



Available online at www.sciencedirect.com



C. R. Palevol 2 (2003) 373–381



Évolution

Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex, 2001 et S.J. Gould : regards croisés

Michel Thireau ^{a,*}, Jean-Christophe Doré ^b

^a Département « Régulations, développement et diversité moléculaire », USM 501 du Muséum national d'histoire naturelle, 25, rue Cuvier, 75005 Paris, France

^b Département « Régulations, développement et diversité moléculaire », USM 502 du Muséum national d'histoire naturelle, 63, rue Buffon, 75005 Paris, France

Reçu le 15 mai 2003 ; révisé et accepté le 15 septembre 2003

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

L'ouvrage *Anatomie évolutive du cortex cérébral des Primates* (Falk et Gibson, 2001) regroupe les actes d'un congrès organisé en l'honneur d'H.J. Jerison et qui s'est tenu aux États-Unis en 1998. Gould en écrivit la préface, Jerison l'épilogue. Pour certains congressistes, les nombreux travaux de Gould portant sur l'évolution des organismes ont à l'évidence nourri leurs propres recherches. Jerison et Gould se sont rencontrés il y a à peu près 40 ans et ont ensuite toujours eu une communauté d'intérêts scientifiques. Nous allons tenter un survol de *Anatomie évolutive du cortex cérébral des Primates*, l'une des thématiques proches d'un livre jugé, par Gould lui-même, comme ayant influencé la communauté scientifique : *Évolution de l'encéphale et intelligence* (Jerison 1973). La question des tendances organisant les volumes encéphaliques de Vertébrés, particulièrement chez les Mammifères actuels ou disparus, est toujours cruciale (cf. publications *in Nature*). Si Jerison est un leader du concept d'encéphalisation dans son acception uni- ou bivariable, c'est bien Gould qui introduisit les recherches modernes sur l'acception moderne de l'encéphalisation (nD). Avec lui, la représentation d'hyperespaces donnant lieu à une description des voies complexes suivies par l'évolution encéphalique prit forme ; le récent concept de neurotaxonomie (voir Thireau et al., Bull. Soc. Zool. France 122 (4) (1997) 393–411) relie organisation encéphalique et taxonomie des espèces. Dans ces conditions, les paléoneurologistes pourraient à l'avenir utiliser certains résultats de la neurotaxonomie des espèces actuelles, pour compléter la compréhension de moulages endocrâniens. Tout au long de ce travail, une attention particulière a été portée aux arguments fournis par Gould au cours de sa préface (dans Falk et Gibson). Chacun d'eux mérite d'être médité au profit de la neurobiologie évolutive puis complétés par la lecture d'une magistrale contribution : *La structure de la théorie évolutive* (Gould 2002). **Pour citer cet article : L. Thireau, J.-C. Doré, C. R. Palevol 2 (2003).**

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

* Correspondance et tirés à part.

Adresse e-mail : thireau@mnhn.fr (M. Thireau).

Abstract

Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex, 2001 and S.J. Gould: crossed paths. The book *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex* (Falk and Gibson, 2001) is a report of the congress in honor of H.J. Jerison held in USA (1998). Gould wrote the foreword of that book and Jerison its epilogue. For some participants, Gould's successive works on organisms' evolution have given an important background to their own research. Jerison and Gould met for the first time something like 40 years ago and all along they have shared common scientific interests. In this article, we shall attempt an overview of *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex*, one of the themes close to an 'influential' (fide Gould) book entitled: *Evolution of the Brain and Intelligence* (Jerison 1973). Tendencies in the organization of the brain volume of Vertebrates, and especially in still-living or fossils mammals, is a major question (cf. recent publications and the debate in *Nature*). If Jerison was a leader for the encephalization concept (*sensu* 1D, 2D), Gould clearly introduced modern research (nD) on encephalization. From him, the representation through hyperspace could describe the complexity of the paths followed by Vertebrate brain evolution. From this, the new concept of neurotaxonomy (see Thireau et al., Bull. Soc. Zool. France 122 (4) (1997) 393–411) relates encephalic organisation to species taxonomy. So, in the future, paleoneurologists should be using some results from the neurotaxonomy of existing species, for help in completing interpretation of endocranian casts. Throughout this article, special attention is given to Gould's arguments, proposed in his foreword to Falk et Gibson, 2001. Each of these deserves to be discussed, thus benefiting evolutive neurobiology, and should be completed by the reading of his major contribution to modern biology: *The structure of Evolutionary Theory* (Gould 2002). **To cite this article: L. Thireau, J.-C. Doré, C. R. Palevol 2 (2003).**

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Neuroanatomie ; Encéphalisation ; Neurotaxonomie ; Paléoneurologie ; Analyse multivariée ; Analyse Factorielle des Correspondances (AFC)

Keywords: Neuroanatomy; Encephalization; Neurotaxonomy; Paleoneurology; Multivariate analysis; Correspondence Factor Analysis (CFA)

Abridged English version

During the last years of his life, Gould wrote three works major in the field of evolutive neurobiology:

1. "Of coiled oysters and big brains : how to rescue the terminology of heterochrony, nowgone astray" [14];
2. "Size matters and function counts" [15];
3. "The structure of evolutionary theory" [16].

