M,3S	110	92	170	36,5	4	10,9	31	I25	II9	37,8	7	18,5	15	39,6	73	0	83	II	22	50
T.15	F	2M,3S	160	92	174	39	4	10,2	33	I22	I21	40	6,8	17	16,5	41,2	78	-1	84	II	24,3	45,2
T.16	M	2M,3S	115	91	169	36,5	3,8	10,4	31	I25	I20	38	6,5	17,1	15,6	41	77	-3	84	IO,6	23	46
T.17	M	2M,3S	130	92	169	37,5	4,2	11,1	35	I29	I23	38,5	7	18,1	15	38,9	75	-5	80	II,2	23,2	48,2
T.18	M	7M,3S	187	95	165	40,5	3,5	8,6	33	I21	II8	42,5	6,5	16,2	15,8	37,1	69	-5	82	IO,8	25,4	42,5
T.19	M	9M, IS	259	96	165	43	4	9,3	31	I20	II5	44,5	7	15,5	16,7	37,5	77	-3	85	II,5	25,7	44,7
T.20	F	IOM	210	95	166	41,5	4,5	10,8	35	I20	I20	42,5	7	16,4	16	37,6	74	-8	79	I2,2	26,2	46,5
T.21	F	IOM	225	I01	166	42	4	9,5	38	II8	II7	43	7,2	16,7	16,6	38,6	77	-11	83	I2	25,2	47,6
T.22	F	IOM	200	92	168	42	4,5	10,7	34	I24	I22	43	7	16,2	16	37,2	72	-7	83	II	26,5	41,5
T.23	F	IOM	190	92	167	41,5	4,5	10,8	35	I20	I23	43	7,5	17,4	16,2	37,6	72	-9	86	II	26,3	41,8
T.24	F	5M	155	95	164	43	4,5	10,4	33	II7	II8	44,5	7	15,5	16,5	37	72	-11	83	II,7	26	45
T.25	F	8M	200	94	165	41	3,7	9	31	II7	II7	42	6,8	16,1	15,3	36,4	76	-9	84	II	26	42,3
T.26	F	IOM	215	95	164	43,5	4,5	10,3	34	I23	II9	44	7,5	17	15,5	35,2	76	-9	81	II,2	26	43
T.27	M	IOM	260	92	176	44,5	5	11	35	II2	I23	45,5	7,5	16,4	16,5	36,2	75	0	84	II	27,5	40
T.28	M	6M	180	91	171	39,5	5	12	37	I20	I26	40,5	7	17,2	14,8	36,5	71	-2	82	IO,3	24	42,9
T.29	M	8M	220	93	168	41	4,5	10,9	32	I21	II9	42,5	7	16,4	15	35,2	69	0	83	IO,4	25,2	41,2
T.30	M	8M	220	93	170	45	4,8	10,6	38	II9	I25	46	7	15,2	16,4	35,6	69	-5	85	IO,2	26,3	42,5
T.31	M	6M,2S	185	96	167	42	5,5	12	39	I21	I23	43	7,3	16,9	15,8	36,7	70	-4	85	IO,6	25	42,4
T.32	M	6M	190	93	168	42,5	4,1	9,6	32	II2	II9	43	6,8	15,8	15,7	36,5	74	-5	86	II	26	42,3
T.33	M	8M	210	95	172	42,5	4,5	10,5	37	II4	I22	44,5	7	15,7	15,3	34,3	71	-9	87	IO,5	25,8	40,6
T.34	M	8M	200	93	169	43	4,8	11,1	34	II5	I21	44	7,5	17	16,5	37,5	75	-4	83	II,5	24,8	46,3
T.35	M	5M	160	90	171	42,5	4	9,4	31	III	I21	43,5	6,8	15,6	16,3	37,4	75	0	87	II	25,3	43,4
T.36	M	5M	150	98	165	42,5	4,5	10,5	37	III	II9	43	7	16,2	15,8	36,7	73	-7	82	IO,8	25	43,2
T.37	M	4M	150	95	170	43	4	9,3	35	II7	I20	44,5	6,4	14,3	16,4	36,8	72	-7	87	II	25,8	42,6
T.38	M	I3M	310	95	167	45,2	5,2	11,5	33	II9	II8	46,5	8	17,2	16,4	35,2	75	-4	85	I2	27,5	43,6
T.39	M	5M	140	91	170	40,2	4,5	11,1	32	I09	I21	41,2	7	16,9	15,4	37,3	73	0	87	IO,4	24	43,3
T.40	M	6M	200	88	168	40,5	3,8	9,3	30	I20	I22	42	6,5	15,4	15,5	36,9	70	-3	86	IO,6	24,3	43,6
T.41	M	4M	134	96	166	42,5	4,5	10,5	35	I09	II9	43	7	16,2	14,7	34,1	78	-3	85	IO,8	24,4	44,2
T.42	M	5M	180	97	172	41	3,7	9	33	II5	II6	41,5	6,5	15,6	16,3	39,2	73	-7	89	I2	24	50
T.43	F	4M	147	95	173	43	4	9,3	34	II7	II9	44	6,7	15,2	16,8	38,1	68	-5	82	IO,9	25	43,6
T.44	M	IOM	250	96	166	42,5	3,8	8,9	28	II9	II2	43,5	6,7	15,4	15,9	36,5	71	-7	87	II,2	25	44,8
T.45	M	IIM	290	95	168	44,5	4,5	10,1	30	II5	II5	46	7,1	15,4	16,6	36,1	74	-4	84	II,8	27	43,7
T.46	M	IOM3S	240	96	168	41,5	4,5	10,8	31	I21	II5	42,5	7,5	17,6	16,2	38,1	75	0	88	II,8	25,4	46,4
T.47	M	8M	230	98	167	45,2	4,5	9,9	35	II3	II7	46	7,5	16,3	16,2	35,2	74	-5	89	I2	27,8	43,1
T.48	M	I2M	280	98	163	44	4,8	10,9	33	II3	II5	46	7,1	15,4	16	34,7	74	-6	80	II,6	26	44,6
T.49	M	IOM2S	240	99	168	42	4,5	10,7	33	I25	II4	43,5	7,5	17,2	15,3	35,1	74	-5	87	I2	25,4	47,2

Tableau II

Détail des paramètres se rapportant aux rats du groupe II

Témoins de la tranche adulte.

N°	Age	poids	F.	O.S.	ind. Rh.I.			M	Gén.	F.M.	ind. Rh.Op.			1	ind. céph.	O	h	A.L.C.G.
					Rh. I.	fl.	Rés.				Rh.Op.	fl.	Rés.					
N.	0	5	84	175	15,5	3,3	21	30	135	126	15,5	4,5	29	9,6	61,9	65	+ 12	71
B <sub>a</sub>	5S	35	92	175	29	4	13,7	35	127	123	30	6,2	20,6	14	46,6	74	0	83
B <sub>b</sub>	7S	55	103	167	32	3,5	10,9	30	128	107	32,5	6	18,4	14	43	74	-4	84
B <sub>c</sub>	3S	20	82	171	27	4	14,8	29	116	127	27	6	22,2	12,5	46,2	70	-2	83
B <sub>d</sub>	3S	20	84	167	26,5	4	15	31	132	127	26,5	6,3	23,7	13	49,5	76	+2	79
T <sub>a</sub>	1S	10	82	178	21	4,5	21,4	38	140	136	20	6,5	32,5	10	50	72	+4	80
T <sub>b</sub>	2S	17	85	178	23	5	21,6	35	130	130	23	6,5	28,2	13	56,5	75	0	74
T <sub>c</sub>	3S	21	80	175	26	5,5	21,4	33	130	133	26	7	26,9	13	50	76	+4	78
T <sub>d</sub>	4S	29	90	170	28,5	4,5	15,7	32	135	122	29	7	24,1	14	48,2	78	0	77
T <sub>e</sub>	5S	38	86	170	30,5	4,5	14,7	33	131	127	30,5	6,5	21,3	14	45,9	82	+2	80

Tableau III

Détail des paramètres se rapportant aux rats du groupe III  
Nouveau-né : N , et jeunes ( témoins :T , et amputés : B ).

Le sexe est indiqué dans ces tableaux par la lettre F ou M, l'âge en mois (M) et semaines (S), le poids en grammes. Les angles (F. O.S. M. Gén. F.M. O. h. et Al=C=G) sont en degrés. Les longueurs (Rh.I, Rh.Op. et leurs flèches correspondantes fl) la largeur (l), la hauteur (H.C.) et la longueur endo-crânienne (L.e.) sont en millimètres. En plus, les indices sont notés, avec leur unité propre.

#### 5 - Méthode statistique utilisée.

A partir des principes exposés par Lamotte (B. 161 - 162) les calculs de statistiques portant sur nos résultats expérimentaux ne sortent pas des techniques traditionnelles, et c'est pourquoi nous ne jugeons pas utile d'entrer dans tous les détails.

a) Pour chaque paramètre, les chiffres ont tout d'abord été répartis en un certain nombre de classes qui ont servi à établir des histogrammes pour l'étude de la répartition de leur fréquence. C'est ce que montrent les figures I5 - I6 et I7, dans lesquelles l'histogramme relatif au témoin a été constamment adossé à celui des rats "bipèdes". Leur lecture permet de voir la classe modale, ainsi que la moyenne et le sigma.

b) La moyenne a été calculée pour chaque facteur, en se servant de la fréquence : f dans les classes de l'histogramme et de la valeur du point médian de la classe (X), d'où la moyenne

$$m = \frac{\sum f X}{n} .$$

Ici, aussi bien pour les témoins que pour les amputés, l'effectif n = 44 (sauf pour les mesures mandibulaires).

La dispersion des distributions est fournie par la variance

$$v = \frac{\sum f(X-m)^2}{n} \quad \text{et l'écart type (ou écart quadratique moyen)} \quad \sigma = \sqrt{v} .$$

c) Ces valeurs nous ont alors permis de comparer la moyenne du paramètre considéré chez le "bipède", à celle du même paramètre chez le témoin; et ceci de deux manières.

- d'abord en recherchant l'intervalle de confiance de la moyenne (par la technique considérée par Lamotte, comme valable pour un effectif supérieur à 25 à 30 individus)

l'erreur standard est  $S_m = \frac{\sigma}{\sqrt{n-1}}$ , c'est à dire, ici, dans tous les cas (sauf pour l'angle Al=C=G) :

$$S_m = \frac{\sigma}{6,55} .$$

Les limites : inférieure (l.i.), et supérieure (l.s.) de l'intervalle de confiance, ont été choisies par nous, avec 99% de sécurité, comme étant :

$$m \pm 2,6 S_m .$$

Le chevauchement , plus ou moins important , des intervalles de confiance ( pour le témoin et le rat amputé ) ou leur écartement , donnent une notion très nette de la signification de l'écart existant entre les moyennes.

Ensuite , et toujours dans le cadre des échantillons dépassant 30 individus , l'erreur standard de la différence (d) des moyennes , a été calculée , il s'agit de :

$$S_d = \sqrt{\frac{\sigma_B^2}{n_B} + \frac{\sigma_T^2}{n_T}} \quad ; \text{ ici , } n_B = n_T = 44 \text{ , et la formule devient: } S_d = \sqrt{\frac{\sigma_B^2 + \sigma_T^2}{44}} .$$

Un rapport : t , est alors établi entre la différence des moyennes et son erreur standard :

$t = \frac{d}{S_d}$  . Si le résultat est supérieur à 2 ou à 2,6 , il faut en conclure que les moyennes sont significativement différentes, entre témoins et "bipèdes" , avec un degré de sécurité , respectivement de 95 ou de 99 % (sign. t tableau VI ) .

C'est là le résultat essentiel que nous recherchons dans ce travail ( Fig. I8) et toutes les autres notions qui retiendront maintenant notre attention , en plus , sont d'un intérêt moindre ; elles n'ont que la signification de précisions complémentaires. Ces dernières recherches n'ont d'ailleurs porté que sur 11 chiffres parmi les 19 calculés au total. Il s'agit des considérations suivantes :

d) Dans la tranche adulte ( c'est à dire pour le groupe I et le groupe 2), des corrélations ont été recherchées en fonction du poids , pour les divers paramètres. Elles ont été calculées à l'aide de "moyennes provisoires" . La covariance p est recherchée , puis le coefficient de corrélation:  $r = \frac{p}{\sigma_{pa} \sigma_P}$  , ( pa étant le paramètre étudié, et P le poids ). La signification de ce coefficient , pour un effectif de 44 , est donnée par des tables ; la limite doit en être de 0,295 pour une sécurité de 0,95 , et de 0,38 pour 0,99 de sécurité. Dans le cas où r est plus grand que ces chiffres , il peut être regardé comme non nul , et significatif.

Afin de mieux expliciter la corrélation , la droite montrant l'évolution du paramètre relativement au poids , est tracée à l'aide de 2 points : la moyenne , et un autre pour lequel le facteur étudié correspond à un poids de 300 grammes ( pa<sub>300</sub> ). La formule de cette droite de " régression " est de la forme :  $y = ax + b$  , et les valeurs de a et de b sont données dans les tableaux IV et V . En plus de cette droite , la moyenne de chaque classe a été jointe par une ligne brisée . ( fig. I9 à 29).

.../...

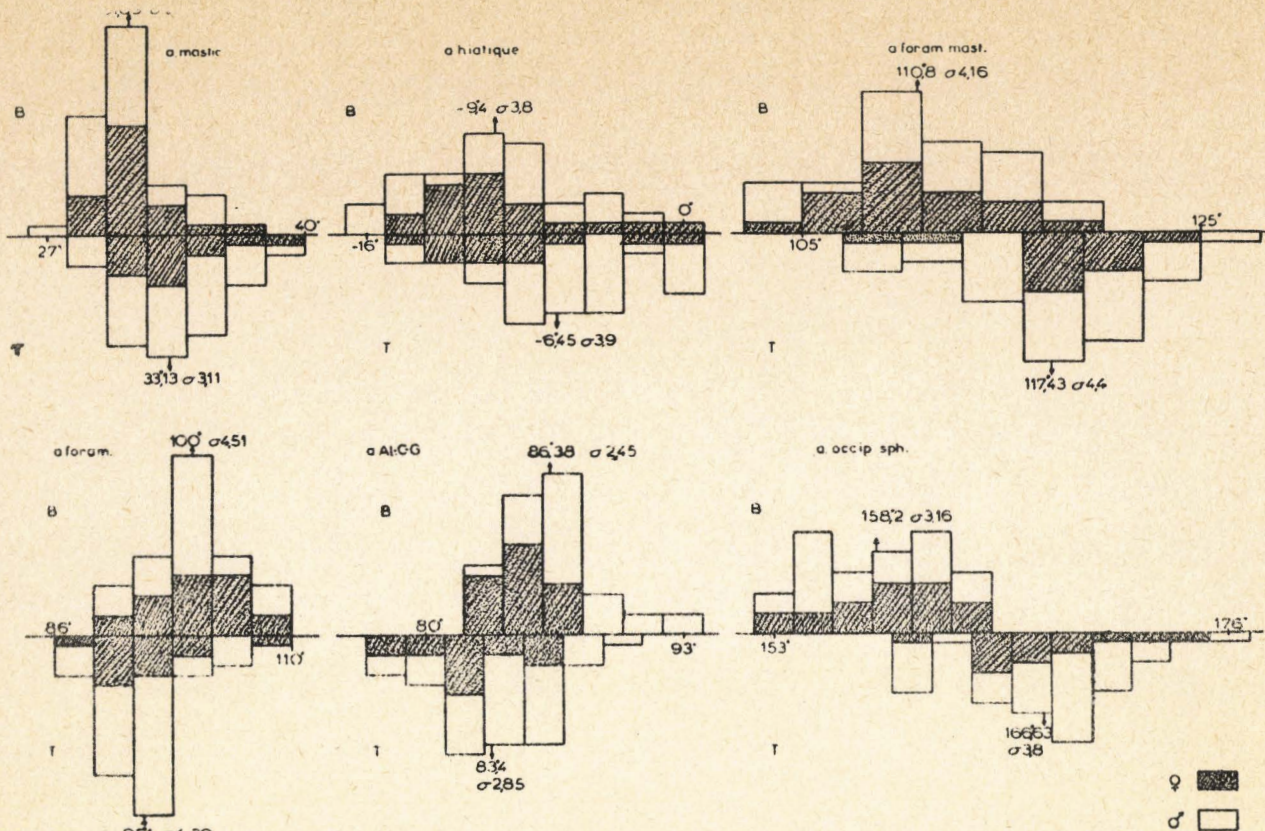


Fig. 15

Comparaison des distributions de fréquences, entre rats amputés (B) et témoins (T), se rapportant aux divers paramètres utilisés dans cette étude. A chaque fois, la moyenne et le sigma ont été indiqués.

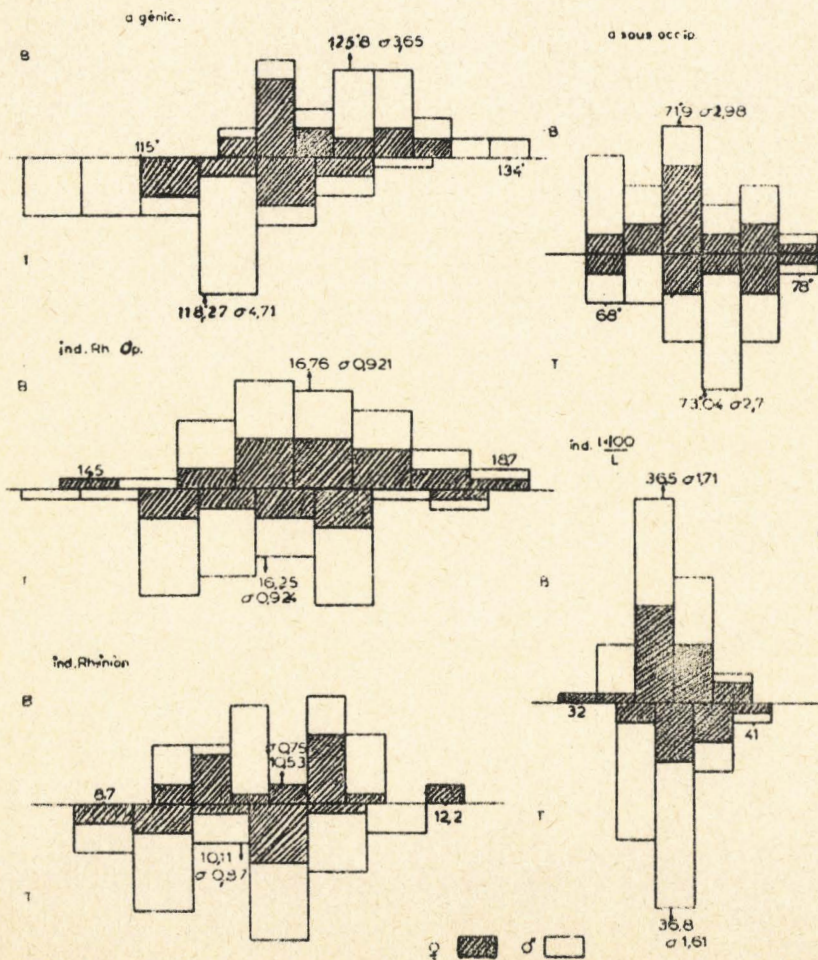


Fig. 16.

Suite de la Fig. 15

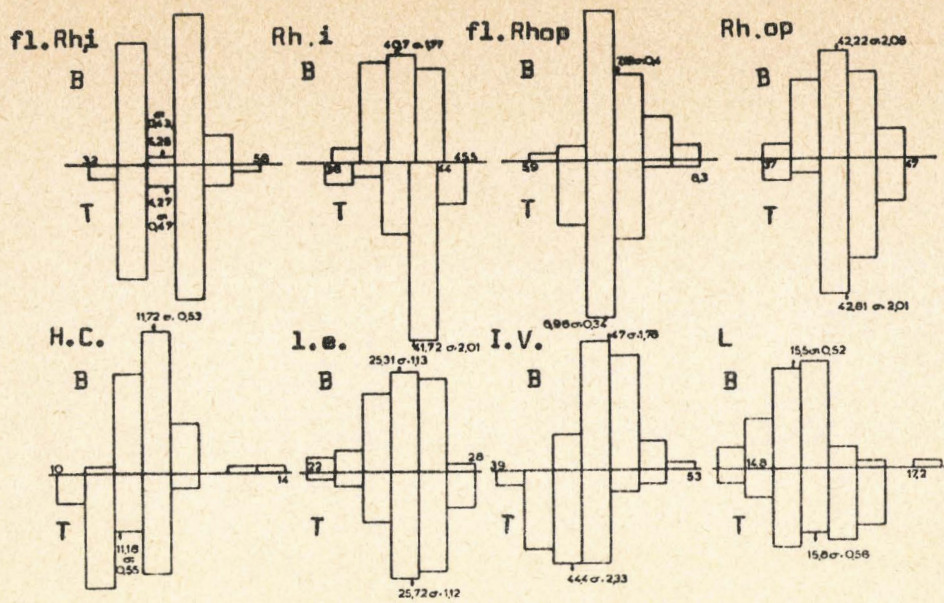


Fig. 17 ; Suite de la Fig. 16.

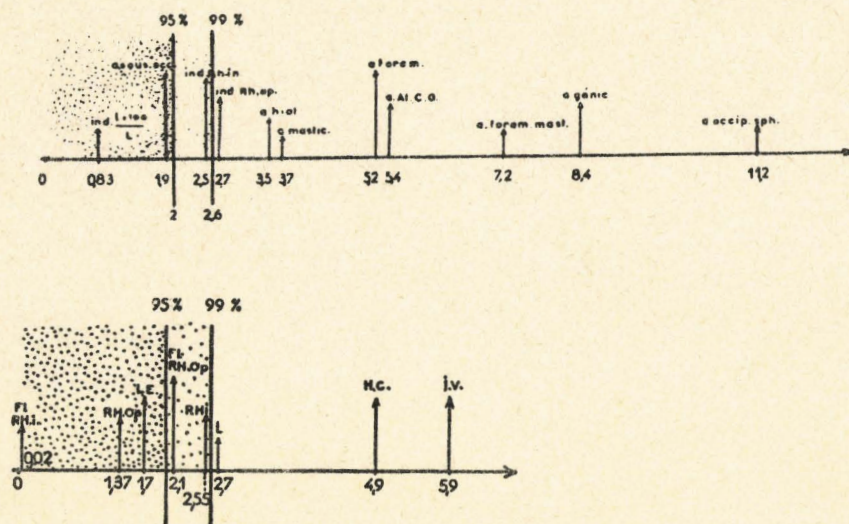


Fig. 18. Signification de la différence des moyennes , pour chaque paramètre , entre le rat témoin et le rat amputé.  
 Les valeurs de "t" ( entre la différence des moyennes et son erreur standard ) sont comparées aux chiffres : 2 et 2,6 ( sécurité de 95% et de 99% ).

e) Il est maintenant possible de procéder à la correction dont nous avons déjà parlé, afin de comparer les deux groupes d'adultes, à poids strictement égal. Pour cela, chaque paramètre du "bipède" est rapporté au poids moyen du témoin adulte ( 205 grammes) en utilisant la formule de la droite de régression du "bipède" et en calculant la valeur du paramètre étudié, pour 205 grammes, ( ou 202 grammes, en ce qui concerne l'angle mandibulaire : Al-C-G ). Des " moyennes corrigées" ( moy. cor. tableau IV) sont ainsi trouvées pour le rat amputé. Le tableau VI permet alors de comparer la différence des moyennes : d ( calculée comme il a été dit plus haut) avec la différence "corrigée" (d. cor.). Utilisant la même valeur de  $S_d$ , il est maintenant facile de trouver : t corrigé (t.cor.) dont on étudie alors la signification (sign.t. cor.).

f) Enfin, en vue de comparer entre eux les coefficients de corrélation (r), il faut, à l'aide d'un tableau, rechercher les "corrélations transformées" (z), et étudier l'écart type de la différence de ces valeurs :

$$S_{|z_B - z_T|} = \sqrt{\frac{1}{n_B - 3} + \frac{1}{n_T - 3}}$$

soit, à cause de l'identité d'effectif :  $S_{|z_B - z_T|} = \sqrt{\frac{2}{44 - 3}}$ , avec 0,95 de sé-

curité il faut que :  $|z_B - z_T| > 1,96 S_{|z_B - z_T|}$  pour que les coefficients de corrélation

soient considérés comme significativement différents.

Le résumé des principales valeurs précédentes ayant servi aux calculs statistiques, se trouve dans le tableau : IV ( pour les rats amputés), V (pour les témoins) et VI en ce qui concerne les valeurs comparatives entre ces deux groupes. Le fait qu'une valeur, ou une différence, soit significative, est indiqué par le signe +, et la non signification par - ; l'identité entre les coefficients de corrélation est notée : " id. ".

### C - Interprétation des résultats .

#### I - Comparaison de la forme des crânes ( témoins et "bipédes").

Elle est basée, pour chaque élément de cette forme, c'est à dire, pour chaque paramètre ayant retenu notre attention, sur : la moyenne, les limites de celle-ci, la variance, l'écart type, et surtout sur le résultat du rapport de la différence des moyennes à l'erreur standard de cette différence ( tableaux : IV - V et VI). Nous allons maintenant considérer successivement les éléments propres à chaque région principale du crâne, voir éventuellement le retentissement qu'une modification donnée peut

.../...

	M	F	F.M.	h.	O.S.	Gén.	ind. Rh.Op.	ind. Rh.I.	O	ind. céphal.	Al.C.G.
écart de cl.	2	4	3	2	2	2	0,60	0,60	2	2	2
nombre de cl.	6	5	6	9	6	8	7	8	6	5	6
m	31,09	100,00	110,80	-9,40	158,20	125,80	16,76	10,53	71,90	36,50	86,38
v	4,17	20,36	17,34	15,19	10,02	13,34	0,85	0,57	8,90	2,93	6,01
$\sigma$	2,04	4,51	4,16	3,80	3,16	3,65	0,92	0,75	2,98	1,71	2,45
S <sub>m</sub>	0,31	0,68	0,63	0,58	0,48	0,55	0,14	0,11	0,45	0,26	0,37
l.i.	30,28	98,24	109,15	-10,91	156,95	124,37	16,40	10,25	70,73	36,24	85,42
l.s.	31,90	101,76	112,45	-7,89	159,45	127,23	17,12	10,71	73,07	36,76	87,34
p	+3,35	+52,73	-38,22	-56,46	-39,26	+25,18	-13,23	-4,63	-19,69	-33,4	+37,76
r	+0,04	+0,29	-0,22	-0,36	-0,30	+0,16	-0,35	-0,15	-0,16	-0,47	+0,37
signif.de r	-	+	-	+	+	-	+	-	-	+	+
pa <sub>300</sub>	31,45	103,47	108,34	-13,09	155,63	127,48	15,88	10,22	70,67	34,37	88,75
a	+0,0020	+0,0310	-0,0220	-0,0330	-0,0230	+0,0150	-0,0079	-0,0028	-0,0110	-0,0190	+0,0210
b	+30,85	+94,17	+114,94	-3,19	+162,53	+122,98	+18,25	+11,06	+73,97	+40,07	+82,45
m. cor.	31,26	100,59	110,43	-9,95	157,82	126,05	16,62	10,49	71,72	36,18	86,69

	Rh.i.	fl. Rh.i.	Rh.Op.	fl. Rh.Op.	l	H.C.	L.e.	I.V.
écart de cl.	2	0,40	2	0,40	0,40	0,50	1	2
nombre de cl.	4	4	5	6	8	7	6	5
m	40,70	4,25	42,22	7,13	15,50	11,72	25,31	47,00
v	3,13	0,19	4,22	0,16	0,27	0,28	1,28	3,18
$\sigma$	1,77	0,43	2,05	0,40	0,52	0,53	1,13	1,78
S <sub>m</sub>	0,27	0,06	0,31	0,06	0,08	0,08	0,17	0,27
l.i.	40,00	4,10	41,42	6,98	15,30	11,51	24,87	46,30
l.s.	41,40	4,40	43,02	7,28	15,70	11,93	25,75	47,70

Tableau IV

résumé des principales données statistiques se rapportant à chaque paramètre du crâne des rats amputés ( groupe I).



	M	F	F.M.	h	O.S.	Gén.	ind. Rh.Op.	ind. Rh.I.	O	ind. céph.	Al.C.G.
écart de cl.	2	4	3	2	2	3	0,60	0,60	2	2	2
nombre de cl.	6	6	7	8	9	7	8	6	6	4	7
m	33,13	95,10	117,43	-6,45	166,63	118,27	16,25	10,11	73,04	36,80	83,40
v	9,70	19,34	19,42	15,60	14,86	22,22	0,85	0,77	7,36	2,62	8,15
$\sigma$	3,11	4,39	4,40	3,90	3,80	4,71	0,92	0,87	2,70	1,61	2,85
$S_m$	0,47	0,67	0,67	0,59	0,58	0,72	0,14	0,13	0,41	0,24	0,42
l.i.	31,91	93,36	115,69	-7,98	165,72	116,40	15,89	9,77	71,98	36,18	82,31
l.s.	34,35	96,84	119,17	-4,92	168,14	120,14	16,61	10,45	74,10	37,42	84,49
p	-22,08	+70,04	-96,08	-44,4	-74,35	-4,11	-8,59	-3,62	+15,85	-49,27	-0,53
r	-0,15	+0,34	-0,47	-0,24	-0,42	-0,02	-0,20	-0,09	+0,12	-0,65	-0,104
signif. de r.	-	+	+	-	+	-	-	-	-	+	-
$pa_{300}$	32,18	98,10	113,25	-8,35	163,40	118,09	15,87	10,00	73,74	34,71	83,38
a	-0,0100	+0,0320	-0,0440	-0,0200	-0,0340	-0,0019	-0,0040	-0,0010	+0,0073	-0,0220	-0,0002
b	+35,18	+88,50	+126,45	-2,35	+173,60	+118,66	+17,07	+10,31	+71,55	+41,31	+83,44

	Rh. I.	f1 Rh. I.	Rh.Op.	f1 Rh.Op.	l	H.C.	L.e.	I.V.
écart de cl.	2	0,40	2	0,40	0,40	0,50	1	2
nombre de cl.	5	6	5	5	6	5	6	6
m	41,72	4,27	42,81	6,96	15,80	11,18	25,72	44,40
v	4,04	0,22	4,06	0,11	0,31	0,30	1,26	5,43
$\sigma$	2,01	0,47	2,01	0,34	0,56	0,55	1,12	2,33
$S_m$	0,30	0,07	0,30	0,05	0,08	0,08	0,17	0,35
l.i.	40,93	4,09	42,02	6,83	15,58	10,97	25,28	43,49
l.s.	42,51	4,45	43,60	7,09	16,02	11,39	26,16	45,31

Tableau V

Résumé des principales données statistiques se rapportant à chaque paramètre du crâne des rats témoins ( groupe II ).

	M	F	F.M.	h	O.S.	Gén.	ind. Rh.Op.	ind. Rh.I.	O	ind. céph.	Al.C.G.
$S_d$	0,55	0,94	0,91	0,83	0,75	0,89	0,19	0,17	0,60	0,36	0,55
t	3,70	5,20	7,20	3,50	11,20	8,40	2,68	2,50	1,90	0,83	5,40
Signif. t.	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+
t.cor.	3,40	5,84	7,69	4,21	11,74	8,74	1,94	2,23	2,20	1,72	5,98
Signif.t.cor.	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-	+
d	2,04	4,90	6,63	2,25	8,43	7,53	0,51	0,42	1,14	0,30	2,98
d. cor.	1,87	5,49	7,00	3,50	8,81	7,78	0,37	0,38	1,32	0,62	3,29
$Z_b$	+0,04	-0,29	-0,23	-0,37	-0,30	+0,18	-0,37	-0,15	-0,16	-0,51	+0,39
$Z_t$	-0,15	-0,36	-0,52	-0,25	-0,45	-0,02	-0,21	-0,09	+0,12	-0,78	-0,004
$ Z_t - Z_b $	0,19	0,07	0,29	0,12	0,15	0,20	0,16	0,06	0,28	0,27	0,39
Signif. $ Z_t - Z_b $	id.	id.	id.	id.	id.	id.	id.	id.	id.	id.	id.

	Rh. I.	fl. Rh. I.	Rh. Op.	fl. Rh. Op.	l	H. C.	L. e.	I. V.
$S_d$	0,40	0,96	0,43	0,08	0,11	0,11	0,24	0,44
t	2,55	0,02	1,37	2,12	2,72	4,90	1,70	5,90
Signif. t.	+	-	-	+	+	+	-	+
d	1,02	0,02	0,59	0,17	0,30	0,54	0,41	2,60

Tableau VI

Données statistiques intervenant dans la comparaison entre les paramètres relatifs aux rats amputés, et aux témoins.

avoir sur celle d'une autre région , et comparer ces résultats avec ceux déjà connus , intéressant l'évolution du crâne en général , et établis au moyen de la méthode vestibulaire.

a) La rotation cérébelleuse.

Ainsi que nous l'avons déjà expliqué au début de ce travail , la loge cérébelleuse tourne en bloc vers le bas et l'arrière , au cours de l'évolution des Mammifères , menant à l'acquisition de la station droite : rotation " positive". L'analyse des angles  $h$  et  $F$  , caractéristiques de la position de la loge cérébelleuse , va donc nous fournir la clé du mécanisme des modifications qui se sont produites chez le rat amputé , par rapport au témoin . Si l'inion est plus en avant chez le bipède que chez le témoin , la valeur de  $h$  est moins forte ( en tenant compte du signe - , puisque ici , ce point est en avant de la verticale vestibulaire), et celle de  $F$  est augmentée . Ce sera le signe indubitable d'une rotation ontogénique négative de plus grande intensité que chez le témoin , d'où tendance à une ampliation des caractères en rapport avec la quadrupédie . Au contraire , si  $h$  , chez le rat amputé , est plus fort que chez le témoin (si les valeurs négatives tendent à s'annuler et même à devenir positives) , et si  $F$  diminue , cela voudra alors signifier que l'amputé tend vers un véritable bipédisme ( rotation ontogénique moins intensément " négative " , ou , si l'on veut , plus "positive").

Or , il s'avère que la première hypothèse est la bonne . En effet , l'angle hiatique moyen ( $h$ ) est de  $-9,40$  pour le "bipède" , et de  $-6,45^{\circ}$  pour le témoin , avec une différence nettement significative (  $t = 3,5$  donc nettement supérieur au chiffre 2,6 avec 99 % de sécurité ).(1)

De plus , l'angle foraminien ( $F$ ) a une valeur moyenne de  $100^{\circ}$  chez les " bipèdes" , et de  $95,1^{\circ}$  chez les témoins avec une différence hautement significative (  $t = 5,2$  ) (2).

(1) Ici , les valeurs angulaires seront toujours données en degrés et en fractions décimales de degrés , afin de simplifier.

