

COMMUNICATION DE M. A BRACHET.  
SUR LA SIGNIFICATION MORPHOLOGIQUE DE LA RÉGION  
OCCIPITALE DU CRANE.

Au premier Congrès fédératif des Associations d'anatomistes, tenu à Genève en 1905, Kollmann faisait la démonstration de quelques crânes offrant une série d'anomalies qu'il désignait sous le nom de manifestations vertébrales au pourtour du trou occipital ; dans un but de comparaison, il présentait en outre plusieurs cas d'assimilation de l'atlas à l'occipital.

Peu de temps après, en 1907 (17), il donnait une interprétation sommaire de ces malformations, dont l'intérêt essentiel, selon lui, était de montrer chez l'adulte des dispositions que l'étude ontogénique des Mammifères avait révélées chez l'embryon pendant une période fugace de son développement.

Les anomalies du pourtour du trou occipital que, d'après Kollmann, on peut considérer comme des manifestations vertébrales, sont les suivantes : troisième condyle, tubercules basilaires, canal intraoccipital (Swjetschnikoff), apophyses paracondyliennes ou paramastoïdiennes, subdivision en deux du canal de l'hypoglosse, saillies des lèvres antérieure et postérieure du trou occipital, incisure marginale postérieure ; en outre, les condyles occipitaux eux-mêmes ne seraient que des portions des masses latérales de la vertèbre occipitale.

Toutes ces malformations sont d'ailleurs connues depuis longtemps et leur description a fait l'objet d'une foule de mémoires dont l'énumération a été reproduite si fréquemment, dans ces derniers mois, qu'il me paraît superflu de la recommencer ici.

Sous la direction de Kollmann, Swjetschnikoff (27) décrit bientôt après un cas remarquable, où la plupart des anomalies signalées plus haut se trouvaient réunies et où la manifestation

vertébrale de l'occipital existait avec une netteté défiante, peut-on dire, toute critique.

Depuis, bon nombre de travaux ont paru; je citerai notamment ceux de Schwerz (22) et de Mannu (18), dans lesquels les auteurs signalent, indépendamment des manifestations vertébrales ci-dessus mentionnées, de nouveaux cas d'assimilation et de fusionnement de l'atlas avec l'occipital.

La communication de Kollmann a incité aux recherches: on a examiné un peu partout, dans les instituts d'anatomie, les collections de crânes, et on a constaté que les manifestations vertébrales au pourtour du trou occipital sont très fréquentes, bien que plus ou moins nettes.

J'en ai relevé plusieurs cas dans la collection, encore bien restreinte cependant, de l'Institut d'anatomie de l'Université de Bruxelles; l'un d'eux, extrêmement intéressant, montre une manifestation vertébrale des plus typiques associée à une assimilation complète de l'atlas. A lui seul, il autorise à rejeter l'interprétation de Bolk (1) qui considérait les manifestations vertébrales comme des cas très accentués d'assimilation de l'atlas. Il fera prochainement l'objet d'un travail que prépare en ce moment le Dr Brunin, chef des travaux à l'Institut d'anatomie R. Warocqué. Un cas tout à fait semblable vient d'être décrit, il y a quelques semaines à peine, par Swjetschnikoff (28).

Le bruit fait autour de ces anomalies est certes justifié par l'intérêt qu'elles offrent; mais il ne me paraît pas inutile d'établir leur portée et leur signification véritables par une analyse complète du problème du crâne, tel qu'il a été posé et en partie solutionné dans ces dernières années.

A vrai dire, pour envisager la question dans son ensemble, elle doit être dédoublée. Il y a lieu d'étudier tout d'abord la signification morphologique de la région occipitale du crâne des Mammifères et de l'Homme, et ensuite, subsidiairement, il faut donner une interprétation précise de chacune des anomalies que l'on peut y rencontrer. Le premier de ces problèmes est infiniment plus compliqué que le second et, par sa haute portée phylogénique, il justifie amplement le labeur énorme que sa solution a provoqué.

Pour résoudre cette question, voire pour l'aborder, le seul concours de l'anatomie humaine ou de l'embryologie de l'Homme et des Mammifères est insuffisant; l'étude des anomalies, quelles qu'elles soient, est plus impuissante encore. Le crâne des Mammifères et de l'Homme n'est susceptible d'explication que si l'on

recourt à la fois à l'anatomie et à l'embryologie comparées de tous les Craniotes, et ce n'est qu'après que cette vue synthétique est obtenue que l'on peut songer à donner une interprétation rationnelle des variations accidentelles observées.

Il importe d'attirer d'emblée l'attention sur un point : il ne faut pas confondre le crâne avec le squelette de la tête.

La tête, au point de vue morphologique, a une signification bien précise. J'ai pu démontrer dans un travail récent (2) que la tête des Craniotes, nettement caractérisée par une ontogenèse et une phylogénèse propres, s'étend depuis la région olfactive jusqu'à la limite postérieure du vague. L'ontogenèse prouve que tout ce qui est situé en arrière de ce nerf appartient originairement au tronc et à la queue, et que les parties qui avoisinent la tête primitive, n'ont été absorbées par elle qu'à la suite d'adaptations et de transformations secondaires. La tête ainsi interprétée est donc essentiellement caractérisée par l'existence d'un système nerveux central hautement évolué et par la présence d'un complexe d'organes des sens dont les uns ont pris un grand développement, tandis que les autres, après une atrophie partielle, ont donné les ganglions des soi-disants nerfs craniens mixtes. Les ganglions du pneumogastrique représentent, sérialement, les derniers de ces organes.

Abstraction faite du squelette viscéral, qui exige une étude spéciale et qui n'a rien de commun avec les questions ici traitées, le squelette de la tête se compose de pièces cartilagineuses ou osseuses, formant une enveloppe protectrice, complète ou non, au système nerveux central et aux grands organes des sens. De nombreux orifices y existent, livrant passage aux nerfs qui procèdent de la partie correspondante de l'encéphale.