Some ideas discussed in these works were presented before by Gould [11], covering relations between allometric and multidimensional approaches or in [12], for crossed relations ontogeny/phylogeny, with special comments on heterochronies and neoteny.

After the consultation of Gould's latest works we consider that "size matters and function counts" more immediately in the way of modern evolutive neurobiology research. So, it is used here as a framework, supporting the general line for all our commentaries. After an introductory part (1), the contributions of Kaskan and Finlay [23], Rakic and Kornack [26] are revisited (section 2) according to Gould's [11, 12] results. Then, follows (section 3) some comments on Gould [15] according to four reading topics:

1. history of sciences;
2. paleoneurology;
3. encephalization quotient (EQ);
4. future research on the neocortex.

With discussion-conclusion (section 4) some recent works from various teams throughout the world – USA [2, 21], Australia [34] Germany [28] and France [2, 21] are evoked. In all of them, the multivariate analysis of the various volume of brain parts in different species appears to be a necessity. This helps in the neuroanatomical comprehension of multitude patterns of reorganization, under constraints permanently crossing – evolution and development – each Vertebrate brain. Finally, a special mention is given to the hyperspaces treatment using the Correspondence Factor Analysis (CFA), a powerful and elegant method illustrated, for example, with the neurotaxonomy results during the period from 1997, until now [4, 33].

1. Introduction

« Harry Jerison, dear professor of my formative years, you are truly a work in progress – as young as

the new millennium, and as full of promise » [15]. C'est par ces quelques mots que Gould achève son prologue [15] intitulé – « Size matters and function counts » – pour « Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex » [6] dont l'épilogue « The study of primate brain evolution : where do we go from here ? » est confié à Jerison ; passé présent et avenir sembleraient soudain cristalliser :

- le passé, avec Gould et Jerison, paléontologues et déchiffreurs de l'évolution pour le siècle écoulé,
- le présent, autour d'une session (2 avril 1998 à Salt Lake City) portant sur « current findings on mammalian, primate, and human brain evolution : A symposium in honor of Harry J. Jerison »,
- et un avenir espéré pour fédérer les multiples courants de recherches en neuroanatomie quantitative évolutive.

Notre travail vise à mettre en valeur la pertinence des idées de Gould sur évolution et taille des organes et organismes, paradigme situé au centre de son œuvre. Dans la mouvance de Jerison [19], Gould [11] va s'intéresser aux facteurs de croissance phylogénétique propres à l'encéphale des Primates. À l'époque, il s'appuie essentiellement sur les lois de dysharmonie de croissance. Soulignant quelques limitations aux investigations à partir de ces lois, Gould amorce des recherches par analyse multidimensionnelle de l'encéphalisation (totale ou partielle).

Nous souhaitons d'abord montrer pourquoi Kaskan et Finlay [23], Rakic et Kornack [26] se réfèrent explicitement à l'œuvre de Gould pour développer leur pensée. Ensuite, nous examinerons comment Gould perçoit les apports de Gannon, Kheck et Hof [8], Kaskan et Finlay [23], Rakic et Kornack [26] dans ce qu'ils comportent d'originalité à ses yeux. En conclusion d'une discussion argumentée sur les recherches les plus récentes inaugurées par Gould [11], nous proposerons une approche qui permettrait d'envisager l'unification des recherches sur l'encéphale (paléoneurologie et encéphalisation), grâce à des investigations reposant sur l'analyse factorielle des correspondances (AFC).

2. Gould revisité par quelques auteurs de l'ouvrage *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex*

À l'occasion de citations explicites des travaux de Gould [11, 12] dans les articles de Kaskan et Finlay

[23], Rakic et Kornack [26], nous souhaitons montrer comment la pensée du « Maître » nourrit la réflexion de ces quatre auteurs.

- Kaskan et Finlay*, dans leur article intitulé *Encephalization and its developmental structure : how many ways can a brain get big?* [23], définissent « two component structure in brain enlargement » chez les Mammifères (*sensu* Insectivores, Chauves-souris et Primates) : « The first of these two components [de l'analyse en composantes principales ou ACP], which is essentially brain size accounted for 96.29% of the variance, and loaded most heavily on the isocortex, cerebellum, and diencephalon. The second component, or limbic component, accounted for 3.00% of the total variance, and loaded most heavily on the olfactory bulb, paleocortex, and hippocampus, as well as other limbic structures ». Ce constat, déjà noté dans Finlay et Darlington [7], n'est pas une réelle nouveauté, puisque Kaskan et Finlay [23] soulignent qu'il fut « previously noted in general form by Gould [11] » ; Jolicoeur et al. [22] ; Barton et al. [1]. Selon Kaskan et Finlay, c'est donc bien Gould qui est à l'origine de leurs propres travaux, un quart de siècle plus tard !