(2) Etant donné que l'attitude " en kangourou" a été décrite par certains auteurs à propos des rats amputés , nous donnons ici , au passage , et à titre purement indicatif, la valeur de l'angle  $F$  de ces Marsupiaux. Pour *Macropus giganteus* (Z) , nous avons trouvé  $80^{\circ}$  , et Pérez  $67^{\circ}$  . De tels chiffres qui ne traduisent qu'une faible tendance vers le redressement, ne ménagent pas à cet animal, une place privilégiée parmi les Mammifères. Ce chiffre peut être interprété comme le résultat d'un compromis entre les diverses attitudes de ce Marsupial.

Ainsi , les rats amputés des membres antérieurs , ont les deux éléments caractéristiques de leur loge cérébelleuse qui ont tourné plus intensément dans le sens "négatif" que chez les témoins. Cela suffit déjà pour affirmer que la bipédie provoquée par l'amputation ne s'est pas traduite dans les attitudes.

Selon une règle , déjà énoncée lors de travaux antérieurs (B.83) , la somme algébrique des angles : foraminien et hiatique, est toujours très proche de 90°; ici, elle est de 90,6° , pour les amputés, et de 88,65 pour les témoins. Cela indique , de façon générale , une bascule en bloc de la loge cérébelleuse ; mais ici , les 1,95° de différence tendent à montrer un léger aplatissement de la loge au cours de sa rotation globale. Ce phénomène peut-il être considéré comme significatif? Pour le savoir , on peut utiliser le chiffre des limites : inférieure et supérieure , des deux moyennes ( tableaux IV et V ) , calculer le  $\sigma$  de chaque somme algébrique de h et F , ceci à la fois chez les témoins et les amputés , en faisant :

$$\sigma = \frac{\sqrt{n-1} (l.s. - l.i.)}{2 \times 2,6}$$

d'où l'on tire la variance. (I) Connaissant cette dernière valeur pour les bipèdes et les témoins, on en tire facilement  $S_d$  , puis : t . Ici , t = 0,3 donc, la différence de 1,95° n'est pas significative , et on peut considérer qu'il n'y a pas eu d'aplatissement.

L'étude de l'angle 0 (Fig. I2 A) donne aussi une idée des déformations éventuelles de la loge cérébelleuse , mais en un autre endroit de celle-ci , il montre quelles peuvent être les variations de sa portion basale par rapport à sa portion supra-foraminienne. Les tableaux IV et V fournissent le chiffre de 73,04° pour les témoins , et de 71,9° pour les " bipèdes ". La différence des moyennes n'est pas significative , le tableau VI montre en effet que t = 1,9 ( ceci est vrai en employant les chiffres globaux mais le t corrigé donne une valeur plus significative de 2,2 ! ).

(I) Cette formule est obtenue en raisonnant de façon inverse de ce qui est fait habituellement. En effet :  $l.s. = m + 2,6 S_m$  et  $l.i. = m - 2,6 S_m$  , d'où  $l.s. - l.i. = 2 \times 2,6 S_m$  et  $S_m = \frac{l.s. - l.i.}{2 \times 2,6}$  . Par ailleurs :  $S_m = \frac{\sigma}{\sqrt{n-1}}$  , et  $\sigma = S_m \sqrt{n-1}$

On retire de là , la formule qui a été proposée.

De tout cela on peut conclure que, par rapport au rat normal, la loge cérébelleuse du rat amputé (considérée entre l'inion et la suture sphéno-occipitale) a tourné plus "négativement". Ce mouvement s'est fait "en bloc" autour du canal semi-circulaire horizontal. Tout au plus, il y aurait une certaine tendance de la droite Opisthion-inion à tourner davantage du côté de ce dernier point (fig. 39) ce qui causerait, chez le rat amputé, la légère diminution de  $\theta$ , et expliquerait, en partie, les modifications qui seront décrites dans l'angle : Gén.

Dans la rotation de la loge cérébelleuse du rat amputé, relativement au témoin, le facteur mécanique qui peut être incriminé est, comme nous l'avons déjà dit, l'ensemble des tractions d'origine musculaire et ligamentaire qui agissent sur l'occipital d'origine endochondrale, pour le faire tourner en fonction de la situation de la colonne vertébrale, et ceci indépendamment de la position du canal semi-circulaire externe du labyrinthe qui demeure horizontal dans tous les cas.

b) Retentissement de la rotation cérébelleuse sur les os voisins.

= Action sur la voûte. La prise de l'angle Gén (ou angle inter-pariétal de Young) (fig. I2 A) donne respectivement pour le témoin, puis le "bipède" des valeurs de :  $118,27^\circ$  et de  $125,8^\circ$  en moyenne. D'où  $7,5^\circ$  de plus pour le rat amputé. Cette différence étant hautement significative ( $t = 8,4$  fig. I8), doit être interprétée comme une tendance très nette de la loge cérébelleuse, en tournant comme il vient d'être dit, à diminuer son angulation avec la partie de la voûte située antérieurement à l'inion.

= Action sur la base. Elle est analysée par le paramètre O.S. (angle occipito-sphénoïdal mesuré sur l'exocrâne). Cet angle fait en moyenne  $166,63^\circ$  chez les témoins, et  $158,2$  chez les rats amputés, d'où une différence de  $8,4^\circ$  qui est la plus hautement significative de toutes nos mensurations comparées (fig. I8) avec  $t = 11,2$ . Ainsi, la base du rat "bipède" se brise par rapport à celle du témoin, en formant un angle ouvert en haut.

Rappelons ici le phénomène de la "brisure de la base" décrit par nous dans d'autres ouvrages (B. 83) à propos de l'évolution phylogénique des Mammifères et de l'ontogénèse humaine. Il s'agissait aussi d'une brisure, mais qui s'effectuait dans l'autre sens, l'angle devenant plus ouvert en bas. Chez les Primates, au cours de leur ontogénèse (B. 68) la base du crâne évolue en sens inverse de ce qui se passe chez l'Homme.

Donc, d'une part, dans la phylogénèse des Mammifères et dans l'ontogénèse humaine, la base du crâne se brise en formant un angle qui s'ouvre vers le bas, et,

d'autre part, dans l'ontogénèse des Primates et dans la comparaison du rat amputé relativement au témoin, la base se brise dans l'autre sens ; si l'on rapproche cette constatation d'une autre, à savoir que, dans le premier cas la rotation est positive et que dans l'autre elle est négative, il est alors évident que la présente expérimentation constitue une preuve solide de la valeur de la méthode vestibulaire d'orientation employée. Elle permet, en plus de la mise en évidence de la brisure de la base ( avec analyse possible des mouvements absolus effectués par chaque branche du "compas" considérée isolément ) d'en expliquer le mécanisme.

C'est également un argument essentiel pour montrer que nos rats n'ont pas été, physiologiquement, des bipèdes, sinon leur rotation ayant été positive, leur angle occipito-sphénoïdal aurait évolué dans l'autre sens.

Outre le sens dans lequel elle se produit, il existe entre la brisure du crâne de nos rats amputés et celle décrite aussi bien chez les Primates que chez l'Homme, une différence : chez le rat elle se fait ( comme l'indique le terme " occipito-sphénoïdal" ), à la jonction de ces deux os, tandis que chez les Primates et l'Homme, elle se produit un peu plus en avant, au niveau de la selle turcique du sphénoïde ( peut-être ce fait est-il en relation avec l'absence de sinus sphénoïdal chez le rat ; et la particulière gracilité de sa base dans laquelle une pression ou une traction n'arrive pas à être transmise à distance, et réagit sur le point faible le plus proche? ).

- Action sur l'os pétreux.

Le rocher ou os pétreux participe à la constitution de la loge cérébelleuse et il est entraîné par tous les mouvements de celle-ci ( B.83 ). Mais, encore une fois, insistons sur le fait que ce qui évolue dans ce cas, n'est que le "pallium pétreux" (B.88) et non pas la totalité du labyrinthe dont une partie reste fixe ( partie à laquelle appartient évidemment le canal semi-circulaire horizontal ). La solidarité de ce pallium pétreux avec le reste de la loge cérébelleuse est assurée par la tente du cervelet ( laquelle ne s'insère pas chez le rat, au niveau endocrânien de l'inion, mais plus en avant comme cela a déjà été signalé par Augier : (B. 9, p.191) chez d'autres Mammifères ).

Moss et Lisowski ont insisté sur le rôle de la tente du cervelet ( et de la dure-mère en général ) pour solidariser les os de la région. Malgré cela, dans le cas de nos rats, une zone y échappe, c'est celle de l'inter-pariétal, comme le montre l'ouverture de l'angle: Gén., et ici, nous nous trouvons en désaccord avec Moss pour qui les modifications seraient plus antérieures !

.../...

Le mouvement du rocher, par rapport aux axes vestibulaires, peut s'expliquer par celui de la direction du bord tentorial de l'os pétreux. La projection sagittale de celui-ci, fait, avec le plan horizontal vestibulaire un angle qu'on peut apprécier assez facilement (Fig. I4 et 35 à 38). La mesure de cet angle n'a pas fait l'objet de notre part d'une étude statistique, mais on peut estimer que ce bord, chez le rat amputé, a tourné vers l'avant d'environ  $6^{\circ}$  de plus que chez le témoin.

c) Direction masticatrice.

La direction générale des mâchoires est fournie ici par l'angle M (Fig. I2 A) compris entre celle-ci et le plan vestibulaire horizontal. La valeur moyenne de cet angle est de  $33,13^{\circ}$  chez les témoins, et de  $31,09$  chez les rats amputés. Ainsi le rat répond à la loi générale déjà énoncée pour l'ensemble des Mammifères. (B. 83), où, sauf rares exceptions, cet angle est très proche de  $30^{\circ}$ .

Cependant le rat amputé porte la mâchoire très légèrement plus "relevée", plus "horizontalisée" que chez le témoin (différence: un peu plus de  $2^{\circ}$ ). Cette modification est nettement significative ( $t = 3,7$ ).

Un tel relèvement de la face a été également signalé par Moss (B. I78) chez les rats amputés des membres antérieurs (et un abaissement, chez d'autres rats amputés des membres postérieurs) (Fig. 2). Mais l'amplitude du mouvement décrit par cet auteur est augmentée artificiellement par le fait de la mise en commun préalable du bord tentorial de l'os pétreux (lequel tourne par rapport à l'horizontale vestibulaire). En confondant les directions tentoriales, la différence angulaire de  $2^{\circ}$  entre les plans masticateurs s'ajoute aux  $6^{\circ}$  de rotation du bord tentorial, d'où relèvement apparent de  $8^{\circ}$  de la direction masticatrice par rapport au rocher. L'examen de la figure 2 nous suggère une valeur de cet ordre.

La direction masticatrice générale des Mammifères fait avec l'horizontale vestibulaire un angle d'une trentaine de degrés. La raison de cette quasi constance a déjà retenu notre attention au début de ce travail : situation favorable de la mâchoire préhensile, en relation avec une position des autres éléments céphaliques (particulièrement les éléments sensoriels) susceptibles de pouvoir se placer commodément et rapidement en "position d'alerte" pour l'attaque et la défense.

Mais il reste encore à expliquer la raison de l'existence de certaines divergences plus ou moins appréciables, par rapport à cette valeur type de  $30^{\circ}$  chez quelques Mammifères et aussi, la raison du léger relèvement de la mâchoire chez le rat amputé des membres antérieurs.

A vrai dire le problème est difficile à résoudre, et nous ne pouvons émettre ici que des hypothèses basées sur des considérations biologiques se rapportant à près

d'une certaine d'espèces dont l'orientation vestibulaire a été recherchée , et que la présente expérimentation tendrait à appuyer , malgré la faible amplitude des différences angulaires , pourtant significatives.

A part le cas des Camélidés chez lesquels le plan masticateur est devenu franchement horizontal ( B.5I) les autres Mammifères possèdent un plan masticateur plus ou moins incliné sur l'horizontale et dont l'angulation se rapproche des  $30^{\circ}$  , avec des variations spécifiques dans un sens ou dans l'autre.

Le fait que ces différences soient spécifiques doit orienter les recherches vers le mode de vie de l'animal. L'angle type est trouvé chez les Mammifères volants (Chirop-  
tères ...)et aussi , mais avec légère diminution , chez les Mammifères à vie aquatique (Cé-  
tacés , Pinnipèdes , Siréniens) (B.83 , I2I) . Chez les Mammifères terrestres il semble  
bien qu'il faille faire intervenir un facteur essentiel , à savoir: la hauteur relative à  
laquelle la tête est portée , au-dessus du niveau du sol, par des membres d'une certaine  
taille. Les angles masticateurs les plus faibles sont observés chez les Mammifères quadru-  
pèdes dont le corps est relativement long par rapport aux pattes, et dont la tête est rela-  
tivement basse : cas des Monotrèmes , des petits Rongeurs , des petits Carnivores...  
Cela est encore plus vrai chez ceux qui ont une vie endogée (Talpa). Par contre, dès que  
la tête est portée à une hauteur "suffisante" par des pattes plus longues par rapport à un  
corps relativement plus court , l'angle masticateur tend alors à se stabiliser dès qu'un  
certain "seuil" de hauteur relative est atteint (la girafe ne fait pas exception !).Il  
est pourtant probable que dans cette dernière catégorie animale ( Mammifères quadrupèdes  
ayant dépassé le seuil ), d'autres facteurs interviennent pour modifier l'angle type ( et  
parmi eux ,le poids de la portion pré-vestibulaire de la tête, dans lequel le poids des  
dents pourrait avoir une certaine importance:B. II,I2) ;peut-être aussi l'éthologie de  
quelques espèces pourrait fournir la clé de ces cas d'exception ? ( en faisant intervenir  
des facteurs mécaniques agissant au cours de l'ontogénèse , car, même les Camélidés ne  
font pas exception lorsqu'ils sont encore jeunes ! ) . Enfin, chez les Primates et l'Homme,  
la règle énoncée est généralement respectée.

Bref, un rat amputé a sans doute un angle M plus faible que celui du rat normal,  
parce que la position moyenne de la tête étant plus basse, la direction de ses mâchoires  
doit s'adapter à cette nouvelle situation.Il est , en cela , comparable à un Mammifère à  
pattes relativement très courtes et dont l'angle M est faible. Ici encore, des facteurs  
mécaniques ne peuvent être écartés; rappelons en effet que certains auteurs signalent que  
les rats amputés peuvent prendre incidemment appui sur le museau, mais surtout que , chaque  
fois qu'il mange, le rat fixe sa nourriture par une pression du museau, ce qui fixe le  
" galet " au sol , mais aussi exerce une

.../...



force de bas en haut sur la face dans le même sens que la rotation que nous avons précisément trouvée.

Lorsque, pour une raison ou pour une autre, le crâne d'un Mammifère ne peut être orienté vestibulairement, il nous semble que la "moins mauvaise" orientation qu'on puisse utiliser, est alors celle fournie par le plan de la mastication (ou un plan qui s'y rapporte : plan palatin, plan alvéolaire ...), malgré une certaine variation (et même des exceptions flagrantes). Il n'en demeure pas moins qu'une corrélation évidente existe entre l'orientation vestibulaire et la direction masticatrice des Mammifères. La direction du trou occipital peut alors être rapportée à celle de la mâchoire.

Dans le présent travail un tel angle : foramino-masticateur, a également été utilisé ( F.M. Fig. I2A) pour corroborer les résultats déjà fournis par l'étude de la loge cérébelleuse et aussi pour montrer l'intérêt de cet angle (ne nécessitant d'ailleurs pas la détermination préalable de l'orientation vestibulaire).

Sa valeur moyenne, chez le rat témoin, est de  $117,43^\circ$ , et chez le rat amputé de  $110,8^\circ$ , la différence est hautement significative ( $t = 7,2$ ). La fermeture de  $7^\circ$  environ de cet angle, chez le rat amputé par rapport au rat normal tient à ce que deux facteurs unissent ici leurs effets : le relèvement de la direction masticatrice d'une part, et la forte "rotation négative" du foranem magnum, d'autre part, tous deux phénomènes qu'on peut considérer (ainsi que nous l'avons dit) comme étant des conséquences directes de l'ablation des membres antérieurs, celle-ci ayant entraîné un abaissement de l'extrémité céphalique.

La voûte du crâne (y compris la partie faciale, et plus précisément nasale, qui la prolonge) apparaît donc comme une courbe dont on refoule les deux extrémités l'une vers l'autre. La courbure doit donc être accentuée chez le "bipède", lequel doit avoir par voie de conséquences, un profil plus arrondi. C'est afin de vérifier cela que les mensurations suivantes ont été prises en considération.

#### d) Incurvation de la voûte.

Elle a été étudiée à la fois, entre le rhinion (extrémité antérieure de l'os nasal) et l'opisthion, et entre le rhinion et l'inion (Fig. I2 A).

- Courbure : Rhinion - Opisthion. - Le degré d'incurvation est donné par un indice faisant intervenir l'arc et la flèche maximale qui lui correspond. La courbe rhinion-opisthion est de 42,8 mm chez le témoin, et de 42,2 chez le "bipède"; donc le rat amputé a un crâne plus court que le rat normal. Cela est en accord avec les dires de plusieurs auteurs. Lisowski (B. I67 - I68) étudiant le crâne d'un rat amputé de 25 semaines, trouve "qu'il est évident que cette longueur est définitivement plus courte

que chez les témoins , le raccourcissement est le plus notable en ce qui concerne la longueur de l'os nasal. Les longueurs du frontal , du pariétal et de l'inter-pariétal, montrent aussi quelques réductions ". Colton (B. 42 , 43 ) mesure la longueur rhinion-opisthion ( et aussi la largeur bi-zygomatique ) du crâne des rats " bipèdes" , et montre que ce crâne est plus court que chez les témoins.

Sur nos séries , bien que le crâne du rat amputé soit plus court que celui du témoin, il s'avère que la différence n'est pas très significative (  $t = 1,37$  , probabilité de 83 % seulement ). Ainsi , la différence de longueur ne serait pas aussi " définitive " que le dit Lisowski , et malgré leur poids moindre, les amputés ont une longueur crânienne qui, finalement , "tend " à rattraper plus ou moins celle des témoins. Mais il s'agit de bien distinguer cela de la forme des crânes , qui , elle , est devenue rapidement et radicalement différente , sans aucune tendance à se ressembler avec le temps , au contraire !

Il nous a paru utile de donner ici , et à seule fin de comparaisons , les chiffres proposés par Hatai (B. 145) , se rapportant à des rats normaux adultes.

Longueur totale du crâne :	43,3 mm	chez le mâle ,	et	41,5 mm	chez la femelle
" fronto-occipitale:	27,3	"	,	26,4	"
" du nasal :	17,0	"	,	15,7	"

Sur nos rats , la flèche est de 6,96 mm chez les témoins et de 7,13 mm chez l'amputé , donc , flèche plus longue ( significativement car  $t = 2,12$  ) , et corde plus courte chez le " bipède" que chez le rat normal. L'indice qui en résulte est donc plus grand : 16,76 chez le rat opéré , que chez le témoin : 16,25, et cette différence d'indice est nettement significative :  $t = 2,68$  ( mais elle l'est moins en rapportant à poids strictement égal :  $t \text{ corr.} = 1,94$  ).

#### Courbure : Rhinion - Inion.

Cette plus grande courbure générale du profil crânien chez le rat amputé doit maintenant être analysée en considérant celle de la portion : rhinion-inion. Cette longueur est de 41,72 mm chez le témoin , et de 40,70 mm chez le " bipède" . Ce dernier est donc plus court , ici encore , et , cette fois , de manière significative (  $t = 2,55$  ). La flèche , par contre , ne montre aucune différence (  $t = 0,02$  ) entre les deux catégories ( 4,27 mm pour les témoins et 4,25 pour les opérés).

L'indice de courbure entre l'inion et le rhinion est de 10,11 pour le rat normal , et de 10,53 pour l'amputé . Ce dernier est donc plus incurvé , sur cette longueur que le témoin , et de façon significative (  $t = 2,5$  ).

### Angle de géniculation.

Un autre élément de la courbure du profil a déjà été étudié plus haut , il s'agit de l'angle Gén. , centré à l'inion. Il est plus ouvert chez l'amputé que chez le rat normal , nous n'y revenons pas.

Pour nous résumer , nous dirons que , sur la longueur totale (Rh.Op.), légèrement plus courte chez le " bipède " , la courbure de celui-ci est plus intense (conformément à ce qu'on pouvait attendre de l'analyse des résultats de l'angle F.M.). Cela provient : en partie , de la diminution de longueur du segment Rh.I. ( pour lequel la courbure est plus marquée , bien que la flèche soit égale), et , en partie , de l'importante ouverture de l'angle dit : de "géniculation", Gén. , centré à l'Inion. C'est cette dernière composante qui , en fin de compte , est la plus importante , et la plus nettement significative , en ce qui concerne l'incurvation du profil.

Comparons encore , en passant , notre moyenne de 42,8 mm de longueur totale , aux chiffres de Hatai (cf. plus haut). Une moyenne faite entre 43,3 et 41,5 donne 42,4 pour les deux sexes mêlés , chiffre assez proche du nôtre (témoin !).

Le profil total ( voûte proprement dite, du neuro-crâne, plus la face ) , non seulement change de forme ( incurvation ) , mais encore , de position; en effet , cela est particulièrement net chez le rat amputé , où l'opisthion avance , et où l'inion avance et s'abaisse (Fig. 39).

### e) Largeur et indice céphalique.

La largeur , mesurée sur l'oxo-crâne ainsi que cela a été dit , ( et comme le montre la figure I2 A au niveau de l'astérisque), donne un chiffre moyen de 15,8 mm chez le rat normal , et de 15,5 chez l'opéré. La différence est significative :  $t = 2,72$ . (Hatai trouve, chez le rat normal : 15,3 chez le mâle et 15,1 chez la femelle , mais il semble que sa mesure n'ait pas été prise aussi bas que dans le cas présent !).

Le rat amputé est donc légèrement moins large , au niveau du neuro-crâne , que le rat normal. Cela peut être dû , tout d'abord au moindre degré de développement quantitatif général de la tête , comme pour la longueur ! mais il se peut également qu'un autre facteur interfère , à savoir le mode rotatoire de l'arrière-crâne. En effet , nous avons pu montrer ailleurs (B.99) qu'une rotation "positive" de la loge cérébelleuse s'accompagnait d'un élargissement , notamment au niveau de l'axe transversal , labyrinthe , de Perez , et aussi en dehors des labyrinthes; une rotation "négative" , comme c'est le cas ici , ne peut avoir que des conséquences inverses !

Un indice céphalique (ind.céph. Tabl. I,II,III) a été calculé entre cette largeur et la longueur rhinion-opisthion. Il est de 36,8 chez le témoin et de 36,5 chez le rat amputé.

Chez ce dernier, la largeur a donc diminué davantage que la longueur.

.../...

lorsqu'on le compare au témoin. Cette différence , non significative d'ailleurs ( $t = 0,83$ ), ne reproduit pas les résultats des autres auteurs. Cela provient , très probablement de ce que ceux-ci (Colton , en particulier) ont sacrifié leurs rats à des âges variant de 5 à 7 mois , donc nettement plus jeunes que les nôtres et chez lesquels la largeur définitive était pratiquement atteinte , mais non la longueur.

f) Répercussions sur l'encéphale.

Toute modification , soit du volume , soit de la forme , de l'endo-crâne , retentit évidemment sur ceux de l'encéphale . Et , bien qu'ayant opéré nos mensurations sur des crânes "vides" , de semblables conclusions pourront être tirées.

Une première recherche concerne la section sagittale , dans sa portion neurocrânienne seule ( c'est à dire , exclusion faite de la face). Une longueur endocrânienne (L.e. Fig.I2 B) et une hauteur du crâne (H.C.) ont été prises en considération . Chez le témoin , ces deux paramètres ont , pour valeur moyenne , respectivement 25,72 mm et 11,18 , et chez le "bipède" , ils sont de 25,31 et de 11,72.

Le rat amputé a donc la section sagittale de son encéphale qui possède une longueur plus faible, et une hauteur plus forte que chez le rat normal . Ces différences sont nettement significatives pour la hauteur ( $t = 4,9$ ) , mais pas pour la longueur ( $t = 1,7$ ). L'augmentation de hauteur n'a rien qui puisse nous étonner , étant donnée l'incurvation de la voûte , refoulée à la fois en avant et en arrière.

Un indice vertical (I.V.) du neuro-crâne a été calculé à l'aide des deux derniers paramètres. Sa valeur est de 44,4 chez le rat normal et de 47 chez le rat amputé . La différence est très significative ( $t = 5,9$ ).

Ainsi l'encéphale a donc changé de forme lorsqu'on l'examine sur une section sagittale , il est moins long mais il est surtout plus haut , d'où : aspect général plus arrondi. Ajoutons à cela la diminution de largeur et surtout la modification de position du cervelet ; le cerveau du rat amputé possède donc une forme différente de celle du témoin . Mais cela s'est-il produit ou non à volume égal ?

A cette importante question, nous allons tenter de répondre en recherchant le volume de l'ellipsoïde crânien construit à partir des 3 principaux diamètres, tout d'abord ceux déjà utilisés dans la recherche de l'indice vertical qui vient d'être proposé , auxquels sera jointe la largeur ( dont nous connaissons déjà les caractéristiques). L'ellipsoïde nous fournira une "notion approchée" du volume crânien proprement dit. Il est de 2,370 cc. chez le témoin , et de 2,402 chez l'amputé. Ce volume n'a pas été calculé pour chaque individu mais à partir des moyennes déjà trouvées pour les 3 paramètres. Il en est de même des valeurs limites ( témoins : 2,257 et 2,497 , opérés: 2,288 et 2,519).

Utilisant la même méthode que celle évoquée à propos de la

.../...

comparaison des sommes algébriques de h et F (cf. précédemment), il a été possible de calculer pour chaque volume, les sigmas (témoin : 0,296, amputé : 0,276) et les variances (témoin : 0,0876, amputé : 0,0761), d'où la valeur  $S_d$  a pu être tirée, elle est de 0,06 et  $t = 0,5$ . C'est ainsi que la différence des volumes des ellipsoïdes neuro-crâniens n'est nullement significative, et il est infiniment probable qu'il en soit de même pour les volumes cérébraux.

Donc, si la forme encéphalique a varié, cela s'est fait sans changement de volume appréciable pour autant que le volume de l'ellipsoïde reflète celui de l'encéphale. Un phénomène de compensation a donc dû intervenir : l'augmentation de la hauteur ayant comblé le déficit apporté par la diminution des deux autres diamètres.

La compensation des diamètres du crâne est un phénomène bien connu en Anthropologie et le fait de la retrouver ici se devait d'être souligné (B. I65 bis).

Dans notre expérimentation le cerveau a ainsi joué un rôle passif par sa seule présence volumétrique. Les os du crâne répondent à la fois aux forces imposées par le changement de posture (par rapport au type normal) et à la servitude d'avoir à tenir compte de la présence d'un cerveau de volume donné. C'est pour cette raison que forme et volume sont deux termes qu'il convient de bien distinguer lorsqu'on parle d'évolution du neuro-crâne ( et aussi du cerveau !).

#### g) Répercussions sur la mandibule.

La mandibule dans le genre d'expériences que nous poursuivons, possède un grand intérêt et ceci pour trois raisons : d'abord parce que ses articulations sont situées assez près des labyrinthes pour ne pas subir, de façon évidente, l'action des changements de position imposés au crâne, ensuite parce que sa partie antérieure doit obligatoirement suivre la destinée de la mâchoire supérieure, faute de quoi, les dents ne pourraient réaliser leur fonction, et enfin, parce que sa partie basse et inférieure est solidaire du cou par l'intermédiaire de la bandelette maxillaire.

Pour les mêmes raisons faisant que, dans le plan sagittal ou en projection sur lui, l'ensemble : neurocrâne + face a dû se "refermer" angulairement, la mandibule doit au contraire, "s'ouvrir" angulairement chez le rat amputé par rapport au témoin. L'angle utilisé ici, est  $A\hat{I} = C = G$ , il a déjà été défini plus haut. Sa valeur moyenne est de  $83,4^\circ$  chez le témoin et de  $86,38^\circ$  chez le "bipède" donc, l'hypothèse qui vient d'être émise se trouve vérifiée, d'autant plus que la différence est très significative ( $t = 5,4$ ).

#### h) Comparaisons après corrections.

L'utilisation de la technique de correction des moyennes (pour pouvoir effectuer les comparaisons des groupes adultes à poids strictement égal), amplifie

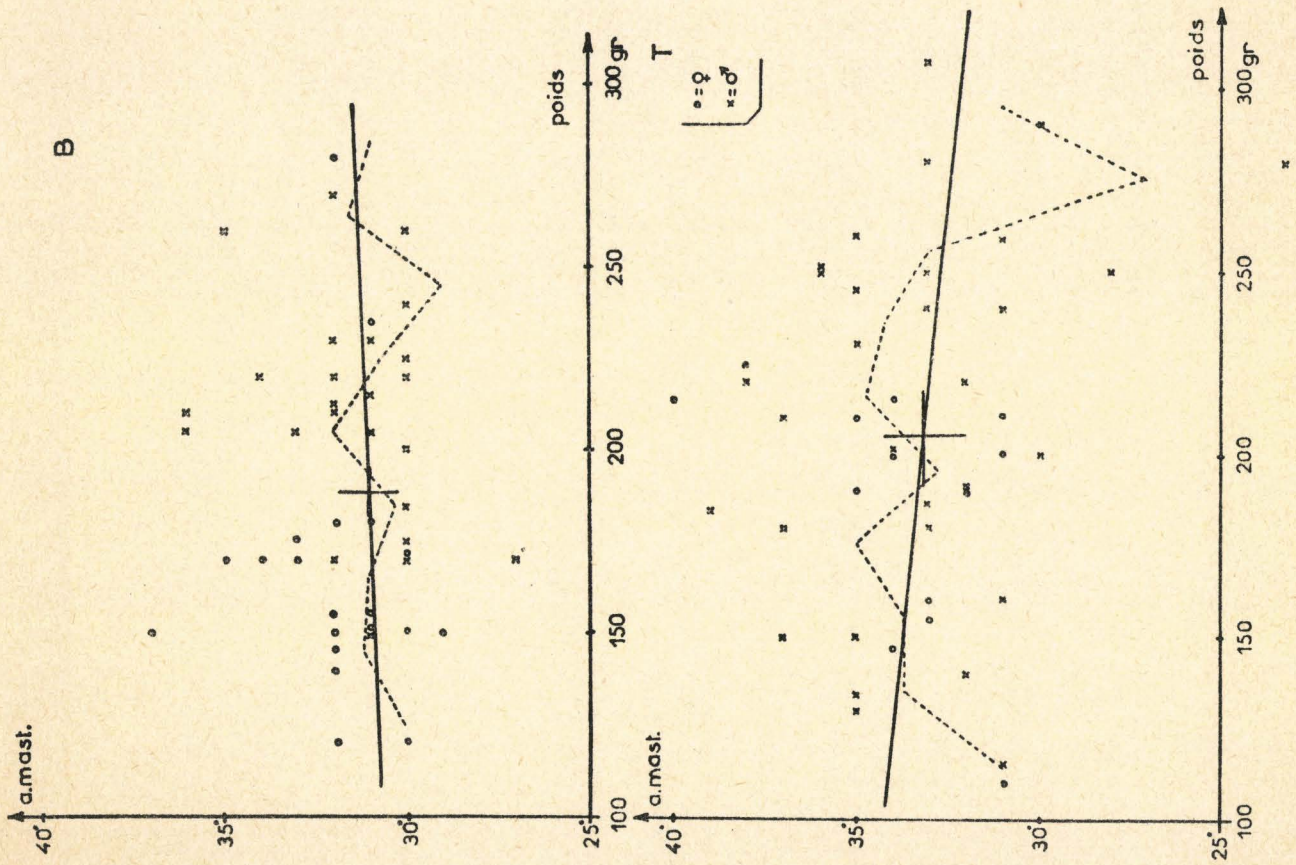


Fig. 19  
 Tracé, chez les rats témoins (T) et amputés (B), de la droite de régression de la valeur de l'angle mastoïdeur, en fonction du poids (tranche "adulte").

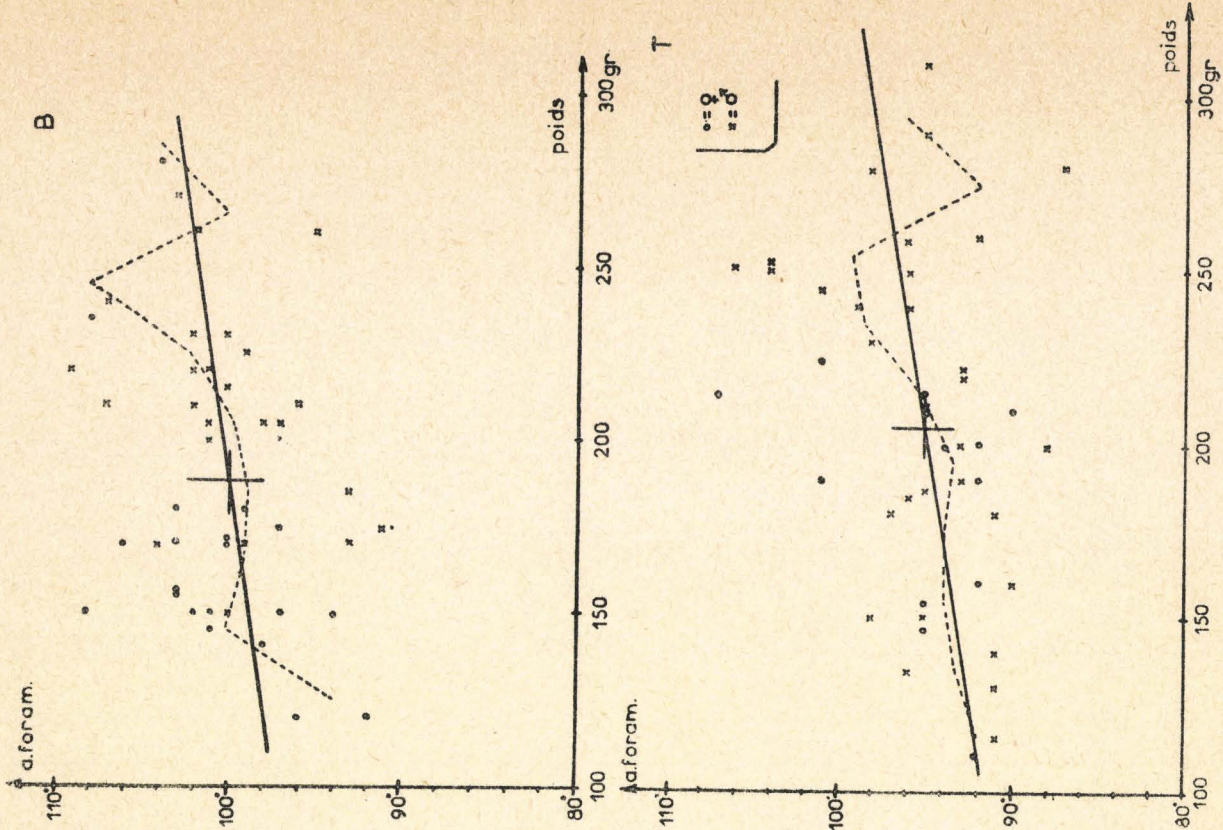


Fig. 20  
 idem. à la Fig. 19, pour l'angle foraminien.