Ce crâne n'a évidemment jamais été vertébral, c'est-à-dire que toute l'ontogenèse démontre qu'il n'est apparu phylogéniquement qu'après que la tête eut déjà acquis ses caractères essentiels et qu'au début de son apparition il n'a pu que s'adapter aux organes qu'il était appelé à recouvrir. C'est là une idée que Götte avait déjà fait ressortir il y a plus de trente ans et à laquelle tout le monde s'est rallié par la suite.

Fürbringer (10) a donné le nom de *palaeocranium* à ce squelette de la tête primitive; il est homologue dans toute la série des Craniotes, parce que les organes qu'il protège et enveloppe sont les mêmes et évoluent suivant des lois morphologiques semblables. Il n'a pas partout une structure identique, mais les éléments principaux qui le constituent sont toujours homologues.

Le crâne des Cyclostomes est un paléocrâne; la Myxine, les Pétromyzontes n'ont plus de nerfs craniens en arrière du vague. A ce dernier nerf font suite, en série continue, des nerfs spinaux typiques avec leurs racines dorsale et ventrale.

Mais nous n'ignorons pas que chez tous les Craniotes autres que les Cyclostomes, le vague n'est pas le dernier nerf cranien et qu'en arrière de lui, — caudalement, — il en existe d'autres, naissant d'une portion du système nerveux qui est contenue dans une enveloppe squelettique propre; cette enveloppe, qui complète le crâne, s'applique contre la première vertèbre vraie, et, s'articulant avec elle, constitue ce qu'on appelle en anatomie descriptive la région occipitale du crâne.

C'est cette région du crâne, comprise entre le point de sortie du vague et la première vertèbre cervicale, que Fürbringer a désignée sous le nom de *neocranium*.

Son origine vertébrale ressort déjà de la nature spinale des nerfs qui la traversent; bien plus, les remarquables travaux d'anatomie comparée et d'embryologie de Götte, Van Wijhe, Stöhr (25-26), Gegenbaur (13-14), Froriep (5-8), Chiarugi (3-4), Sagemehl (21), Fürbringer (10), Braus, Sonies (24), Sewertzoff (23) et d'autres, ont démontré, de façon indiscutable, les deux faits suivants :

1° Le néocrâne est un complexe résultant du fusionnement des premières vertèbres cervicales et confondu avec le paléocrâne qu'il complète. C'est ce que Froriep (8) appelle l'occipitalisation d'un complexe de vertèbres.

2° Les nerfs craniens qui dépendent du néocrâne, sont les nerfs spinaux correspondant aux vertèbres occipitalisées. Du fait de leur absorption par le crâne, ils manifestent très tôt une tendance à l'atrophie. Celle-ci débute toujours par les racines dorsales qui disparaissent sans laisser de trace; quant aux racines ventrales, elles ne persistent que dans les cas où la musculature qu'elles innervent échappe à la dégénérescence qui succède fatalement à la soudure des pièces squelettiques.

Je me suis borné, jusqu'à présent, à exposer le problème sous son aspect le plus général; si l'on tente de l'approfondir, une foule de questions se posent. Quel est le nombre des vertèbres qui se sont occipitalisées? Combien y a-t-il eu de nerfs spinaux qui sont devenus nerfs craniens? Combien, parmi ces derniers, se sont secondairement atrophiés? Si le paléocrâne est homologue chez tous les Craniotes, quel est le degré d'homologie du néocrâne dans les différents groupes?

Il est impossible de dégager la valeur de la région occipitale du

crâne des Mammifères et de l'Homme sans en faire l'histoire complète. Cette histoire est d'ailleurs une des plus belles acquisitions que l'anatomie comparée et l'embryologie aient faites dans ces dernières années. Je vais tâcher de la résumer succinctement. Grâce aux travaux d'anatomie comparée de Gegenbaur, Sagemehl, Rosenberg, aux recherches d'embryologie de Stöhr, Froriep, Chiarugi, Goronowitsch et d'autres encore, grâce surtout aux belles études de Fürbringer que je mettrai largement à profit, il y a moyen, à l'heure actuelle, de saisir la valeur réelle du néocrâne dans l'ensemble des Craniotes et d'en donner une interprétation morphologique reposant sur des faits nombreux, observés avec rigueur.

Fürbringer (10) a reconnu la nécessité de distinguer dans le processus d'absorption de vertèbres et de nerfs spinaux par le paléocrâne, deux grandes étapes, chacune d'elles étant caractérisée par l'occipitalisation de plusieurs éléments rachidiens.

Dans une première phase, un certain nombre de nerfs spinaux, avec les vertèbres qui les séparent, sont absorbés par le crâne : ce sont les *nerfs occipitaux* de Fürbringer. Sitôt après, ils commencent à rétrograder dans le sens cranio-caudal, c'est-à-dire que le premier absorbé s'atrophie en premier lieu et ainsi de suite ; pendant ce temps, on voit les vertèbres fusionnées se tasser les unes contre les autres, amenant ainsi la constitution dans le crâne d'une région occipitale dont l'origine vertébrale devient bientôt impossible à déceler et dont de rares vestiges persistent à peine dans l'ontogenèse.

Dans une seconde étape, un nouveau groupe de nerfs est absorbé, *nerfs occipito-spinaux* de Fürbringer, en même temps que les vertèbres correspondantes s'occipitalisent.

Il découle de cet aperçu général que le néocrâne n'est pas homologue dans la série des Craniotes, sa limite caudale n'étant pas partout la même. Chez les uns, très primitifs, il est la résultante de l'absorption, par le paléocrâne, des nerfs occipitaux et des vertèbres correspondantes : c'est le *néocrâne protométamère* ; chez d'autres, plus évolués, au néocrâne protométamère complètement confondu avec le paléocrâne et dont les nerfs originels sont partiellement ou totalement atrophiés chez l'adulte, s'en est juxtaposé un nouveau, formé aux dépens des vertèbres correspondant aux nerfs occipito-spinaux : c'est le *néocrâne auximétamère*. (Cf. fig 1, 2 et 3.)

Je crois utile de préciser par quelques détails l'exposé très sommaire que je viens de faire.

Les Cyclostomes, ainsi que je l'ai indiqué plus haut, ne possèdent qu'un paléocrâne.