Si l'on se reporte au travail « princeps » de Gould [11], on constate que l'auteur débat de la nature allométrique des relations pondérales encéphalomatiques chez les Primates (Gould [11] : 244-258), puis des liens explicatifs entre allométrie (*s.s.*) et diverses analyses multivariées [essentiellement l'ACP] (Gould [11] : 258-261). Dans une discussion sur « Allometry as a Criterion for Judgment », Gould ne se départissant pas de l'argumentation dysharmonique de l'allométrie, souhaite la prolonger, soit par des ACP avec Varimax, soit par des analyses canoniques, soit enfin par des analyses discriminantes pas à pas (Gould [11] : 270–277). Malgré la navette qu'il opère entre bivarié et multivarié, un passage de Gould ([11] : 259) est extrêmement éclairant sur ce qu'il pense, au fond, des analyses multidimensionnelles : « Attempts to express complex changes in shape with simple functions have yielded to the *panoply of multivariate techniques* that extract simplified patterns from a full account of raw data for many variables and samples ».

À l'évidence, dès 1975, Gould est convaincu de l'importance d'une approche multidimensionnelle de la croissance de l'encéphale. Dans un chapitre intitulé *As different as night and day*, faisant référence à la vision de Jerison [19] sur l'évolution de l'encéphale des Mammifères en fonction de leurs adaptations, soit à la vie diurne, soit à la vie nocturne, Kaskan et Finlay (*in* [23] : 21) justifient l'impact encéphalique structural et volumétrique du « renversement adaptatif » qui en résulte : « Here we argue that the 'limbic component' we see in the structure of brain size variation could reflect an evolutionarily derived nocturnal/diurnal distinction. » Cette justification se fonde sur une analyse multidimensionnelle des variables volumétriques de diverses structures intratélencéphaliques, indispensable pour faire émerger une réalité discrète contenue dans la matrice de données en question. Une telle « démonstration » grâce aux statistiques multidimensionnelles – c'est-à-dire s'appuyant sur les hyperespaces de réalités/virtuelles – fait écho à une lecture moderne de l'organisation de l'encéphale. Les masses nucléaires néocorticales suivent une évolution tant ontogénétique que phylogénétique. Cette dernière est qualitativement et quantitativement analysable par la comparaison du néocortex de diverses espèces de Primates. C'est l'objectif des travaux d'Hofman [18] et de Preuss [25] sur des individus adultes. Toutefois, la part de l'ontogénie dans l'expression phylogénétique du néocortex jusqu'à l'Homme, constitue un important facteur explicatif de nature hétérochronique et probablement affine de la néoténie (*cf. infra*). C'est aussi cette conviction que Gould [12] va s'attacher à prouver dans sa magistrale synthèse des relations entre « Ontogeny and phylogeny ».

- b. *Rakic et Kornack* [26], dans leur tentative explicative quant à l'évolution (s.l.) néocorticale des Primates, soulignent dès l'introduction que : « The present review is an attempt to interpret some of the recent advances in neuroembryology within the context of neocortical evolution. That the embryonic development of living species can provide clues about possible mechanisms underlying evolution is a well-established approach in evolutionary biology that has been used extensi-

vely. » Ils citent à l'appui de cette affirmation plusieurs travaux : Haeckel [17] ; Gould [12] ; Gehart & Kirschner [9] ; Richardson et al. [27] ; Striedter [29, 30].

Avec 38 publications au cours des 30 dernières années écoulées (référéncées *in* [26] : 50–56), Rakic s'impose comme l'un des plus éminents spécialistes de neuroembryologie de l'encéphale, et spécialement du néocortex. Il propose donc une ample synthèse de ses activités (Rakic & Kornack [26]), où la pensée de Gould est manifestement omniprésente quant à la recherche causale approfondie d'hétérochronies néocorticales volumétriques, classiquement constatées chez les Primates (*cf. Jerison* [20]). Dans « Neocortical expansion and elaboration during primate evolution : a view from neuroembryology », Rakic et Kornack (*in* [26] : 31) déclarent : « We will interpret various aspects of cortical development in the embryo within the context of cortical evolution. In particular we will focus on the cellular events that must have changed to build a larger and more parcellated cortex ». C'est en somme la mise en œuvre, au niveau du néocortex, d'une recherche des liens cytoarchitectoniques précis entre ontogénie et phylogénie de cette aire intratélencéphalique, dont l'avenir s'avérera si particulier. C'est, d'une certaine manière, tenter de répondre à la question : d'où vient le particularisme structural (et fonctionnel) du cerveau de l'Homme ?