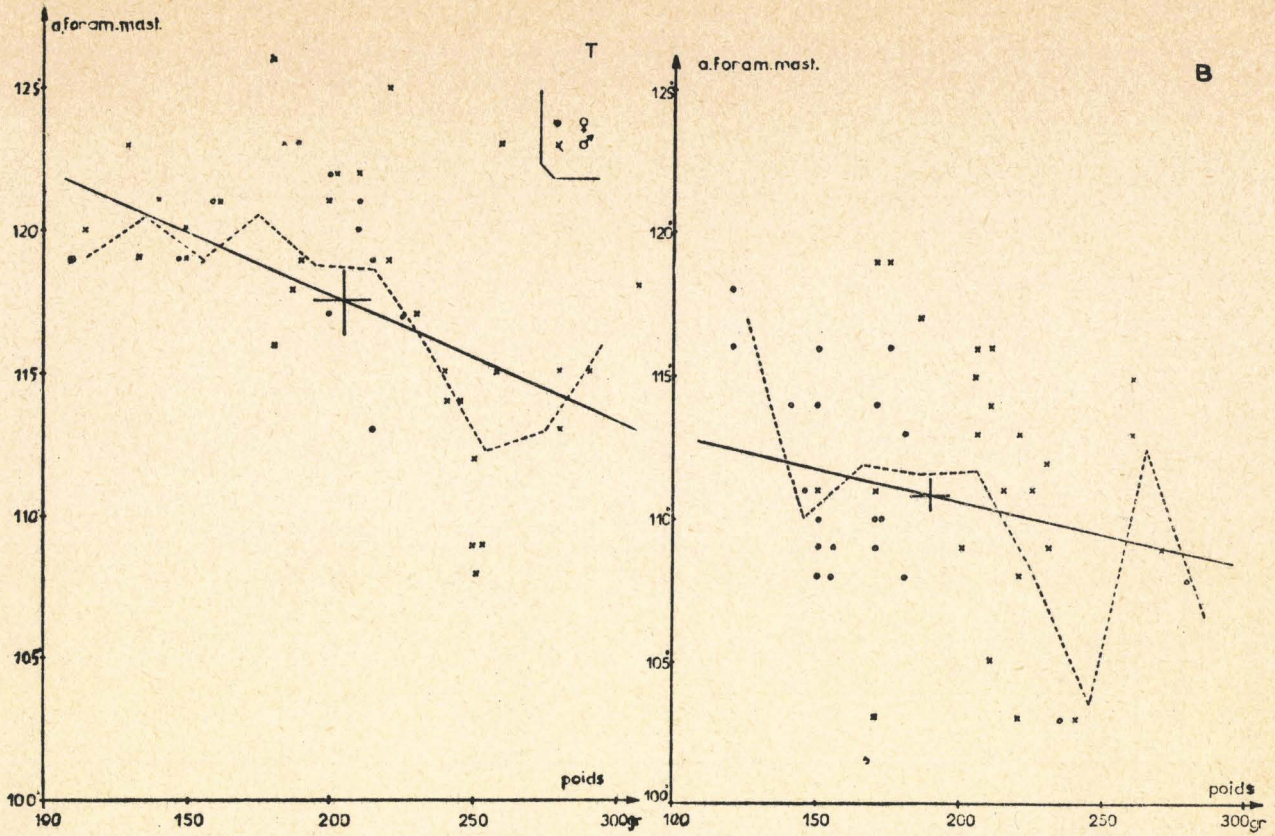


Fig.21 . idem. à la Fig.19 , pour l'angle foramino-masticateur.

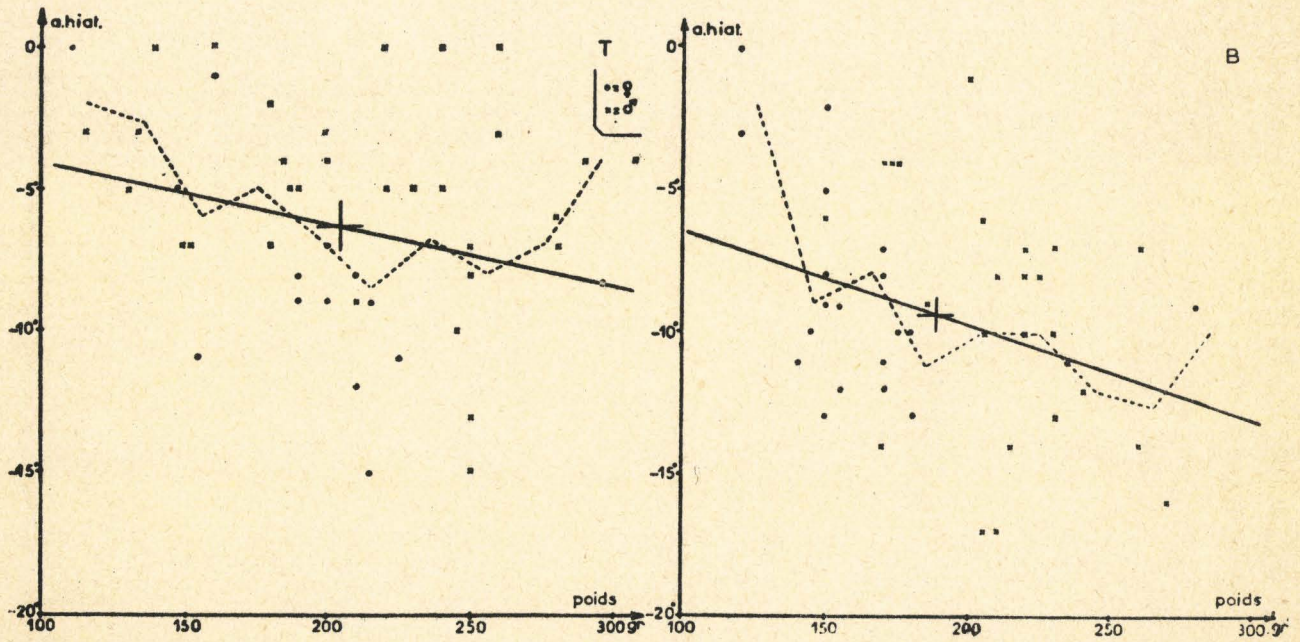


Fig.22. idem. à la Fig.19 , pour l'angle hiatique.

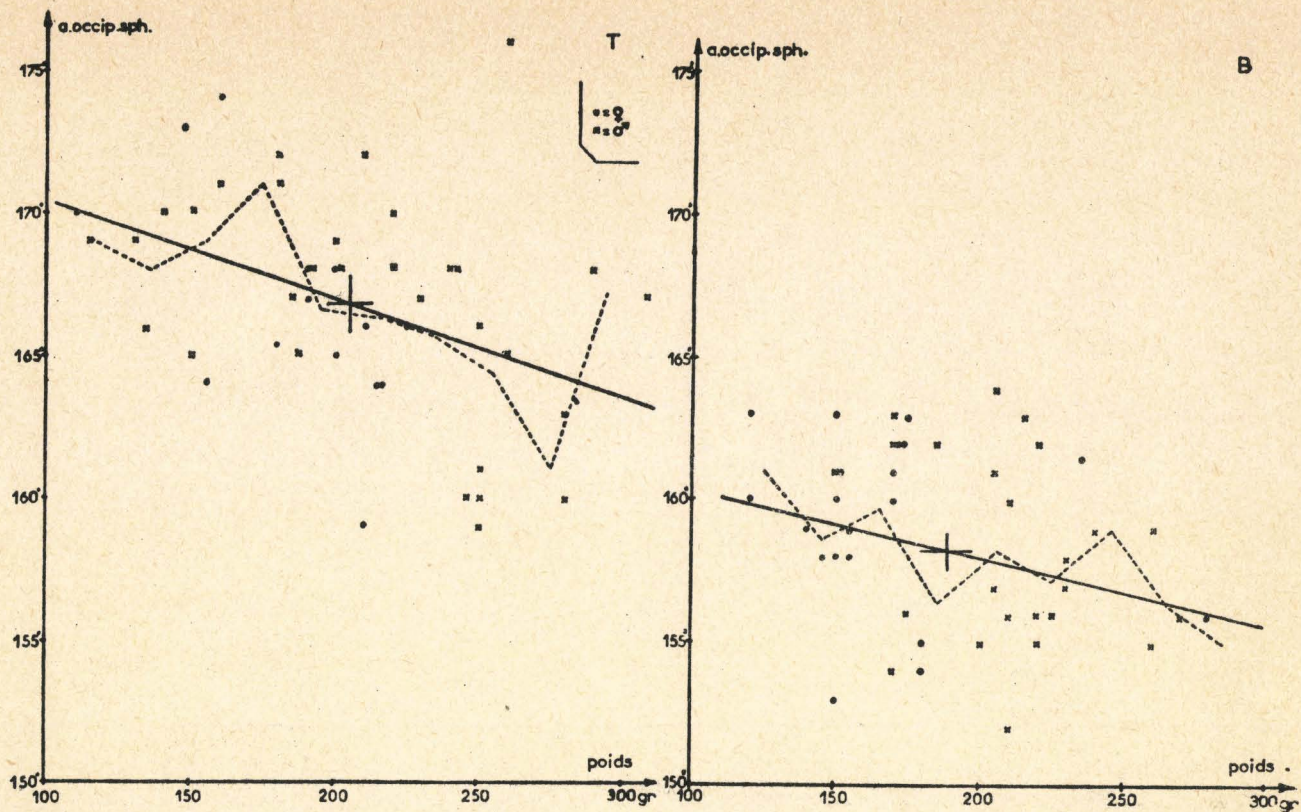


Fig.23. idem à la Fig. 19 , pour l'angle occipito-sphénoïdal.

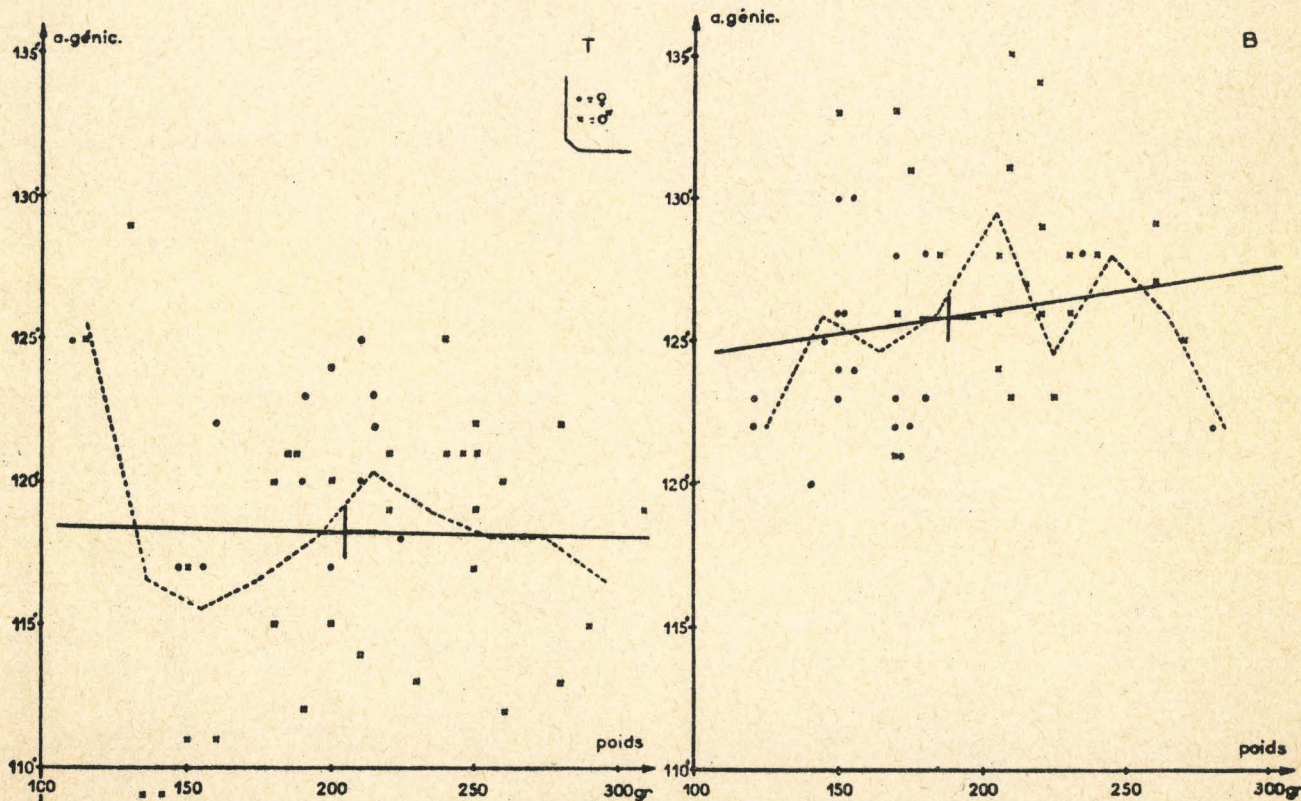


Fig.24. idem.à la Fig.19 , pour l'angle de "généiculation".



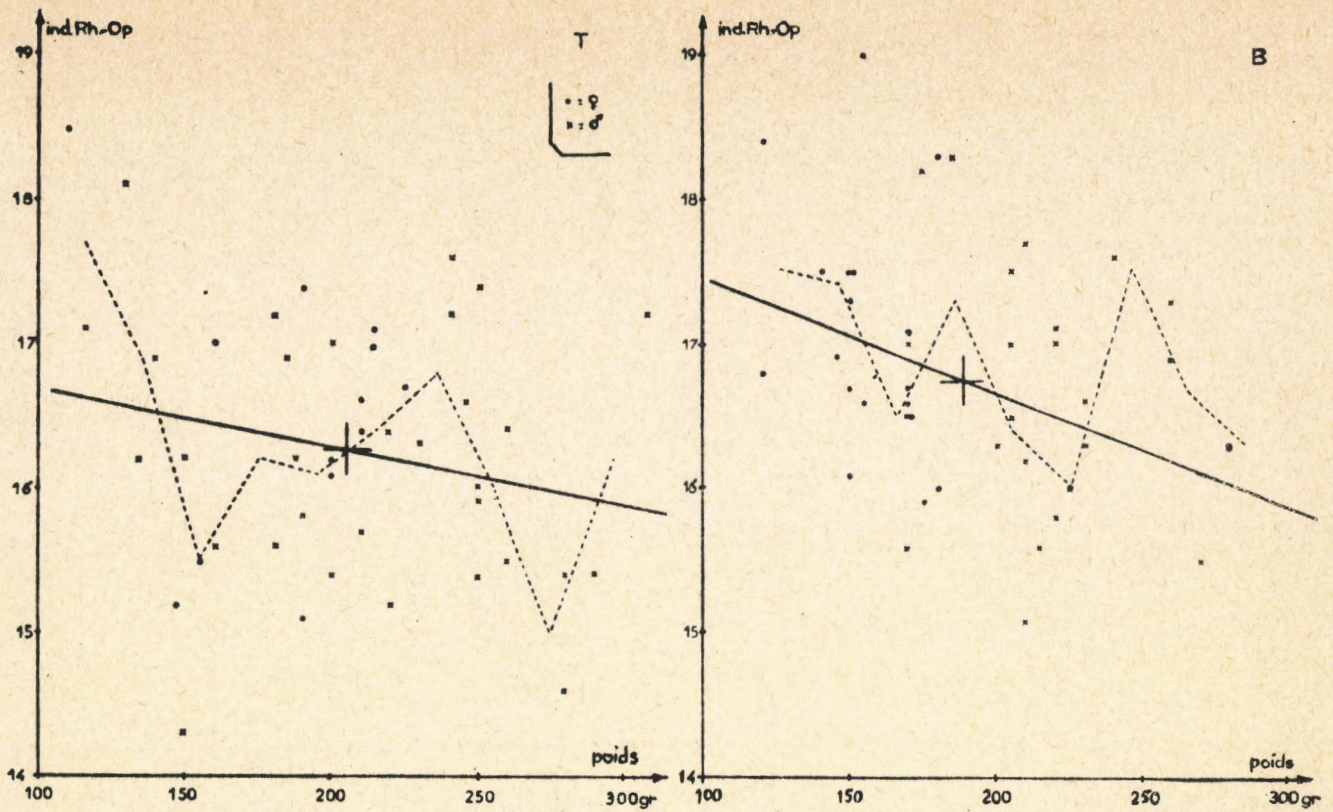


Fig. 25 - idem. à la Fig. 19 , pour la valeur de l'indice de courbure entre le Rhinien et l'Opisthien.

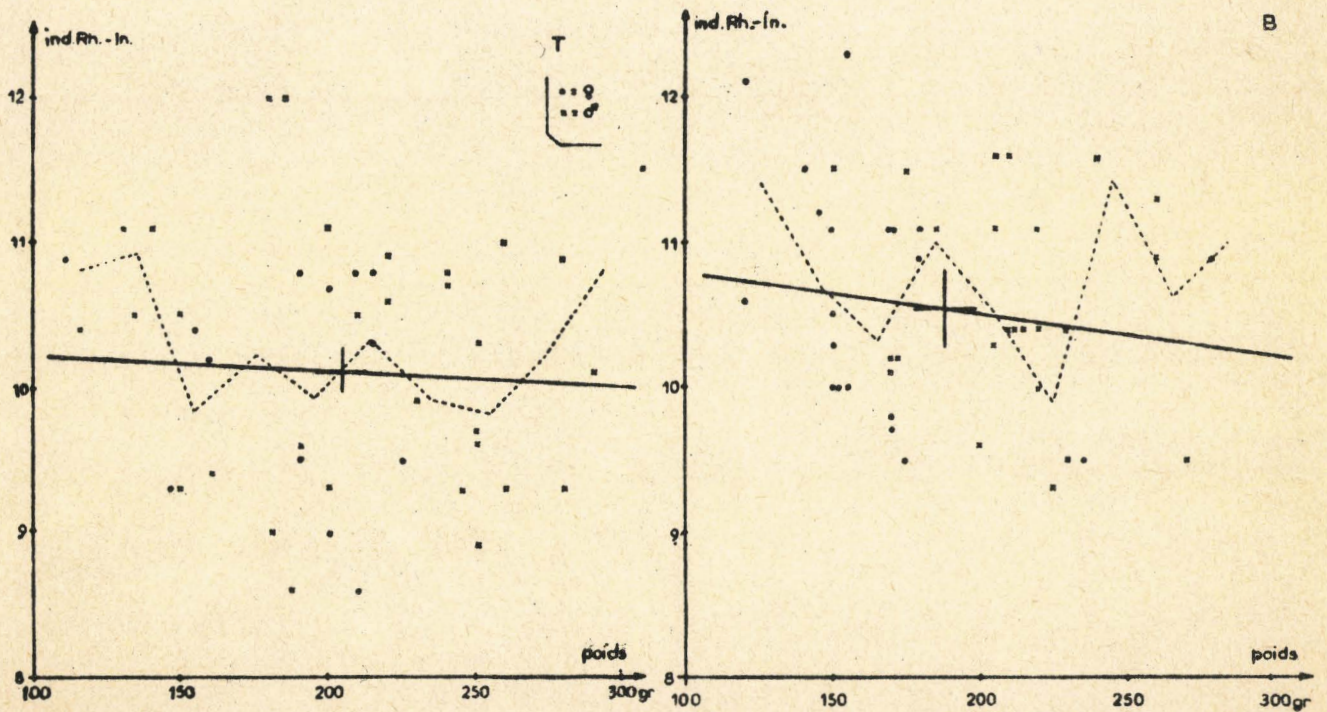


Fig.26 - idem. à la Fig. 19 , pour la valeur de l'indice de courbure entre le Rhinien et l'Inien

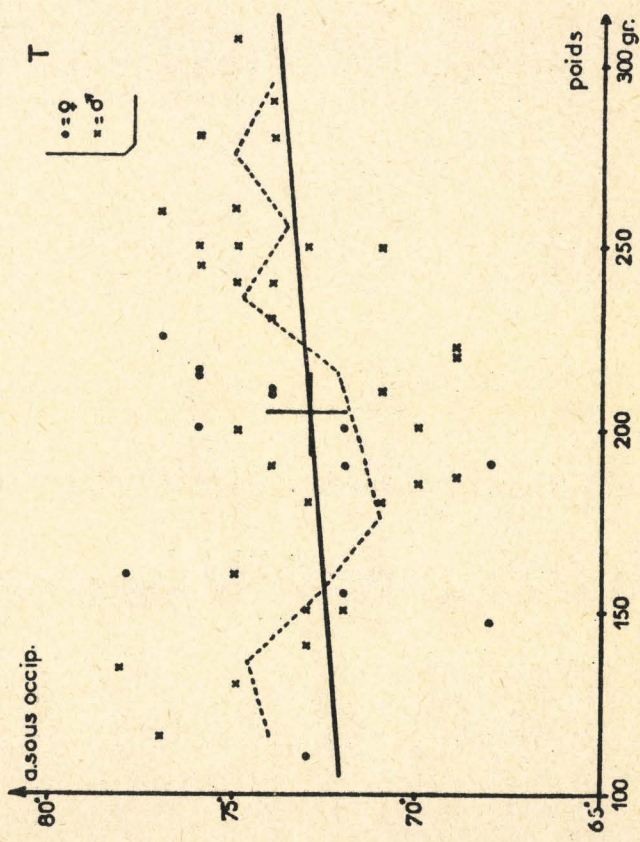
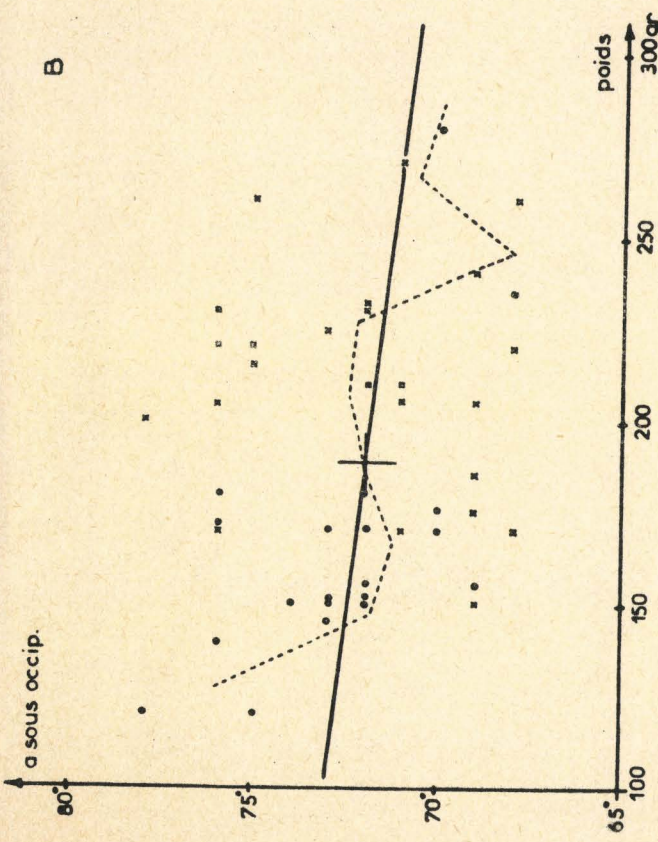


Fig. 27 . idem. à la Fig. 19 , pour l'angle sous occipital.

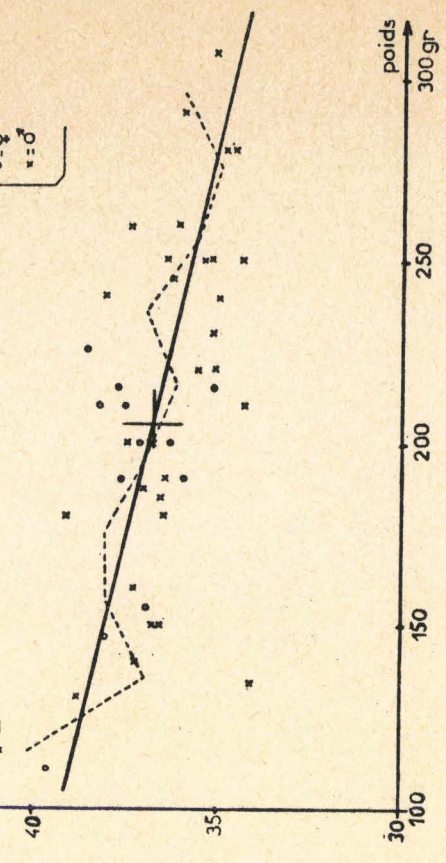
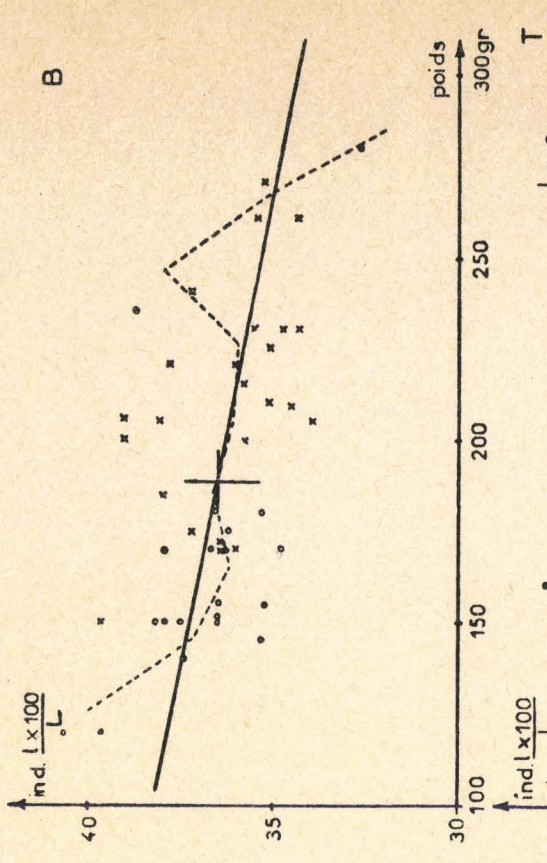


Fig. 28 . idem. à la Fig. 19 , pour la valeur de l'indice entre la largeur (exocrânienne) de la voûte , et la longueur : rhinion-opisthion.

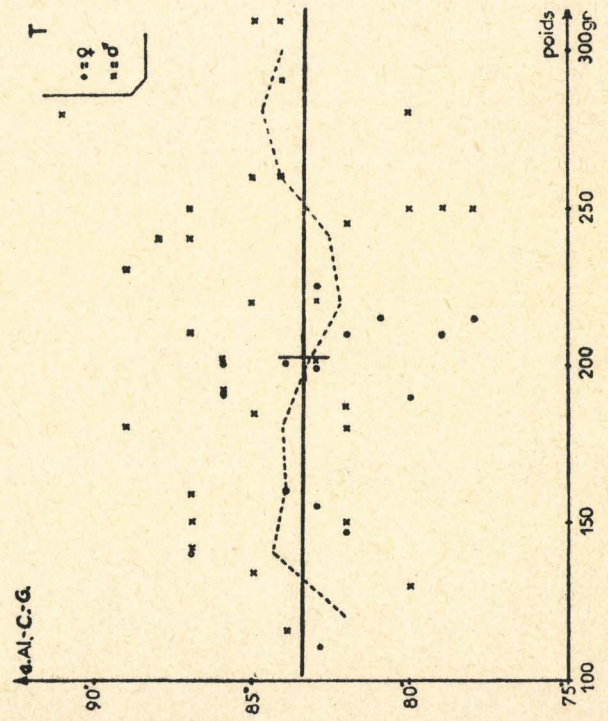
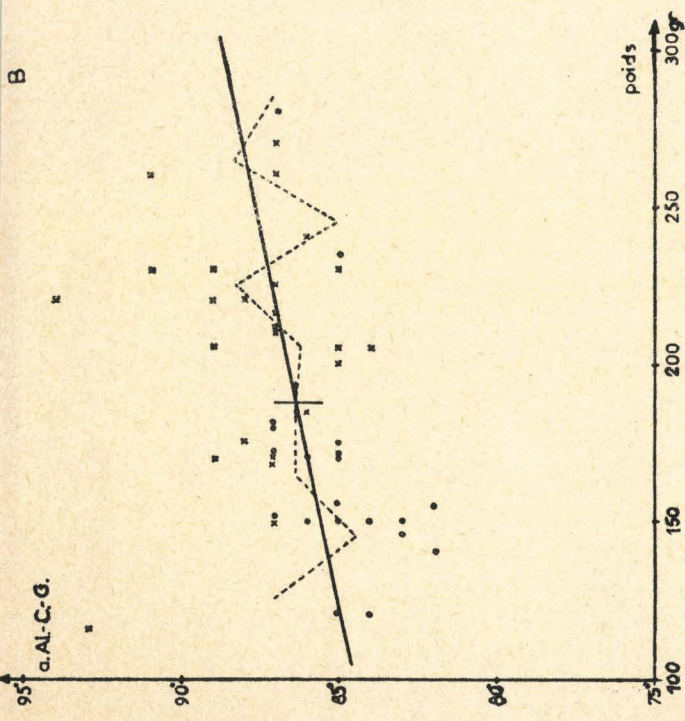


Fig.29 . idem. à la Fig. 19 , pour l'angle :  
 point alvéolaire inférieur -point condylien moyen  
 - gonion , de la mandibule

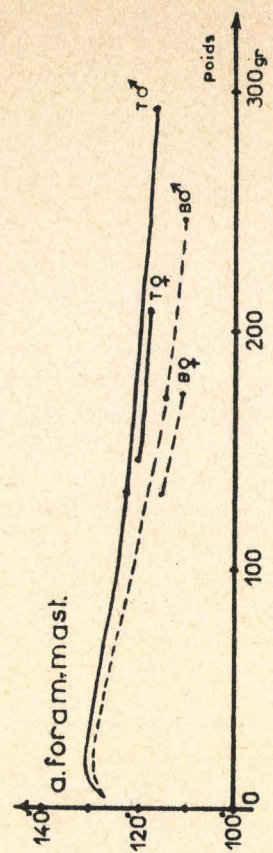
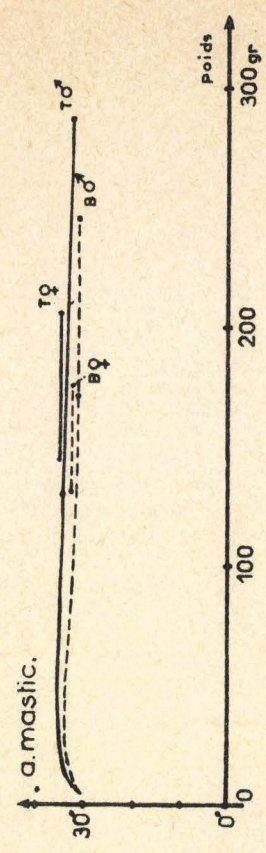
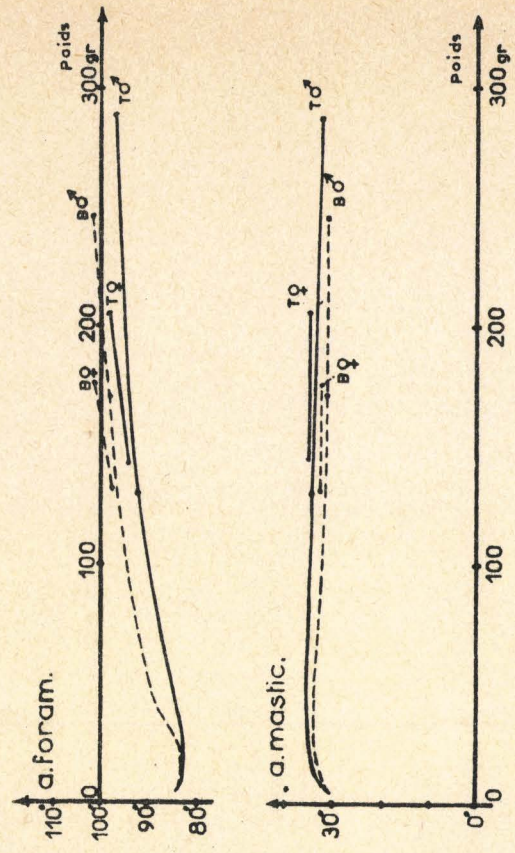


Fig. 30. Evolution , en fonction du poids , des divers  
 paramètres étudiés , chez les rats amputés (B), et les témoins (T).  
 Ici , les sexes ont été distingués , et les sujets jeunes ont été  
 pris en considération pour l'établissement des courbes.

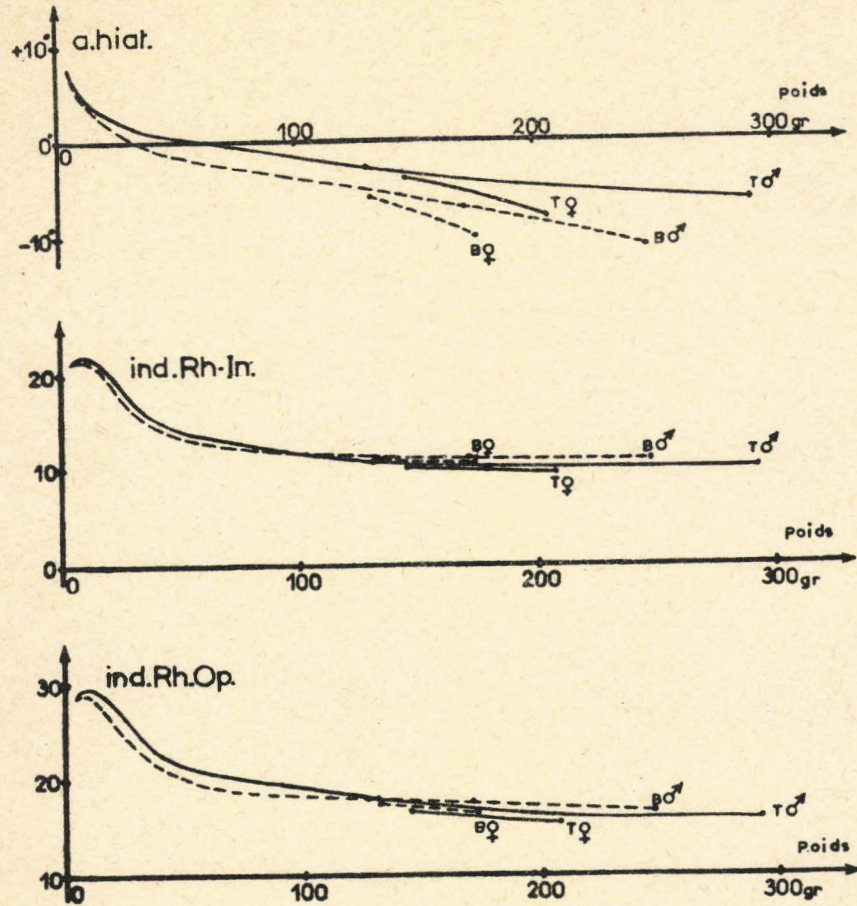


Fig. 31 . Suite de la Fig. 30.

