DONNEES NOUVELLES SUR L'ENCEPHALISATION DES INSECTIVORES ET DES PROSIMIENS

par

R. BAUCHOT* et H. STEPHAN**

A partir des poids somatiques et encéphaliques de 33 espèces d'Insectivores et de 28 espèces de Prosimiens sont calculés les indices d'encéphalisation au sein des diverses familles et sous-familles. Divers arguments d'ordre évolutif, écologique ou éthologique sont évoqués pour tenter d'expliquer les valeurs obtenues.

INTRODUCTION

Il y a un siècle environ, paraissait le premier travail important utilisant le poids de l'encéphale comme repère d'évolution des espèces animales, après que Cuvier, vingt ans plus tôt, eut donné à ces recherches un essor qui ne s'est pas démenti depuis. Nous renvoyons à J. Anthony (1951) pour l'historique de ces travaux. De même, D. Starck (1965) a fait récemment une étude critique de ces méthodes et des résultats qu'on peut en tirer; nous y renvoyons le lecteur. Il nous suffit de dire que, peu à peu, les recherches se sont orientées suivant deux voies:

1) La voie explorée par R. & J. Anthony consiste à rechercher l'argument anatomique qui, mieux que le poids encéphalique, traduit le degré d'organisation cérébrale des animaux. Aux solutions discutées par cet auteur, il faut adjoindre l'indice de néocorticalisation (Stephan & Andy, 1964, et Stephan & Bauchot, 1965), ou celui qu'on peut tirer du volume des noyaux thalamiques dorsaux (indice thalamique dorsal, Bauchot, 1965) chez les Mammifères. Une telle voie suppose qu'on dispose d'animaux vivants, permettant des fixations correctes en vue d'une étude architecturale.

^{*} Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, 24 rue Lhomond, Paris 5°, France.

^{**} Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Deutschordenstrasse 46, Frankfurt. Deutschland.

2) L'autre voie consiste à se limiter aux poids encéphaliques et somatiques, et à tenter de tirer de cette seule comparaison les renseignements les plus sûrs sur le niveau évolutif des espèces. Cette méthode est utile au Paléontologiste, qui peut dans les cas favorables calculer des capacités crâniennes, et évaluer le poids somatique de ses fossiles. Sur les animaux actuels, elle a l'avantage d'être rapide, car il suffit de peser les animaux sauvages au moment de leur capture, et l'encéphale après préparation, pour calculer l'indice d'encéphalisation correspondant; elle est en outre utile puisque, chez les Insectivores tout au moins (Stephan & Spatz, 1962 et Bauchot, 1965), les indices d'encéphalisation varient dans le même sens, sinon dans les mêmes proportions, que les indices de néocorticalisation.

L'indice d'encéphalisation n'est pas une fin en soi. Il donne, rapidement nous l'avons vu, une indication plus ou moins proche du niveau évolutif des espèces. Des analyses quantitatives des diverses régions encéphaliques sont alors nécessaires pour poursuivre l'étude. Cependant, il est intéressant de rechercher s'il existe des corrélations entre le degré d'encéphalisation et certains aspects de la biologie des espèces. C'est le but que nous nous sommes fixé ici.

METHODOLOGIE

Dans la plupart des cas, les animaux ont été récoltés dans la nature, par piégeage, et aussitôt pesés. Ceux qui ont été expédiés de pays lointains avaient, sur notre demande, été pesés dans des conditions identiques, pour ne pas fournir des valeurs faussées par 24 ou 48 heures de jeûne. Quelques animaux ont été achetés ou proviennent d'élevages ; leur origine sera précisée. Toutes ces données sont comparées à celles qu'on peut trouver dans la littérature scientifique.

L'encéphale est fixé par le liquide de Bouin sur l'animal vivant endormi. On chasse tout d'abord le sang du système vasculaire par une injection de sérum physiologique, puis on remplace le sérum par le fixateur. L'injection a lieu soit par les carotides, soit par l'aorte proximale, soit par le ventricule gauche, suivant la taille de l'espèce. Le cerveau est préparé et pesé aussitôt que possible (c'està-dire en moyenne une heure après la fixation). Stephan (1959) a

montré que le poids ainsi obtenu diffère très peu sinon pas du tout du poids du cerveau préparé frais, quand on utilise le Bouin comme fixateur.