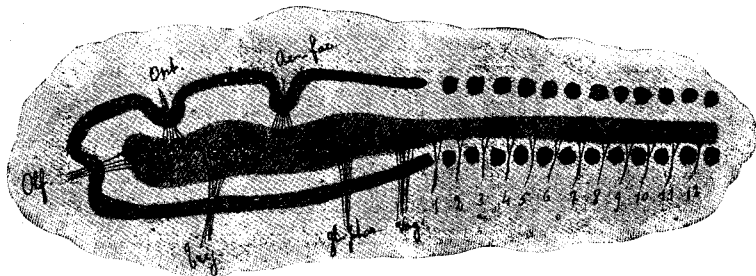


FIG. 1. — Coupe sagittale schématique de l'extrémité antérieure du corps. Le squelette est en gris foncé, le système nerveux central en gris plus clair.

Nerfs olfactif (Olf.), optique (Opt.), Trijumeau (Trij.), acoustico-facial (Ac. fas.), glosso-pharyngien (Gl. phar.) et pneumogastrique (Vag.), sortant du paléocrâne. — 1, 2, 3. . . 12, les 12 premiers nerfs spinaux avec leurs racines ventrale et spinale.

Les Sélaciens et les Holocéphales présentent des complications fort intéressantes, qui sont, en quelque sorte, le fondement de l'interprétation de Fürbringer.

Tous les Sélaciens ont un néocrâne exclusivement protométabère et composé d'un nombre identique de segments absorbés ; sa limite postérieure est analogue chez tous, et le premier nerf spinal, ainsi que les derniers nerfs occipitaux, ont partout le même territoire d'innervation.

Il y a cependant des différences importantes. Chez les plus inférieurs des Sélaciens, les Notidanides, que l'anatomie comparée avait déjà placés à la base du groupe, il existe encore, en arrière du vague, cinq nerfs occipitaux sortant du néocrâne et dont les racines dorsales manifestent déjà chez l'adulte une atrophie plus ou moins marquée. Fürbringer les désigne, pour la simplicité de l'exposé, par les lettres de l'alphabet, le dernier portant la lettre z, les autres les lettres immédiatement précédentes.

Les Notidanides possèdent donc les nerfs occipitaux *v, w, x, y, z*. Rien ne démontre qu'ils correspondent aux cinq premiers nerfs spinaux des Cyclostomes ; en effet, l'état rudimentaire des premiers de ces nerfs rend vraisemblable l'existence, chez les ancêtres des Notidanides actuels, d'un certain nombre de nerfs occipitaux situés en avant de *v* et complètement atrophiés dans la suite. Cette

atrophie, dans le sens cranio-caudal, des nerfs occipitaux, consécutive à l'occipitalisation des vertèbres entre lesquelles ils émergent, est plus évidente encore chez les Requins et les Raies; chez les

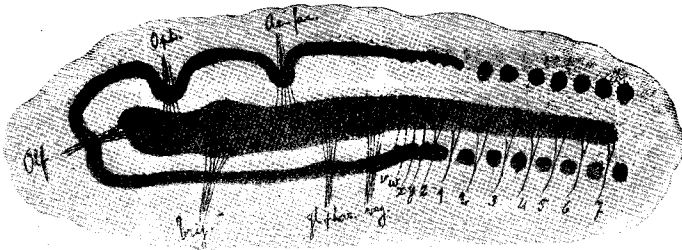


FIG. 2. — Coupe sagittale schématique de l'extrémité antérieure du corps. Paléocrâne + néocrâne protométagomère. *v, w, x, y, z*, nerfs crâniens du néocrâne. Les nerfs en voie d'atrophie sont figurés en pointillés. Les autres indications ont la même valeur que sur la figure 1.

premiers, *y* et *z* seuls subsistent; les jeunes *Torpedo* n'ont plus que *z* seulement, et encore ce dernier nerf est-il déjà en régression chez les grands exemplaires des *Torpedo* et chez *Raja*.

On constate donc, dans le groupe même des Sélaciens, une occipitalisation de plus en plus profonde de la partie antérieure du tronc des Cyclostomes.

Les Holocéphales ont franchi la seconde étape. Ils possèdent un néocrâne auximétagomère. Chez eux, la limite postérieure du crâne a donc reculé. Les trois premiers nerfs spinaux des Sélaciens sont devenus des nerfs crâniens (nerfs occipito-spinaux de Fürbringer) et les vertèbres correspondantes se sont confondues dans la région occipitale du crâne.

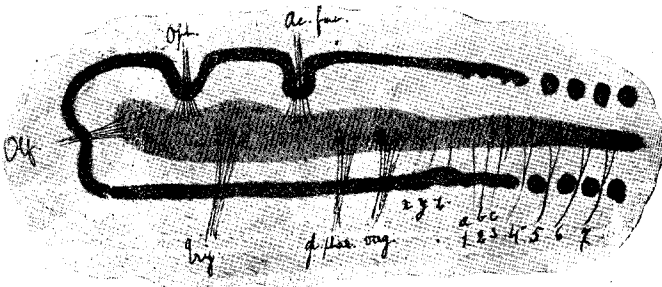


FIG. 3. — Coupe sagittale schématique de l'extrémité antérieure du corps. Paléocrâne + néocrâne protométagomère + néocrâne auximétagomère. *a, b, c*, nerfs crâniens du néocrâne auximétagomère.

Les autres indications ont la même valeur que sur les figures 1 et 2.

Fürbringer désigne les nerfs occipito-spinaux par les lettres de l'alphabet, mais en commençant par la première lettre. Les 1<sup>er</sup>, 2<sup>e</sup> et 3<sup>e</sup> nerfs spinaux des Sélaciens sont devenus les nerfs occipito-spinaux *a*, *b* et *c* des Holocéphales; ce fait est confirmé, ici encore, par leur territoire d'innervation, ce qui rend indiscutable cette interprétation. Les derniers nerfs occipitaux d'ailleurs, pour être rudimentaires, n'en subsistent pas moins.