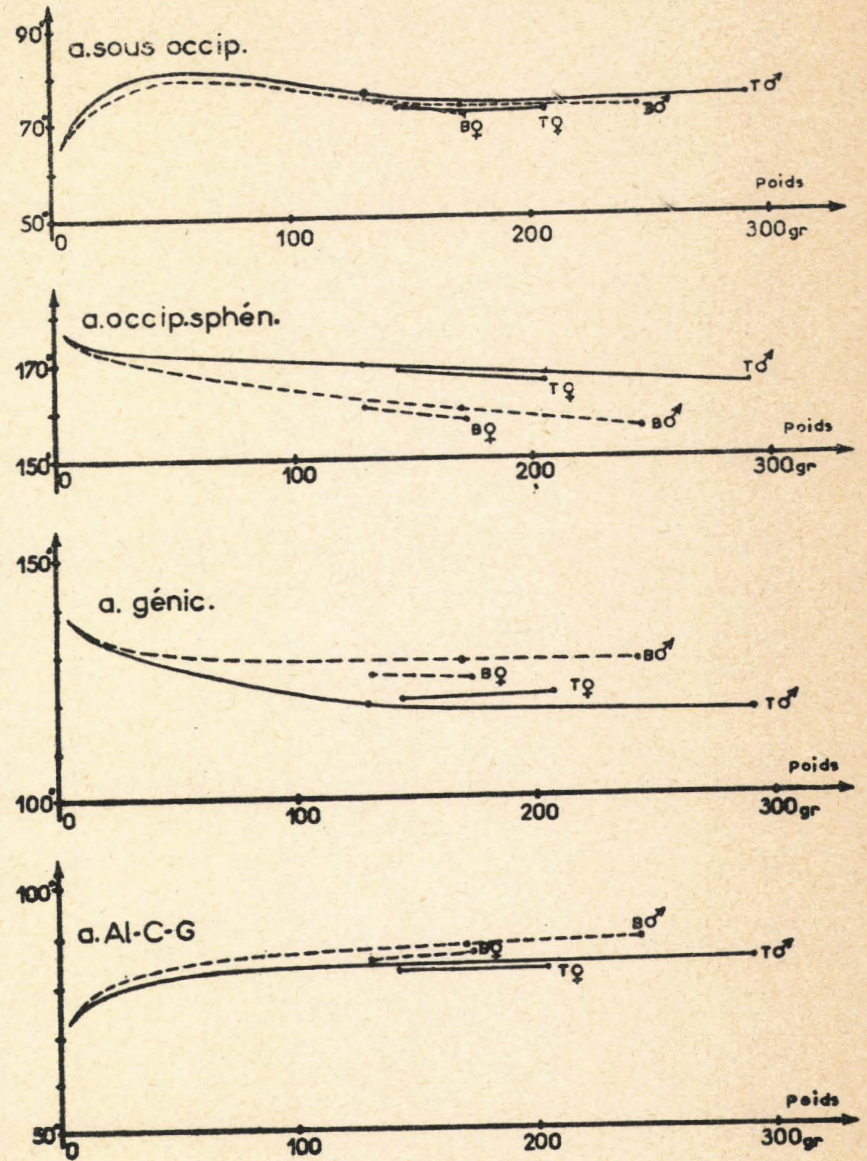


Fig. 32 . Suite de la Fig. 31

encore les différences (comparer les valeurs de  $d$  et de  $d$  cor. dans le tableau VI) entre rats témoins et amputés, à l'exception de l'angle mandibulaire  $M$  et des indices de courbures de la voûte.

La signification générale ne change cependant guère quand on passe au calcul de  $: t$  cor. et les valeurs sont encore augmentées par rapport au  $t$  calculé primitivement (sauf pour l'angle  $M$  et les indices de courbures) et les seuls changements appréciables apportés sont que, dans ces conditions, l'indice  $Rh=Op$  descend sous la limite 2 (signification de 95% de sécurité) mais que, par contre, l'angle  $O$  passe au-dessus de cette même limite. Quant à l'indice  $Rh=I$  et à l'angle  $M$ , l'abaissement de  $: t$  cor. par rapport à  $t$ , est insuffisant pour les rendre non significatifs; leurs différences demeurent donc statistiquement valables.

#### i) Autres modifications.

En plus des paramètres qui ont fait l'objet de l'étude statistique, il est évident que d'autres éléments du crâne ont été modifiés. C'est le cas notamment de l'apophyse para-mastoïde dont la direction est très ~~nettement~~ relevée en arrière chez le rat "bipède"; une différence de 20 degrés, la plus importante, et de loin, de toutes celles observées jusqu'à présent dans ce travail, est notée par rapport au témoin (fig. I3). L'importance et la nature des insertions musculaires sur cet os (B. 39) expliquent son changement radical de direction.

#### 2 - Facteurs topogéniques.

En essayant de résumer les modifications essentielles du crâne entre témoins et amputés, il est maintenant facile de faire ressortir les principaux facteurs ayant agi sur la morphogénèse ou mieux, sur la "topogénèse" de la tête : Ce sont : tout d'abord, le labyrinthe, et notamment le canal semi-circulaire horizontal; il intervient en obéissant à la pesanteur et en obligeant les autres éléments crânio-encéphaliques à se modifier pour répondre aux nouvelles conditions du port de la tête. Ensuite la loge cérébelleuse, y compris le "pallium pétreux" présente ici une rotation négative d'une intensité accrue à cause de la direction qui lui est imposée par la colonne; sa rotation agit sur la base du crâne en la brisant (par un angle regardant en haut !) et sur la voûte en changeant sa courbure. Puis la direction masticatrice tout en répondant aux lois générales d'orientation est légèrement refoulée en haut probablement parce que la tête est portée en situation plus basse. Le cerveau, sans changer de volume, modifie sa forme et gagne en hauteur ce qu'il perd dans les deux autres directions.

Fixité labyrinthique, rotation cérébelleuse entraînée par le mode de station, direction masticatrice bien déterminée et volume cérébral donné, ce sont là, à notre avis, les 4 facteurs topogéniques essentiels de la tête chez les Mammifères.

Certes il y en a d'autres mais dont l'importance apparaît moindre : organes des sens céphaliques, adaptations dentaires et musculaires en fonction de la nourriture ...

Ce sont les mêmes facteurs qui ont agi aussi bien durant la croissance de nos rats amputés que pendant l'ontogénèse et la phylogénèse des Mammifères en général; et c'est en cela que la présente expérimentation est une preuve directe de la valeur de la méthode vestibulaire.

L'analyse statistique de nos résultats prouve bien, entre autres choses, la présence de la rotation négative et, à causes inverses effets inverses, elle montre que les conséquences de celle-ci s'opposent à celles de la rotation positive, appliquée soit à l'ontogénèse humaine, soit à la phylogénèse mammalienne. Cela nous a amené à conclure comme nous l'avons déjà fait, de la position "habituelle" de la tête de nos rats amputés.

### 3 - Evolution de la forme dans les groupes "adultes".

L'essentiel de notre démonstration relative aux rats amputés, réside dans les pages qui précèdent, mais à titre de complément d'information, nous avons voulu rechercher dans chaque ensemble d'adultes (groupe I et groupe 2) quelle était l'évolution globale de chaque paramètre en fonction du poids. Cela a nécessité l'établissement de corrélations (figures 19 à 29) dont les résultats sont indiqués dans les tableaux IV - V et VI.

La plupart des coefficients de corrélation possèdent le même signe chez les témoins et les amputés; il y a pourtant exception pour les angles : M, Gén, O. et A1 - C = G. Mais il faut remarquer que dans 7 cas sur ces 8 (2 fois chaque angle énoncé, une pour le témoin et une pour le bipède) la valeur du coefficient de corrélation est au dessous du seuil de signification.

Parmi les coefficients de corrélation qui ont le même signe dans les deux séries, c'est à dire quand le paramètre considéré évolue en fonction du poids, à la fois chez les témoins et les amputés, soit dans le sens d'une augmentation, soit dans le sens d'une diminution, il en est 3 où ce coefficient est, de part et d'autre, significativement différent de zéro, ce sont :

- l'angle foraminien (F) qui augmente dans les 2 cas, en fonction du poids,
- l'angle occipito-sphénoïdal (O.S.) qui diminue dans les 2 cas en fonction du poids, et :
- l'indice céphalique (largeur par rapport à la longueur : rhinion-opisthion) qui diminue dans les deux cas, en fonction du poids.

Dans trois cas et toujours parmi les paramètres ayant un coefficient de

corrélation de même signe, il en est qui sont significatifs chez le témoin, et non significatifs chez le rat amputé, ou inversement.

- l'angle foramino-masticateur (F.M.) diminue, significativement en fonction du poids chez le témoin, et non chez le rat amputé.
- l'angle histique (h) diminue, significativement chez le "bipède" et non significativement chez le témoin, et
- l'indice de courbure : rhinion-opisthion diminue, significativement chez le rat opéré et non chez le témoin.

Enfin, l'indice rhinion=inion qui diminue dans les deux cas, en fonction du poids, n'a pas un coefficient de corrélation significatif ni dans un cas ni dans l'autre.

En somme, ce qui ressort le plus nettement de cette étude des corrélations, est la poursuite de la croissance en fonction du poids, de trois éléments, et ceci, aussi bien chez les témoins que chez les rats amputés, traduisant : la poursuite (dans la tranche "adulte") de la bascule occipitale vers l'avant, de la brisure de la base, qui s'ouvre vers le haut, et de l'évolution de l'indice céphalique. Ces phénomènes se passent évidemment à des "niveaux quantitatifs moyens" différents, ainsi que l'a montré l'étude du précédent paragraphe.

Si certains paramètres qui se sont avérés être très différents (entre témoins et amputés) lorsqu'on en comparait les valeurs moyennes, ne montrent pas ici de coefficient de corrélation nettement significatif, il faut donc en conclure que la différenciation entre rat normal et rat amputé, s'est faite, pour l'essentiel, avant le stade adulte, et ce n'est que pour quelques paramètres seulement qu'une évolution en fonction du poids continue à être très nette, soit chez le témoin, soit chez le rat amputé, soit chez les deux.

(Le tableau VI prouve aussi que la comparaison directe des coefficients de corrélation ne montre pas de différence "significative" entre les deux groupes.).

L'utilisation des coefficients de corrélation s'est donc, finalement, avérée d'un bien moindre intérêt que l'étude comparative des moyennes, d'abord parce que les sexes y sont mêlés, ensuite parce que la variation d'un paramètre à l'état adulte ne donne qu'une idée fragmentaire et déformée de ce qu'a été la croissance de ce paramètre, et ensuite et surtout parce que l'essentiel des événements ontogéniques s'est déjà déroulé avant le stade considéré, seul le résultat en demeure, c'est à dire la différence significative entre la valeur moyenne de ces mensurations.

C'est pourquoi il nous faudra maintenant étudier la croissance des princi-

paux paramètres du crâne, à partir de la naissance et en distinguant les deux sexes.

D = Croissance différentielle entre témoins et rats amputés.

I = Etablissement des groupes.

Le tableau VII montre la manière dont les groupes ont été établis en se basant sur des écarts de poids de 20 grammes. En général, un groupe est étalé sur 2 de ces tranches, mais parfois à cause de la densité de la distribution ou au contraire, de son étalement, une seule, ou 3 ont été utilisées. C'est ainsi que, pour les rats amputés, 3 groupes ont été pris en considération pour les mâles et 3 pour les femelles, tandis que chez les témoins, 2 groupes ont été déterminés pour les femelles et 5 pour les mâles. (3 individus aberrants n'ont pas été retenus).

Pour les 13 groupes, la moyenne du poids a été recherchée ainsi que la moyenne de chacun de leurs paramètres (tableaux VIII et IX).

Puis, pour chacun des 10 paramètres retenus, les valeurs ainsi obtenues ont été représentées en fonction du poids, en considérant séparément : les mâles et les femelles, les témoins et les opérés.

Pour avoir une idée plus nette encore de l'évolution ontogénique des paramètres, les données du tableau III, se rapportant à de jeunes individus (amputés et témoins) ont été rajoutées. Après de légers ajustements, les courbes donnant l'évolution de chaque facteur depuis la naissance, ont été tracées : fig. 30 = 3I et 32.

2 = Evolution des paramètres.

Il est intéressant maintenant, de rapprocher les figures 30 = 3I et 32 des figures I9 à 29 afin de se rendre compte : d'abord du degré d'approximation donné par la pente des droites de régression relativement aux courbes réelles; et ensuite, de ce qu'apporte la considération des différences sexuelles et des stades jeunes.

L'angle masticateur dont le coefficient de corrélation n'était nullement significatif de part ni d'autre, montre très tôt une différence entre témoins et "bipèdes" (Fig. 30) et, après une légère augmentation, l'angle diminue très lentement en conservant l'écart acquis dès le début (avant 100 grammes de poids). Cela explique la non signification des coefficients (tableaux IV = V) allant de pair avec la netteté de la différence des moyennes adultes ( $t = 3,7$ ). Le fait que, chez les jeunes, l'angle masticateur soit plus fort que chez l'adulte, a une signification très générale, et a été montré par nous à propos des Anthropomorphes notamment (B.68).



A 9, 10   20, 47		B 15, 19 35, 43 46, 48 49		C 17, 18 24, 34 36, 42 44		(16)	(21)		♀	
(1)	D 13		E 7, 8 12, 14 38		F 11, 23 2, 22 28, 31 25, 26 27, 37 45		G 29, 33 30, 32 41		♂	
G 14   (4), 43   15, 24		H (3), 12 9, 10 22, 23 20, 21 25 26						♀		
I 16   17, 39 41		J 35, 36 18, 28 37 31, 42		K 32, 34 29, 30 40 33		L 8, 46 5, 6 47, 49 7, 19 27, 44		M 2, 48 (1), 38 45		♂
109	129	149	169	189	209	229	249	269	289	309

grammes.

Tableau VII

Détail de l'établissement des tranches de poids dans les groupes "adultes", en vue d'établir la croissance des divers paramètres crâniens.

B : rats amputés.

T : rats témoins.

Sexe	groupe	poids moyen.	F	O.S.	ind. Rh. I.	M	Gén.	F.M.	ind. Rh.Op.	O	h	Al.C.G.
♀	A	131,25	96,75	160,00	11,35	31,50	122,50	114,75	17,40	75,50	-6,00	83,50
	B	151,42	101,14	158,85	10,60	31,71	125,71	110,57	17,24	72,14	-8,28	84,57
	C	173,57	101,14	159,71	10,45	32,57	123,85	111,42	16,72	72,71	-10,14	86,00
♂	D	170,00	96,66	159,66	10,76	30,00	123,66	113,33	17,36	70,33	-6,83	87,33
	E	212,27	101,54	158,63	10,41	32,27	126,63	110,72	16,37	73,09	-9,63	87,45
	F	245,71	100,71	156,57	10,68	31,71	128,28	111,00	16,70	71,85	-11,28	88,00

Tableau VIII.

Moyenne des divers paramètres crâniens , calculée chez les "Bipédes" , pour chaque tranche de poids du tableau VII.

Sexe	groupe	Poids moyen.	F.	D.S.	ind. Rh. I.	M.	Gén.	F.M.	ind. Rh. Op.	O.	h	Al. C. G.
♀	G	143,00	93,50	170,25	10,20	32,75	120,25	119,25	16,55	72,75	-4,25	83,00
	H	206,11	96,77	165,22	10,00	34,44	121,33	117,60	16,50	73,88	-9,77	82,20
♂	I	129,75	92,50	168,50	10,77	33,25	118,00	120,75	17,07	75,75	-2,75	84,00
	J	170,28	94,57	168,71	10,11	35,00	116,50	120,42	16,00	71,85	-4,57	84,80
	K	206,66	92,50	169,16	10,33	33,83	115,15	121,33	15,91	71,33	-4,33	85,00
	L	247,40	99,20	165,00	9,94	33,30	119,10	113,60	16,43	74,61	-6,60	83,90
	M	290,00	93,75	164,50	10,45	29,00	117,25	115,25	15,65	74,75	-5,25	84,80

Tableau IX

Moyenne des divers paramètres crâniens , calculée , chez les témoins , pour chaque tranche de poids du tableau VII.

Un raisonnement identique pourrait être tenu à propos de l'angle de géniculation (Gén) qui tend à se stabiliser après avoir diminué beaucoup moins chez l'amputé que chez le témoin, d'où coefficients  $r$  non significatifs (tableaux IV = V) alors que la différence des moyennes l'est ( $t = 8,4$ ).

L'angle  $A_1-C-G$ , mesuré sur la mandibule, montre une croissance d'abord rapide puis tend à se stabiliser chez le témoin et à augmenter un peu chez le rat amputé. Cela concorde, d'abord avec une valeur de  $t$ , élevée (5,4) et aussi avec le fait que la corrélation soit significative chez le "bipède" et non chez le témoin.

L'angle  $O$  (sous occipital) n'a aucun coefficient de corrélation qui soit significatif dans la "tranche adulte", et sa différence n'est pas remarquable ( $t = 1,9$ ); cela veut dire que, à partir d'un poids d'un peu plus de 100 grammes, l'évolution se fait chez le témoin et l'opéré exactement de la même manière et avec une valeur demeurant pratiquement constante. Cela corrobore la théorie de la "bascule occipitale". En observant les faits dans les âges qui précèdent, on voit aussi que l'angle  $O$  commence par augmenter pour diminuer ensuite. Mais, encore une fois, les deux évolutions se font identiquement.

Les indices de courbures doivent maintenant retenir notre attention (Fig. 3I). En effet, tous les deux, après un léger accroissement très précoce, diminuent fortement et rapidement pour tendre à se stabiliser (ce qui explique que leurs coefficients de corrélations adultes ne soient généralement pas significatifs : tableaux IV = V). Cependant, la valeur de  $t$  est significative dans les deux cas (mais à la limite de 2,6) et l'on voit que la courbe relative aux "bipèdes" coupe celle des témoins au début de la tranche adulte. Nous ne pouvons affirmer que cela soit absolument représentatif (à cause du nombre réduit de jeunes) mais si cela était, l'interprétation en serait la suivante : dans les jeunes stades, les témoins seraient plus "courbés" que les amputés, et ensuite ce serait l'inverse. Autrement dit, l'incurvation crânienne des rats opérés aurait très vite, une plus grande stabilité relative que celle des témoins, lesquels continueraient à voir, pendant assez longtemps leur voûte s'aplatir.

Nous en arrivons maintenant à examiner le cas des mensurations ( F. F.M. h. et O.S.) dont les différences chez l'adulte sont nettes et dont, pour la plupart, les coefficients de corrélations sont significatifs et de même signe.

Leurs droites de régression ont une pente non négligeable indiquant la poursuite de l'évolution de ces paramètres, dans la tranche adulte. Les figures : 30 .3I et 32 confirment ce point de vue en montrant tout d'abord une différenciation précoce se traduisant par un écartement des courbes, puis une continuation de l'augmentation de cette différence.

Signalons au passage l'existence, pour l'angle foraminien, d'une légère et précoce diminution de sa valeur, suivie d'une augmentation continue et importante. Cela voudrait dire qu'une très légère composante "positive" intervient au début de l'ontogénèse du crâne du rat, laquelle devient ensuite très nettement "négative". Cette même composante a aussi été signalée par nous à propos de l'ontogénèse des Anthropomorphes (B. 68), cela semble donc être un phénomène général chez tous les Mammifères et Primates, l'Homme excepté.

Ainsi l'attention est maintenant attirée sur la précocité de la différenciation intervenant entre le crâne du rat amputé et celui du rat normal; elle intervient dès que le jeune rat commence à ressentir les effets produits par l'ablation de ses membres antérieurs sur la position de sa colonne, c'est à dire pratiquement tout de suite après l'intervention ! L'influence des facteurs mécaniques est d'emblée très grande, d'autant plus que le crâne du jeune rat est des plus "malléables".

Les figures 30 - 31 et 32 fournissent encore des renseignements sur les différences sexuelles. De manière générale, on peut affirmer que tout ce qui vient d'être dit dans ce paragraphe se rapportant plus particulièrement aux mâles, pourrait l'être également des femelles, mais avec une courbe de poids s'arrêtant plus tôt (les femelles étant toujours moins lourdes que les mâles chez le rat). Le sens de l'évolution des paramètres se faisant sur un "espace de poids" plus court, les courbes sont plus obliques. En somme, et ceci est valable aussi bien chez les témoins que chez les "bipèdes" les valeurs "angulaires" finalement observées chez l'adulte des deux sexes, sont "à peu près" équivalentes, mais elles sont obtenues plus rapidement chez les femelles que chez les mâles. Cela se traduit par un crâne de moindres dimensions linéaires absolues comme le montrera le paragraphe qui suit. (Rappelons ici que chez les Anthropomorphes, les résultats étaient autres, car en plus des différences linéaires les divergences angulaires n'étaient nullement négligeables).

### 3 - Lieux géométriques des points.

Pour intéressants que soient les résultats apportés par la moyenne des principaux éléments crâniens, et leur évolution, cela est encore **insuffisant** pour fournir une idée précise du crâne évoluant dans les axes vestibulaires au cours de son ontogénèse et ceci dans les deux séries (témoins et "bipèdes"). Il est en effet de grand intérêt de connaître comment évolue la forme du crâne et la position exacte de chacun de ses éléments par rapport aux axes de référence.

Autrement dit, à l'étude qui précède et qui est d'ordre essentiellement quantitative il faut adjoindre une étude qualitative.

Pour ce faire , nous avons déterminé , pour chaque crâne de nos trois groupes ( donc , les jeunes y compris ) , les coordonnées vestibulaires de IO points (Fig.33). Ce sont : l'inion I ( déjà défini ) , l'opisthion (Op) et le basion (Ba) , à chaque extrémité du foramen magnum , le pré-vestibion (p.v.) intersection du profil exocrânien de la voûte , avec le plan horizontal vestibulaire , le point occipito-sphénoïdal (O.S.) sur la suture du même nom , à son niveau exocrânien , le rhinion (Rh) , le point alvéolaire supérieur (Al.s.) , le point alvéolaire inférieur (Al.i.) : points situés à l'extrémité supérieure et postérieure de l'articulation de l'incisive avec son alvéole , le point palatin postérieur (P.p.) , à l'extrémité la plus postérieure de la voûte palatine osseuse .

A tous ces points sagittaux , s'en ajoute un , en projection sur le plan médian : le gonion (Go) , à l'extrémité postérieure de l'angle de la mandibule.

Pour plus de commodités, la prise de ces coordonnées a été effectuée après un agrandissement direct de 4 fois , par procédé optique . Puis , pour chaque groupe du tableau VII , chaque point a été placé dans les axes vestibulaires. Il en est résulté pour chacun d'eux , un "nuage de points" (assez condensé à vrai dire) dont il a fallu déterminer le point moyen.

Dans un second temps , et dans un même système d'axes , ces points moyens ont été reportés , pour tous les groupes d'une même catégorie ( témoins ou amputés , mâles ou femelles). Après légère régularisation des tracés, nous avons ainsi obtenu 4 figures dans lesquelles on peut suivre , avec exactitude , le trajet véritable que chaque point crâniométrique a décrit dans "l'espace vestibulaire" au cours de la croissance .

Sur le cliché 33, les 4 figures dont il vient d'être question, ont été réduites à 2 en groupant ensemble les deux sexes , chez les témoins d'une part , et les opérés d'autre part. Cette image (Fig.33) doit être analysée à deux points de vue : d'abord pour en déduire le mode évolutif général des points chez le rat ( amputé ou non ), et ensuite pour analyser les différences entre les deux séries de trajets , et en déduire ce en quoi les rats " bipèdes " diffèrent des rats normaux.

#### a) Mode évolutif général.

La figure 33 est de la plus haute importance , non seulement en ce qui concerne notre expérimentation , mais encore et bien plus , dirons-nous , pour les théories évolutives qu'elle implique.

Nous avons eu l'occasion , dans d'autres travaux , d'établir de telles courbes ontogéniques, chez le chat (B.45,I00) , le gorille, le chimpanzé (B.68), l'orang, le gibbon (B.45 ,  
.../...

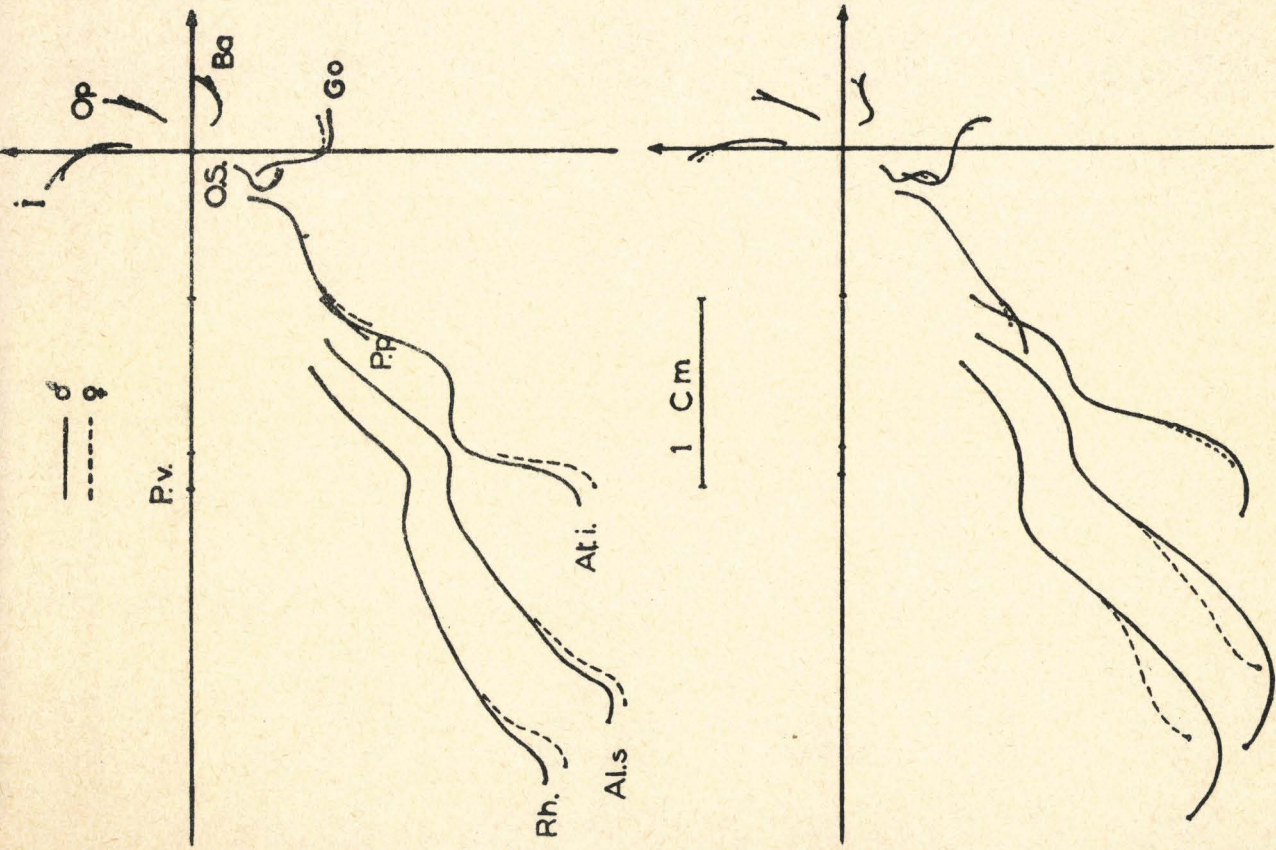


Fig. 33 . Trajets décrits , au cours de l'ontogénèse , et par rapport aux axes vestibulaires de référence , par certains points crâniométriques chez le rat amputé , en haut , et le témoin , en bas.

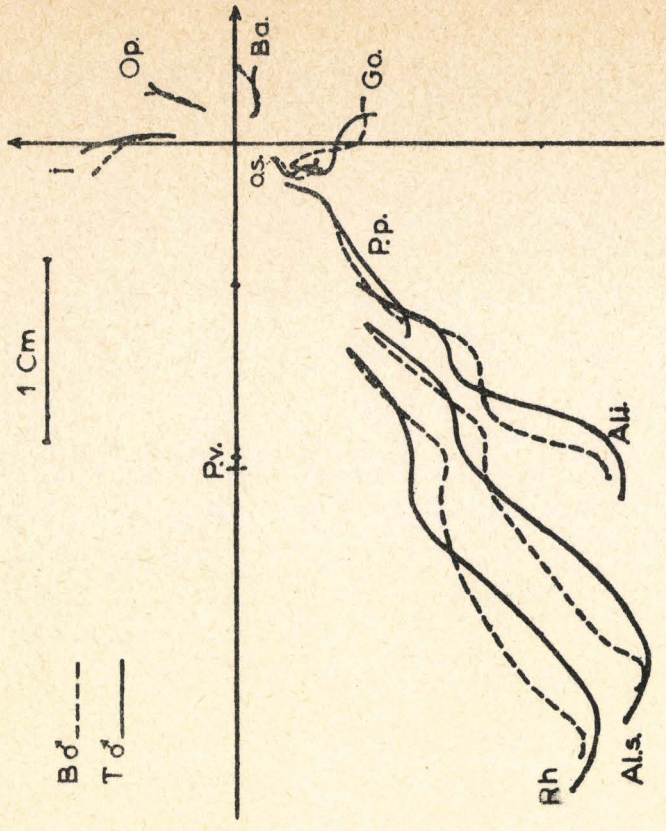


Fig. 34 . Superposition , dans un même système d'axes vestibulaires , des trajets des points crâniométriques ( de la figure 33 ) , du rat amputé mâle ( en tirets ) et du témoin mâle ( en traits pleins ) .

I00) le macaque, le semnopithèque (B. I80) et bien entendu l'Homme (B. 54 - 83 - II9) avec encore quelques renseignements plus fragmentaires relatifs à quelques autres espèces de Mammifères.

La conclusion que nous en avons tirée est que : la rotation constamment "positive" des points, au cours de l'ontogénèse, est un phénomène propre à l'Homme seul (et encore l'Homme "actuel" (B. 83 p. 369); chez tous les autres (Primates et Mammifères quadrupèdes) qui ont été analysés jusqu'à ce jour (du point de vue croissance vestibulaire) la rotation des points crâniométriques (hormis ceux de la face qui ont leur évolution propre) se fait dans le sens opposé : "négatif" après une période plus ou moins courte de rotation positive; et cette dernière composante se fait de moins en moins sentir à mesure qu'on descend dans l'échelle évolutive des Mammifères.

Tout se passe comme si deux tendances s'affrontaient dans chaque ontogénèse l'une (la positive) vers la bipédie, l'autre (la négative) vers la quadrupédie et la seconde n'arrive à être éliminée totalement que chez l'Homme.

Cette constatation suffit déjà à réfuter la théorie de Bolk (B. 24) selon laquelle l'Homme serait d'origine néoténique. En fait la méthode vestibulaire montre que l'Homme ne s'est pas "arrêté" à un stade donné de l'évolution d'un Primate, mais il a "continué" à évoluer dans sa propre direction ! (I).

Les courbes de la figure 33 relatives aux points de l'arrière-crâne, montrent une rotation essentiellement "négative" (les points tournant sur l'arrière-crâne gauche, dans le sens anti-horaire!) sans phase positive très évidente (les courbes sont en cela, moins explicites que l'analyse des valeurs angulaires foraminifères; fig.30). Cela démontre bien une tendance dirigée dès le départ, vers la quadrupédie, autant chez les témoins que chez les autres. Ce qui différencie une telle courbe de celle d'un Primate par exemple, (fig. 46) est que, chez ce dernier, on observe une première portion qui tourne positivement de façon fort nette puis, arrivée à un certain "point de décrochage" la courbe s'inverse (parfois très brutalement comme chez le gibbon) pour devenir négative.

Une autre différence entre le cas du rat et celui d'un Primate, tient dans la situation générale des courbes : celles du rat sont décalées angulairement vers l'avant par rapport à celles d'un Primate : par exemple, ici, le trajet de l'inion (fig. 33) commence en arrière de la verticale, puis coupe celle-ci pour passer devant, alors que la totalité du lieu géométrique de ce même point, chez un Primate (fig. 46) est située dans le quadrant supéro-postérieur de l'espace vestibulaire.

---

I - Cette théorie a également été réfutée par Mme N. Heintz (B. I46) à partir d'autres arguments. .../...



Ainsi, d'après le seul aspect de la forme et de la position des courbes ontogéniques des points de l'arrière crâne, il est possible de se faire une idée assez précise du degré évolutif du rat, tout au moins en ce qui concerne sa véritable situation par rapport au degré de station : plus ou moins quadrupède ou bipède.

Les courbes décrites par les points de la face (fig.33) méritent également une mention; ayant d'abord été amenés à tracer celles du rat amputé, nous avons négligé de représenter le "crochet" intermédiaire qu'on y voit, ayant pris celui-ci pour une variation aléatoire. Mais lorsque nous avons dessiné celles du témoin, le même crochet s'est présenté, il nous a fallu donc en tenir compte aussi pour le rat amputé et en rechercher la signification. La partie haute du "crochet" se produit à l'âge de 3 semaines, lorsque les molaires définitives commencent à apparaître. Nous ne pouvons affirmer qu'il y ait là relation de cause à effet, mais cette observation nous est apparue intéressante à signaler.

b) Différences de trajets, entre témoins et rats amputés.

Le phénomène de la rotation négative peut être décelé d'après le seul examen de la succession des valeurs, au cours de la croissance d'éléments tels que l'angle hiatique ou l'angle foraminien; mais il peut aussi être déduit de l'allure des courbes décrites par les points caractéristiques, car, si l'angle hiatique (h) par exemple, présente des valeurs ontogéniques de moins en moins fortes (en tenant compte du signe =) il ne faut cependant pas perdre de vue que ce point s'éloigne en même temps du centre des axes par le fait même de la croissance générale de la tête. C'est pourquoi ce point décrit un trajet incurvé (résultante d'une rotation et d'un accroissement linéaire) dont la courbure montre, du premier coup d'oeil, la nature de la rotation.

La figure 33 prouve bien que, de part et d'autre, la rotation négative est intervenue, mais que celle du rat amputé a été plus intense que celle du témoin, car, pour reprendre l'exemple de l'inion, la concavité vers l'avant y est beaucoup plus marquée (et le point final est plus antérieur); la même remarque peut être faite pour l'opisthion. Certains points tels que le basion, l'occipito-sphénoïdal et le gonion, qui, chez le témoin, après rotation négative, tendent à s'éloigner d'une autre manière, présentent chez le rat amputé une courbure très nette, toujours dans le même sens. Enfin, la pré-vestibion du rat "bipède" a avancé davantage sur l'axe horizontal que celui du témoin. Cela ne doit pas nous étonner si nous nous rappelons que la courbure de la voûte de l'amputé est plus forte que celle du rat normal, ce qui a pour effet de reporter plus en avant le point d'intersection avec l'horizontale.