D'un point de vue phylogénétique, Rakic et Kornack débent leur chapitre intitulé *Origin of the neocortex* par ces deux phrases liminaires : « The phylogenetic origin of the neocortex in vertebrate evolution has been a focus of interest to evolutionary biologists for more than a century [3]. Although the neocortex is recognized as a neural structure unique to mammals, its possible evolutionary antecedents and its homologues in the brains of other vertebrates are still not universally agreed upon ». Face à ce constat de relatif échec, Rakic et Kornack offrent les apports récents de la neuroembryologie [24], susceptible de fournir des arbitrages entre les diverses théories explicatives en cours, voire bien plus encore (*in* [6] : 33) : « ...neuroembryology provides not only new evidence to evaluate existing hypotheses, but can

also generate new ideas of how the cortex may have evolved. An instructive example is the radial unit hypothesis of cortical expansion [issue des recherches de ces auteurs] ». Ainsi donc, non seulement l'ontogénie (ici la neuroembryologie) est capable d'écarter certaines hypothèses phylogénétiques, mais de plus elle pourrait déboucher sur de nouvelles hypothèses phylogénétiques. Ces dernières, de par leur enracinement fugace mais concret dans les embryons viendront à faire autorité, spécialement lorsqu'elles prouveront le bien-fondé d'hypothèses phylogénétiques en cours. À ce stade, qui s'inscrit dans un futur proche, c'est à l'évidence la paléoneurologie qui constituera, le plus souvent, une maille faible tenace de la chaîne explicative de l'origine (ou même des origines) du néocortex mammalien.

3. Regards de Gould (2001) [15] vers les auteurs de l'ouvrage *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex*

Gould déclare au début de son prologue *Size matters and function counts*, (in [15] : xiii–xvii) : « I met Harry Jerison in the early 1960s, when I was an undergraduate at Antioch College, and he a scientist at a local research lab, and a professor ». Il rapporte ensuite quelques souvenirs qui témoignent de son intérêt (plutôt) critique eu égard aux fonctions puissance. Nombre de ses travaux (cf. la mise au point de J. Gayon dans le présent ouvrage) montrent combien Gould ne s'est jamais détourné des statistiques uni- et bivariées, puis multidimensionnelles. C'est, selon lui, un moyen d'investigation des plus précieux pour la biologie : « Better to try with something measurable and operational, however crude, than to grouse at nature's recalcitrance and do nothing » (Gould in [15] : xiv). Gould souligne avec humour que tandis que : « My snail studies proceeded nicely and rightly; perhaps half a dozen people read the published results. Harry's work culminated in one of the most influential books of the late twentieth century organismal biology: *Evolution of the Brain and Intelligence*, published in 1973 and still inspiring new thoughts and researchers, as this volume so directly and amply testifies ».

La pensée de Gould est toujours d'une grande richesse, l'analyse de son prologue va nous permettre

d'en évoquer la diversité foisonnante : celle de l'historien des sciences, du paléoneurologue, du neuroanatomiste quantitatif... Gould saura aussi se tourner vers cet avenir qu'il sait (en raison de sa maladie) lui échapper. De quelques touches, il replace l'œuvre des Gannon et al., Kaskan et Finlay, Rakic et Kornack, dans la dynamique scientifique du XXI^e siècle naissant.

a. *Gould et l'histoire des sciences* (in [15] : xv–xvi)

Pour souligner les jalons d'un cheminement historique vers le concept d'encéphalisation, Gould fait appel successivement aux travaux d'Aristote, Cuvier, Dubois mais également à ceux de Lashley auquel l'on doit le principe d'action de masse crédité par Gould de : « ...the only coherent theoretical defense ever offered for considering the general measure [de l'encéphale] as a meaningful biological property in itself as well ». Toutefois, si le calcul des indices d'encéphalisation nécessite la définition d'une allométrie « moyenne », c'est-à-dire l'introduction d'un biais méthodologique, Gould, prenant la défense de Jerison souligne avec pertinence que « the lack of correlation between the size of the olfactory bulbs and that of other brain structures » est bien un « prominent theme and finding » pour Jerison (mais aussi les Ecoles françaises de R. Anthony, puis de R. Bauchot) et largement repris par la suite (cf. supra).

b. *Gould et la paléoneurologie* (in [15] : xiv–xv)

« Throughout the Tertiary, and within broad taxa at a similar level of habitus and heritage, the log-log 'mouse to elephant' interspecific curve of brain size vs. body size for mammalian species maintains the same slope, but increases in y-intercept- thus yielding the same proportional increase of brain size at any body size between two successive curves through time. Within this general pattern, sensible finer divisions can be discerned. For example, the brain-body curve for carnivores lies higher than that of their potential herbivorous prey at any common time, as does the primate curve vs. the general curve for all mammals- also yielding the result of a constant proportionnal advantage in brain size at any body size for carnivores vs. herbivores and primates vs averages for all other mammals ».