L'utilisation des poids publiés par d'autres auteurs doit être faite avec une grande circonspection, car la nature du fixateur et l'époque de la pesée ne sont généralement pas signalés. Or une étude faite actuellement par l'un de nous montre qu'un encéphale fixé et conservé dans le formol à 10 % a généralement un poids supérieur de 15 à 20 % au poids d'origine, tandis qu'un encéphale fixé au Bouin et conservé dans l'alcool à 70° a un poids inférieur de 25 à 30 % au poids d'origine.

MATERIEL ETUDIE

Il comporte 33 espèces d'Insectivores et 28 espèces de Prosimiens; son origine est multiple et peut se classer en six catégories:

- 1) Insectivores européens récoltés en Allemagne ou en France. Ce matériel sera indiqué : EUROPE.
- 2) Insectivores et Prosimiens récoltés au Congo ex-belge par une expédition Stephan en 1957. Ce matériel sera indiqué : Congo.
- 3) Insectivores et Prosimiens récoltés à Madagascar par une expédition Bauchot-Stephan en 1962. Ce matériel sera indiqué : MADAGASCAR.
- 4) Insectivores et Prosimiens récoltés à l'étranger et expédiés vivants (rarement fixés) à Paris ou à Francfort, où le cerveau a été préparé. Ce matériel sera indiqué : Exp. avec indication du lieu d'origine et de l'expéditeur.
- 5) Insectivores et Prosimiens provenant d'élevages (animaux gardés en survie ou nés en laboratoire). Ce matériel sera indiqué : Elevage. Dans ce dernier cas, le poids somatique sera considéré avec précaution, car les animaux ainsi élevés montrent généralement de grandes variations de poids, qui rendent difficile l'appréciation du poids somatique moyen.
- 6) Enfin, Insectivores et Prosimiens dont les poids somatiques et encéphaliques sont fournis par d'autres auteurs. Ce matériel sera indiqué : LITT. avec indication de la publication consultée.

DONNEES NUMERIQUES

Solenodon paradoxus. So.

Matériel Exp. de Saint-Domingue grâce à l'obligeance de M. Hassler. 3 valeurs ; mâle : 640/4,45 ; femelles : 674 / 5,00 & 426 / 4,57.

Matériel Litt. : Mohr (1936 & 1938) donne de nombreuses valeurs de poids

Matériel Litt.: Mohr (1936 & 1938) donne de nombreuses valeurs de poids somatiques d'animaux en captivité. D'après lui, un individu de 630 à 640 g est âgé de 5 à 6 mois et atteint la maturité sexuelle. Les mâles adultes pèsent 1000 à 1200 g et les femelles adultes 1100 à 1300 g. Il s'agit d'animaux captifs, donc surnourris, et nous devons prendre un poids somatique moven inférieur.

Moyenne retenue : 900 / 4,67.

Tenrec ecaudatus. Te.

Matériel Exp. de Madagascar grâce à l'obligeance de MM. Millot et Paulian : 3 valeurs mâles : 366/2,24 (juvénile) ; 691/2,46 & 761/2,37. Ces 3 valeurs fournissent une moyenne de 725/2,42 adoptée par Bauchot (1961 & 1963).

Matériel Madagascar: 6 valeurs mâles: 420/1,89; 760/2,15; 780/2,44; 915/2,66; 975/3,02 & 1010/3,08; ainsi que 2 poids somatiques mâles: 875 & 895. 2 valeurs femelles: 465/2,32 & 735/2,42; ainsi qu'un poids somatique femelle: 525. Pas de dimorphisme sexuel certain dans les poids somatiques ou encéphaliques. Moyenne: 832/2,57 (Bauchot & Stephan, 1964).

Matériel Litt.: Warncke (1908): 2 valeurs sans indication de sexe:

345 / 2,8 & 982 / 3,1.

Moyenne retenue : 832 / 2,57.

Setifer setosus. Se.

Matériel Exp. de Madagascar grâce à l'obligeance de MM. Paulian & Millot: 4 valeurs mâles: 162/1,47; 185/1,53; 190/1,32 & 212/1,43. 2 valeurs femelles: 172/1,28 & 309/1,48; ainsi que 2 poids somatiques femelles: 115 & 262. Ces valeurs ont fourni à Stephan (1961) une moyenne de 190/1,44 et à Bauchot (1961 & 1963) une moyenne de 187/1,42.