Sur la figure 34 où sont superposés, dans un même système d'axes, les trajets ontogéniques des points du crâne du témoin et du rat opéré, les différences sont

particulièrement visibles et l'on remarque que, très tôt, les points suivent un trajet différent, et ceci nous permet maintenant de répondre à une objection qui s'était présentée à notre esprit lorsqu'il s'agissait de savoir si les modifications crâniennes observées étaient bien la conséquence de facteurs somatiques (le poids), et non pas ~~de~~ l'âge seul. Le rat amputé n'est pas, répétons-le, du point de vue de sa morphologie crânienne un "rat témoin sous développé", sinon ses points crâniométriques se seraient trouvés sur le trajet de ceux du rat normal, ce qui n'est pas. La forme du crâne est donc bien différente.

#### 4 - "Construction" du crâne.

En possession, d'une part, de la valeur moyenne des principales caractéristiques du crâne, chez l'amputé et le rat normal, et, d'autre part, de la situation moyenne des principaux points dans les axes vestibulaires chez les adultes (ce qui nous est fourni par les trajets onto<sub>g</sub>éniques), il est maintenant possible de dessiner, de "construire" le profil correspondant au rat "moyen" adulte, et ceci, chez le mâle et la femelle du témoin et de l'amputé. Ceux-ci, après superposition, nous donneront par simple lecture, les différences caractéristiques recherchées dans cet ouvrage.

Pour ce faire, nous avons recherché, dans nos séries, et dans la tranche de poids où se situe le poids moyen des adultes (tableau VII) les crânes se rapprochant le plus des caractéristiques idéales ; des retouches y ont été faites pour les ajuster exactement aux valeurs moyennes des paramètres calculés.

Cette méthode a la signification d'une synthèse, après l'analyse des composants.

C'est ainsi que nous proposons les figures : 35, 36, 37 et 38, se rapportant respectivement aux rats : témoin mâle, témoin femelle, amputé mâle, et amputé femelle. Evidemment, seules, sur ces figures, doivent être considérées comme significatives, les portions sur lesquelles des mensurations précises ont été faites, le reste n'étant qu'un "habillage" du canevas.

La figure 39 est une sorte de résumé de ce travail et montre les différences déjà amplement décrites, existant entre le crâne du rat amputé et celui du témoin (adultes). On y voit : la bascule cérébelleuse vers l'avant, plus accentuée, la plus grande brisure (vers le haut) de la base du crâne, le relèvement du plan masticateur, l'arrondissement de la voûte, et l'ouverture de l'angle calculé sur la mandibule (ainsi que cela a été dit). La superposition a été effectuée, à la fois sur les mâles (en haut de la figure), et sur les femelles (en bas). Chez ces dernières, les modifications sont de même nature que chez les mâles, mais portent sur des profils de taille relative différente. Les modifications céphaliques apportées par l'amputation des membres antérieurs peuvent paraître bien faibles, sur le vu de ce cliché, mais n'oublions pas qu'il s'agit ici de la comparaison de types "moyens" et non de types extrêmes, dont le poids serait le plus fort, et où ces différences morphologiques seraient beaucoup plus visibles (Cf. aussi les fig. 13 et 14).

Enfin, à partir des mêmes constructions de "types moyens" (fig. 35 à 38), les différences sexuelles ont pu être explicitées chez le témoin d'une part, et le rat "bipède" d'autre part (fig. 40). Les femelles ont un crâne plus court, mais les caractéristiques angulaires sont à peu près du même ordre que celles décrites chez les mâles.

---

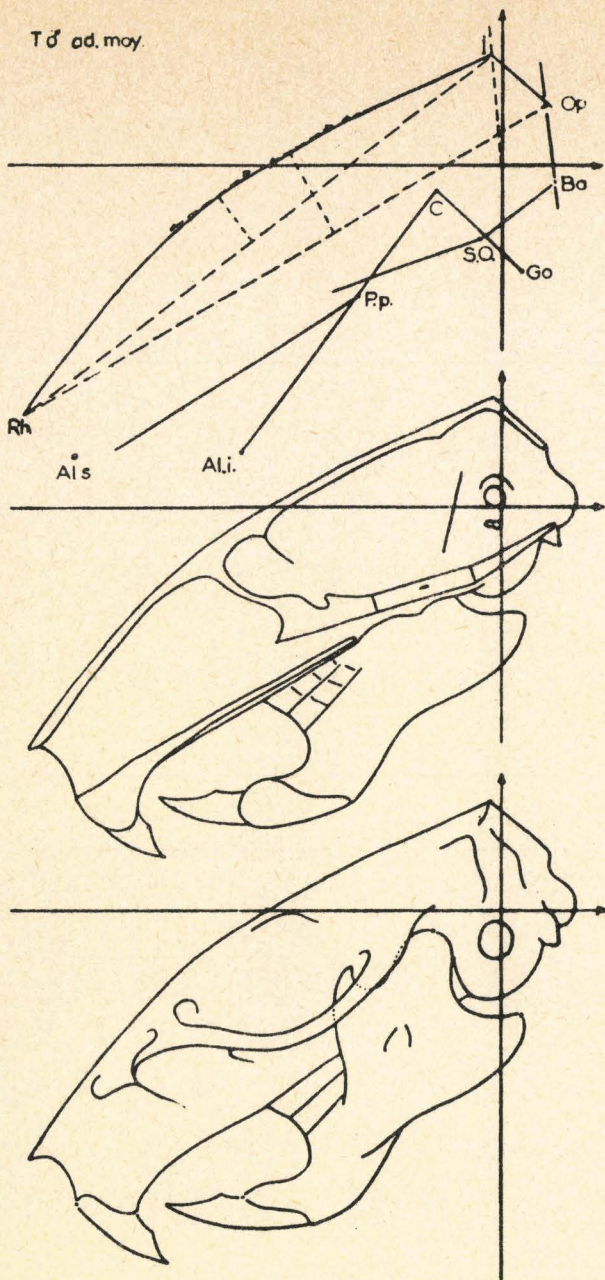


Fig. 35.

Construction du crâne d'un rat témoin adulte mâle, d'après les valeurs moyennes des divers paramètres calculés.

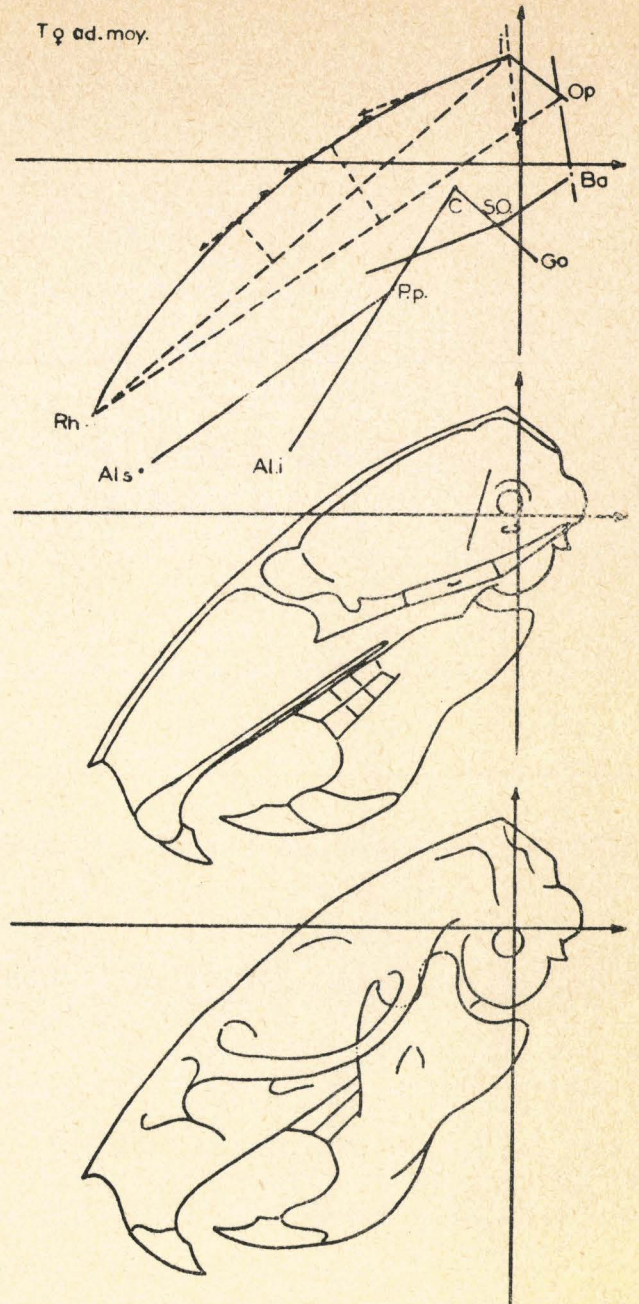


Fig. 36.

Construction du crâne d'un rat témoin adulte femelle, d'après les valeurs moyennes des divers paramètres calculés.

B♂ ad. moy.

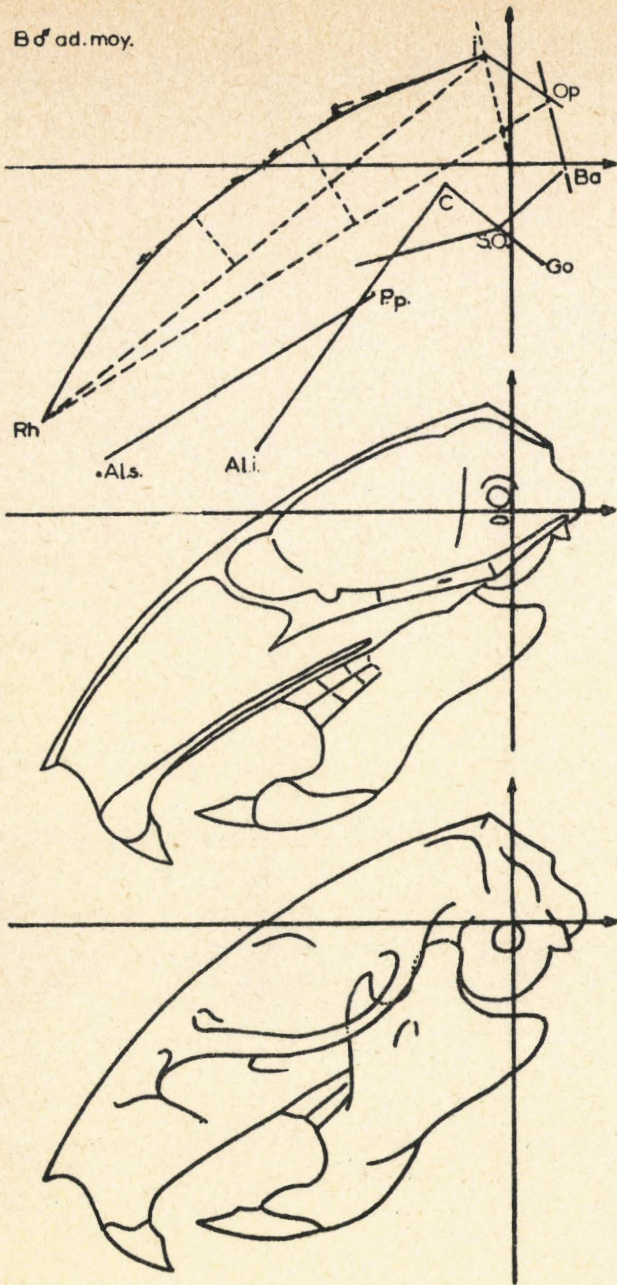


Fig. 37.

Construction du crâne d'un rat amputé ,adulte mâle , d'après les valeurs moyennes des divers paramètres calculés.

B♀ ad. moy.

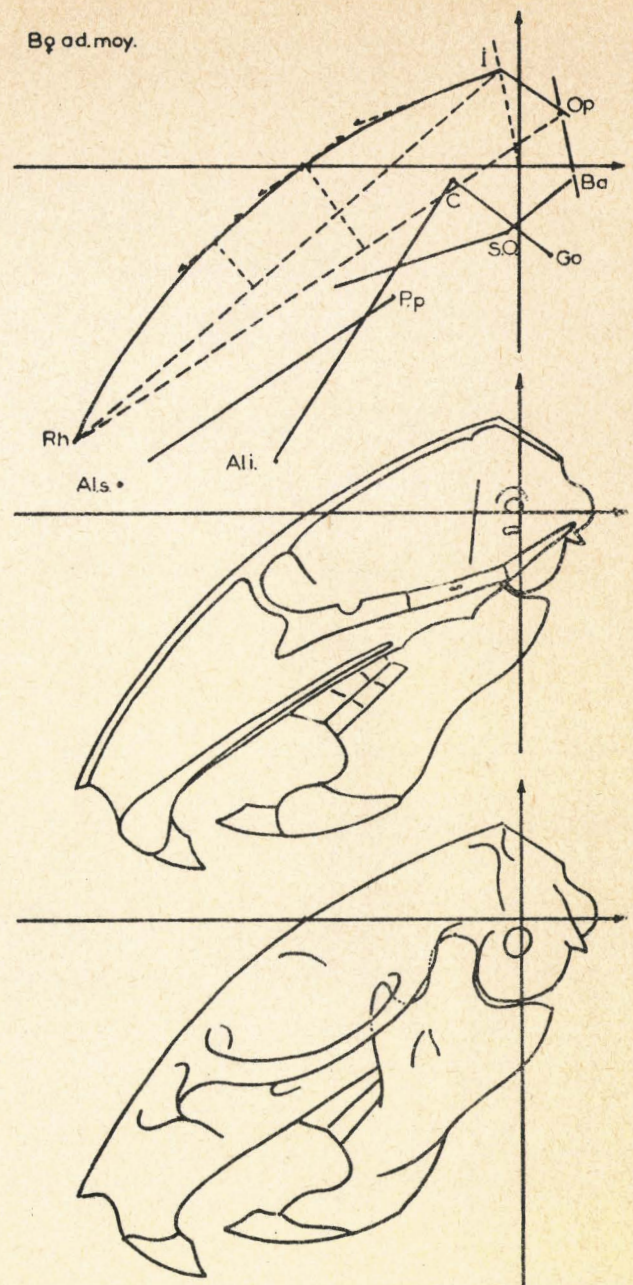


Fig. 38.

Construction du crâne d'un rat amputé , adulte femelle , d'après les valeurs moyennes des divers paramètres calculés.

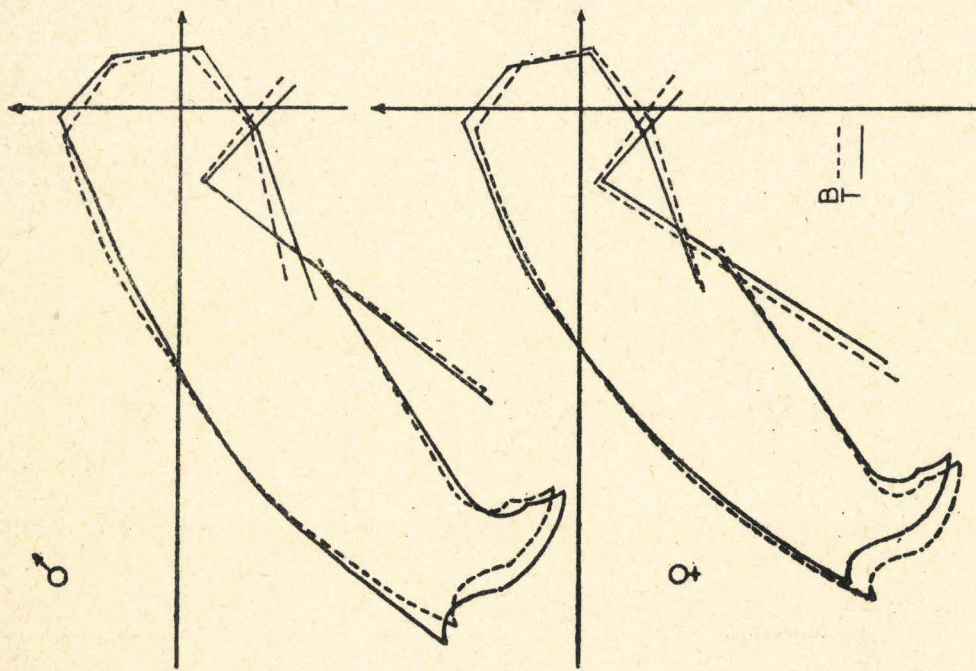


Fig. 39.

Superposition du profil du crâne de rat amputé ( en tirets ), avec celui du témoin ( en traits pleins ), d'après les données des figures : 35 à 38.

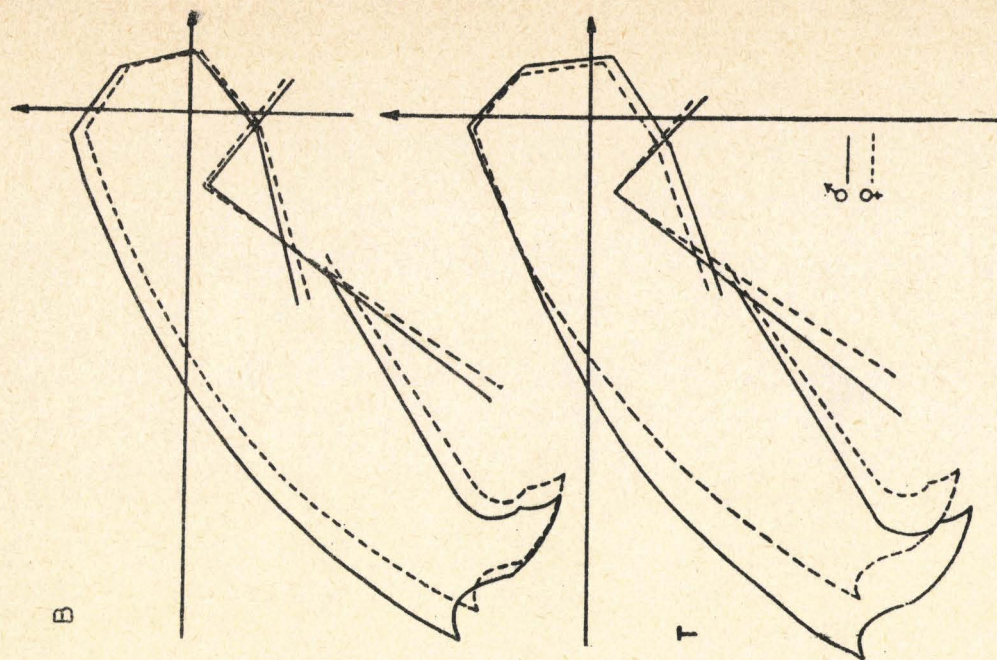


Fig. 40.

Différences sexuelles , chez le rat amputé (B), et le témoin (T), d'après les données des figures : 35 à 38.

### Chapitre III

#### Modifications crâniennes consécutives à l'ectromélie.

##### A - Définition et position du problème

Dans les défauts de formation d'un ou de plusieurs membres (ectroméliens), Is. Geoffroy Saint Hilaire (B. 132) distingue : les phocomèles, les ectromèles et les hémimèles, selon le degré de réduction ou d'absence du membre. Lesbre (B. 165), parmi les "ectromèles" proprement dits, fait encore des distinctions selon les segments manquants. Les variétés qui retiendront ici notre attention, répondent à "l'ectromélie totale" de ce dernier auteur avec absence de toute la partie libre du membre, il ne reste que les os de la ceinture.

Pour qu'un tel individu ait pour nous, un intérêt, plusieurs conditions sont encore nécessaires, tout d'abord, l'ectromélie (totale) ne doit intéresser que 2 membres sur 4, les deux membres antérieurs de préférence, afin de pouvoir mieux comparer ces cas avec nos rats amputés. Les animaux doivent avoir vécu "suffisamment" longtemps et il faut encore que leur comportement et leurs attitudes aient été observés. Enfin, condition essentielle, il faut encore que cet animal puisse être disséqué. Mais toutes les considérations précédentes seraient vaines, si de plus, un témoin comparable : même espèce, même sexe, même degré de développement, ne pouvait lui être comparé.

Malgré les difficultés de tous ordres que nous avons rencontrées, une comparaison a pu être menée à bien chez le chevreau (Capra. dom.), toutes les conditions précédentes ayant été réunies.

L'ectromélie totale des membres antérieurs, chez un Mammifère normalement quadrupède, est une sorte d'expérience naturelle qui reproduit les conditions de l'amputation chez le rat. Elle offre même un certain nombre d'avantages : pas de manipulations opératoires, absence totale d'humérus, meilleures conditions d'observations, et facilité plus grande dans la dissection et la prise de mensurations (erreurs moindres). En effet, le crâne sur lequel nous avons travaillé est d'une taille de beaucoup supérieure à celui du rat ! par contre, l'inconvénient est d'avoir à rechercher le cas favorable (faute de pouvoir, jusqu'à présent provoquer cette malformation isolée et de manière spécifique). Une différence constitutionnelle risque cependant d'intervenir ici, c'est la longueur des membres relativement au corps ; elle est plus grande chez la chèvre que chez le rat, c'est pourquoi il faut s'attendre à trouver ici des différences plus grandes entre l'ectromèle et le témoin qu'entre le rat amputé et le rat normal.

.../...

Aucune étude statistique ne sera faite , bien sûr , puisque seul , un exemplaire a pu être examiné.

#### B - Historique.

D'après Is. Geoffroy Saint Hilaire , l'ectromélie bithoracique est commune , et cet auteur en donne une importante bibliographie . Ces cas portent : sur l'Homme , le chien , le cheval , l'âne , le boeuf , le bouc , et même le lézard vert.

Parmi les autres références trouvées dans la littérature , citons-en quelques-uns: un poulain décrit par Husson (B. I50) , un chevreau et un poulain , par Grau ( B.I38) , un mouton par Jenny (B. I54 )...etc... Mais nous ne faisons qu'évoquer ces travaux car ils portent sur des morts-nés ( donc aucune possibilité d'adaptation !), et ces auteurs , comme aussi Murray (B.I79) n'étudient que les reliquats anatomiques des membres manquants.

Beaucoup plus intéressants sont les articles d'auteurs ayant décrit des ectroméles ayant vécu. Les descriptions concernent les attitudes , le comportement et aussi certains points d'anatomie. Le crâne , malheureusement n'a pas retenu l'attention des auteurs. Parfois , seule existe une photographie , telle cette carte postale envoyée en 1924 par le Professeur R.Anthony au Professeur Delattre , et éditée par un " café billard " de Choisy le Roi : "à l'enseigne des 2 chiens sans pattes ". La photo représente deux chiens adultes , sans aucune trace de membre antérieur , et qui semblent resplendir de santé.

Des "chiens à deux pattes " ont été étudiés par Letard(B.I66) qui décrit leur marche comme "celle d'un kangourou". Palmiéri (B.I85), dans sa thèse de Médecine de 1902 parle d'une chienne "ne possédant que les deux membres abdominaux , et qui était parvenue à s'habituer à la station verticale et marchait debout sur ses deux pieds postérieurs" . Dans son traité des maladies familiales et congénitales , Apert (B.8) cite Barrier (B.I5) lequel a étudié la descendance (normale !) d'une chienne ectroméle des deux membres antérieurs.

Plus curieux est le cas du chien étudié par Hachet-Souplet (B. I40) présentant cette fois , une ectromélie des membres postérieurs , et qui s'était parfaitement adapté à cette infirmité . "Il savait marcher et se tenir longtemps sur ses deux pattes de devant"...L'étude du crâne , dans un tel cas , aurait été certainement d'un grand intérêt.

Ce même auteur cite le cas d'un clown anglais (Jules Keller ) présentant la même

.../...



infirmité , et devenu capable de se déplacer rapidement sur les mains . Il est presque certain qu'une telle adaptation n'a pu se faire sans influencer sur la morphologie crânienne.

En ce qui concerne les chiens ectroméles (bi-thoraciques) trois publications se sont révélées des plus intéressantes , soit à cause des observations biologiques qui ont pu être faites , soit à cause de l'iconographie du squelette , qui s'y trouve.

Lesbre et Forgeot (B.I64) publient en 1902, un travail portant sur 5 cas d'ectromélie , dont 4 doivent être écartés du cadre de cet ouvrage (car il s'agit soit de nouveaux-nés , soit d'ectroméles des 4 membres , soit d'hémiméles). Le cinquième cas est relatif à un chien de 7 mois sans membres antérieurs . " Son attitude et son mode de locomotion avaient été curieusement influencés par l'absence des membres thoraciques. Un ancien anatomiste : Peyer (B.I92) ayant à relater un cas semblable à celui-ci, l'avait fait sous cette rubrique : *canis bipes humano more ambulans* (chien bipède marchant à la manière d'un Homme ) ; il serait plus exact de dire de notre animal: chien bipède marchant à la manière d'un kangourou ; il se tenait en effet, dressé obliquement sur ses membres postérieurs écartés en appuyant sur le sol à la manière des animaux plantigrades". "Quand il se déplaçait , c'était par bonds , rarement en marchant; il lui arrivait souvent de tomber sur le sternum; par l'effet de ces chutes répétées , une callosité s'était faite à la partie antérieure de cet os"... Lesbre et Forgeot signalent aussi un "certain renforcement des membres abdominaux , conséquence de leur usage exclusif". Le squelette de cet animal a été préparé , mais (datant de 1902) nous n'avons pu , malgré nos efforts , en retrouver la trace.

Geoffroy Saint Hilaire avait lui-même décrit un chien de ce genre , qui marchait et pouvait monter les escaliers , " suppléant à l'action des membres de derrière par des mouvements très adroitement combinés de la tête et de la partie postérieure du tronc.

Regnault et Lépinay (B.I96 à I98) ont fort bien décrit le cas d'une chienne ectroméle bithoracique (du type "papillon" ) , âgée de 12 ans. "Dans l'attitude du repos , elle se tenait sur ses pattes postérieures, le corps vertical. Elle progressait par petits sauts et aussi par déplacements latéraux successifs rappelant la reptation". Ces auteurs décrivent les modifications anatomiques des membres postérieurs : le tibia est devenu proportionnellement plus long que le fémur et s'est accolé au péroné.

Regnault propose une photographie du squelette et indique que les modifications secondaires produites par l'ectromélie bithoracique, sur les membres postérieurs, sont en faveur de la théorie de Lamarck !

.../...

Nous en arrivons maintenant à parler des chèvres ectromèles dont l'étude est particulièrement instructive à titre de comparaison avec le sujet qui est examiné dans ce travail.

En ce domaine, l'ouvrage majeur est celui de Slijper (B. 222) en 1942, complété par des éléments puisés dans une autre publication de cet auteur en 1946 (B.223). La chèvre ectromèle dont il parle est décédée (accidentellement) à l'âge de 1 an. "Sa posture était semi-érigée et se faisait pas sauts, le corps faisait un angle de 45° avec le sol, les pattes postérieures étaient plus écartées que chez la chèvre normale. La locomotion était analogue à celle d'un lièvre qui saute, ou à un kangourou". D'une correspondance personnelle, nous tenons d'autres renseignements aimablement communiqués par le Professeur Slijper : "quand elle se reposait, le thorax était en contact avec le sol". Cet auteur a étudié diverses modifications anatomiques : la chèvre "bipède" est moins développée que l'animal du même âge ( les principales mensurations du crâne valent 84% de celles des témoins). La chèvre étudiée a la première phalange plus longue, des os plus épais et des muscles plus puissants au membre postérieur. Le bassin et le thorax présentent des modifications sur lesquelles nous ne pouvons nous étendre ici. La colonne possède des courbures beaucoup plus nettes : une lordose thoracique et une cyphose lombaire, les apophyses épineuses des vertèbres dorsales sont nettement inclinées dans le sens crânial. Enfin, sont encore signalées des modifications viscérales : le poumon droit a 2 lobes au lieu de 4, par phénomène de coalescence. Cela pourrait être rapproché des résultats découlant d'une théorie (B. 123) que nous avons récemment émise (avant d'avoir connaissance de la chèvre bipède de Slijper !) au sujet de l'évolution de la scissuration du poumon des Primates en fonction de leur posture, et dans laquelle nous évoquons la probabilité de l'intervention de la pesanteur dans la modification évolutive de certains viscères et notamment du poumon.

Enfin, le moment est maintenant venu de parler du chevreau ectromèle faisant l'objet de cette étude. Nous devons à Monsieur le Professeur Vallois, d'avoir pu retrouver la référence (B. 110) de l'article dans lequel Dieulafoy et Herpin ont décrit en 1906 l'histoire de l'animal dont le crâne a pu être disséqué par nous, près de 60 ans après sa mort ! Nous possédons le squelette grâce à l'obligeance du Professeur Poulhès de Toulouse.

Ce chevreau a été suivi pendant 5 mois, d'abord nourri au biberon, il commença à manger du foin à 4 mois. Il arrivait à sortir de la caisse où il était placé et à marcher "d'une démarche instable, indécise; il ne parcourait des distances de plusieurs mètres qu'après avoir oscillé plusieurs fois et s'être redressé en prenant appui sur le sternum". Pour se coucher" il s'accroupissait sur les métatarsiens puis laissait aller

son thorax contre le sol"... Au 5 ème mois" il marchait à petits pas rapides, et après avoir parcouru une distance d'une vingtaine de mètres, oscillait pour reprendre son équilibre, et repartait dans une autre direction"... "Il s'alimentait de foin et avait appris à boire dans une terrine"... "Il mourut de froid ou d'indigestion pendant les vacances ! "... " l'appui sur le sol avait lieu par les 2èmes et 3èmes phalanges".

Les auteurs font encore une description des omoplates et du plexus brachial (dont certains troncs se terminaient brusquement dans le tissu sous cutané). Ils remarquent aussi l'importance de la musculature du bassin et du membre inférieur.

Mais nous voyons que, finalement, aucun auteur (à notre connaissance) n'a étudié, même superficiellement, les conséquences que pouvaient avoir, sur la tête, l'absence des membres antérieurs chez les animaux ectromèles. C'est ce travail que nous avons réalisé, grâce à la méthode vestibulaire, sur le crâne du chevreau de Dieulafé, et nous avons en outre, pu comparer ces résultats, de façon assez globale, à ceux tirés de la tête de la chèvre décrite par Slijper. Le Professeur Baucoux d'Utrecht nous a fait parvenir une photographie de cette chèvre et nous a communiqué aimablement quelques mensurations du crâne de celle-ci (ce crâne n'ayant malheureusement pas pu être disséqué, pour des raisons de muséologie).

#### C - Comportement et port de la tête.

Nous nous trouvons ici devant les mêmes problèmes que pour nos rats amputés, les ectromèles bi-thoraciques (chiens et chèvres) peuvent se tenir érigés, et se déplacer ainsi pendant un certain temps avec un type de marche "en kangourou", mais ils possèdent aussi des positions allongées avec appui sternal, au point de provoquer à ce niveau, des callosités.

Ici encore, ce qui a frappé les auteurs, a été une assimilation supposée de la phase "bipède" avec la station érigée humaine, mais seule la résultante entre les effets de cette posture, et ceux de la position surbaissée, se fera sentir sur le crâne ainsi que nous l'avons déjà expliqué. En fin de compte, ce sera le crâne lui-même, qui, grâce à la méthode vestibulaire, nous fournira la clé du mécanisme. Sans faire davantage attendre le lecteur, disons de suite que la modification observée chez notre chevreau, s'est faite, dans le même sens que chez les rats amputés, à savoir une rotation négative plus marquée.

Une simple observation pouvait d'ailleurs aiguiller d'emblée le diagnostic, c'est l'existence chez le caprin ectromèle, comme chez le rat amputé, d'une inclinaison vers l'avant, des apophyses épineuses des vertèbres dorsales, ce qui pouvait laisser supposer une identité dans les mécanismes mis en jeu.

#### D - Conditions de comparaison des crânes.

AU crâne de chevreau "bipède" de 5 mois, il a fallu comparer celui d'un animal témoin. Ne connaissant pas dans le cas présent, le poids de l'animal, le choix du témoin a été fait en se basant sur la quasi-identité des dimensions "générales" de la tête, un volume encéphalique de même ordre et un stade d'éruption dentaire assez comparable. Le témoin a été fourni par le Professeur J. Anthony, d'après un calque de l'autre tête, exécuté en grandeur naturelle.

Il s'agit d'un jeune sujet de même sexe que l'autre (mâle) et qui, d'après ses dents doit avoir environ 3 mois (première arrière-molaire en cours d'éruption: B. 4I, p. 577). Son volume endocrânien est de 110 cc. contre 115 cc chez l'ectromèle et sa distance entre le prosthion et l'inion est de 153mm, contre 157mm chez le chevreau étudié (I). L'individu "bipède" a donc une tête très légèrement plus longue (4mm), un encéphale un peu plus volumineux (5cc) mais un âge nettement plus avancé (de 2 mois). On retrouve à peu près les mêmes conditions de comparaison que chez les rats, où celles-ci étaient faites avec des témoins plus jeunes que les sujets en expérience, afin de retrouver des conditions somatiques équivalentes (là : le poids, ici : des notions de longueur et de volume).

Cette nécessité est due au fait que le manque de membres antérieurs provoque un déficit somatique (de 25% du poids chez le rat, d'après Yamada, et de 16 % de la longueur du crâne chez la chèvre, d'après Slijper).

Comme pour les rats, on pourrait aussi objecter que la rotation négative étant très probablement un phénomène ontogénique général chez les Mammifères quadrupèdes, le fait de retrouver des caractéristiques plus "négatives" chez le caprin ectromèle pourrait s'expliquer uniquement parce qu'il est plus âgé ! A cela nous répondrons tout d'abord que l'ampleur de la différence observée à propos de certains angles, ne pourrait que difficilement s'expliquer de cette manière et surtout, que les chiffres donnés par Perez (B. 189, pl. 67) relatifs à un adulte orienté vestibulairement, ne sont pas en faveur de cette hypothèse, au contraire !

(I) - Le crâne de la chèvre ectromèle de Slijper avait aussi 157 mm.