Ce raccourci très pertinent sur l'œuvre de Jerison [19] insiste sur le sens à donner au terme « intel-

ligence » dans *Evolution of the Brain and Intelligence*. En effet, Gould rapproche volontairement paléoneurologie et encéphalisation pour leur capacité à appréhender une forme *biologique* de l'intelligence : à savoir un différentiel d'encéphalisation, soit phylogénétique au profit des Primates (par rapport aux autres Mammifères), soit adaptatif au profit des carnivores (par rapport aux herbivores) et dans ce cas, quelle que soit la lignée évolutive examinée. L'encéphalisation permet alors de relier entre eux deux champs d'investigation distincts : macroanatomie encéphalique globale des formes actuelles et moulages endocrâniens. De plus, puisque le comportement alimentaire d'espèces éteintes retentit sur la macroorganisation volumétrique de l'encéphale, on pourra proposer un sens adaptatif aux diverses variations interspécifiques d'empreintes encéphaliques endocrâniennes.

c. *Gould et le contenu du concept d'encéphalisation EQ* (in [15] : xv) :

Gould porte un intérêt presque passionnel au concept d'encéphalisation : l'« encephalization » quotient (EQ) n'est pas l'« intelligence quotient » (IQ). Gould, ([13] : 186) rappelle les origines du QI : « En 1904, Binet fut chargé par le ministère de l'Instruction publique de réaliser une étude dans un but pratique bien spécifique : mettre au point des techniques permettant de dépister les enfants qui, réussissant mal dans les classes normales, semblaient nécessiter un recours à quelque forme d'éducation spécialisée. Binet opta pour une démarche purement pragmatique... Binet publia trois versions de son échelle avant sa mort, en 1911. L'édition originale de 1905 se borne à classer les épreuves dans un ordre croissant de difficulté. La version de 1908 établit les critères utilisés dans la mesure de ce que l'on appelle maintenant le QI ». Gould voit dans EQ qui nous occupe ici « ...the proper and best single number for expressing brain size in an *allometric world* » (in [15] : xv). Cette note finale de sa pensée le dédouane de toute naïveté ; en particulier celle qui consisterait à voir dans l'allométrie (s.l.), la seule voie d'expertise des volumes encéphaliques !

Derrière la dimension unique de chaque EQ pour chaque espèce de Vertébré, se cache, en réalité, les multiples dimensions d'encéphalisations par-

tielles, puisque l'évolution volumétrique de l'encéphale ne saurait être autre que le résultat des réorganisations volumétriques de toutes ses masses nucléaires. C'est, d'une certaine manière l'objet des recherches de la plupart des auteurs d'« *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex* ». Donnant forme à cette orientation partagée par Gould et nous-mêmes, les éditeurs (Falk et Gibson) divisent l'ouvrage qu'ils coordonnent selon deux orientations : *The evolution of brain size* ([10] et partie I de [6] : 1–128) et *Neurological substrates of species-specific adaptations* ([5] et partie II de [6] : 129–344).

d. *Gould et l'avenir des recherches sur le néocortex* (in [15] : xvi–xvii) :

Examinant la contribution de Gannon, Kheck et Hof [8], Gould souligne la complexité macroscopique inhérente à une région encéphalique corticale des Primates, le « left planum temporale ». Des questions d'asymétries, d'homologies, de phylogénie, et de fonctionnalités diverses sont au cœur de la nouvelle problématique de cette « aire du langage ». Les recherches en cours déboucheront sur d'importantes nouveautés, spécialement dans les domaines des neurosciences cognitives et de l'ethnoanthropologie. Toutefois, Gould insiste judicieusement pour souligner que : « In any case, we needed Jerisonian size data to make the discovery itself, and we will need histological data on cellular reorganization and experimental data on neurological operation to resolve the key issues about function and evolutionary meaning ».

Toujours dans [6] Gould examine ensuite des travaux, Kaskan et Finlay, Rakic et Kornack, pour en extraire l'essence : « Both results suggest that the **evolutionary process of heterochrony**, or changes in developmental timing for structures already present in ancestors, may play a major role in **restructuring the brain** by superintending changes in the relative sizes of parts as consequences of differential rates of growth and cell division – yet another example of interesting hypotheses (large and meaningful outcomes from potentially small and simple **genetic inputs** in this case) exemplified by a combination of metric and cellular approaches. »

En somme, si Gould est à l'origine d'un regain d'intérêt pour l'évolution des organes et des orga-

nismes au cours de la seconde moitié du xxème siècle, il reste pleinement conscient des avancées de la génétique, spécialement en « évo-dévo ». En témoigne une anecdote lourde de sens qu'il évoque au début de son prologue : « Eddy de Robertis told me that, when he proposed his utterly nutty, and brilliantly successful, experiment to search for homologs of **Drosophila homeobox genes in vertebrates**, only two members of his lab refused to participate for fear of being branded as fools – both graduate students... if people won't think big and take risks at the outset of their careers, how will they ever develop this most essential of all habits among truly accomplished scientists ? ».