Chez les Ganoïdes, la limite postérieure du crâne est en général la même que chez les Holocéphales, c'est-à-dire qu'il existe trois nerfs occipito-spinaux.

Les nerfs occipitaux sont atrophiés, sauf chez les Ganoïdes cartilagineux, où il persiste encore des traces de *y* et *z*.

Il est toutefois possible que, chez les Ganoïdes, la limite postérieure du crâne ne soit pas complètement fixée. Chez *Amia*, il est bien certain que le néocrâne auximétamère est un complexe de trois vertèbres et comporte trois nerfs occipito-spinaux (*a*, *b*, *c*), alors que chez d'autres le nombre de vertèbres assimilées se limite à deux ou à trois.

Il en est de même des Dipneustes qui n'ont que deux nerfs occipito-spinaux et deux vertèbres correspondantes annexées au crâne. Les Dipneustes ont donc un crâne plus primitif que celui des Holocéphales; mais il présente plus d'altérations secondaires que celui des Sélaciens et, comme nous le verrons bientôt, il est plus complexe aussi que celui des Amphibiens.

Ces faits cadrent parfaitement avec la phylogénie des Dipneustes, telle que l'a établie Dollo. J'y reviendrai peut-être un jour.

Les Téléostéens ont la même formule cranienne que les Holocéphales et *Amia*; tous les nerfs occipitaux sont atrophiés et le premier nerf occipito-spinal même se réduit au cours de l'ontogénèse.

Nous venons donc d'assister à une complication progressive du crâne à partir des Sélaciens les plus inférieurs jusqu'aux Téléostéens les plus évolués, en passant par les Holocéphales, les Dipneustes et les Ganoïdes.

A côté de cette ligne d'évolution progressive, il en est une autre qui, en divergeant, nous conduit, par une série de complications fondamentalement identiques, à l'interprétation complète du crâne des Mammifères et de l'Homme.

Il y a plus de vingt-cinq ans, Stöhr (25-26) avait conclu de ses études sur l'ontogénèse du crâne des Amphibiens urodèles et anoures, d'une part, que l'occipital s'y développait comme un corps



vertébral et, d'autre part, qu'il ne correspondait pas, par sa situation, à celui des Sauropsidiens et des Mammifères. D'après cet auteur, il faudrait admettre qu'entre les Amphibiens et les Amniotes, la limite postérieure du crâne aurait reculé de trois vertèbres, et trois nerfs, spinaux chez les Amphibiens, seraient devenus craniens dès les Reptiles.

Ces conclusions parfaitement justifiées ont été complétées ultérieurement par les travaux d'anatomie comparée et d'embryologie que j'ai cités plus haut.

En réalité, dans le crâne des Amphibiens, le néocrâne est exclusivement protométamère, seulement les nerfs occipitaux sont tous atrophiés, à l'exception peut-être du dernier (z). Le crâne des Amphibiens est donc strictement l'homologue de celui des Sélaciens (comp fig. 2 et 3) et est plus primitif que celui des Holocéphales, des Dipneustes, d'Amia et des Téléostéens. J'ai à peine besoin de faire ressortir l'importance phylogénique de ce fait.

Mais de même que le crâne des Holocéphales s'est adjoint trois vertèbres restées indépendantes chez les Sélaciens et formant ainsi un néocrâne auximétamère, de même nous voyons s'accomplir chez les Reptiles et d'une façon générale chez tous les Amniotes, un processus semblable.

Chez les Amniotes, les trois premiers nerfs spinaux des Amphibiens sont devenus des nerfs craniens, les vertèbres correspondantes ont subi l'occipitalisation et la limite postérieure du crâne a reculé d'autant (fig. 3). Il existe donc, selon la terminologie de Fürbringer, trois nerfs occipito-spinaux constituant ce que, dans l'anatomie des Amniotes, on appelle le nerf grand-hypoglosse. Ce dernier, comme Stöhr l'avait déjà constaté, est donc l'homologue des trois premiers nerfs spinaux des Amphibiens. J'ajouterai qu'il est aussi l'homologue des trois nerfs occipito-spinaux des Holocéphales, d'Amia calva et des Téléostéens.

La nature « spinale » primitive de l'hypoglosse est actuellement incontestée, même chez les Mammifères, depuis les travaux de Froriep, Chiarugi, Froriep et Beck (9), etc.

Quant aux nerfs occipitaux en corrélation avec le néocrâne protométamère primitif, ils n'apparaissent plus qu'à l'état de vestiges fugaces; chez les embryons de Reptiles on retrouve encore y et z; chez les Oiseaux et les Mammifères, ils ont totalement disparu.

Bien plus, chez les Mammifères et chez l'Homme, le premier nerf occipito-spinal, autrement dit la première racine de l'hypoglosse, s'atrophie également dans le cours du développement, en

sorte que l'hypoglosse est représenté chez eux par un complexe de deux nerfs seulement (*b* et *c*); un fait analogue a été mis en évidence chez les Téléostéens.

Il s'ensuit que les termes extrêmes des deux séries évolutives ici considérées sont morphologiquement identiques et absolument homologues, tant par leur composition que par la disposition de leurs nerfs.

J'ai déjà dit que l'atrophie des nerfs occipitaux et occipito-spinaux consécutive à l'occipitalisation des vertèbres entre lesquelles ils émergent, se traduisait d'emblée par la dégénérescence de leurs racines dorsales, dépourvues maintenant de fonction; leur caractère spinal le plus essentiel disparaît ainsi. Or l'ontogenèse des Mammifères a établi depuis longtemps (Froriep) la présence constante sur le trajet de l'hypoglosse d'une racine dorsale, au moins, et de son ganglion; Froriep et Beck ont pu retrouver ce ganglion chez divers Mammifères adultes et même, anomalie plus rare, chez l'Homme. La valeur démonstrative de ces faits ressort avec tant d'évidence qu'il me paraît superflu d'insister davantage.