Matériel Madagascar : 4 valeurs mâles : 230/1,80; 260/1,76; 285/1,68 & 350/1,74; ainsi que 6 poids somatiques mâles : 168, 173, 173, 190, 200 & 285. 6 valeurs femelles : 192/1,40; 195/1,25; 254/1,42; 260/1,48; 390/1,57 & 465/1,69; ainsi que 5 poids somatiques femelles : 131, 199, 260, 310 & 330. Il existe un dimorphisme sexuel à la fois dans les poids somatiques et encéphaliques, et un dimorphisme géographique suivant le lieu de capture (cf. Bauchot et Stephan, 1964). Moyenne générale : 248/1,51.

Moyenne retenue: 248 / 1,51.

Hemicentetes semispinosus. He.

Matériel Madagascar: 9 valeurs mâles: 42,4/0,67; 45,7/0,66; 46,6/0,69; 47,8/0,66; 54,7/0,65; 68,1/0,75; 91,3/0,80; 116,4/0,89 & 176,2/0,85. 7 valeurs femelles: 29,8/0,67 & 30,1/0,67 (neonati); 53,2/0,73 (juvénile); 120/0,84; 124,7/0,86; 140/0,83 & 211,8/0,80; ainsi que 2 poids somatiques femelles: 93,5 & 132,5. Pas de dimorphisme sexuel dans les poids somatiques ou encéphaliques; la correction du poids somatique de 4 femelles gestantes conduit à la valeur moyenne: 110/0,83 (Bauchot & Stephan, 1964).

Moyenne retenue : 110 / 0,83.

Echinops telfairi. Et.

Matériel Exp. de Madagascar grâce à l'obligeance de MM. Malzy et Brygoo : 3 valeurs mâles : 57.1/0.57; 76.0/0.55 & 84.0/0.62. 3 valeurs femelles : 80.7/0.65; 120.0/0.73 & 107.5/0.62. Le dimorphisme sexuel semble net et con-

duit aux moyennes suivantes : mâles : 72,4/0,58; femelles : 102,7/0,67. Moyenne spécifique : 87,5/0,62.

Moyenne retenue : 87,5 / 0,62.

Orgzorictes talpoides. Ot.

Matériel Madagascar : une valeur femelle : 44,2 / 0,58 (Bauchot & Stephan, 1964).

Valeur retenue : 44,2 / 0,58.

* Microgale cowani. Mc.

Matériel Madagascar : une valeur femelle, probablement juvénile : 15,2/0,42 (Bauchot & Stephan, 1964).

Valeur retenue : 15,2 / 0,42.

Nesogale dobsoni. Nd.

Matériel Madagascan: 2 valeurs mâles: 31,0 / 0,56 & 35,3 / 0,55; ainsi qu'un poids somatique mâle: 35,8. Une valeur femelle (gestante): 41,7 / 0,56. Moyenne: 32,6 / 0,56 (Bauchot & Stephan, 1964).

Moyenne retenue : 32,6 / 0,56.

Nesogale talazaci. Nt.

Matériel Madagascar: 8 valeurs mâles: 21,3 / 0,71; 23,9 / 0,65; 25,0 / 0,70; 35,2 / 0,73; 46,0 / 0,75; 47,5 / 0,79; 50,1 / 0,85 & 53,5 / 0,81; ainsi que 2 poids somatiques mâles: 31,3 & 50,7. 6 valeurs femelles: 35,0 / 0,68; 37,0 / 0,64; 45,0 / 0,83; 47,5 / 0,77; 53,4 / 0,83 & 62,3 / 0,91; ainsi que 3 poids somatiques femelles: 29,8; 33,8 & 61,6. Pas de dimorphisme sexuel net, sinon au niveau des poids somatiques; le dimorphisme géographique est analogue à celui de Setifer setosus (plaines côtières et hauts plateaux). Moyenne: 50,4 / 0,79 (Bauchot & Stephan, 1964).

Moyenne retenue : 50,4 / 0,79.

Limnogale mergulus. Li.