Dans sa magistrale synthèse – *The structure of evolutionary theory* – Gould [16] débat longuement de l'aspect devenu protéiforme du concept d'hétérochronie. Il s'en inquiétait déjà dans un article (Gould [14]) dont l'accroche du titre n'est pas étrangère à notre propos : *Of coiled oysters and big brains...* Gould ([14] : 245) insiste sur « ... the absurdity of paedomorphosis (the juvenilized shape of the human cranium), produced by a subcategory of the directly opposite phenomenon of peramorphosis (an extended and more rapid growth period, or so called 'hypermorphosis of rate' for the human brain). Toutefois, pour Gould, le progrès des connaissances passe aussi par la création de néologismes rendus indispensables, ce qu'il montra amplement avec les concepts d'exaptation et des « équilibres ponctués ». Mais précisément ici, chez l'Homme, les éléments du tandem de l'hétérochronie (s.l.) céphalique – espace endocrânien/espace encéphalique – ne sont pas vraiment de même essence. Et Gould ([14] : 245) de plaider pour une clarification : « ...the absurdity of this situation emerges only from our incoherent terminology, and not at all from nature... such confusion and contradiction must arise when researchers apply terms explicitly defined for shapes to the rates that generate those shapes. »

4. Discussion et conclusion

Lorsque Jerison [21] fait un long épilogue de *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex*

(2001), aucune allusion à Gould n'apparaît, bien que certains passages (ou même chapitres) de son épilogue se croisent avec les problématiques sus-évoquées et abordées par Gould. Il s'agit probablement d'un parti pris de Jerison, car il ne cite aucun des 29 auteurs de cet ouvrage [6], à l'exception de « Barbara's Finlay's contributions ». Cet épilogue est surtout l'occasion pour Jerison d'insister (*in* [21] : 332) sur le fait que : « we need data on species currently underrepresented in our broad analysis of vertebrate brain evolution. »

En réalité, les conditions générales pour faire progresser les recherches de neuroanatomie quantitative seraient avant tout sur deux plans : « recueil » de données, puis, exploitation multidimensionnelle. Si Jerison souligne la nécessité de disposer de matrices de données nouvelles, Gould, pour sa part, insiste sur la puissance des expertises multidimensionnelles. Gould (*in* [15] : xvii) va même jusqu'à opposer une « Jerison's traditional bivariate approach » à la modernité d'une « multivariate factor analysis »...

Qu'en est-il aujourd'hui ? Depuis le colloque de l'American Association of Physical Anthropologists à Salt Lake City (2 avril 1998), quelques équipes américaines et australiennes se sont penchées sur le nécessaire traitement multidimensionnel de l'anatomie encéphalique volumétrique. Nous voudrions résumer l'essence de ces travaux qui ont fait l'objet de publications et débat dans la revue *Nature*.

De Winter et Oxnard [34] s'appuient sur l'organisation structurale encéphalique volumétrique de Mammifères [28] pour mettre en évidence, par analyse multidimensionnelle (ACP), des radiations évolutives et repérer certaines convergences adaptatives de 921 spécimens sur la base de 19 dimensions encéphaliques. La représentation tridimensionnelle des 3 premiers facteurs permet de visualiser la distribution d'espèces représentatives de grands taxa. Il en ressort que les Insectivores et les Primates se séparent nettement les uns des autres, avec une position charnière pour les chauves-souris. Ce résultat est en parfait accord avec le nôtre, obtenu en analyse factorielle des correspondances (AFC)[31]. L'introduction d'une « varimax rotation » par de Winter et Oxnard [34] permet de mettre en coïncidence l'hyperespace des espèces avec l'hyperespace des structures traduit en une projection plane (« biplots ») ; l'interprétation ardue d'hyperespaces est ainsi grandement facilitée. Il en résulte qu'une forte convergence existe entre les résultats de ces auteurs et

les nôtres [31], ce qui n'étonne guère, l'AFC et L'ACP assortie d'un varimax ayant une capacité modélisatrice de puissance relativement comparable. Les préalables statistiques de chacune de ces deux méthodes multidimensionnelles sont, dans ces conditions, admis pour équivalents, ce qui ne saurait être le cas dans l'absolu [4]. Nous partageons avec de Winter et Oxnard [34] et aussi Gould, la conviction qu'une analyse croisée entre espèces et structures encéphaliques peut, potentiellement, apporter énormément à la compréhension des mécanismes impliqués dans l'organisation des masses nucléaires cérébrales, même en utilisant un critère aussi « fruste » que la comparaison de simples volumes.