Je me contenterai de souligner en passant l'importance de l'étude comparative des nerfs périphériques occipitaux et occipito-spinaux, dans l'éclaircissement de ces problèmes de morphologie. C'est cette étude, poursuivie dans tout l'ensemble des Craniotes, aussi bien chez l'embryon que chez l'adulte, qui nous a mis à même de déterminer avec une exactitude rigoureuse le nombre des vertèbres que le paléocrâne a successivement absorbées pour s'adjoindre, d'abord le néocrâne protométamère, et ultérieurement le néocrâne auximétamère. Chaque nerf spinal, en effet, a son origine dans l'intervalle compris entre deux corps vertébraux, et il ne peut devenir un nerf crânien que si le squelette qui l'entoure est incorporé au crâne.

De nombreux faits d'ontogenèse ont, de leur côté, puissamment contribué à faire la lumière sur ces questions, en révélant, sous forme d'ébauches ou de vestiges, des traces des vertèbres mêmes qui primitivement constituaient la région occipitale.

Chez les Mammifères, Froriep a pu observer que l'occipital s'édifie aux dépens de trois masses cellulaires, d'abord plus ou moins distinctes, mais confondues bientôt et dont la dernière revêt même, à un certain stade, des caractères vertébraux assez manifestes.

Mieux encore : il y a quelques mois, Sonies (24), chez l'embryon de Poulet, a démontré l'existence, en avant de l'atlas, de deux corps

vertébraux constitués, non plus de simple mésenchyme condensé, mais bien de cartilage. Il a vu ces corps vertébraux se souder entre eux ainsi qu'avec les cartilages parachordaux dont ils constituent l'extrémité postérieure. Il s'agit ici de vertèbres occipito-spinales.

Je noterai toutefois que Noordenbos (19), dans un travail récent sur le développement du crâne cartilagineux de la Taupe, a signalé des différences notables dans le mode de formation des corps vertébraux et de la portion basilaire de l'occipital. Rien, pour lui, dans l'ébauche cartilagineuse, n'indique la nature vertébrale de cette région. Toutefois, l'auteur reconnaît qu'il ne s'agit probablement là que d'une altération secondaire.

Dans le même laboratoire, Sonies (24), en étudiant le Poulet, faisait la démonstration de cette altération; il a démontré, avec toute la clarté désirable, la nature vertébrale de l'apophyse basilaire, justifiant ainsi la raison d'être des réserves émises par Noordenbos lui-même.

On est autorisé à conclure de ce qui précède que la partie du crâne des Mammifères et de l'Homme, située en arrière du point de sortie du vague, c'est-à-dire le néocrâne des morphologistes, — ou, pour parler la langue des anatomistes descriptifs, la région occipitale, — a eu, en dépit de son peu d'étendue, une histoire extraordinairement complexe. Au cours de son évolution phylogénique, elle s'est progressivement constituée aux dépens de huit vertèbres au moins, qui se sont successivement adjointes au paléocrâne : les cinq premières se sont atrophiées sans laisser de traces, tandis que les trois dernières subsistent parfois encore sous forme de vestiges plus ou moins typiques.

En même temps que cette assimilation de vertèbres se produisait, huit nerfs spinaux, au moins, devenaient des nerfs craniens. Dégénérant, eux aussi, progressivement dans le sens cranio-caudal, les cinq premiers ont disparu entièrement; le sixième (premier nerf occipito-spinal) existe encore, mais de façon toute transitoire, tandis que les septième et huitième seuls persistent par leurs racines ventrales et même, dans des cas anormaux chez l'Homme, par une de leurs racines dorsales : ensemble ils constituent le nerf grand-hypoglosse de l'anatomie humaine.

Tel est l'état actuel de la question du crâne. Certes, de nombreux détails restent encore à élucider; mais ils ne feront, je crois, que confirmer la conclusion qui vient d'être formulée.

Grâce à un enchaînement harmonieux des faits acquis, il nous a été permis de retracer, avec toute la certitude qu'exige la science, l'évolution phylogénique du crâne, depuis les Cyclostomes jusqu'à l'Homme.

On comprendra aisément, dès lors, que les cas de manifestation vertébrale au pourtour du trou occipital, si nets qu'ils soient, ne sont d'aucun secours pour l'élargissement de nos connaissances et sont impuissants à modifier nos idées générales. Il ne faut cependant pas en méconnaître l'intérêt, car bien qu'inaptes à étendre les données ontogéniques et comparatives, ils peuvent cependant les confirmer dans une certaine mesure.

Au point de vue purement anthropologique, leur importance la plus essentielle réside peut-être dans leur fréquence même. Je l'ai déjà dit plus haut, et il est bon d'insister sur ce point, le pourtour du trou occipital chez l'Homme est des plus variables. Si les manifestations vertébrales complètes, bien typiques, comme celles de Kollmann et de Swjetschnikoff, sont relativement rares, le maintien de légers vestiges vertébraux par contre est extrêmement fréquent. Je signalerai spécialement la duplicité du canal de l'hypoglosse, anomalie très commune et que j'ai retrouvée sur un tiers environ des crânes conservés à l'Institut d'anatomie; elle ne frappe généralement qu'un seul côté.

Il semble vraiment que cette portion du crâne n'est pas encore définitivement fixée dans sa forme, que l'occipitalisation de la dernière vertèbre occipito-spinale vient à peine de s'effectuer et doit être considérée comme étant phylogéniquement de date assez récente. Partant de cette notion, il y a tout lieu de supposer qu'une étude approfondie de cette région, portant sur de nombreuses séries de crânes d'origine et d'âge différents, serait très probablement fructueuse.

On possède des collections de crânes humains abondantes et complètes; elles ont été l'objet de recherches répétées, alors que nos connaissances sur les anomalies de même ordre, que présentent les autres Mammifères, sont restées fragmentaires. La rareté, chez ces derniers de semblables malformations, si elle se vérifiait, serait un argument à l'appui de cette idée, à laquelle se rallient aujourd'hui bon nombre d'anatomistes, que l'Homme est un Mammifère encore très primitif à bien des égards.

Maintenant qu'est établie la portée réelle des manifestations vertébrales au pourtour du trou occipital au point de vue de la morphologie générale du crâne, il me reste à envisager le second aspect du problème et à discuter la signification spéciale de quelques-unes des modalités suivant lesquelles la dernière vertèbre occipitale peut se manifester.