Matériel Exp. de Madagascar grâce à l'obligeance de MM. Malzy et Thérézien : un poids somatique mâle : 80. 3 poids somatiques femelles : 99, 107 & 110; une valeur sans indication de sexe : 50 / 0,99. Les poids somatiques conduisent à la moyenne de 92. Le poids encéphalique ayant été mesuré après séjour dans le liquide de Bouin, nous le corrigeons en 1,15. La valeur ainsi obtenue offre naturellement peu de sécurité.

Matériel Litt.: Malzy (1965): 5 poids somatiques mâles; 62, 71, 75, 80 & 90. 5 poids somatiques femelles: 48, 60, 99, 107 & 110. Moyenne des poids somatiques adultes: mâles: 79; femelles: 105.

Valeur retenue: 92 / 1.15.

Potamogale velox. Po.

Matériel Congo: 4 valeurs mâles: 517/3,7; 668/4,1; 743/4,5 & 780/4,7. Une valeur femelle: 592/3,8. Moyenne des valeurs mâles: 677/4,25 (Stephan, 1959). Moyenne spécifique: 685/4,0 (Stephan, 1961); 635/4,1 (Bauchot, 1961 & 1963).

Moyenne retenue : 660 / 4,1.

Erinaceus europaeus. Er.

MATÉRIEL EUROPE: 6 valeurs mâles: 730/3,12; 740/3,31; 775/3,04; 865/3,22; 1070/4,17 & 1190/3,52; ainsi que de nombreux poids somatiques mâles. 2 valeurs femelles: 740/3,16 & 945/3,75; ainsi que de nombreux poids somatiques ou encéphaliques femelles. Moyenne spécifique: 850/3,35 (Stephan, 1959 & 1961); 850/3,19 (Bauchot, 1961 & 1963). Matériel Litt.: Leuret & Gratiolet (1839): un poids encéphalique: 4,61.

Matériel Litt.: Leuret & Gratiolet (1839): un poids encéphalique: 4,61. Weber (1896): une valeur mâle: 779/3,37; sans indication de sexe: 745/3,4. Dubois (1897): une valeur sans indication de sexe: 885/3,15 (reprise par Lapicque, 1908). Dräseke (1903): une valeur mâle: 405/2,85;

une valeur femelle : 480 / 2,76; moyenne : 442,5 / 2,8. Ziehen (1903) : un poids encéphalique mâle : 3,17; un poids encéphalique femelle : 3,5; un poids encéphalique juvénile : 2,41 (ces deux derniers repris par Warncke, poids encéphalique juvénile: 2,41 (ces deux derniers repris par Warncke, 1908). Welcker & Brandt (1903): une valeur mâle: 258,65 / 2,85; 2 valeurs femelles: 389,0 / 2,99 & 462,48 / 3,14. Hrdlicka (1905): une valeur femelle: 453 / 3,23. Warncke (1908): 13 valeurs personnelles sans indication de sexe: 79,7 / 1,25; 102,5 / 1,5; 125 / 2,2; 297 / 2,2; 448 / 3,5; 497,8 / 3,0; 515 / 3,5; 669 / 3,6; 690 / 3,0; 718 / 6,5 (probablement une erreur typographique); 920 / 3,5; 925 / 3,3 & 985 / 3,3. Ariens Kappers (1926): un poids encéphalique: 4,29. Von Bonin (1937): une valeur sans indication de sexe: 747,8 / 3,8. Cantuel (1943): poids somatique moyen à partir de 8 exemplaires: 860. Haug (1958): une valeur sans indication de sexe: 750 / 3,5. Portmann (1962): une valeur sans indication de sexe: 928 / 3,50. Portmann (1962): une valeur sans indication de sexe: 928/3,50.

Moyenne retenue: 860/3,35.

Sorex minutus. Sm.

Matériel Europe: 2 valeurs mâles: 4,7/0,11 & 5,0/0,10. 2 valeurs femelles: 5,1/0,11 & 5,5/0,10; ainsi que 4 poids somatiques, qui fournissent une moyenne générale de: 5,3. Moyenne spécifique: 5,3/0,11 (Stephan, 1959 & 1961); 5,3/0,10 (Bauchot, 1961 & 1963).