Clark et al. [2] poursuivent les investigations sur le sens à donner aux variations volumétriques dans l'organisation cérébrale mammalienne. Ces auteurs utilisent les données de Stephan et al. [28] mais aussi 13 autres sources bibliographiques. Les découpages encéphaliques en vue d'estimations volumétriques concernent les 5 étages encéphaliques et 7 grandes structures intratélencéphaliques. Après la constitution de cérébrotypes encéphaliques (à partir des 5 étages) et télencéphaliques (à partir des 7 structures intratélencéphaliques), l'espace à 11 dimensions est ensuite analysé selon la méthode des « independent contrasts ». Qu'il s'agisse d'un cérébrotype à 1 dimension (néocortex), à 10 dimensions (4 étages et 6 structures intratélencéphaliques à l'exclusion du néocortex) ou encore à 11 dimensions (4 étages et les 7 structures intratélencéphaliques, Clark et al. [2] obtiennent toujours une bonne séparation des grands taxa mammaliens. Traité de manière multidimensionnelle, le concept de cérébrotype conduit à celui de neurotaxonomie [33]. Il y a tout lieu de penser que, quelques 4 années après nos propres travaux, Clark et al. redécouvrent, selon une autre matrice et par une approche des statistiques multidimensionnelles différente, le cheminement de la démonstration scientifique qui devait aboutir à définir le concept et le terme dès 1997. La neurotaxonomie trouverait chez Clark et al. [2] une justification ultérieure et indirecte de son opportunité. Nos travaux chez les Amphibiens Urodèles (1997-2003) en préciseront la portée, aux niveaux infraspécifique, spécifique, générique et familial.

L'encéphale est un organe qui se « construit » sous contraintes multiples et selon un plan qui correspondrait au *background* de l'espèce, mais en intégrant des

variations adaptatives qui, du fait de leur mode d'expression volumétrique convergente d'un taxon à l'autre, en viennent parfois à « brouiller » la spéciation encéphalique (cf. *Triturus marmoratus* comparé aux autres espèces du genre *Triturus*, in [33 puis 4]). Certes, l'encéphale est hyperpolymorphe mais la portée des données cytoarchitectoniques et volumétriques, mise en lumière par des analyses multidimensionnelles opérées par quelques équipes à travers le monde, offre le moyen de reconnaître, courants de spéciation et/ou d'adaptations au sein de diverses espèces [31, 32].

Un avenir unifié deviendrait-il possible pour les recherches de neuroanatomie (et de neuromorphologie) quantitatives volumétriques ? Il ne faut pas minorer l'importance de l'hiatus existant entre les volumes supposés d'encéphale d'espèces disparues (paléoneurologie) et ceux, estimés avec précision à partir d'encéphales frais pour des espèces vivant actuellement (données brutes et/ou allométrisées de l'encéphalisation). Parmi les nombreuses thématiques et techniques pouvant donner sens au recueil de données volumétriques sur l'encéphale, l'analyse multidimensionnelle (s.l.) semble maintenant, prendre le pas sur le simple constat uni- et bidimensionnel de l'encéphalisation. Par sa mise en œuvre, on peut espérer conduire une expertise fondée et approfondie du contenu informationnel d'une matrice (approche systémique).

L'Analyse des Correspondances apparaît comme un outil privilégié, puisqu'elle est en mesure d'extraire de l'information et de manière pertinente, jusqu'au dernier de ses facteurs. Son « élégance » mathématique, issue de la juxtaposition barycentrique des hyperspaces inviterait à l'utiliser pour tenter, dans un avenir proche, de rapprocher la richesse des données sur les volumes (partiels ou total) d'encéphales « actuels » de ceux provenant des traces frustes, mais essentielles, qu'offre l'effort des paléoneurologistes pour reconstituer des cerveaux fossiles.

Références

- [1] R.A. Barton, A. Purvis, P.H. Harvey, Evolutionary radiation of visual and olfactory brain systems in primates, bats, and insectivores, *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B. 348 (1995) 381–392.
- [2] D.A. Clark, P.P. Mitra, S.S.-H. Wang, Scalable architecture in mammalian brains, *Nature* 411 (2001) 189–193.
- [3] C. Darwin, *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*, Murray, Londres (1871, 2^e éd. 1889).