Il en est d'interprétation simple et sur lesquelles je n'insisterai pas; telles sont : les apophyses paracondyliennes, derniers vestiges des masses latérales de la vertèbre occipitale; les saillies en forme de crête des pourtours antérieur et postérieur du trou occipital, représentant les arcs antérieur et postérieur de la dernière vertèbre absorbée, etc...

Je m'arrêterai un instant à la subdivision du canal de l'hypoglosse au moyen d'une lamelle osseuse (*canalis hypoglossi bipartitus*). Connue depuis longtemps, cette anomalie est souvent associée à des manifestations vertébrales plus nettes; généralement elle est unilatérale, mais elle existe cependant maintes fois des deux côtés. La lamelle osseuse sépare l'un de l'autre les deux nerfs occipito-spinaux qui constituent chez l'Homme l'hypoglosse et qui ne se réunissent qu'au sortir du canal (*b* et *c* de Fürbringer).

Quand la lamelle osseuse fait défaut, elle est remplacée par une bandelette fibreuse dépendant de la dure-mère. Cette bandelette est signalée par les traités classiques d'anatomie humaine; je la considère comme constante, bien qu'elle soit variable dans son développement.

Il en résulte donc qu'à l'état normal chez l'Homme adulte, le nerf grand-hypoglosse témoigne encore de sa duplicité primitive. Cette constatation est intéressante en elle-même, mais elle le devient davantage encore quand on en précise la signification; il devient alors évident qu'il n'y a pas lieu de la rapprocher des autres manifestations vertébrales du trou occipital.

Cette lamelle n'appartient pas, en effet, à la troisième vertèbre occipito-spinale, c'est-à-dire la dernière assimilée, mais elle est un vestige de la deuxième, attendu qu'elle sépare les deux derniers nerfs occipito-spinaux. Peut-être le tubercule pharyngien est-il susceptible de la même explication.

La valeur du troisième condyle et des tubercules basilaires est plus difficile à dégager et nécessite des explications complémentaires. Il y a déjà longtemps que notre collègue Houzé (16), à l'occasion de la description d'un crâne d'Hindou, les avait consi-

dérés comme appartenant à un même groupe d'anomalies. L'interprétation que l'on doit en donner diffère, selon moi, sensiblement de la sienne; elle repose d'ailleurs sur des faits d'acquisition toute récente.

En étudiant le matériel rapporté par Semon de son voyage en Australie, Gaupp (12) a fait connaître, il y a peu de temps, des dispositions très curieuses qui fournissent une base stable aux considérations phylogéniques sur la bicondyliè occipitale des Mammifères et de l'Homme.

Chez l'Échidné, non seulement chez l'embryon mais encore chez l'adulte, l'articulation occipito-atloïdienne est unique, tout comme chez les Reptiles; de même l'articulation atloïdo-axoïdienne, triple chez les Mammifères supérieurs et chez l'Homme, y apparaît unique également; enfin, un simple septum sépare, incomplètement d'ailleurs, les deux articulations qui communiquent donc entre elles. Or, ce sont là des dispositions constantes et normales chez les Reptiles.

Outre leur importance au point de vue des relations phylogéniques qui existent entre les Reptiles et les Mammifères, ces faits démontrent, ainsi que Gaupp le fait très justement remarquer, que les dispositions des articulations de l'occipital avec l'atlas et de ce dernier avec l'axis, telles qu'elles se trouvent réalisées chez l'Homme, ont été acquises dans le phylum même des Mammifères. Et de fait, Grosser a trouvé chez la majorité des Microchiroptères et chez Sorex une articulation occipito-atloïdienne unique, et, dans certains cas même, une communication de cette articulation avec celle qui unit l'atlas et l'axis.

Chez l'Échidné, l'occipital possède ce que Gaupp appelle un condyle bifide, c'est-à-dire un condyle en fer à cheval, ou encore deux condyles convergeant l'un vers l'autre pour s'unir sur la ligne médiane au pourtour antérieur du trou occipital. Nous tenons là une forme de transition extrêmement nette entre la monocondylie des Reptiles et la bicondyliè typique des Mammifères supérieurs et de l'Homme.

La supposition déjà formulée par différents auteurs sur les relations existant entre le troisième condyle anormal de l'Homme et le condyle impair des Reptiles se précise grandement dès lors et acquiert une base morphologique stable. Le condyle bifide de l'Échidné, qui se laisse facilement dériver du condyle impair des Reptiles, contient en soi tous les éléments des condyles latéraux ainsi que du troisième condyle éventuel de l'occipital humain.

Ce troisième condyle n'est évidemment que la partie médiane, anormalement persistante, du condyle primordial en fer à cheval des Mammifères, lequel s'est scindé en trois tronçons par l'apparition de deux étranglements latéraux.

Ce processus de fragmentation d'un condyle originairement unique, par un étranglement ou une encoche plus ou moins profonde, s'observe fréquemment encore sur les condyles latéraux de l'occipital humain. On a décrit en effet, depuis longtemps, des cas de subdivision en deux de chacun des condyles par une échancrure transversale profonde. Dans la collection de crânes de l'Institut d'anatomie, j'ai pu aisément retrouver tous les stades de cette subdivision, depuis la simple rainure superficielle jusqu'à l'échancrure bien marquée, intéressant toute l'épaisseur de la masse condylienne. Dans ces derniers cas, assez communs d'ailleurs, on peut admettre que le condyle primordial des Mammifères s'est découpé en cinq portions, une médiane et impaire et quatre paires et symétriques deux à deux.

D'ailleurs, Swjetschnikoff a mis en lumière l'existence d'une crête saillante qui, longeant le pourtour du trou occipital, unit de chaque côté le condyle médian aux extrémités antérieures des condyles latéraux.