Matériel Litt.: Snell (1891): une valeur sans indication de sexe: 2,90/0,125, reprise par Dubois (1897) et Le Gallic (1953); l'espèce indiquée est S. vulgaris (synonyme de S. araneus) mais il est fort probable qu'il s'agit de S. minutus. Cabon (1956) donne les variations du poids encéphalique de 233 individus en fonction du cycle annuel; le poids encéphalique varie de 0.11921 en juin à 0.07833 en mars de l'année suivante, remonte à 0.09833 en 0,11921 en juin à 0,07833 en mars de l'année suivante, remonte à 0,09833 en juillet et diminue à nouveau à 0,090 en novembre; il faut évidemment tenir compte du poids encéphalique atteint pendant la vie active.

Moyenne retenue : 5.3 / 0.11.

Sorex araneus. Sa.

Matériel Europe : 11 valeurs mâles : 6.5 / 0.20; 6.6 / 0.22; 9.4 / 0.16; 9.6 / 0.19; 10.0 / 0.20; 10.1 / 0.20; 10.4 / 0.20; 10.6 / 0.19; 10.6 / 0.20; 11.6 / 0.20 & 11.8 / 0.20. 2 valeurs femelles : 8.7 / 0.22 & 9.5 / 0.19. Moyenne spécifique : 10.3 / 0.20 (Stephan, 1959); 10.5 / 0.20 (Stephan, 1961); 10.3 / 0.19(Bauchot, 1961 & 1963).

Matériel Ltrr. : Ziehen (1901) : 2 valeurs sans indications de sexe (neonati) : 3,35 / 0,14 & 3,47 / 0,14. Welcker & Brandt (1903) : une valeur mâle : 7,54 / 0,175. 2 valeurs femelles : 7,57 / 0,172 & 8,08 / 0,228 (sous le nom de S. vulgaris). Ziehen (1903): une valeur sans indication de sexe: 9,9/0.18, reprise par Warncke, 1908. Lapicque (1912): une valeur mâle (sous le nom de Crocidura aranea): 8,8 / 0,17, valeur reprise par Brummelkamp, 1937. Bielak & Pucek (1960) donnent les variations du poids encéphalique de 326 individus en fonction du cycle annuel. Le poids encéphalique varie de 0,2172 en juin à 0,153 en février de l'année suivante, remonte à 0,1767 en juin pour diminuer à nouveau à 0,15045 en novembre. Il faut évidemment tenir compte du poids encéphalique atteint pendant la vie active. Enfin, Siivonen (1954) et Niethammer (1956) donnent de nombreux poids somatiques. Moyenne retenue : 10,3 / 0,20.

Blarina brevicaudata. Bb.

Matériel Litt.: Hrdlicka (1905): une valeur femelle: 14,0 / 0,6. Crile & Quiring (1940): moyenne fournie par 29 mâles: 18,8 / 0,352. Moyenne fournie par 39 femelles: 16,3/0,3443. Ces valeurs sont reprises par Spector (1956) avec les modifications suivantes : mâles : 20,0/0,374 ; femelles : 17,0/0,3587. Les valeurs de Crile & Quiring proviennent d'individus conservés, si bien qu'en dépit du grand nombre d'exemplaires mesurés et des corrections apportées, les moyennes fournies manquent de sécurité.

Moyenne retenue : 18,5 / 0,37.

Neomys fodiens. Ne.

Matériel Europe : 6 valeurs mâles : 14,0 / 0,35 ; 15,0 / 0,31 ; 15,0 / 0,30 ; 15,0 / 0,30 ; 16,0 / 0,31 & 16,2 / 0,315. Moyenne spécifique : 15,0 / 0,32 (Stephan, 1959 ; Bauchot, 1961 & 1963) ; 15,8 / 0,32 (Stephan, 1961).

Matériel Litt. : Cantuel (1943) fournit les moyennes suivantes de poids

somatiques à partir de 5 individus de chaque sexe : mâles : 22,0 ; femelles :

Moyenne retenue : 15,2 / 0,32.

Sylvisorex megalura. Sy.

Matériel Congo : 2 valeurs mâles : 4.9 / 0.16 & 5.6 / 0.15. Un poids somatique femelle : 4.5. Moyenne spécifique : 5.3 / 0.15 (Stephan, 1959; attribuée par erreur à l'espèce S. sorella).