- [4] J.-C. Doré, T. Ojasoo, M. Thireau, Using the volumetric indices of telencephalic structures to distinguish Salamandridae and Plethodontidae: comparison of three statistical methods, *J. Theor. Biol.* 214 (2002) 427–439.
- [5] D. Falk, Introduction to part II: Neurological substrates of species-specific adaptations, in: D. Falk, K.R. Gibson (Eds.), *Cambridge, UK, Cambridge (G.B.)*, 2001, pp. 131–137.
- [6] D. Falk, K.R. Gibson, *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 2001.
- [7] B.L. Finlay, R.B. Darlington, Linked regularities in the development and evolution of mammalian brains, *Science* 268 (1995) 1578–1584.
- [8] P.J. Gannon, N.M. Khech, P.R. Hof, Language areas of the hominoid brain: a dynamic communicative shift on the upper east side planum, in: D. Falk, K.R. Gibson (Eds.), *Cambridge University Press, Cambridge, UK*, 2001, pp. 216–240.
- [9] J. Gerhart, M. Kirschner, *Cells, Embryos and Evolution*, Blackwell Science, Malden (MA), 1997.
- [10] K.R. Gibson, Introduction to part I: The evolution of brain size, in: D. Falk, K.R. Gibson (Eds.), *Cambridge University Press, Cambridge, UK*, 2001, pp. 3–13.
- [11] S.J. Gould, Allometry in Primates with Emphasis on Scaling and the Evolution of the Brain, *Contributions to Primatology* 5 (1975) 244–292.
- [12] S.J. Gould, *Ontogeny and Phylogeny*, Harvard University Press, Cambridge (MA), 1977.
- [13] S.J. Gould, in: Nelle (Ed.), *La Mal-Mesure de l'Homme* (trad. J. Chabert et M. Blanc), Odile Jacob, Paris, 1997.
- [14] S.J. Gould, On coiled oysters and big brains: how to rescue the terminology of heterochrony, now gone astray, *Evol. Dev.* 2 (5) (2000) 241–248.
- [15] S.J. Gould, Size matters and function counts, in: D. Falk, K.R. Gibson (Eds.), *Cambridge University Press, Cambridge, UK*, 2001, pp. XIII–XVII.
- [16] S.J. Gould, *The structure of evolutionary theory*, the Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge (MA), 2002.
- [17] E. Haeckel, *The evolution of Man: A Popular Exposition of the Principle Points of Human Ontogeny and Phylogeny*, Appleton and Co., New-York, 1879.
- [18] M.A. Hofman, Brain evolution in hominids : are we at the end of the road? in: D. Falk, K.R. Gibson (Eds.), *Cambridge University Press, Cambridge, UK*, 2001, pp. 113–127.
- [19] H.J. Jerison, *Evolution of the brain and Intelligence*, Academic Press, New York, 1973.
- [20] H.J. Jerison, *Brain size and the Evolution of Mind*, American Museum of Natural History, New-York, 1991.
- [21] H.J. Jerison, The study of primate brain evolution: where do we go from here? in: D. Falk, K.R. Gibson (Eds.), *Cambridge University Press, Cambridge, UK*, 2001, pp. 305–337.
- [22] P. Jolicoeur, P. Pirlot, G. Baron, H. Stephan, Brain structure and correlation patterns in Insectivora, Chiroptera and Primates, *Syst. Zool.* 33 (1984) 14–29.
- [23] P.M. Kaskan, B.L. Finlay, in: D. Falk, K.R. Gibson (Eds.), *Encephalization and its developmental structure: how many ways can a brain get big?* Cambridge University Press, Cambridge, UK, 2001, pp. 14–29.
- [24] C. Kuan, E.A. Elliott, R.A. Flavell, P. Rakic, Restrictive clonal allocation in the chimeric mouse brain, *Proc. Nat. Acad. Sc. USA* 94 (1997) 3374–3379.
- [25] T.M. Preuss, in: D. Falk, K.R. Gibson (Eds.), *The discovery of cerebral diversity: an unwelcome scientific revolution*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 2001, pp. 138–164.
- [26] P. Rakic, D.R. Kornack, in: D. Falk, K.R. Gibson (Eds.), *Neocortical expansion and elaboration during primate evolution: a view from neuroembryology*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 2001, pp. 30–56.
- [27] M.K. Richardson, J. Hanken, M.L. Gooneratne, C. Pieau, A. Raynaud, L. Selwood, G.M. Write, There is no highly conserved embryonic stage in the vertebrates: implications for current theories of evolution and development, *Anat. Embryol.* 196 (1997) 91–106.
- [28] H. Stephan, H. Frahm, G. Baron, New and revised data on volumes of brain structures in Insectivores and Primates, *Folia Primatol.* 35 (1981) 1–29.
- [29] G.F. Striedter, The telencephalon of tetrapods in evolution, *Brain Behav. Evol.* 49 (1997) 179–213.
- [30] G.F. Striedter, Progress in the study of brain evolution: from speculative theories to testable hypotheses, *Anatomical Record (New Anatomist)*, 105–112.
- [31] M. Thireau, J.-C. Doré, Liens phylogénétiques dégagés entre Tenrecinés, Insectivores, Prosimiens, Simiens non-humanoïdes, Homme et Chiroptères (Méga- ou Micro-), au moyen d'analyses multivariées du volume des étages encéphaliques et de quelques macro-structures télencéphaliques, *Bull. Soc. zool. France* 127 (2) (2002) 181–204.
- [32] M. Thireau, J.-C. Doré, Relations entre la néoténie des Amphibiens urodèles et les hétérochronies volumétriques multidimensionnelles des étages encéphaliques ou des structures intratélencéphaliques, *Bull. Soc. zool. France* 127 (2) (2002) 149–180.
- [33] M. Thireau, J.-C. Doré, C. Viel, Neurotaxonomie (*N. novum*) et représentation du genre *Triturus* au sein des Amphibiens urodèles, à partir de l'analyse multivariée du volume des structures intratélencéphaliques, *Bull. Soc. zool. France* 122 (4) (1997) 393–411.
- [34] W. Winter (de), C.E. Oxnard, Evolutionary radiations and convergences in the structural organization of mammalian brains, *Nature* 409 (2001) 710–714.