Habituellement, quand le troisième condyle manque, il existe un restant de cette crête partant de chacun des condyles latéraux et se dirigeant vers la ligne médiane en s'affaissant progressivement. Parfois enfin, ces crêtes, avant de se terminer, se relèvent à une distance plus ou moins grande de la ligne médiane, en un petit tubercule. Ce sont les tubercules basilaires souvent décrits déjà, par Houzé notamment dans son étude du squelette d'Hindou ; ils ont été considérés par Kollmann, Swjetschnikoff, Schwerz et Mannu comme une des manifestations vertébrales de l'occipital. Tous y voient, à juste titre, des vestiges du condyle médian.

Sur le crâne d'Hindou décrit par Houzé, les deux tubercules basilaires droit et gauche, se réunissent par leur sommet, formant ainsi un troisième condyle véritable. Celui-ci est creusé à sa base d'un étroit canal que l'auteur a proposé d'appeler *canal d'Halbertsma*. Ce n'est probablement là qu'une première étape de la disparition du troisième condyle ; c'est un simple stade intermédiaire entre le troisième condyle plein et compact, et les deux tubercules basilaires bien isolés.

L'évolution que je viens d'esquisser est exactement l'inverse de celle qu'admettait Houzé en 1887 ; mais à cette époque on ne con-

naissait encore aucun des faits qui sont le fondement de l'interprétation actuelle; l'erreur d'Houzé est très excusable, étant donnée l'insuffisance de documents comparatifs à l'époque où il publia son travail.

Un point reste encore obscur dans cette histoire phylogénique du crâne. La partie moyenne du condyle primordial en fer à cheval persiste, on vient de le voir, sous forme de troisième condyle dans les cas d'anomalie; mais dans les cas normaux subit-elle une atrophie pure et simple, ou bien est-elle incorporée dans un autre élément osseux ?

Nous ne possédons pas actuellement tous les éléments nécessaires à la solution de cette question. Weiss (29), qui a étudié le développement des premières vertèbres cervicales chez le Rat blanc, est d'avis que le sommet de l'apophyse odontoïde de l'axis procède du corps de la dernière vertèbre occipitale. Ces résultats demandent confirmation; mais s'ils se vérifiaient, il faudrait admettre que le soi-disant troisième condyle, s'isolant de la vertèbre occipitale, constituerait la partie toute supérieure de la dent de l'axis normal. Quand il persiste en tant que troisième condyle, c'est qu'il a conservé sa continuité avec son lieu d'origine en s'articulant simplement avec le corps de l'atlas.

L'axis ne s'assimilerait donc pas uniquement le corps de l'atlas, mais aussi toute la portion moyenne du corps de la vertèbre occipitale. Cette conclusion n'a en soi rien d'illogique et est même très satisfaisante pour l'esprit.

En allant plus loin dans cet ordre d'idées, on peut concevoir l'existence hypothétique de cas dans lesquels le troisième condyle, détaché de l'occipital, mais non soudé au corps de l'atlas, — ou, ce qui revient au même, à la dent de l'axis, — apparaîtrait comme un nodule osseux, libre de toute attache.

Je suis convaincu que beaucoup de cas classés sous la rubrique « proatlas » ne reconnaissent pas d'autre origine.

On remarquera, en effet, que je n'ai pas employé le terme « proatlas » au cours de cet exposé; c'est que je le considère comme synonyme de celui de vertèbre occipitale.

L'ontogenèse ne révèle aucun vestige d'un proatlas vrai, c'est-à-dire d'une vertèbre interposée entre l'atlas et l'occipital. Les fragments osseux décrits sous ce nom doivent être ramenés, selon moi, à des cas extrêmes de manifestation vertébrale semblables à celui que je signalais plus haut, ou bien encore ce ne sont que des noyaux secondairement ossifiés dans l'épaisseur des membranes unissant le crâne aux premières vertèbres cervicales.



Peut-être donnerai-je un jour plus de développement à cette question.

J'ai laissé jusqu'ici de côté cet ensemble d'anomalies désignées par Kollmann sous le nom d'assimilation de l'atlas à l'occipital. Plusieurs de ces cas ont été décrits dans ces derniers temps; j'ai eu l'occasion de voir ceux de Kollmann et de Swjetschnikoff, et j'ai pu en étudier un autre dans les collections de l'Institut d'anatomie. J'estime qu'on ne doit leur attribuer, à l'heure actuelle, qu'une valeur purement documentaire.

On s'est demandé s'il ne fallait pas y voir une tendance que posséderait encore le crâne de l'Homme moderne, à s'assimiler de nouvelles vertèbres. Bolk notamment a défendu cette interprétation. Kollmann et Swjetschnikoff, loin de s'y rallier, les considèrent comme des anomalies banales, sans signification phylogénique véritable. Pour ces auteurs la limite caudale du crâne est maintenant fixée et restera immuable.

Ces deux théories sont, à mon avis, exagérées; de semblables discussions ne font d'ailleurs avancer la science en rien. Par une analyse minutieuse et patiente, par l'étude des documents objectifs que nous fournissent l'anatomie comparée, la paléontologie et l'embryologie, nous pouvons retracer avec une vraisemblance équivalant parfois à la certitude les principales étapes de l'histoire phylogénique des organismes. Mais il est vain, je dirai même absurde, de vouloir prédire l'avenir.

Des problèmes de ce genre sortent du domaine scientifique et leur inutilité est flagrante.

#### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

Les travaux renseignés dans cet index sont exclusivement ceux dont il est fait mention dans le texte. J'ai jugé inutile de dresser la liste des innombrables notes et articles où des anomalies du crâne sont simplement décrites sans tentative sérieuse d'interprétation, et qui d'ailleurs ne font généralement que se répéter les uns les autres.

1. BOLK, Zur Frage der Assimilation des Atlas am Schädel beim Menschen. (*Anat. Anz.*, XXVIII, 1906.)
2. BRACHET, A., Recherches sur l'ontogenèse de la tête chez les Amphibiens. (*Arch. de biologie*, XXIII, 1907.)
3. CHIARUGI, Le développement des nerfs vague, accessoire, hypoglosse et premiers cervicaux chez les Sauropsides et les Mammifères. (*Arch. ital. de biologie*, 13, 1890.)