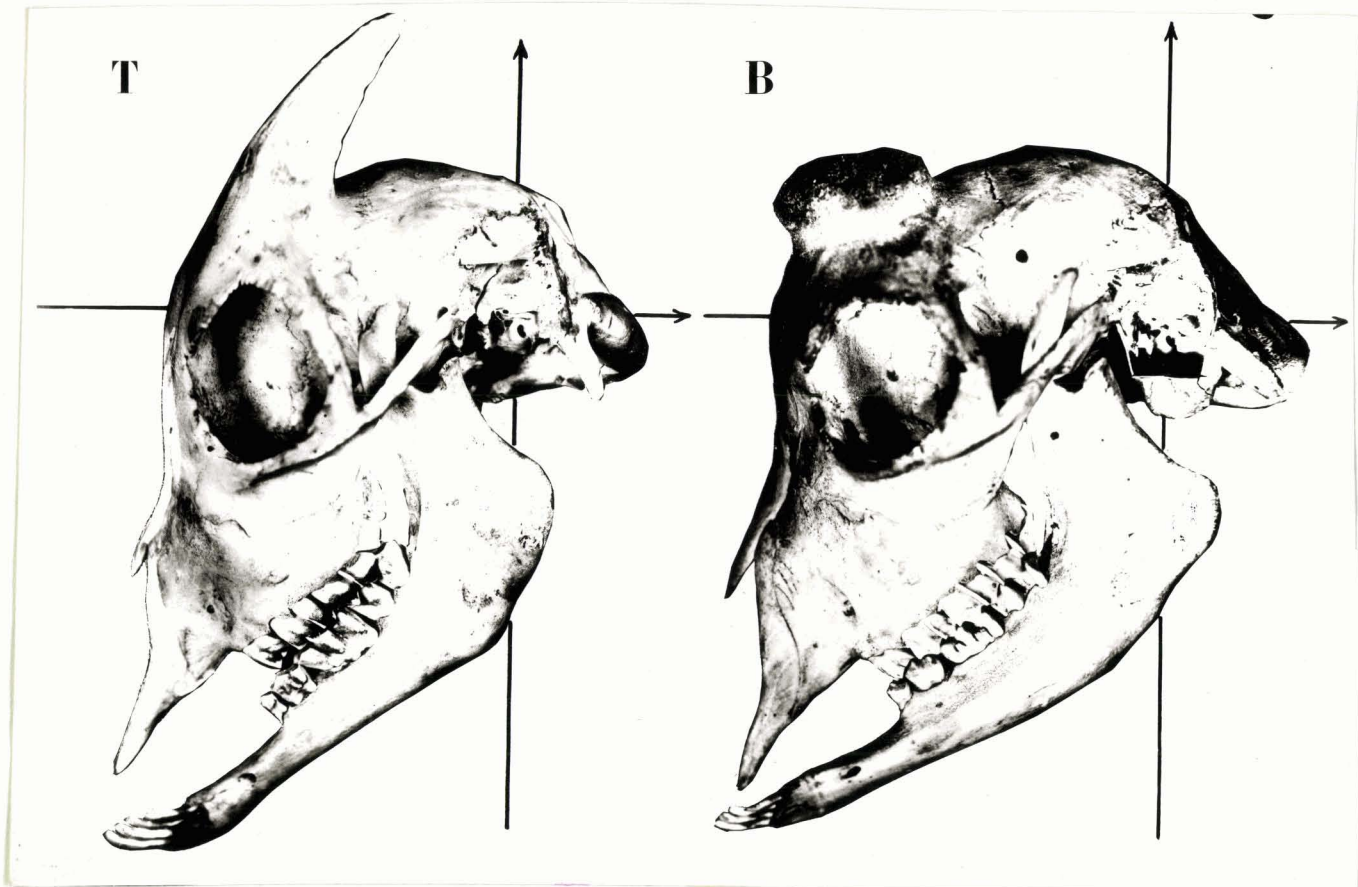


Fig. 4I.

Comparaison entre le crâne d'un chevreau ectroméle (B) , et celui d'un témoin (T).  
Orientation vestibulaire après dissection du canal semi-circulaire horizontal , bien visible  
sur le cliché.

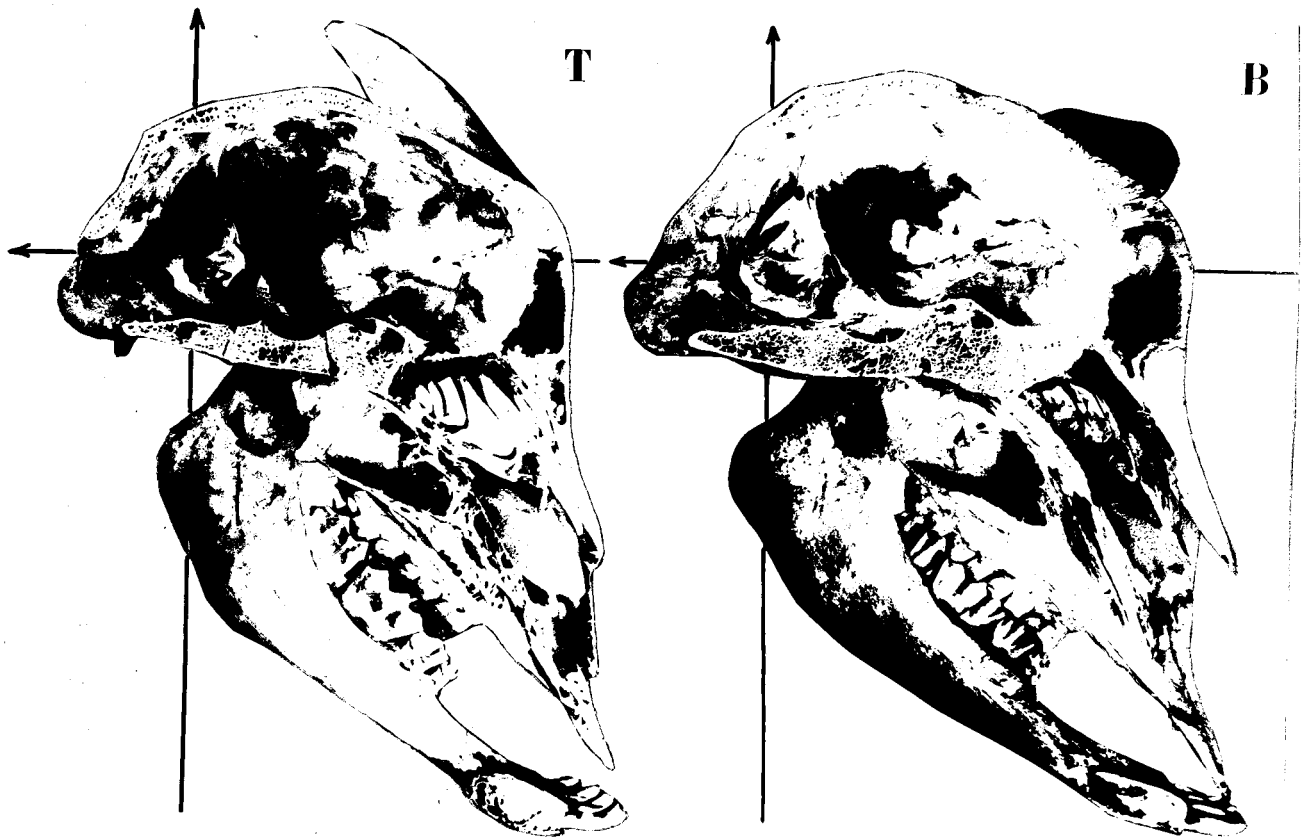


Fig. 42.

Mêmes crânes que ceux de la figure 41 ; aspect des sections sagittales orientées.

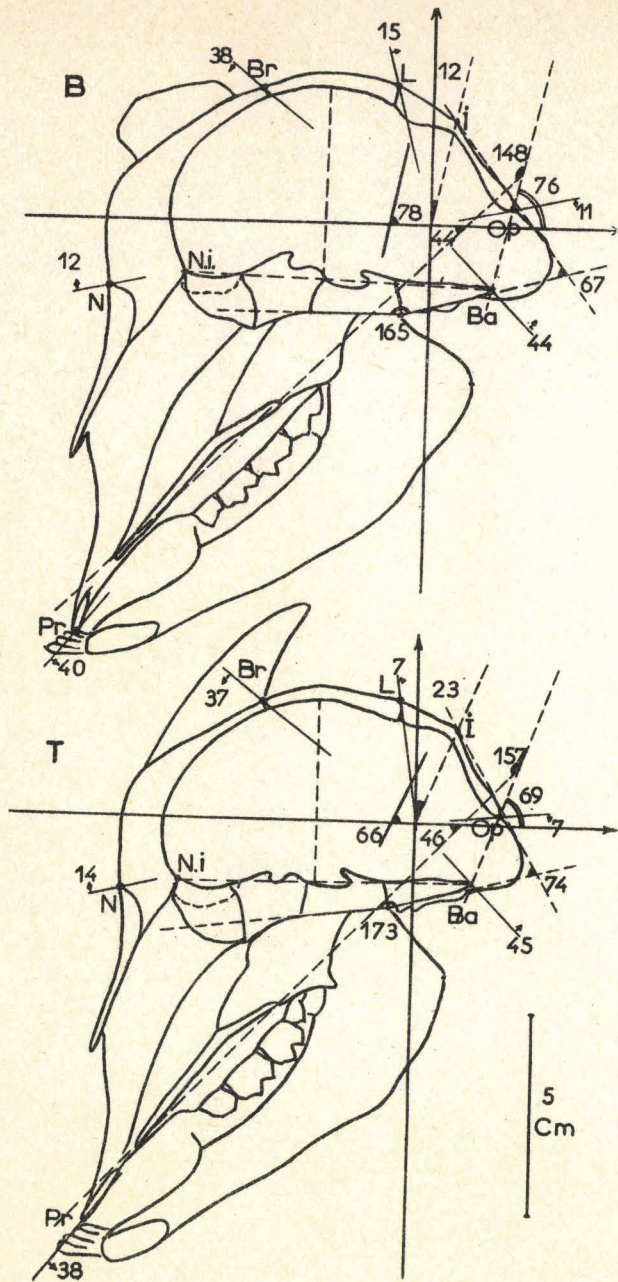


Fig. 43

Mensurations et observations angulaires effectuées sur les crânes de chevreaux : ectromèle: (B), et témoin (T).

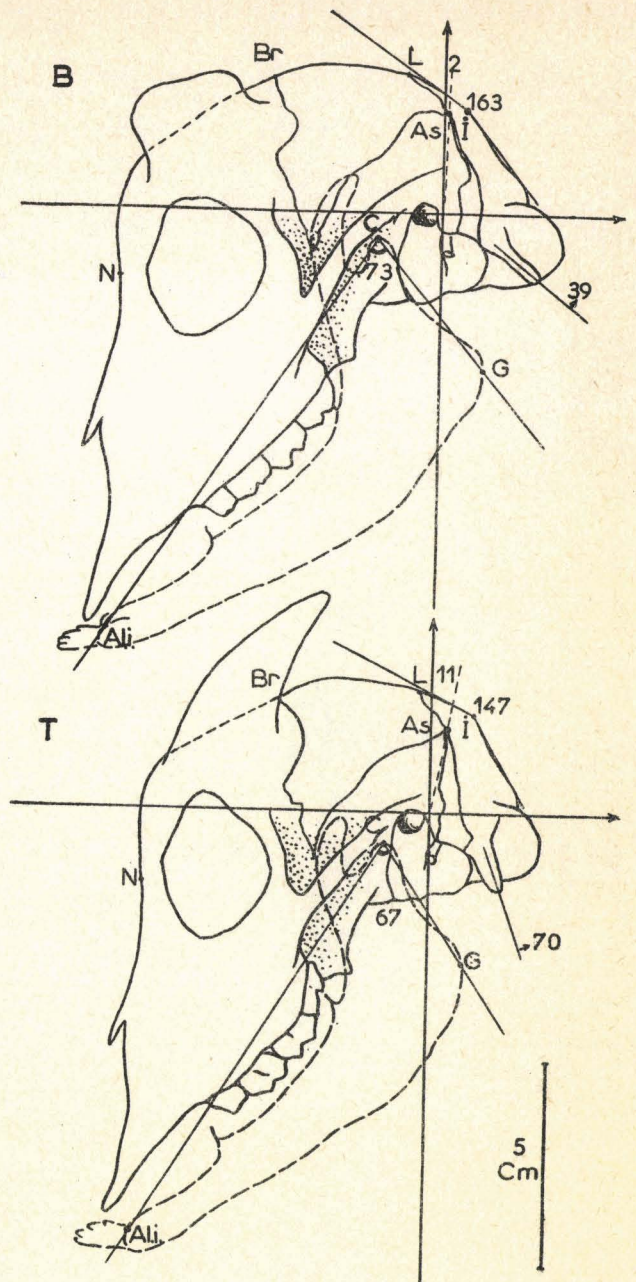


Fig. 44

Suite de la Fig. 43.

En résumé, nous pensons que , malgré les difficultés de l'entreprise et l'absence de données statistiques , notre étude comparative n'est pas dépourvue de valeur.

#### E - Etude biométrique.

Les crânes ont été sciés sagittalement puis orientés vestibulairement (Fig. 41 et 42) et un certain nombre de mensurations ont été pratiquées (Fig. 43 et 44). Parmi celles-ci on retrouve des paramètres étudiés chez le rat : F. , O.S. , M , Gén. , F.M. , l , O , h , Al-C-G , I.C. (ce dernier , calculé à l'aide de : l et de la distance rhinion-opisthion) ; d'autres n'ont pu être utilisés pour des causes diverses et ont été remplacés par de nouvelles mesures plus adaptées au crâne caprin. C'est ainsi que l'endo-crâne a été systématisé sur sa section sagittale , par la longueur (Ba-N.i.) unissant le basion au nasion interne ( pratiquement : point antérieur du crible ethmoïdal), et que la flèche (fl.e.) maximale endo-crânienne a été mesurée , d'où : indice sagittal endo-crânien (i.s.e.).

La direction tentoriale (te) du bord antérieur du rocher , et celle de l'apophyse para-mastoïde ( a.pa.) ont été explicitées par l'angle qu'elles forment avec l'horizontale vestibulaire.

Un certain nombre de points crâniométriques ont eu leur situation angulaire nettement définie par l'écart (en degrés) existant entre le rayon joignant ces points au centre des axes , et la verticale ou l'horizontale vestibulaire la plus proche. Ceci a été effectué pour : le basion (Ba) , l'opisthion (Op) , l'inion (I) , l'astérion (As), le lambda (L) , le bregma (Br), le nasion (N) et le prosthion (Pr) tenant lieu de point alvéolaire supérieur.

Enfin , 2 angles , propres au labyrinthe lui-même , ont été pris : l'angle thyridien (th) entre l'horizontale vestibulaire et la projection sagittale d'une droite joignant le centre de la fenêtre ronde et de la fenêtre ovale (B.203 et 92) , et l'angle (ov.) formé entre la projection sagittale du grand axe de la fenêtre ovale et l'horizontale vestibulaire (B.92).

Les résultats comparatifs , entre le chevreau ectroméle (B) et le témoin (T) sont indiqués dans le tableau X.

#### F - Interprétation des résultats.

##### I - Bascule cérébelleuse .

L'individu ectroméle possède une loge cérébelleuse plus "basculée" en avant que le témoin ; l'angle hiatique (h) fait  $11^{\circ}$  de moins , l'angle foraminien (F)  $7^{\circ}$  de plus , le bord tentorial a tourné en avant de  $12^{\circ}$  , et l'apophyse para-mastoïde est plus oblique en haut et en arrière de  $31^{\circ}$  , différence angulaire la plus forte chez le chevreau, ce qui était vrai aussi chez le rat!



Il y a donc rotation "négative" très nette par rapport au témoin, davantage encore que chez le rat amputé. Par contre, l'angle 0 est ici moins constant, il s'est "fermé" de 7°, probablement parce que le basi=occipital n'a pas tourné autant que l'écaïlle de l'occipital (portion sous iniaque).

La figure 44 montre encore que, sur les faces latérales, le crâne a évolué dans le même sens : l'astérion (As) a avancé de 9° chez l'ectromèle, et la portion pétreuse sous astérique se projette sagittalement presque selon une ligne. Cela provient de ce que la partie pétreuse visible sur l'exo=crâne regarde ici vers l'arrière (et non latéralement comme chez le témoin), ce qui traduit un processus d'aplatissement de la surface du postéro=crâne. (notons qu'un phénomène tout à fait identique peut être observé chez le gorille pendant son ontogénèse, cet animal ayant une rotation négative très prononcée).

### 2 = Répercussions sur la base et la voûte.

La base du crâne de l'ectromèle s'est brisée dans le même sens que chez le rat amputé (c'est à dire : vers le haut), d'un angle de 8°.

L'angle de "génériculation" s'est ouvert de 16°, donc modification de même sens que chez le rat amputé.

La largeur du neuro=crâne est ici demeurée identique, et l'indice céphalique (mesuré à partir de : rhinion=opisthion, comme cela a été fait chez le rat), est plus fort chez le témoin que chez le sujet ectromèle (comme chez les rats!).

### 3 = Répercussions sur l'endo=crâne.

L'indice (i.s.e.) sagittal endo=crânien, mesuré à partir des paramètres Ba=N.i. et Fl.s.)( cf. plus haut) est plus fort chez le chevreau ectromèle que chez le témoin; donc ici encore, tendance du neuro=crâne à l'arrondissement sagittal.

### 4 = Direction masticatrice.

Elle se relève de 2°, donc, même signification que chez le rat amputé. L'angle foramino=masticateur (F.M.) s'est fermé de 9°. Il est intéressant de noter que la valeur de cet angle F.M., mesuré sur le crâne de la chèvre ectromèle de Slijper est de 140° (d'après Baucoux) on peut ainsi en déduire que les mêmes processus de rotation négative ont dû exister au cours de la croissance du crâne de cet animal, avec encore une plus grande intensité.

### 5 = Mandibule.

On observe ici, comme chez le rat "bipède", une ouverture de l'angle Al=C=G (de 6°). La chèvre "bipède" de Slijper, avec une valeur de 78° de cet angle, (d'après

Badoux) présenterait une ouverture plus importante ( $11^{\circ}$ ). Cela confirme l'hypothèse déjà émise plus haut, que cette chèvre devait avoir des modifications dans le sens "négatif" encore plus accusées que ce que nous avons observé sur notre chevreau. Ceci s'explique assez bien par l'âge de cet animal (1 an au lieu de 5 mois dans le cas de notre observation), les effets mécaniques de la station ayant pu se prolonger plus longtemps.

#### 6 - Les fenêtres de l'oreille interne.

Leur emplacement par rapport au canal semi-circulaire horizontal, et leur angulation sont bien visibles sur la figure 41. L'angle thyridien est plus petit (de  $5^{\circ}$ ) chez l'ectromèle, il en est de même de l'angle compris entre le grand axe de la fenêtre ovale et l'horizontale vestibulaire (diminution de  $12^{\circ}$ ). Cette constatation extrêmement importante à notre avis, confirme ce que nous avons déjà écrit ailleurs (B. 92) sur les modifications qui se produisaient dans le labyrinthe lui-même : certains éléments de celui-ci évoluant par rapport au canal semi-circulaire horizontal resté fixe. Ces changements se sont produits ici dans le même sens (négatif) que pour l'arrière crâne, ce qui prouve qu'une même cause peut être invoquée à l'origine de ces rotations, à savoir : une modification dans le degré de station plus ou moins érigé ou plus ou moins quadrupède. Cet argument, à lui seul, suffirait s'il était besoin, pour démontrer la validité de la méthode vestibulaire.

Chez le rat, de semblables constatations ont pu être faites entre "bipèdes" et témoins, mais aucune étude statistique n'a été entreprise sur ces angles. On peut estimer, d'après quelques "sondages" que le relèvement angulaire de l'angle thyridien a été chez eux de  $5^{\circ}$ .

#### 7 - Etude des rayons "supportant" les points crâniométriques.

Dans la figure 45 sont dessinés, dans un même système d'axes vestibulaires, les rayons joignant le centre des axes, à chaque point crâniométrique important situé dans le plan sagittal, et ceci, à la fois chez le chevreau ectromèle (B) et le témoin (T).

Pour faciliter les comparaisons, la longueur de tous ces rayons a été arbitrairement rendue égale pour chacun des deux types; et il suffit dès lors, de comparer la position de points sur la circonférence de 2 cercles : un cercle interne pour le témoin, et un cercle externe pour l'ectromèle.

Les constatations qu'on peut faire sont évidemment les mêmes que celles déjà analysées antérieurement, mais elles sont ici, davantage explicitées. Deux sortes de renseignements peuvent y être lus :

	M	Gén.	F.M.	l	0	h	AL. C.G.	I.C.	F	O.S.
T	46	147	157	56	74	+23	67	48,2	69	173
B	44	163	148	56	67	+12	73	44,8	76	165

	Ba.-N.i.	fl.e.	i.s.e.	te.	a.pa.	th.	ov.
T	72	43	59,7	66	70	40	69
B	75	46	61,3	78	39	35	57

angle des rayons , par rapport aux axes : vertical (V) ou horizontal (H).

	(H)	(H)	(V)	(V)	(V)	(H)	(H)	(V)
	Ba	Op	I	As	L	Br	N	Pr
T	45	7	23	11	7	37	14	38
B	44	11	12	2	15	38	12	40

Tableau X

Comparaison des paramètres , entre le chevreau ectroméle , et le témoin.

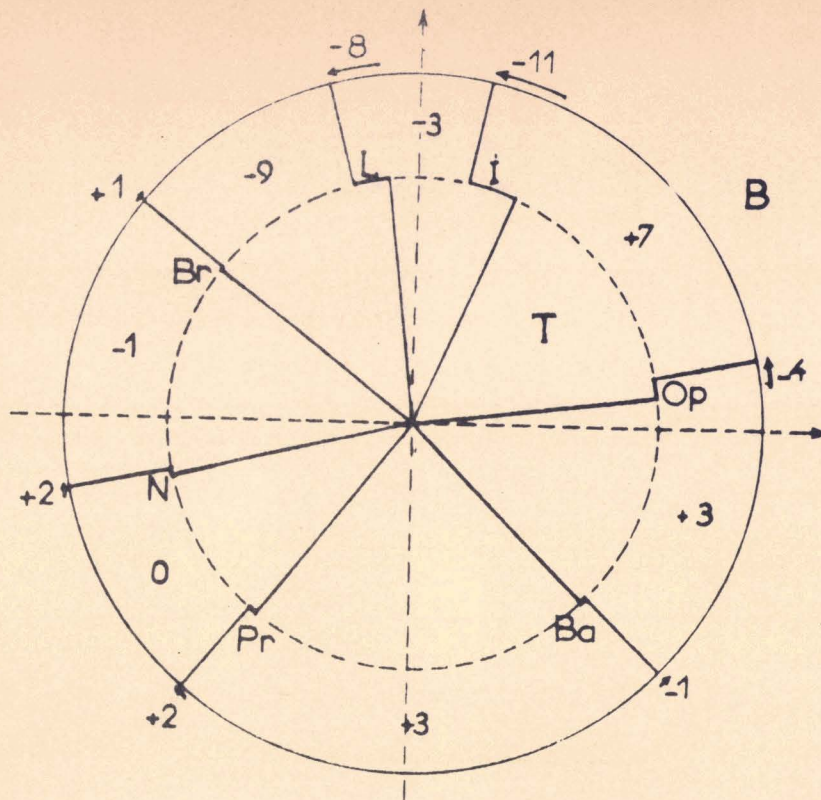


Fig. 45 . Schématisation de la position , par rapport aux axes vestibulaires , des rayons sur lesquels se situent les principaux points crâniométriques.

Cercle interne : témoin ; cercle externe : ectroméle.

Les chiffres périphériques indiquent le degré de rotation d'un point de l'ectroméle par rapport au témoin , et les chiffres situés entre les cercles montrent l'augmentation (ou l'emboutissement ) angulaire de la portion osseuse correspondante.

Sur la périphérie, des chiffres montrent l'évolution angulaire d'un point, du témoin à l'ectromèle; le sens de la variation est montré par un signe + ou =, et par une flèche.

Dans l'écartement entre les deux cercles, le chiffre indique l'évolution angulaire d'une portion crânienne. Si cette partie du crâne ne fait que se déplacer, cela est figuré par l'angle zéro. Par contre, cette portion peut être "emboutie" ou "étirée" d'où le signe = ou + précédant le chiffre donnant la valeur angulaire de cette évolution.

L'analyse de la figure 45 donne les résultats suivants ;

- = La face (entre le prosthion : Pr. et le nasion : N) s'est relevée en bloc de 2°.
- = Le frontal (du nasion : N, au bregma : Br.) n'a pratiquement pas varié non plus (I° d'emboutissement ne doit pas être significatif !).
- = Contrastant avec cette faible variation antéro-crânienne, la partie postérieure du crâne montre des changements importants : 7° d'étirement dans l'écaïlle occipitale sous iniaque et 3° d'ampliation dans le domaine du trou occipital.
- = Ces augmentations angulaires occipitales sont contrebalancées par des emboutissements en avant de cet os : 3° pour l'inter-pariétal, et 9° pour le pariétal.

Ainsi, c'est l'occipital qui a subi l'action directe du changement de direction de la colonne, et qui a présenté une rotation "négative". Il en est résulté pour les autres os de la voûte du neuro-crâne une rotation négative également, mais qui a "buté" sur une partie antérieure fixe. Remarquons au passage, que les portions osseuses ayant subi une ampliation sont d'origine cartilagineuse (occipital), tandis que les portions de la voûte subissant un emboutissement, sont d'origine membraneuse (pariétal et inter-pariétal).

La signification profonde de cette constatation ne peut être tirée ici, mais cela méritait d'être signalé, d'autant plus que des résultats exactement identiques (aux chiffres près) ont pu être décrits par nous au cours de la rotation négative intervenant dans la croissance du crâne du gorille et du chimpanzé (B. 68 = 83).

Ce qu'on peut en conclure, en tout cas, est que l'inion fait figure de véritable "point frontière". Il l'est quant à l'origine embryologique de l'os (avec cependant quelques réserves qui ont été faites par Augier B.9), il limite la région cérébelleuse, et il est une démarcation pour les insertions musculaires et ligamentaires et aussi, nous venons de le dire, pour ce qui est des influences mécaniques intervenant sur le crâne au cours de l'acquisition d'un mode donné de station, que ce soit dans la phylogénèse des Mammifères, dans l'ontogénèse d'un de ceux-ci, ou dans les modifications

expérimentales ou tératologiques de la station d'un Mammifère.

Le refoulement, de la part de l'inion, non compensé du côté fronto-facial, explique aussi le phénomène d'arrondissement de la section endo-crânienne sagittale, à la fois chez le rat amputé et chez le chevreau ectromèle. Cela attire à nouveau l'attention sur les rapports entre le changement de la forme (encéphalique et neuro-crânienne) et la quasi-invariance du volume, dans les deux cas.

Pour nous résumer, disons que les changements de forme de l'extrémité céphalique du chevreau ectromèle reproduisent strictement, point par point, ceux décrits chez le rat amputé, avec une amplitude encore accrue. La cause, du point de vue mécanique, étant la même, il ne faut pas s'étonner que l'effet produit soit aussi le même. De part et d'autre, c'est pour un élément qui n'avait pas, de prime abord, attiré notre attention : l'apophyse para-mastoïde, que les changements ont eu le plus d'ampleur. L'importance des insertions musculaires de cet os (faisant partie de l'occipital, rappelons-le) suffit à elle-même à rendre compte des interférences somatiques sur cette région.

" Il est bien difficile de savoir quand on est au bout d'un sujet , et peut-être est-il impossible de le savoir parce qu'on n'y est jamais "

Fontenelle

#### Chapitre IV

##### Autres considérations.

En plus des modifications de la station et de la locomotion , d'ordre expérimental et d'ordre tératologique , il en existe d'autres dont l'étude pourrait être entreprise avec fruit et dont la série n'est pas limitative. Il s'agit de changements d'ordre éthologique en rapport avec le comportement habituel.

Dans ce cadre , quantité de cas pourraient être intégrés , depuis l'étude de la position des labyrinthes : droit et gauche dans les asymétries observables même dans l'espèce humaine (B. I41 , I42) jusqu'à celle de modifications imposées par l'apparition d'une mutation dont les effets portent sur la station. C'est le cas notamment d'une certaine race de lapins , étudiée par Lotard (B. I66) les "lapins sauteurs" qui " se déplacent le derrière en l'air , sur les membres antérieurs , véritables acrobates légués par un inexplicable caprice de la nature". Ces lapins possèdent , paraît-il , des troubles de la vue , qu'on pourrait ( peut-être ? ) attribuer à une possible compression des lobes occipitaux par une rotation négative intense ( en rapport avec la direction de la colonne). Il ne s'agit là , bien sûr , que d'une hypothèse , mais qu'il serait intéressant de vérifier.

Citons encore le cas ( signalé par P.Grapin , et ayant fait l'objet d'une communication de Nestourkh au récent Congrès des Sciences anthropologiques de Moscou ) de l'antilope d'Afrique : *Lithocranius walleni* , qui a acquis une lordose caractérisée , à force de se dresser le long des arbres pour y brouter les feuilles. Cette modification de la colonne a - t - elle entraîné celle de l'arrière-crâne ?

Lebedkin (B.I63) dans son travail de 1924 évoque l'existence d'une race de chevaux connus dans les élevages russes sous le nom de "sterngucker " et dont le port de tête est "anormal". Il serait intéressant de retrouver ces animaux et d'en faire une étude vestibulaire.

Dans le cas du chameau, ne pourrait-on retrouver le facteur mécanique(?) qui expliquerait la rotation de sa face à partir d'un stade jeune?

Dans le domaine expérimental lui-même , beaucoup reste à faire : d'abord expérimenter sur d'autres Mammifères , y compris les Primates; puis essayer de provoquer cette fois , non pas une rotation négative , mais une rotation positive , en reprenant des techniques telles que celle de Jackson (B.151) ou de Nathan (B. 179 bis) , ou d'autres techniques appropriées au matériel étudié.

Plus intéressante encore serait une tentative visant à isoler ; pendant l'ontogénèse d'un Mammifère , les influences mécaniques ( en rapport avec la pesanteur ) des influences purement génétiques ! il faudrait , pour cela , supprimer , sinon la pesanteur , tout au moins ses effets. ...etc.

Nous livrons ces quelques idées afin de bien montrer qu'un travail comme celui-ci ne peut avoir de limites réelles que celles qu'on lui impose arbitrairement , et que le fait d'écrire le mot " fin " est une gageure . Le nombre de problèmes restant à résoudre s'avère constamment supérieur à celui des problèmes résolus. Le Laboratoire de crâniologie comparée de Lille , penché sur ces questions depuis 15 années , entend bien continuer à contribuer à la résolution de ces énigmes.



## Chapitre V

### La méthode vestibulaire peut-elle aider à comprendre l'Orthogénèse ?

Avant de conclure, nous proposons à l'appréciation du lecteur de dernier chapitre, placé ici afin de bien montrer la différence que nous faisons entre la description et l'interprétation des faits indiscutables, et l'émission d'une hypothèse de travail, mais basée cependant sur des considérations que nous pensons être assez solides.

#### A - Crâne et cerveau.

L'avènement de la station debout est une orthogénèse bien typique, elle s'accompagne d'une augmentation du volume cérébral, d'une libération de la main, et de modifications en divers domaines. Le qualificatif de "coordonnée" peut donc être typiquement ajouté à celui d'orthogénèse (en laissant de côté les variations accessoires).

Le problème posé est de savoir ce qui peut être considéré comme la cause ou comme une conséquence, et les généticiens sont à vrai dire, en difficulté, pour trouver l'explication du processus orthogénique : gène pléiotropique ? ou plusieurs gènes à action parallèle et coordonnée ? Peut-être la méthode vestibulaire, en attirant l'attention sur deux points, peut-elle faire progresser la solution de ce difficile problème.

Ces deux points sont : l'intervention de facteurs constants au cours de l'évolution, et les interactions mécaniques, au cours de l'ontogénèse des individus successifs, intervenant entre l'effet (ou le produit) d'un gène, et celui d'un autre gène. De telles considérations seraient susceptibles, pensons-nous, de réduire de beaucoup le nombre de mutations que l'imagination doit faire intervenir.

Reprenons par exemple le problème si controversé des rapports entre le volume du cerveau et la forme du crâne. Pour les uns, c'est l'accroissement phylogénique du volume qui détermine la forme du crâne, le cerveau refoulant l'arrière-crâne, celui-ci basculerait et entraînerait la station érigée. Malheureusement, dans l'ontogénèse des Primates d'une part, et de l'Homme d'autre part, une même cause (augmentation de volume) "entraîne" des effets inverses : rotation négative dans un cas, et positive dans l'autre !

Pour d'autres auteurs (et nous nous défendons d'en être, quoiqu'en aient dit

certain) le crâne postérieur tourne, ce qui entraîne un volume nouveau dans le crâne, dont "profite" le cerveau. Cette explication est un peu trop simple car elle suppose que le volume cérébral suivrait "automatiquement" toute modification crânienne, alors que l'embryologie nous montre que le cerveau existe, déjà bien développé avant le crâne. Cette seconde explication, valable "en gros" dans la comparaison des formes actuelles de Mammifères, ne peut suffire pour expliquer l'évolution de leur extrémité céphalique. Tout le monde sent bien la nécessité de faire intervenir les deux facteurs (position et volume) dans l'orthogénèse de la tête, mais il serait par ailleurs trop facile de contourner le problème en disant simplement que tout provient d'une "adaptation réciproque" entre les éléments en présence.

Nous pensons que pour qu'il y ait orthogénèse, deux "événements nucléiques" au moins (1) doivent intervenir (entrant dans le cadre des mutations aux effets importants, du type ontomutation). Chacun n'exteriorise cependant sa potentialité entière que progressivement, soit qu'on fasse intervenir la notion de dominigènes ou de levée d'inhibition, ou de modelage d'un matériel "brut" apporté brusquement par la "mutation" (Cf. B. 152), ou encore, plus simplement, des facteurs mécaniques, ainsi que nous allons le montrer.

Il n'est pas indispensable que l'exteriorisation progressive de l'effet de l'un et l'autre "événement nucléique" soit strictement parallèle. Toute progression d'une part non accompagnée d'une progression analogue d'autre part, aboutit à une forme qui sera un "rameau latéral" (cul de sac évolutif, tout au moins pour l'orthogénèse envisagée), alors que si les tendances arrivent ensemble à un échelon supérieur, l'équilibre sera rétabli et le stade sera évolutif.

Pour appliquer cela à l'évolution du crâne, supposons un "événement nucléique" tenant sous sa dépendance l'augmentation progressive au volume cérébral, et un autre dirigeant l'évolution dans le sens de la station érigée (en provoquant d'une manière ou d'une autre la prédominance progressive de la rotation positive sur la rotation négative, par un moyen tel que : l'importance accrue des muscles extenseurs du tronc et du cou sur les fléchisseurs). L'effet de chacun de ces événements ne s'exteriorise que progressivement, peut-être pour une des causes invoquées plus haut, mais peut-être aussi, et plus logiquement, à cause du manque même de parallélisme entre la progression des deux tendances. Une augmentation du volume cérébral peut être "bloquée" parce que le crâne n'a pas évolué identiquement pendant le même temps, vers la station droite, et inversement.

Le processus orthogénique dans cette acceptation, peut être comparé à un individu s'élevant sur deux échelles à la fois, avec un pied sur chaque ; son ascension ne peut se

---

(1) peut-être, un troisième, dont les effets interfèrent avec les précédents, dirige-t-il l'évolution du splanchnocrâne, y compris les muscles masticateurs, ce qui expliquerait les résultats obtenus par Dokladal (B. 111).

poursuivre qu'en ramenant toujours les deux pieds sur des échelons situés (au moins) à la même hauteur, et ceci pour des raisons purement mécaniques : écartement maximum entre les deux pieds

Chaque fois que le cerveau a augmenté de volume au cours de l'évolution, il a dû le faire forcément dans une ontogénèse donnée, le crâne s'est donc trouvé en face de "nouvelles conditions", et il s'est comporté nécessairement de manière différente de celle qu'il avait antérieurement. Si, à ce moment, le crâne n'est pas en période évolutive, c'est-à-dire si sa composante "positive" n'a pas tendance à augmenter, le crâne pendant sa formation, refoulera alors "négativement" le cerveau vers l'avant, et la forme obtenue sera, par exemple celle d'un Anthropomorphe (à partir d'un type de Primate fossile de volume encéphalique moindre, mais de même degré d'érection). Si, en même temps que la modification cérébrale, la tendance progressive du crâne s'exteriorise davantage, la forme obtenue tend alors vers l'hominisation.