4. CHIARUGI, Sur les myotomes et les nerfs de la tête antérieure et de la région proximale du tronc chez les Amphibies Anoures. (*Arch. ital. de biologie*, 15, 1891.)
5. FRORIEP, A., Ueber ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. (*Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abth.*, 1882.)
6. FRORIEP, A., Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. I. Beobachtung an Hühnerembryonen (*Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abth.*, 1883); II. Beobachtungen an Säugetierembryonen (*Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abth.*, 1886).
7. FRORIEP, A., Ueber Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus, über die genetische Stellung des Vagus zum Hypoglossus und über die Herkunft der Zungenmuskulatur. (*Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abth.*, 1885.)
8. FRORIEP, A., Entwicklungsgeschichte des Kopfes. (*Ergebnisse der Anat. u. Entwickl.*, I, 1892, und III, 1894.)
9. FRORIEP, A. und BECK, Ueber das vorkommen dorsaler Hypoglossuswurzeln mit Ganglien in der Reihe der Säugethiere. (*Anat. Anz.*, X, 1895.)
10. FÜRBRINGER, M., Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. (*Festschrift für Gegenbaur*, Leipzig, 1897.)
11. GAUPP, E., Die Metamerie des Schädels. (*Ergebnisse der Anat. u. Entwickl.*, VII, 1897.)
12. GAUPP, E., Hauptergebnisse der an dem Semonschen Echidnamaterial vorgenommenen Untersuchung der Schädelentwicklung. (*Vrdhl. d. Anat. Gesell.*, Würzburg, 1907.)
13. GEGENBAUR, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. III. Das Kopfskelett der Selachier. Leipzig, 1872.
14. GEGENBAUR, C., Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelettes. (*Morpholog. Jahrb.*, XIII, 1887.)
15. GORONOWITSCH, Das Gehirn und die Cranialnerven von Acipenser Ruthenus. (*Morpholog. Jahrb.*, XIII, 1887.)
16. HOUZÉ, E., Description d'un squelette d'Hindou. (*Bull. Soc. d'anthrop. de Bruxelles*, V, 1887.)
17. KOLLMANN, J., Varianten am Os occipitale, besonders in der Umgebung des Foramen occipitale magnum. (*Anat. Anz.*, XXX, 1907.)
18. MANNU, A., Sui Rudimenti della vertebra occipitale nel cranio umano. (*Atti della Soc. romana di Antrop.*, 13, 1907.)
19. NOORDENBOS, Ueber die Entwicklung des Chondrocraniums der Säugethiere. (*Petrus Camper*, Dl. 3, 1905.)
20. PETER, K., Ueber die Bedeutung des Atlas der Amphibien. (*Anat. Anz.*, X, 1895.)

21. SAGEMEHL, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. I. Das Cranium von *Amia calva* (*Morphol. Jahrb.*, IX, 1884); II. Das Cranium der Cyprinoiden (*Idem*, XVII, 1891).
22. SCHWERZ, Ueber einige Variationen in der Umgebung des Foramen occipitale magnum. (*Anat. Anz.*, XXXIII, 1908.)
23. SEWERTZOFF, Die Entwicklung der Occipitalregion der niederen Vertebraten im Zusammenhang mit der Frage über die Metamerie des Kopfes. (*Bull. Soc. imp. des naturalistes*, Moscou, 1895.)
24. SONIES, F., Ueber die Entwicklung des Chondrocraniums und der knorpeligen Wirbelsäule bei den Vögeln. (*Petrus Camper*, 1907.)
25. STÖHR, PH., Zur Entwicklungsgeschichte des Urodenschädels. (*Zeitsch. f. wissensch. Zool.*, XXXIII, 1879.)
26. STÖHR, PH., Zur Entwicklungsgeschichte des Anurenschädels. (*Zeitsch. f. wissensch. Zool.*, XXXVI, 1881.)
27. SWJETSCHNIKOFF, Ueber die Assimilation des Atlas und die Manifestation des Occipitalwirbels beim Menschen. (*Arch. f. Anat. u. Phys.*, Anat. Abt., 1906.)
28. SWJETSCHNIKOFF, Ueber die Variationen des Occipitalwirbels. (*Anat. Anz.*, XXXII, 1908.)
29. WEISS, A., Die Entwicklung der Wirbelsäule der Weissenratte, besondere der vordersten Halswirbeln. (*Zeitsch. f. wissensch. Zool.*, 89, 1901.)

#### DISCUSSION.

M. HOUZÉ. — La région occipitale de l'homme présente des variétés si nombreuses qu'il est difficile, dans une série donnée, de dire quel est le type normal; s'il est rare de trouver sur un seul crâne l'ensemble des caractères de la vertèbre occipitale, il est fréquent de rencontrer quelques signes non douteux de cet état réversif.

Dans la série du cimetière de Sainte-Gudule (Bruxelles), 38 crânes sur 300 présentent des manifestations très nettes des particularités signalées dans les travaux des auteurs.

Dès 1865, Halbertsma a constaté la fréquence du 3<sup>e</sup> condyle occipital chez les habitants de l'archipel est-indien; Carter Blake l'a observé souvent sur des crânes de l'Inde transgangétique et de la Malaisie. En 1886, nous avons décrit dans les Bulletins de notre Société un crâne d'Hindou présentant un 3<sup>e</sup> condyle et diverses autres anomalies fort intéressantes dont nous avons donné une interprétation morphologique. Il n'est pas étonnant qu'elle soit différente de celle de M. Brachet; la signification n'a été rendue

possible que grâce à une série de travaux d'embryologie et d'anatomie comparée postérieurs à notre publication.

Dans les collections de notre Institut, nous avons relevé le 3<sup>e</sup> condyle et les signes de vertèbre occipitale dans les séries néolithiques, les cimetières francs et les cimetières modernes.

Les types exotiques ne sont représentés que par un petit nombre de sujets; certains d'entre eux semblent avoir ces anomalies d'une manière plus fréquente; ainsi, sur cinq crânes australiens du type aux arcades sourcilières très accusées (Australie méridionale), trois présentent le 3<sup>e</sup> condyle.

Il sera donc intéressant de chercher dans des séries nombreuses si certains types ethniques portent plus souvent des traces de réversion vertébrale.