Un raisonnement identique pourrait être tenu à partir d'une augmentation de la rotation positive, sans changement de volume du cerveau, et l'individu aurait un crâne relativement "plat" mais il aurait tendance à se redresser.

En somme, d'après nous, l'orthogénèse proviendrait de la coïncidence entre des paliers successifs atteints par deux (ou plus !) "événements nucléiques", dont chacun s'exteriorise pour son propre compte, mais peut aussi être gênée mécaniquement parce que l'autre n'a pas suivi. Une telle orthogénèse pourra être regardée comme terminée quand les deux tendances se seront complètement réalisées et se seront "équilibrées".

De telles interférences mécaniques peuvent être mises en évidence :

- Influence de la forme du crâne sur celle du cerveau

L'observation anatomique montre que, chez les Primates, le crâne refoule la région occipitale du cerveau (pendant l'ontogénèse), et détermine souvent la formation d'une corne ventriculaire occipitale bifide (par accollement des parois).

Ensuite, par l'expérimentation, nous avons pu montrer qu'un changement du mode de station entraînait chez le rat, un changement de forme du neuro-crâne, donc du cerveau. Nous avons aussi montré qu'il en était de même chez le chevreuil ectromèle.

Toujours dans le cadre de modifications crâniennes avec volume constant du cerveau, Moss (B. 177) démontre, chez l'Homme, qu'une synostose prématurée, en rapport avec une malformation de la dure mère, détermine une déformation du crâne lorsque le cerveau atteint son volume définitif, la forme de celui-ci a donc varié. Ailleurs, cet auteur écrit que (B. 176) "si des facteurs purement mécaniques (comme il le démontre, chez l'Homme) peuvent altérer l'expression de la forme potentielle dans la production

de déformations crâniennes artificielles, il est raisonnable de penser que des facteurs mécaniques déterminent, de façon similaire, la réalisation de la forme du crâne normal".

= Influence du volume cérébral sur la forme du crâne.

D'autres expériences ont montré l'influence inverse : celle du volume cérébral sur la forme crânienne.

Young (B. 246 = 247) provoque une microcéphalie chez le jeune rat, par aspiration de matière cérébrale, le crâne adapte ses contours à ce nouveau volume, et acquiert une nouvelle forme. Puis chez d'autres rats, il injecte une suspension de kaolin dans la "grande citerne" et provoque une hydrocéphalie, le crâne également s'adapte et le trou occipital tourne vers l'avant dans le cas de microcéphalie et vers l'arrière dans l'hydrocéphalie. Un mécanisme identique pourrait être tenu comme responsable des changements de forme de la voûte du crâne humain au cours de ces mêmes malformations volumétriques encéphaliques.

Par ailleurs, Young insiste sur le fait que, dans ses expériences, ce qui importe n'est pas d'avoir en présence : du crâne et du cerveau mais : du crâne et une masse quelconque dont seul importe en volume, dans ce genre d'expérience.

Nous ferons ici une réserve : les rats décrits par Young sont des animaux encore relativement très jeunes : 40 jours au maximum, et il aurait été particulièrement utile de savoir comment le crâne se serait comporté par la suite; notamment il serait très instructif de savoir si l'angle foraminien, par exemple, n'aurait pas eu tendance à retrouver chez l'adulte, une valeur normale ! (l'arrière crâne réagissant alors sur le cerveau, comme chez les Anthropomorphes !). Cette réflexion nous est suggérée par l'examen de crânes humains hydrocéphales sur lesquels la position du trou occipital n'apparaît guère influencée par l'énorme augmentation de volume ! (peut être est-elle "redevendue" normale ?), l'occipital présentant une concavité vers le bas, au-delà du trou occipital.

Moss (B. 174), après injection de 50  $\gamma$  par gramme pondéral, d'acétate de cortisone, à des rats, voit le cerveau de ceux-ci devenir brachycéphale, ce qui entraîne le crâne dans le même sens.

En somme, et du point de vue expérimental, le volume encéphalique peut modifier la forme du crâne (la forme générale de la voûte, mais peut être pas, ou pas définitivement, la position du foramen magnum et les éléments qui lui sont liés !) et aussi, la forme du crâne influe sur la forme du cerveau (mais probablement pas sur son volume!).

Aucune expérience de ce type, pas même la nôtre, prise isolément, ne donne

INION

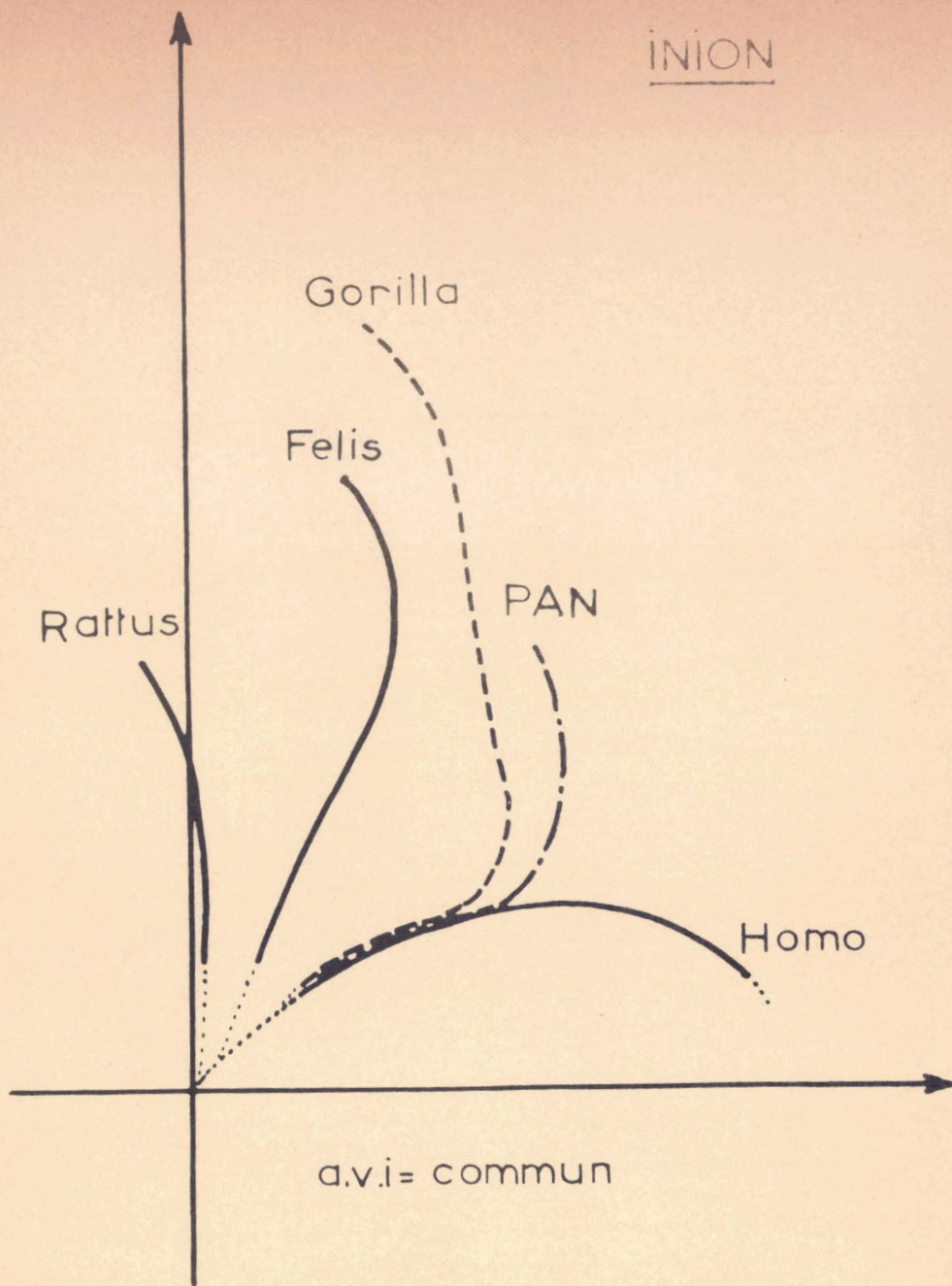


Fig. 46.

Trajet ontogénique de l'inion de l'Homme , dans les axes vestibulaires, comparé à celui du chimpanzé (Pan troglodytes), du gorille (Gorilla gorilla), du chat (Felis domesticus), et du rat témoin. ( comparer avec la Figure 33 , en bas ). Noter, chez les Primates et l'Homme, la portion initiale , commune.

des résultats qui peuvent être généralisés pour expliquer, à eux seuls, les rapports : crâne-cerveau au cours de l'évolution phylogénique, mais leur ensemble montre bien la nécessité d'une sorte de parallélisme évolutif (même imparfait), entre les deux séries de facteurs, et on peut dire que :

- durant une ontogénèse, le cerveau commence par imposer au crâne un volume ; puis le crâne réagit sur le cerveau pour lui donner sa forme et :
- durant la phylogénèse, le degré d'érection impose au volume endocrânien une forme, et ceci, à chaque palier évolutif, que ce palier soit le fait d'un progrès de l'un ou de l'autre facteur.

B - Le problème de la néoténie.

L'origine néotique de l'Homme à partir d'un Primate, est une théorie due à Bolk (B. 24) : l'Homme serait une sorte de fœtus de Primate devenu capable de se reproduire. La conception de l'orthogénèse, menant à l'Homme, que nous venons d'exposer, n'est pas en faveur de la théorie néotique de Bolk. La branche principale de l'orthogénèse (là où les deux tendances : forme en relation avec la station, et, volume encéphalique, arrivent à se rejoindre par paliers) n'est sans doute pas très "jalonnée" et il n'est même pas certain que des espèces, connues ou non, puissent y être placées avec certitude. Par contre, elle doit être flanquée de formes nombreuses, ne répondant pas à une synchronisation exacte entre les deux tendances évoquées, et qui peuvent être interprétées comme des culs de sacs évolutifs.

Pour toutes ces formes, le terme "néoténie" ne peut non plus, être employé, puisqu'un stade plus évolué n'est jamais la répétition du stade fœtal d'un échelon précédent moins évolué, mais un perfectionnement par rapport à lui (soit pour le volume, soit pour la rotation de son arrière-crâne).

La méthode vestibulaire possède, sur les autres techniques, l'immense avantage de pouvoir "visualiser" l'arbuste orthogénique. Au lieu de dessiner des schémas "de principe" montrant, à côté d'une branche principale, le buissonnement évolutif, la méthode vestibulaire présente (tout au moins en ce qui concerne les Mammifères) l'arbre orthogénique réel, tracé dans un système de plans rectangulaires. Chaque point possède donc ses coordonnées précises.

Pour réaliser cet "arbre" il faut tracer, pour de nombreuses espèces connues actuelles, (faute de pouvoir le faire pour les formes disparues) : Mammifères, Primates, Homme, le lieu géométrique suivi par un point de l'arrière-crâne (l'inion par exemple) au cours de la croissance de ce crâne, et de superposer ensuite ces courbes dans un même système de plans. On s'aperçoit alors très rapidement de la coïncidence quasi-exacte dans leur partie proximale (c'est-à-dire fœtale) de ces trajets (fig.46) puis de leur divergence.

Tout se passe comme si, du trajet de l'inion humain, se détachaient les courbes des autres espèces étudiées. L'Homme, seul, ayant une courbe constamment poursuivie dans le même sens (rotation positive), les autres courbes (d'abord positives) s'en séparent pour évoluer "négativement". Toutes ces branches sont donc situées du même côté et évoluent dans le même sens, elles marquent ce qu'a pu être l'adaptation successive du crâne à une augmentation du volume cérébral. Ce schéma nous fait comprendre l'impossibilité de la néoténie, appliquée à l'origine de l'Homme, l'adulte de celui-ci n'étant identique à aucun stade foetal précédent, et ayant évolué d'une façon qui lui est propre.

Enfin, une "zone vierge" est observée sur la figure 46. C'est dans cette zone que s'est produite, au cours de l'évolution, l'annulation progressive du facteur "rotation négative". Elle doit correspondre aux stades : Hominidés et Hominiens.

Notons qu'une telle représentation de l'évolution ne tient pas compte de l'époque, et qu'une espèce telle que le chimpanzé (Pan troglodytes) y figure, alors que des espèces manifestement plus évoluées, mais fossiles, ne s'y trouvent pas, leur ontogénèse vestibulaire n'ayant pu être établie. Il serait peut être possible de resserrer un peu la zone d'incertitude en établissant la courbe ontogénique du chimpanzé nain (Pan paniscus), qui est le Primate actuel le moins éloigné de l'Homme.

#### C- Les facteurs constants.

##### I - La pesanteur.

Pour qu'une orthogénèse puisse se produire, les interactions mécaniques précédemment évoquées ne suffisent pas, il faut encore prouver que, pendant tout ce temps la lignée n'a pas eu à s'adapter à des "milieux" successifs, et c'est un des gros écueils sur lesquels échouent les théories néo-darwiniennes actuelles. Les "conditions extérieures" doivent être constantes. Par "conditions extérieures" il faut être largement compréhensif et entendre par là, non pas tellement des facteurs tels que : température, climat, environnement... que des nécessités vitales.

Ces dernières sont demeurées longtemps, non pas inconnues, mais méconnues, peut être en raison de leur simplicité même, et de leur "évidence". La méthode vestibulaire a mis en exergue au moins 2 de ces facteurs constants : la pesanteur et la servitude du mode de prise de nourriture. D'autres facteurs existent probablement, en relation avec les organes des sens, et aussi, sans doute, avec la nécessité de reproduction, l'animal n'étant, en dernière analyse, qu'un "tube digestif ambulante" qui doit : d'une part se nourrir pour préserver son individu, et d'autre part se reproduire, pour perpétuer l'espèce. Tout le reste de l'organisme est, d'une manière ou d'une autre, au service du maintien de l'individu et du maintien de l'espèce.

La pesanteur est un facteur qui a "dirigé" l'orthogénèse menant à l'Homme. Tout semble se passer comme si le crâne s'était formé et développé "autour" des labyrinthes. Ceux-ci, non seulement fournissent la notion de plan horizontal (donc aussi celle de "verticalité") mais encore ils déterminent entre eux l'axe de rotation dont nous avons déjà parlé. Toute évolution angulaire "positive" ou "négative" ne peut donc se faire que par référence à la pesanteur.

## 2 - La prise de nourriture.

C'est là une autre servitude à laquelle ne saurait échapper un Mammifère. Et nous avons déjà expliqué pourquoi la direction des mâchoires était aussi "constante" (au sens biologique du terme).

La liaison entre l'horizontale vestibulaire et la direction masticatrice au cours de l'évolution, ne doit pas étonner, car les deux facteurs qui les déterminent : pesanteur et prise de nourriture, sont tous les deux constants.

## 3 - Autres facteurs.

A ces facteurs constants, il est possible que d'autres viennent s'ajouter à mesure de nos connaissances. Hurzeler (B. I49), mettant en doute les explications actuelles, classiques, du phénomène évolutif général dit "qu'on ne doit pas, à priori, totalement exclure la possibilité qu'il y ait eu, en dehors des facteurs connus jusqu'à présent et qui sans doute ont joué un rôle considérable aussi dans le passé, d'autres facteurs, que nous ne pouvons pas encore saisir avec nos méthodes, voire même HORRIBLE DICTU, un principe final. La découverte de tels facteurs pourrait changer l'image du processus évolutif aussi profondément que, par exemple, la théorie copernicienne a changé la conception médiévale de l'Univers". Le magnétisme est-il de ceux-ci ?

Le fait que les "conditions constantes" s'appliquent aussi aux rameaux "latéraux" peut expliquer que certains d'entre eux puissent avoir une relative évolutivité. Toutefois, si on les compare à l'orthogénèse, ce sont des "culs de sacs évolutifs" car dès leur point de départ, ils sont "déséquilibrés" en ce qui concerne les deux facteurs envisagés, et le demeurent, la variation portant alors sur d'autres caractères.

## D - Rapports avec les théories classiques.

Les explications qui précèdent n'enlèvent rien à la valeur de la théorie des néo-darwiniens actuels : facteurs géographiques, isolats, dérive génétique de ceux-ci, influence relative du milieu, du hasard, compétition inter et intra-spécifique ...etc...

Mais, à tous ces facteurs, nous ajoutons une première sélection : celle imposée par les "conditions constantes".



De plus, le nombre de "mutations" (efficaces, dominantes...) qu'il faut faire intervenir est bien moindre pour une orthogénèse comprise dans le sens que nous avons indiqué, que si l'on invoque seulement le couple : variabilité=sélection, des néo-darwiniens. Ces derniers expliquent plutôt la variation autour des rameaux de l'orthogénèse, que l'orthogénèse elle-même. Autrement dit, ils nous semblent expliquer la micro-évolution et non pas la macro-évolution.

Quelques rares orthogénèses successives ont sans doute suffi pour passer des Crossoptérygiens aux premiers Tétrapodes, de ceux-ci aux Mammifères, et de ces derniers à l'Homme. Peu de mutations notables (ou "événements nucléiques", comme nous les avons appelées) ont donc dû intervenir, semble-t-il, et celles-ci, par interactions mécaniques, intervenant à des paliers successifs, ont pu engendrer de nombreuses formes.

Jarvick (B. 152), par exemple, montre que le "plan général" du membre chirodien était déjà présent dans la nageoire d'un Crossoptérygien. Ce matériel "brut" n'a eu ensuite qu'à se modeler par des phases progressives alternant avec des phases régressives.

Il est un problème qui, par contre, reste entier, c'est celui du primam movens des grandes tendances évolutives pendant une orthogénèse. Jusqu'à quel point ce qui a été nommé "événement nucléique" ressemble-t-il à une "mutation" comme l'entendent les généticiens ? Peut-être qu'une modification du génome, dans le sens où nous l'entendons, contrastant avec la mutation "banale", d'apparition brusque, est-elle au contraire, une entreprise de longue haleine et il est possible qu'un tel événement mette aussi longtemps à s'inscrire pleinement sur les A.D.N., qu'à arriver à s'extérioriser totalement ?.

Jusqu'à quel point une action du comportement sur le génome peut-elle être écartée sans appel, lorsqu'on peut se demander le temps qu'il a sans doute fallu pour qu'elle aboutisse ?

Mais ce sont là des problèmes pour lesquels nous laisserons la parole aux biochimistes, pour qui la réversibilité des réactions est une clé qui pourra peut-être les faire aboutir.

Cette inscription des faits dans le génome est un problème qui a récemment attiré l'attention de certains chercheurs, et nous citerons ici Huber (B. 148) qui s'exprime en ces termes : "ce qui primitivement était une corrélation directe" (au moment où le facteur mécanique s'est fait sentir au début) "serait devenu ce que nous appelons une corrélation indirecte qui ne fait que mimer la première" (au cours du déroulement de chaque ontogénèse, même quand le facteur causal a disparu). Il est

logique de penser que la transformation de corrélations directes en corrélations indirectes, d'où résulte l'action unitaire combinée de Lehmann, ne serait amorcée qu'en partie; tel semble être le cas pour la corrélation entre le développement du crâne (du poulet) et la taille du télencéphale". Cela exprime, en d'autres termes, les mêmes idées générales que celles que nous avons avancées précédemment.

Pour résumer notre point de vue sur l'évolution, nous dirons que, à notre avis, la micro-évolution ne doit pas être confondue avec la macro-évolution, laquelle s'apparente étroitement à l'orthogénèse (ou à plusieurs orthogénèses successives). A la base d'une orthogénèse n'existent probablement que peu "d'évènements nucléiques" (lesquels n'étant peut-être pas tout à fait synonymes de "mutations"), intéressant des processus majeurs (comme l'augmentation de volume cérébral, et l'avènement de la station droite ...). Ces évènements nucléiques n'extériorisent que progressivement leurs effets, pour des raisons diverses, et notamment parce que leurs résultats peuvent interférer mécaniquement.

Enfin et surtout, nous voulons attirer l'attention sur la présence de conditions externes constantes (pesanteur, prise de nourriture...). Elles doivent avoir un rôle sélectif (avant toute autre sélection), mais encore, et surtout, elles rendent l'orthogénèse possible, en laissant aux évènements nucléiques le temps de s'extérioriser.

### Conclusions

1 = La première conclusion qu'on peut tirer de cet ouvrage, est l'indépendance du canal semi-circulaire horizontal du labyrinthe, par rapport à tous les éléments crâniens, et même relativement à certaines portions du labyrinthe lui-même. Il n'obéit qu'à la verticalité, c'est-à-dire à la pesanteur, et il tend à conserver sa position idéale pendant que tout le reste du crâne peut évoluer par rapport à lui. C'est également dans le même sens qu'ont été faits, en Amérique, les travaux de Moss sur les rats amputés, et sa conclusion fut la suivante : " Cette démonstration de l'indépendance spatiale de la capsule otique par rapport aux os voisins du crâne, est de nature à confirmer l'hypothèse de Delattre et Fenart" (travaux descriptifs antérieurs à 1960). "La nature obligatoire, mécanique, de cette rotation, apparaissant comme un résultat de la position modifiée du corps".

2 = Les expériences sur les rats amputés des membres antérieurs et les observations portant sur le chevreau ectromèle, apportent la confirmation de la valeur de la méthode vestibulaire d'orientation des crânes. On y retrouve la vérification des grands mouvements évolutifs décrits pour le crâne et la face : la bascule cérébelleuse, la brisure de la base, la quasi-constance de la direction masticatrice, l'influence de ces impulsions sur la voûte... etc. Cette vérification repose sur la constatation de modifications inverses de celles observées dans la phylogénèse mammalienne, mais qui sont dues aussi à des causes inverses !

3 = En effet, le rat amputé, comme le chevreau ectromèle, malgré certaines phases érigées (observables aussi chez des témoins) ont une rotation plus intensément "négative" que chez l'individu normal correspondant, pendant son ontogénèse. Tout se passe comme si le crâne subissait des effets qui seraient identiques à ceux apportés par une plus forte quadrupédie (et non par une bipédie !). Ce sont ce qu'on pourrait appeler des "superquadrupèdes" (en se basant sur la comparaison des caractères, et non sur la fonction).

4 = Des courbes montrant, dans les axes vestibulaires, le déplacement des points crâniométriques, ont été tracées. Elles ont un double intérêt :

a) d'abord, grâce à elles, il est possible de comparer les courbes ontogéniques du rat normal avec celles d'autres espèces déjà étudiées par ailleurs, et d'élargir ainsi l'éventail de notre connaissance des ontogénèses comparées des crânes de Mammifères. Le rat a un même mode rotatoire de ses points que les autres Mammifères et Primates,

l'Homme seul, faisant exception. Cependant, les courbes du rat sont d'emblée "négatives" alors que chez les Primates, et même les Mammifères quadrupèdes, elles commencent par être positives, pour devenir ensuite négatives. Le rat (normal) se trouve donc placé très bas dans l'évolution mammalienne, du point de vue : mode de station.

(C'est de l'analyse de telles courbes que nous avons pu conclure que l'Homme n'était pas d'origine néoténique).

- b) Ensuite, les courbes ontogéniques du rat amputé ont été comparées à celles du témoin. Elles montrent que l'exagération de la tendance pré-citée (négative) commence à se faire sentir de façon très précoce, et que le rat amputé ne peut, en aucune façon, être considéré comme "un rat normal sous développé", malgré un déficit initial dans la courbe des poids.

5 - Le rat amputé, par rapport au témoin, et le chevreau ectromèle, par rapport à l'individu de contrôle, ont donc un crâne différent dans la forme, ce qui a pu être analysé statistiquement (pour le rat du moins), en prenant le poids moyen de l'adulte comme base de comparaison. Pour ce faire, une vingtaine de paramètres crâniens ont été analysés. Il en résulte que l'arrière-crâne a davantage tourné vers l'avant, la face a été légèrement refoulée en haut, et la voûte est devenue plus arrondie. C'est la raison pour laquelle le cerveau a présenté un changement de forme, mais sans modification du volume.

6 - Cette constatation, ainsi que l'aspect des courbes ontogéniques des points crâniométriques, nous ont amené à reconsidérer le problème de l'orthogénèse quant aux relations : crâne-cerveau. L'évolution de l'un ou de l'autre de ces facteurs séparément, ne peut expliquer l'acquisition de la forme du crâne, et du volume cérébral de l'Homme, mais on peut émettre une hypothèse faisant agir mécaniquement, et à tour de rôle, l'un sur l'autre, à divers paliers évolutifs.

7 - Dans la topogénèse du crâne, une série de facteurs différents, interviennent, et leur action réciproque interfère pour produire la forme définitive; ces facteurs sont notamment : le labyrinthe, répondant aux exigences de la pesanteur; le degré de station plus ou moins érigé ou plus ou moins quadrupède; le volume de l'encéphale; la direction masticatrice, (et peut-être encore d'autres, tels que les organes des sens céphaliques.

8 = Cette interaction entre les divers facteurs, et aussi entre les multiples variations d'un facteur donné (mode de station) pendant l'existence d'un animal, agit de façon ininterrompue, et le résultat final en est la résultante. C'est de cette résultante que dépend la forme du crâne.

9= Dans la morphogénèse du crâne, en plus des facteurs intrinsèques (génétiques ...) une part non négligeable doit être faite aux facteurs extrinsèques, et notamment aux influences mécaniques.

10 = Parmi ces facteurs extrinsèques, l'un d'entre eux, au moins, est intervenu forcément, depuis le début des temps, c'est la pesanteur, et aucun être vivant, actuel ou fossile, n'a pu y échapper pendant son ontogénèse. Chez les Vertébrés, et particulièrement chez les Mammifères, elle a "dirigé" pour une bonne part, l'évolution de l'extrémité céphalique, en obligeant une partie du labyrinthe à répondre à ses servitudes. Elle intervient aussi dans la position du reste du corps (lequel est constamment attiré vers le bas, ce qui, pour une certaine forme somatique, donne à l'arrière-crâne, une position moyenne bien déterminée). Le labyrinthe est porté par le corps, à une hauteur précise par rapport au sol; à son tour, le labyrinthe a forcé les autres structures céphaliques à répondre à certaines exigences, et peut, pour cette raison, être considéré comme un véritable facteur morphogénétique essentiel de la tête.

On peut dès lors se demander ce qui arrivera le jour (sans doute proche) où l'on essaiera de supprimer, pour la première fois depuis l'origine du monde, la pesanteur au cours de l'ontogénèse d'un Vertébré. Comment celui-ci se comportera-t-il dans l'espace pendant sa formation, si, brutalement, lui est retiré l'un des éléments qui a conduit l'évolution jusqu'à présent ? Il est logique de penser que, si une pesanteur artificielle n'est pas créée, la morphogénèse céphalique ne pourra avoir lieu, ou bien, que les divers éléments de la tête se placeront au hasard les uns par rapport aux autres ! En effet, il n'est pas du tout certain que la génétique qui définit intimement la nature et la forme d'un organe, puisse aussi régir à elle seule les relations réciproques entre ceux-ci.

La cosmonautique future ne pourra négliger ce point de vue, et, si le labyrinthe répond à la pesanteur, celui-ci à son tour règle l'édification de l'extrémité céphalique. On pourrait donc lui appliquer avec bonheur, une formule que l'on peut encore lire au-dessus des cadrans solaires ornant le clocher de certains de nos villages : "regor et rego", je suis dirigé et je dirige.

---

BIBLIOGRAPHIE

- I Abbie A.A. 1963 Criteria for the comparison of skulls. Nature 199 , 4888, 101-102
- 2 " 1963 The cranial. Z. Morph.Anthrop. 53; 1 & 2; 6-11  
centre
- 3 Anthony J. 1952 Influence des facteurs encéphaliques sur la brisure de la base du crâne chez les Primates. Ann. de Paléont. 38; 69-79
- 4 " " 1953 L'orientation et la comparaison des crânes à l'aide de points de repères vestibulaires. Valeur théorique de la Méthode. 72° Sess. de l'A.F.A.S. Actes cong. Luxembourg. 391 = 395
- 5 Anthony J.  
& PICARD Leroy 1950. Observations sur la rotation du lobe occipital du cerveau chez les Primates. Bull. Soc. Anthr. 10° Sér; 1; 255 = 260
- 6 Anthony J. & R. Saban 1951. Le point central de la rotation occipitale dans la série des Mammifères. C.R. Acad.Sc. 233 ; 1312 = 1314
- 7 Anthony R. 1923 Le déterminisme et l'adaptation morphogénétique en biologie animale. Arch. de morph.gén. et expér. 14; 1 = 374
- 8 Apert E. 1907 Maladies familiales et maladies congénitales. Baillièrè éd. Paris (p. 68 & 69)
- 9 Augier M. 1931 Traité d'anatomie humaine (Poirier P., A. Charpy et A. Nicolas) 4° éd. I; 1° div. I = 667
- 10 Autissier J. et I. Beltrami. 1949. Données récentes en anthropologie, en anatomie comparée, et leurs rapports avec l'orthopédie dento-faciale. L'orthodontie française; 20; 1 = 12
- 11 Badoux D.M. 1961 A mechanical interprétation of the shape and cyrtocephaly in the skull of the indian éléphant. Sonderdruck aus "Saugetier-kundliche Mitteilungen" B L V Verlagsgesellschaft Munchen. 3,9 Jhg. H. 3; 97 = 105
- 12 " 1963 Lines of action of masticatory forces in domesticated dogs. Acta Morph. Neerl. Scand. 5; 3; 347 = 360
- 13 Baer M.J. 1954 Patterns of growth of the skull as revealed by vital staining Human biol. 26; 80 = 126
- 14 Barclay 1803 A new anatomical nomenclature relating to the term\* which are expressive of position and aspect in the animal system. Edinburg encyclopadia 6; p. 320
- 15 Barrier 1883 Bull. Soc. Vét.
- 16 Beauvieux J. 1934. Recherches anatomiques sur les canaux semi-circulaires des Vertébrés. Th. méd. Bordeaux

- I7 Beauvieux J. 1946 Essai de systématisation anthropologique et comparative du crâne et de la face. Bull. Soc. Anthr. Paris 9; 7; I05 = I39
- I8 Bellocq P. 1918 Contribution à l'étude anatomique de l'oreille interne osseuse chez l'Homme adulte. Th. Méd. Toulouse.
- I9 " 1921 Démonstration portant sur l'oreille interne osseuse chez l'Homme adulte et le nouveau-né. C.R.Ass. des Anat. p. 275
- 20 " 1924 L'os temporal chez l'Homme adulte. Masson ed. Paris.
- 21 Beltrami G., J. Autissier, J. Beauvieux 1951. Le plan vertico-frontal de la tête. Rev. de Stomatologie 2; I; 5 = 11
- 22 Bergman C. 1847 Uber die Verhältnisse der Wärmeökonomie der thiere zu ihrer grosse. Gottinger studien. I; 515 = 708
- 23 Bergman R.A.M. 1953. Nieuw leven in de craniométrie. Néd. Tijdschrift voor geneeskunde. Jaargang 97; 2; I7; I052 = I056
- 24 Bolk. M. 1926 Le problème de l'anthropogénèse C.R.Ass. des anat. I; 80=92
- 25 Bonjean P., R. Riquet, A. Rigaud et J. Laulan 1963. Corrélations entre quelques angles du crâne et de la face. Bull.Soc.Anthr.Paris 4; 11; 450=457
- 26 " " 1963. Etude d'un indice de la base du crâne. C.R.Ass. des Anat. II6; 2; 250=275
- 27 Brash J.C. 1934 Some problems on the growth and developmental mechanics of bones. Edinburgh médical. J. 4I; N.S. 4
- 28 Broca P. 1862 Sur les projections de la tête et sur un nouveau procédé de céphalométrie. Bull.Soc.Anthr.Paris. I<sup>o</sup> Sér.; 3; p. 518
- 29 " 1872 Sur la direction du trou occipital. Bull.soc.Anthr.Paris 2<sup>o</sup> sér. 7; 649=668
- 30 " 1873 Sur le plan horizontal de la tête et sur la méthode trigonométrique. Bull.Soc.Anthr.Paris 8; 48=96
- 31 " 1873 Recherches sur la direction du trou occipital et sur les angles occipitaux et basilaires. rev. d'Anthr. 2; 193=234
- 32 " 1873 Nouvelles recherches sur le plan horizontal de la tête et sur le degré d'inclinaison des divers plans crâniens. Bull. Soc. Anthr.Paris 2<sup>o</sup> sér. 8; 542=563
- 33 " 1875 Instructions crâniométriques. Notions complémentaires sur l'ostéologie du crâne. Déterminations et dénominations nouvelles de certains points de repère, nomenclature crâniologique. Bull. Soc.Anthr.Paris 2; p. 337
- 34 " 1877 Sur l'angle orbito-occipital Rev.Anthr.6; 335=342
- 35 " 1878 Sur l'horizontale du crâne. Bull.Soc.Anthr. Paris.

- 36 Brodie A. 1953 Late growth changes in the human face. *Angle orthodont.* 23; I46-I57
- 37 Bykov.N. et Kotikowa E. 1933. *Arch. Russ.Anat.Hist.Embr.* 11; p. 434
- 38 Caix N. et J. Beauvieux. 1963. Note préliminaire sur le plan vestibulo=visuel. *C.R.Ass. des Anat.* II7;3; 396-407
- 39 Chainé J. 1922 L'apophyse para=mastoïde des Mammifères. Etude d'anatomie comparée. *Actes de la soc. Linn. de Bordeaux.* 73; I=229
- 40 Chatagnon C. et Chatagnon P.A. 1951. La croissance pondérale durant les trois premiers mois chez le rat blanc. *C.R.Soc. Biol.*I45; p. 508
- 41 Chauveau A., S. Arloing et F.X. Lesbre 1903. *Traité d'anatomie comparée des animaux domestiques* 5<sup>o</sup>éd. I; Baillièrè éd. Paris.
- 42 Colton H.S. 1929 How bipedal habit affects the bones of the hind legs of the albino rat. *J.exp. zool.* 53; I; 1-11
- 43 " 1930 Biped habit. *Sci. Monthly.* 31; 81
- 44 Conte H. 1932 *Recherches sur les variations des condyles occipitaux chez l'Homme adulte.* th. Méd. Bordeaux.
- 45 Darras P. 1965 L'Homme est-il d'origine néotique ? Arguments apportés par l'étude du crâne par la méthode vestibulaire. *Th. Méd. Nancy.*
- 46 Davids C., A. Van der stelt, J.H. Smit Vis, & F.P. Lisowski. 1964. The influence of the type of locomotion on the growth of the hindlimb muscles. A comparison between normal and bipedal rats. *Acta anat.* 58; I84-I99
- 47 De Beer.G.R. 1947. How animals hold their heads. *Proc. of Linnean Society of London* I58; I25-I39
- 48 Degger C. 1941 *Beitrag zur kenntnis der architektur des fetalen schädels.* *Z. Anat. Entwicklungsgesch.* 111; 470-489
- 49 Dejerine J. 1895 *Anatomie des centres nerveux.* Rueff éd. Paris
- 50 Delattre A. 1951 *Du crâne animal au crâne humain.* Masson éd. Paris.
- 51 Delattre A. et J. Anthony 1952. Le rôle de l'angle palato=vestibulaire dans l'utilisation de la méthode vestibulaire. *C.R.Ac. des Sc.* 235. I543-I545
- 52 Delattre A. et R. Fenart. 1952. L'évolution morphologique du cerveau II. Les ventricules latéraux *Bull. Soc.Anthr.* 3; 10<sup>o</sup> sér. 238-268
- 53 Delattre A. et R. Fenart. 1953. Sur quelques points d'anatomie comparée du pariétal chez les Mammifères. *C.R.Ass. des Anat.* 2; I42-I46
- 54 " " 1953. Ontogénèse du crâne humain. Vue générale. *L'Anthropologie.* 57; 5 & 6; 444-452.
- 55 " " 1953. Méthode vestibulaire et crâniométrie. Détermination des axes vestibulaires et coordonnées vestibulaires. *Bull.Soc.Anthr.* Paris 4; 10<sup>o</sup> sér. 543-549



- 56 Delattre A. et R. Fenart 1954. L'évolution morphologique du cerveau III, ontogénèse vestibulaire des ventricules latéraux chez l'Homme. Bull. Soc. Anthr. Paris 5; 10<sup>e</sup> sér. 198-208
- 57 " " " 1954. Repérage radiographique des plans vestibulaires et leur utilisation pour l'étude ontogénique des mâchoires. Cah. Odonto Stom. 3; 4; 17-28
- 58 " " " 1954. Rotation occipitale positive et négative. C.R.Ac. Sc. 239; 676-678
- 59 " " " 1954. L'astériorion et la région astérique. Bull. Soc. Anthr. Paris 5; 10<sup>e</sup> sér. 113-143.
- 60 " " " 1954. Angles astériques du pariétal et de l'occipital. Ontogénèse et phylogénèse. C.R. Ass. des Anat. 2; 150-153
- 61 " " " 1954. "Incisura pariétalis" du temporal. Ontogénèse et phylogénèse. C.R. Ass. des Anat. 2; 145-149
- 62 " " " 1954. Croissance des ventricules latéraux chez l'Homme; repères vestibulaires. J. des Sc. Méd. de Lille. 11; 489-491
- 63 " " " 1955. Le développement du crâne du gorille et du chimpanzé comparé au développement du crâne humain. Bull. Soc. Anthr. Paris 6; 10<sup>e</sup> sér. 159-173
- 64 " " " 1955. Ontogénèse comparée du crâne des Anthropoïdes et de l'Homme. Rés. des comm. du 6<sup>e</sup> Congrès fédératif internat. d'Anatomie Paris. Masson éd. 56-57
- 65 " " " 1955. Ontogénèse comparée du crâne du gorille, du chimpanzé et de l'Homme. C.R. Ass. des Anat. 2; 424-427
- 66 Delattre A. et R. Fenart. 1956. Analyse morphologique du splanchnocrâne chez les Primates, et ses rapports avec le prognathisme. Mammalia 20 2; 168-323.
- 67 " " " 1956. Remarques sur le prognathisme, sa mesure. Bull. Soc. Anthr. Paris 7; 10<sup>e</sup> sér. 182-200
- 68 " " " 1956. Etude de l'ontogénèse du crâne des Anthropoïdes du Congo belge. Ann. Mus. Roy. du Congo Belge. Sc. Zool. 47; 1-121
- 69 " " " 1956. La rotation pétreuse chez les Mammifères. J. des Sc. méd. de Lille. 11; 524-527
- 70 " " " 1956. Définitions et déterminations de points crâniens, faciaux, mandibulaires et dentaires. Symposium : Anthropologie-Orthopédie dento-faciale. Paris. Cah. odonto-stomat. Marseille 2; 7; 31-66
- 71 " " " 1956. Position du rocher par rapport au canal semi-circulaire horizontal chez les Mammifères C.R. Ass. des Anat. 267-271.

- 72 Delattre A. et R. Fenart. 1957. Position relative de la mâchoire, de l'orbite et du crible par rapport au vestibule osseux chez les Primates. arch. d'anat. P. et B. 137=140
- 73 " " " 1957. La rotation du rocher, son mécanisme, ses conséquences sur les surfaces osseuses de voisinage. Bull. Soc.Anthr.Paris 8; 10<sup>o</sup>sée. 142=160
- 74 " " " 1958. Constantes angulaires crânio-faciales. C.R.Ac. des Sc. 246; 3; 482=484
- 75 " " " 1958. La méthode vestibulaire appliquée à l'étude du crâne. Son champ d'application Z. morph.ant. 49; 1; 90=114
- 76 " " " 1958. Essai de systématisation du pariétal. Son utilisation au cours de sa croissance. Bull.Soc.Anthr. Paris 9; 10<sup>o</sup>sér. 246=295
- 77 " " " 1958. L'évolution du crâne et la gravitation C.R.Ac.des Sc. 247.135=137
- 78 " " " 1958. Formation du crâne humain. Symposium sur les processus de l'Hominisation.Imp. du C.N.R.S. Paris 37=57
- 79 " " " 1958. Remarques sur la formation ontogénique de l'obéliion C.R.Ass. des Anat. 3; 345=348
- 80 " " " 1959. Remarques sur le conduit auditif interne des Mammifères. C.R.Ass. des Anat.210=213
- 81 " " " 1960. Détermination du ptériorion.arch.Anat.path.8; 1; 44=47
- 82 " " " 1960. Les sinus **voinsux** de la région postérieure du crâne et leurs relations avec les sutures osseuses.Arch. Anat path. 8; 1; 38=40
- 83 " " " 1960. L'Hominisation du crâne, étudiée par la méthode vestibulaire, éd. du C.N.R.S. Paris 1=418
- 84 " " " 1960. L'évolution du crâne et le cosmos.Cah. d'études biologiques. Lyon 6 & 7; 47=59
- 85 " " " 1960. Relations angulaires entre le vestibule osseux et l'arrière-crâne des Mammifères.C.R.Ac. des Sc. 250; 3722=3724
- 86 " " " 1960. Les variations phylogéniques du labyrinthe osseux des Mammifères et leurs relations avec les transformations du crâne, C.R. 6<sup>o</sup> Congrès intern.des Sc.anthrop. et Ethnol. Paris.I; 153
- 87 " " " 1960. Otospongiose et rotation crânio-labyrinthique. C.R.Ac. des Sc. 251; 1563=1564

- 88 Delattre A.& R. Fenart 1961. Comment concevoir le rocher des Mammifères ? C.R.Ac. des Sc.252; 2004-2006
- 89 " " " 1961. Crâne, vestibule, cosmos. J. des Sc. méd. de Lille. 2; 100-104
- 90 " " " 1961. La torsion du rocher des Primates et de l'Homme. J. des Sc.méd. de Lille. 6 & 7; 304-307
- 91 " " " 1961. Evolution des fenêtres du vestibule des Mammifères à l'Homme. Bull.Soc.Anthr.Paris 2; 11<sup>o</sup>sée.273-289
- 92 " " " 1961. Corrélations rotatoires crânio=labyrinthiques durant la phylogénèse des Mammifères, et leurs relations avec l'interprétation étiologique de l'otospongiose. Rev. de Lar.oto.rhin.Bordeaux. Supplémentum64I=758
- 93 " " " 1961. La torsion du rocher.C.R.Ass. des Anat.3; 261=263
- 94 " " " 1962. Contribution aux "Lecciones de anatomia humana" de Luis Gomez Oliveros I; 2; Lecciones : 40 et 43 ; 418=426; 512=520
- 95 " " " 1962. Formation des orifices de la face postérieure du rocher humain. Etude par la méthode vestibulaire au cours de la phylogénèse des Mammifères et de l'ontogénèse humaine. Mammalia 26; 2; 214-279
- 96 " " " 1962. Note sur l'étude du crâne en projections vestibulaires:horizontale et frontale. Bull.Soc.Anthr.Paris 3 11<sup>o</sup> sér. 439=443
- 97 " " " 1962. Note sur les modifications ossiculaires chez les Mammifères. Bull.Ass. des Anat. 3; 505=508
- 98 " " & P. Darras 1963. Cerveau, vestibule et mâchoire, en projection vertico-frontale vestibulaire.J. des Sc.méd. de Lille 11; 550=558
- 99 Delattre A.& R. Fenart 1963&1964. Etude des projections horizontales et vertico-frontale du crâne au cours de l'hominisation. L'Anthropologie.67; I & 2; 85=114; 3 & 4 ; 301=346 ; 5 & 6 ; 525=562; 68 ; I & 2; 95=132
- 100 Delattre A.& R. Fenart, P. Darras, P.Bécart et P. Pélerin. 1964. Position vestibulaire du point "Z" de Klaatsch, au cours de quelques ontogénèses crâniennes comparées.Bull.Soc.Anthr. Paris 6; 11<sup>o</sup>sée. 393=442
- 101 Delattre A & R.Fenart 1964. Etude comparée du déplacement ontogénique du basion des Mammifères dans les axes vestibulaires.C.R.Ass. des Anat.3; 522=526
- 102 " " " L'Hominisation du crâne est-elle terminée ? Arguments apportés par la méthode vestibulaire.Congrès de l' A.F.A. S. Lille 1964 (à par.)

- I03 Delattre A. R.Fenart et P Bécart 1964. L'euryon , son étude par la méthode vestibulaire. Bull.Soc.Anthr.Paris; II° Sér.57-94
- I04 Delattre A. et R.Fenart. Les euryons dans l'ontogénèse humaine. C.R.Ass.des Anat.(à par.)
- I05 Delmas A. 1958. L'acquisition de la station érigée ( les processus de l'homini- sation; Colloque du C.N.R.S.) 9 - 35
- I05 B. Delmas A et C.Eyries. 1950.L'os temporal. Congrès internat. d'Anat. Oxford.
- I06 Detwiler S.R. 1951. Further experimental observations on the différenciation of the otic vesicle in Amblystoma. J.exp.zool. II6 ; 3 ; 415-430.
- I07 Detwiler S.R. et Rh.Van Dyke 1951. Recents experiments on the differenciation of the labyrinth in Amblystoma. J.exp.zool. II8 ; 3 ; 389 - 406
- I08 Detwiler S.R. 1951 Structural and functional adjustments following reversal of embryonic médulla in Amblystoma. J. exp. zool. II6 ; 3 ; 431 - 446
- I09 Didier G. 1920. Contribution à l'étude anatomique de la fossa subarcuata. Th.Méd. Paris.
- II0 Dieulafé et Herpin 1906. Chevreau ectroméle adapté à la station verticale. La nature. 79-80
- III Dokladal M. 1964. Experimentelle untersuchung uber den einfluss der Kaumusku- latur auf die Schadelform bei der ratte. ( ein beitrag zur pro- blematik der brachykephalisation bei menschen ). C.R. du VII° Congrès international des Sc.Anthrop. et Ethnol. Moscou (12 p).
- II2 Donaldson H.H. 1919 Growth of the skeleton of the albino rat. Am. J. Anat . 26 ; 237-314.
- II3 Dufour R. ,A.Rigaud , et J.Beauvieux .1961. Note préliminaire sur l'importance des canaux semi-circulaires dans la détermination de l'architec- ture crânio-faciale de l'Homme. Arch.d'anat. Paris.
- II4 Duijm M. 1951 On the head posture in birds and its relation to some anatomi- cal features . Proc. Koninklijke Nederlandse akademie van Wetenschappen .Sér. C. 54 ; 2 & 3 ; 202-271
- II5 " 1958 On the position of a ribbon - like central area in the eyes of some Birds . Arch. Neerland. de Zool. I3 ; I ; Suppl. I28-I45.
- II6 Duval J.M. et J.P.Loeschner 1959. La conservation des préparations anatomiques à l'ai- de d'une nouvelle résine . C.R. Ass. des Anat. I04 ; 827-830.
- II7 Ellenberger W. et H. Baum. 1943 Handbuch der verglichenen anatomic der Haustiere. Springer Verlag. Berlin.

- I18 Farris E. J. & J.Q.Griffith 1949. The rat in laboratory investigation J.B. Lippincott co. Philadelphia.
- I19 Fenart R. 1953. Ontogénèse crânio-faciale chez l'Homme. Rev.Scientifique.3322; 2; 101-115
- I20 " 1962. Modifications de la forme céphalique consécutives à des variations expérimentales dans le mode postural.C.R.Ac. des Sc.255; 2281-2282
- I21 " 1963. Note sur l'étude du crâne de Halicore dugong, étude par la méthode vestibulaire.Mammalia 27; 1; 92-98
- I22 " 1963. Position "vestibulaire" des orifices de la base du crâne des Mammifères, en projection horizontale C.R.Ac. des Sc.257; 2717-2718
- I23 " & J.Crinquette 1964. Essai sur les rapports existant entre la position de la scissure oblique du poumon et le mode de station chez les Primates.C.R.Ass. des Anat. 3; 586-595
- I24 " & J. Liefvooghe 1965. Relations entre la posture et la forme du crâne Approche expérimentale par la méthode vestibulaire. J. des Sc.méd.de Lille 5; 279-288
- I25 Fenart R. 1965. Modifications du squelette céphalique chez un chevreau ectromèle de 5 mois C.R.Ac. des Sc.261;2012-2015
- I26 Fenart R. , P. Pélerin et P. Bécart. Variabilité du pariétal humain; étude par la méthode vestibulaire C.R.Ass. des Anat. (à par).
- I27 " J. Crinquette, P. Darras, G. Moncomble. Application d'une technique d'enrobage dans le plastique, en vue de la présentation des pièces anatomiques. J. des Sc.méd.de Lille (à par).
- I28 Frechkop S. 1954. Le port de la tête et la forme du crâne chez les singes. Bull. inst. roy. des Sc.nat.de Belgique 30; 12; 1-11
- I29 " 1949. Le crâne de l'Homme en tant que crâne de Mammifère Bull.inst.roy. des Sc.nat. de Belgique 25; 23; 1-12
- I30 Fuld E. 1901. Über veränderungen der hinterbeinknochen von hunden infolge Mangels der Vorderbeine. Beitrag zur frage nach den Ursachen der Knochen-gestaltung und zur Transformationslehre des Organismen, Arch. f. Entwicklungsmechanik der organismen 11; 1; 1-64
- I31 Fusté M. 1956. Estudio comparativo sobre la rotacion de la región occipital en craneos de Néandertal y sapiens.Inst. Bernardino de Sahagun de Ant.y Etnol.15; 1; 7-21

- I32 Geoffroy Saint Hilaire Is. 1836. Histoire générale et particulière des anomalies de l'organisation chez l'Homme et les animaux, 2; Baillière éd. Paris (p. 216).
- I33 Girard L. 1910. Essai d'anatomie topographique du labyrinthe d'après les dissections pratiquées par la voie chirurgicale. Bull. mém. Soc. Anat. de Paris 85; 10; 941=962
- I34 " 1922. Le labyrinthe et la station verticale Ann. Mpl. or. lar. nez. phar. 4; 378=388
- I35 " 1923. Le plan des canaux semi-circulaires horizontaux, considéré comme plan horizontal de la tête. Bull. Soc. Anthr. 7° sér.; 4; 14=23
- I35 bis " 1947. Port habituel de la tête et fonction vestibulaire Mammalia 10; 1 & 2; 1=17
- I36 Goff C.W. & W. Landmesser 1957. Bipédal rats and mice J. Bone Joint Surg. 39 A; 3; 616=622
- I37 Gomez Oliveros L. 1960. Lecciones de anatomia humana 1; 2 Ostéologia 512=520
- I38 Grau H. 1932. Difformités des membres supérieurs d'un chevreau et d'un poulain nouveaux-nés. Zeitschr Anat. Entw. 98; 380=388
- I39 Greene E. 1935. Anatomy of the rat. Trans. Am. Phil. Soc. 27. N.S.
- I40 Hachet Souplet P. 1901. Un phénomène dans l'espèce canine. La nature 63=64
- I41 Hadziselimovic H. 1964. Appearance of osseous labyrinth in relation to position of condyles of occipital bone. Acta Anat. 56; 383=388
- I42 " 1964. Konfiguracija lobanjske baze covjeka u odnosu na izgled njenog okcipitalnog dijela. Rev. de la Soc. Anthr. Yougoslave 1; Beograd 41=55
- I43 " & L.J. Savkovic 1964. Appearance of semi circular canals in birds in relation to mode of life. Acta Anat. 57; 306=315
- I44 " " 1964. On the position of labyrinth in some mammals. Anat. Anz. 114; 389=399
- I45 Hatai S. 1907. Studies on the variation and correlation of skull measurements in both sexes of mature albino rats Am. J. Anat. 7; 423=441
- I46 Heintz N. 1964. Aspects infantiles tardifs de la croissance du crâne humain. C.R. Acad. SC. 259; 2297=2299
- I47 Heuertz M. 1935. Crâniométrie humaine par la méthode de la géométrie descriptive Bull. Soc. Anthr. Paris 6; 8° série I=8

- I48 Huber W. 1957. Analyse expérimentale des facteurs topogénétiques qui régissent la formation de l'encéphale et de la tête chez l'embryon de poulet. Arch. Anat.micr. et de morph.expér. 46; 3; 325-405
- I49 Hurzeler J. 1962. Quelques réflexions sur l'histoire des Anthropomorphes. Coll. internat. du C.N.R.S. n° 104. Problèmes actuels de paléontologie (évolution des Vertébrés) Paris 1961 ; 441-450
- I50 Hussson M. 1900. Dystocie chez une jument J. de Méd. Vétér. et de zootechnie 4; 325-327
- I51 Jackson C.M. 1907. Is gravity the factor determining the thoracic index ? Z.Morph Antr. 10; 240-249
- I52 Jarvik : E. 1960. Théories de l'évolution des Vertébrés, reconsidérées à la lumière des récentes découvertes sur les Vertébrés inférieurs. Masson éd. I-104
- I53 Jdanov D.A. 1964. Functional morphological principles of skeleton formation. C.R. du 7° Congrès internat. des Sc. Anthr. et Ethnol. Moscou (12 p.)
- I54 Janny H. 1912. Notizen Über ein männliches Schaf ohne vordere extrem. Anat. Anz. 40; 23 & 24; 624-626
- I55 Knickmeyer J.P. (cité par Fuld)
- I56 Koweschnikowa A. une E. Kotikowa 1934. Bull. Inst. Sci. Lesshaft, Leningrad. 17; p. 63
- I57 Krogman W.M. 1931. Studies in growth changes in the skull and face of Anthropoids. Am. J. of Anat. v; 46 & 47
- I58 Kummer B. 1952. Untersuchungen über die ontogénétishe entwicklung des menschlichen Schadelbasis winkels. Z.f. Morph. und. Anthrp. . 43; 3; 331-360
- I59 " 1956. Dis anordnung suggestivster materials in sphenoccipital knorpel menschlicher embryonen Zf. Anat. und Entw. 119; 235-250
- I60 Lacoste A. 1923. La croissance du crâne chez le mouton. Etude anatomique et histologique. Th Sc. Paris.
- I61 Lamotte M. 1948. Introduction à la biologie quantitative. Masson Paris.
- I62 " 1957. Initiation aux méthodes statistiques en biologie Masson. Paris
- I63 Lebedkin S. 1924. Über die lage des canalis semicircularis lateralis bei Sauger Anat. Anz. 58; 449-460
- I64 Lesbre F.X. & Forgeot 1902. Etude anatomique de 5 animaux ectromèles J. de Anat. et de la Phys. normale et path. de l'Homme et des animaux. 38; 178-192

- I65 Lesbre F.X. 1927. Traité de tératologie de l'Homme et des animaux domestiques. Vigot éd. Paris (p. 78)
- I65 bis Leschi J. 1954. Forme du crâne et capacité crânienne, variations compensatrices des trois diamètres crâniens. l'Anthropologie 58; 1 & 2 ; 29-61
- I66 Letard E. 1965. Un chat nommé Rex. Nature magazine 16; 32
- I67 Lisowski F.P., A. Van der Stelt et J.H. Vis 1961. Upright posture : an experimental investigation. Acta facultatis rerum naturalium universitatis comenianae 5; 3 & 4; 127-136
- I68 Lisowski F.P. & J.H. Vis 1962. An experimental study of upright posture C.R. du 6<sup>o</sup> congrès internat. des Sc. anthrop. et Ethnol. Paris 1; p. 647
- I69 Lobez M. 1955. Technique d'application pratique de la méthode vestibulaire. Radiorepérage et coordonnées vestibulaires. th. méd. Lille
- I70 Massler M. and I. Schour 1951. The growth pattern of the cranial vault in the albino rat measured by vital staining with alizarin "5". Anat. Rec. 110; 83-101
- I71 Merle P. 1960. La verticalité du corps humain. Bio.Méd. 49; 1-104
- I72 Morris J.M., D.B. Lucas et B. Bresler 1961. Rôle of the trunk in stability of the spine. J. of Bone and Joint surgery Am. V.; 43 A; 327-351
- I73 Moss M.L. 1954. Growth of the calvaria in the rat. The détermination of osseous morphogogy. am. J. Anat. 94; 3; 333-362
- I74 " 1955. Morphological changes in the growing rat skull following administration of cortisone acétate. Proc. Soc. Exp. Biol. and Méd. 89; 648-650
- I75 " 1958. Rotations of the cranial components in the growing rat and their experimental alteration. Acta anat. 32; 65-86
- I76 " 1958. The pathogenesis of artificial cranial deformation. Am. J. Phys. Anthrop. N.S. 16; 3; 269-286
- I77 Moss M.L. 1959. The pathogénésis of prémature crâniel synostosis in men. Anat. Rec. 37; 351-370
- I78 " 1961. Rotation of the otic capsule in bipedal rats. The Amér. J. of Phys. Anthrop. N.S. 19; 3; 301-307
- I79 Murray P.D.E. 1936. Bones. Cambridge
- I79 bis Nathan H.H. Weinberg, G.C. Robin et H.B. Aronson 1964. A simple method of inducing erect posture in Baboons. Am. J. of Phys. Anthrop. N.S. 22; 3; 321-328



- I80 Olivier G, Cl. Libersa et R. Fenart 1955. Le crâne du Sernopithèque. *Mammalia* 19; I; 1-292
- I81 Olivier G. 1959. Les tendances actuelles de l'anatomie en France *Anat. Anz.* 107; II=16; 305-308
- I82 " 1960. *Pratique anthropologique*. Vigot éd. Paris
- I83 " 1965. *Anatomie anthropologique*. Vigot éd. Paris
- I84 Paillard J. 1963. (in. traité de physiologie de Kayser) T 2; Ch 5 Tonus, posture et motricité téléocinétique, p.441 Flammarion éd. Paris
- I85 Palmiéri P. 1902. Contribution à l'étude de l'ectromélie Th.Méd. Paris p. 45
- I86 Patte E. 1955. Les néanderthaliens. Masson éd. Paris
- I87 Payelleville J. & R. Fenart 1953. Emploi de la tomographie du labyrinthe dans l'orientation du crâne. *J. des Sc. méd. de Lille* 9; 423-431
- I88 Perez F. 1922. Crâniologie vestibienne, ethnique et zoologique *Bull. soc. Anthr. Paris 7<sup>o</sup> sér.* 3; 16-32
- I89 " 1922 (?) Crâniologie vestibienne comparative, proj. orthog. de crânes de Mammifères placés en position vestibienne. Imprimerie de l'Etat. Vienne
- I90 " 1923. Estudios de anatomia comparada en relacion con la otologia. *Physis 6 Zit Nach zool. Ber.* 8; 155-219
- I91 Perraud J. 1965. L'oreille interne des équidés domestiques, étude anatomique. th. Doct. Vétér. Lyon 1-144
- I92 Payer. *Canis bipes humano more ambulans*. *Ephém. nat. cur. déc.* 2; ann. 3; p. 313
- I93 Poumeau Delille G. 1953. Techniques biologiques en endocrinologie expérimentale chez le rat. Masson éd. Paris.
- I94 Pratt L.W. 1943. Behavior of bipedal rats. *Bull. of the Johns Hopkins Hospital* 72; 265-273
- I95 Pruzansky S. & E.F. Lis 1958. Cephalométric roentgenography of infants : sedation instrumentation and research. *Am. J. of orthodontics* 44; 3; 159-186
- I96 Regnault F. 1911. Le chien ectromèle et les théories de Lamarck *Biologica* 10; 333-337
- I97 " 1911. Modifications squelettiques et musculaires du chien ectromèle. *Bull. Soc. Anthr. Paris* 2; 6<sup>o</sup> sér. 586-587
- I98 " & L. Lépinay 1911. Squelette de chien ectromèle *Bull. et Mém. de la Soc. Anat. de Paris* 6; 13; 1; 280-282

- 199 Richer P. 1895. Physiologie artistique de l'Homme en mouvement  
Doin éd. Paris.
- 200 Rigaud A., J. Beauvieux & P. Bonjean 1961. Etude du plan : position-bord inférieur  
des conduits auditifs externes; son intérêt en ra-  
diologie. Bull. Soc. Anthr. Paris 2; 11; 393-415
- 201 Rigaud A., J. Duhamel, R. Riquet, J. Dejussieu, P. Bonjean et J. Wangermez. 1962.  
Quelques variations angulaires en fonction de  
l'indice crânien. Bull. Soc. Anthr. Paris 3; 11;  
235-248
- 202 Rigaud A., P. Bonjean 1965. Note préliminaire sur l'orientation du rocher .  
Arch d'Anat.(à par).
- 203 Saban R. 1952. Fixité du canal semi-circulaire externe et varia-  
tions de l'angle thyridien. Mammalia 16; 77-92
- 204 " 1952. L'os temporal des Singes anthropomorphes. Ann. Sc.  
Nat. zool. 11<sup>o</sup> sée. 14; 25-76
- 205 " 1963. Contribution à l'étude de l'os temporal des Pri-  
mates. Description chez l'Homme et les Prosimiens .  
Anatomie comparée et phylogénie. Th. Doct. Sc. Mém.  
du Mus. Nat. d'hist. nat. N.S.; sér. A; zool; 29;  
1-378
- 206 Sakamoto K. 1959. Study of skeletal changes in "bipedal" rat. Shi-  
koku acta medica 14; 1149-1168
- 207 Sarai F. 1904. Die untersuchungen Uber die lage der Bogengänge des  
Labyrinthes in Schädel. v. Zeitschrift. Ohrenheilkunde  
usw. 46; 72-83
- 208 Sato T. 1903. Vergleichende Untersuchungen Uber die Bogengänge  
des Labyrinthes beim neugeborenen und erwachsenen  
mensch. Zeitschrift Ohren heilk usw 42; 137-156
- 209 Sato Y. 1959. Studies on déformation of the spinal colum in bi-  
pedal mice. Shikoku acta medica. 15; 1888-1900
- 210 Schultz A.H. 1933. Chimpanzee fetuses. Am. J. Ph. Ant. 18; 61-79
- 211 " " 1940-41. Growth and développement of the chimpanzee and  
orang utan. Comt to emb. 28 -29. Carneg. Wash. Publi.  
518-525
- 212 " " 1941. Growth and development of the Proboscis monkey  
Bull. of the Mus. of comp. zoo. of Harward Coll.  
89 ; 6
- 213 " " 1942. Conditions for balancing the head in Primates. Am .  
J. Phys. ant. 29; 483-497
- 214 " " 1955. The position of the occipital condyles and of the  
face relation to the skull base in Primates. Am  
J. Phys. ant. N.S. 13- 97

- 215 Schultz A.H. 1956. Postembryonic age changes (in primatologia. 1 887-964). . Bâle. Karger.éd.
- 216 Sercer A. 1958. L'étiopathogénie de l'otospongiose et les facteurs anthropologiques. arch. ital. di oto R. e . Lar. suppl. 34; 69; 1-92
- 217 " et J. Krmpotic 1958. Further contributions to the développement of the labyrinthine capsule. J. of Lar. and Oto. 72; 688-698
- 218 " " 1960. La transformation de la base crânienne au cours de la vie. Contribution à l'étude de l'otospongiose Rev. de Lar. Bordeaux 5 & 6; . 324-381.
- 219 Sercer A. 1961. Etiopathogénie de l'otosclérose Rapp. 1; 7° congr. Int. Oto-Rhino-Lar, Paris Prog. O.R.L.; 8; 188-248 éd. Basel
- 220 " " 1964. L'otospongiose expérimentale Bull. de l'Ac. Nat. de méd. 148, I & 2; 7-12
- 221 Sercer A. 1965. Experimentelle otoskleroseforschung am Hund. Acta oto. Lar ; 59; 2 & 4; 389-400
- 222 Slijper E.J. 1942. Biologic anatomical investigations on the bipedal gait and upright posture in Mammals, with special reference to a little goat, born without forelegs. Nederl. Akad. van Wetenschappen Proceedings ; 45; I; 288-295 et 407-415
- 223 " 1946. Comparative biologic anatomical investigations on the vertebral column and spinal musculature of mammals. Kon. Ned. Akad. Wet. Verh. (Tweede sectie, DL 42) 5; I-128
- 224 Topinard P. 1885. Eléments d'anthropologie générale. Delahaye et Legrosnier éd. Paris
- 225 " 1891. La transformation du crâne animal en crâne humain. l'anthropologie 2; p. 659
- 226 Troitzky V. WL. 1932. Zur frage der forbildung ded Schädeldaches (experimentelle untersuchung der Schädeldachnähte und der damit verbundenen Erscheinungen) Zeits f. Morphl. and Anthrop. 30; 504-530
- 226 bis Tullio 1939. Fisiologia dei canali semicircolari. Rapport au Congrès de la Société oto-rhino-laryngologica latina

- 227 Turkewitsch B.G. 1936. Zool. J. abt. Anat. 6I; I2I-I38
- 228 Ushikubo S. 1959. Study of intervertebral disc herniation in "bipedal" rat. shikoku acta méd. I5; I757-I780
- 229 Vallois H. 1925. La sustentation de la tête et le ligament cervical postérieur chez l'Homme et les Anthropoïdes. l'Anthropologie.36; I9I=207
- 230 Van Der Klaauw C.J. 1946. Cerebral skull and facial skull. Arch. Neerl. zool. 7; I6=37
- 23I " 1947. Size and position of the functional components of the skull. Arch. Neerl. zool.8; I=559
- 232 " 1948. Arch. Neerl. zool.9; I=I76
- 233 Villemin F. et J. Beauvieux 1934. Recherches anatomiques sur la topographie des canaux semi-circulaires et leurs ampoules chez les Vertébrés. C.R. Soc. Biol. II5; 553-555
- 234 " " 1937. Les relations des limites inférieures du crâne avec le plan horizontal de la tête chez les Vertébrés. C.R. Soc. Biol. Bordeaux
- 235 Wangermez J. et P. Bonjean 1962. Aspect radiologique des rapports entre les segments de la base du crâne chez l'Homme et les Anthropomorphes. Variations durant la croissance. Bull. Anthr. Paris 3; II; 457-479
- 236 Wangermez Ch., A. Rigaud et P. Bonjean 1963. Etude anatomo-radiologique des sinus de la face en fonction du plan nasion-bord inférieur des conduits auditifs externes. J. de radiologie et d'électrologie 44; 8 & 9; 493-512
- 237 Warden A.N. 1947. The care management of laboratory animals. The Willams and Wilkins Co éd.
- 238 Werner Cl. F. 1952. Über die Kerne des Octavus und benachbarter Hirnnerven beim Meerschweinchen. Über die Lagebeschreibungen und ihre Ursachen. Zool. Anat. 72; 2; I47-268
- 239 " 1960. Das Ohr Mittel und Innenohr. In: Primatologia; 2; I; 5; I=40
- 240 " 1963. Schädel, Gehirn und Labyrinthtypen bei den Vögeln. Morph. J. 104; 1; 54-87

- 241 Werner Cl. F. 1964. Die wesentlichen Merkmale des Menschlichen Gehörorgans und ihre phylogenetische Entwicklung. The oto rhino- and laryngological clinic (Zibi-inko-ka-Rinsyo) 57; 4; 201-211
- 242 Wolff Julius 1892. Das Gesetz der Transformation der knöchern, Berlin. A. Hirschwald
- 243 Yamada K., K. Sakamoto, S. Ushikubo and Y. Sato 1960. Study of intervertebral disc herniation in bipedal rats. The Tokushima J. of experimental medicine 7; 2; 93-103
- 244 Yamada K. 1962. The dynamics of experimental posture. Experimental study of intervertebral disc herniation in bipedal animals. The Tokushima J. of experimental medicine. 8; 4; 350-361
- 245 " 1962. idem in : Clinical orthopaedics. 25; 20-31
- 246 Young R.W. 1959. The influence of cranial contents on postural growth of the skull in the rat. Am. J. of Anat. 105; 3; 383-415
- 247 " 1959. idem. Doctoral dissertation. Columbia University.
- 248 Zuckerman S. 1926. Growth changes in the skull of the Baboon, *Papio porcarius* Proc. Zool Soc. London p. 843
- 249 " 1952. Age changes in the position of the occipital condyles in the chimpanzee and gorilla. Amer. J. of Phys. Anthr. 10; N.S. 3; 277-288
- 250 " 1954. Correlation of change in the evolution of higher Primates. In : Evolution as a process. éd. Huxley, Hardy et Ford, London G. Allen et Unwin.
- 251 " 1955. Age changes in the basicranial axis of the human skull. Am. J. Phys. Anthr. N.S. 13; 3; 521-539.
-

S E C O N D E    T H E S E

---

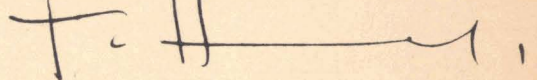
LE CRANE HUMAIN EST-IL SUSCEPTIBLE D'EVOLUTION - ETUDE PAR LA  
METHODE "VESTIBULAIRE"

Vu et approuvé

Lille, le 14 Mars 1966

Le Doyen de la Faculté des Sciences de Lille,

Pour le Doyen empêché  
L'Assesseur.

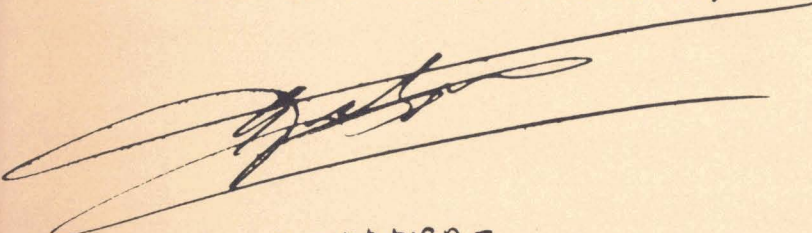


J. HEUBEL

Vu et permis d'imprimer

Lille, le 16 MARS 1966

Le Recteur de l'Académie de Lille,



G DEBEYRE