Moyenne retenue : 5.3 / 0.15.

Sylvisorex lunaris. Sl.

Matériel Congo: Une valeur mâle: 18,5 / 0,34.

Valeur retenue : 18.5 / 0.34.

Suncus murinus. Su.

Matériel Madagascar: 6 valeurs mâles: 14,8 / 0,33; 28,9 / 0,40; 38,6 / 0,35; 43,4/0,37; 44,4/0,43 & 49,6/0,43; ainsi qu'un poids somatique mâle : 48,6. 7 valeurs femelles : 24,4/0,38; 25,5/0,37; 26,4/0,36; 28,7/0,35; 29,8/0,34; 30,9/0,41 & 31,1/0,35; ainsi que 2 poids somatiques femelles; 23,7 & 28,9. Il existe un dimorphisme sexuel net pour le poids somatique, plus léger pour le poids encéphalique : mâles : 43,8 / 0,39; femelles : 27,2 / 0,37 (Bauchot & Stephan, 1964).

Moyenne retenue : 35,5 / 0,38.

Crocidura hildegardae. Ch.

Matériel Congo : 3 valeurs mâles : 8,5/0,25; 10,0/0,17 & 11,3/0,24; ainsi que 6 poids somatiques mâles : 10,0; 10,3; 11,0; 13,0; 14,0 & 16,0. 2 valeurs femelles : 7,5/0,19 & 7,5/0,21; ainsi que 4 poids somatiques femelles : 10,0; 11,0; 11,0 & 11,0. Il existe peut-être un dimorphisme sexuel dans les poids somatique et encéphalique.

Movenne retenue : 10.6 / 0.22.

Crocidura russula. Cr.

Matériel Europe : 3 valeurs mâles : 9,8 / 0,17; 11,0 / 0,19 & 11,0 / 0,19. 2 valeurs femelles : 11,0 / 0,18 & 11,0 / 0,20. Moyenne spécifique : 11,0 / 0,18 (Stephan, 1959); 11,2 / 0,18 (Stephan, 1961); 11,0 / 0,19 (Bauchot, 1961 & 1963). Moyenne retenue : 11,0 / 0,19.

Crocidura niobe. Cn.

Matériel Congo: Une valeur mâle: 9,5 / 0,28. 2 poids somatiques femelles: 11,0 & 14,0.

Moyenne retenue : 11.5 / 0.28.

Crocidura jacksoni. Cj.

Matériel Congo: Une valeur mâle: 10,3 / 0,25; ainsi que 4 poids somatiques: 10,8; 12,5; 14,5 & 15,2.

Moyenne retenue : 12,6 / 0,25.

Crocidura occidentalis. Co.

Materiel Congo: 18 valeurs males: 23,5 / 0,43; 25,0 / 0,43; 25,0 / 0,45; 26,5 / 0,42; 27,5 / 0,47; 29,5 / 0,44; 30,0 / 0,45; 31,0 / 0,43; 32,0 / 0,42; 33,5 / 0,49; 34,5 / 0,45; 35,5 / 0,45; 36,0 / 0,45; 37,0 / 0,43; 37,5 / 0,44; 39.0 / 0.49; 40.5 / 0.46 & 40.5 / 0.47. 5 valeurs femelles: 16.5 / 0.46; 19.0 / 0.42;

22,5 / 0,42; 23,5 / 0,40 & 28,5 / 0,46. Il existe un dimorphisme sexuel: mâles: 32,0 / 0,45; femelles: 24,0 / 0,43 (Stephan, 1959). Moyenne spécifique: 28,0 / 0,44 (Stephan, 1961); 32,0 / 0,44 (Bauchot, 1961 & 1963).

Moyenne retenue : 28,0 / 0,44.

* Crocidura giffardi. Cg.

Matériel Litt.: Waterlot (1912): Une valeur mâle: 82,0/0,545, reprise par Brummelkamp (1937) et attribuée à tort à Weber (1896), puis par Le Gallic (1953); cette valeur est donnée sous le nom de Crocidura schweitzeri ou de Sorex schweitzeri. D'après M. Heim de Balsac, l'origine géographique de cet animal (Dahomey) et sa taille rendent plausible son appartenance à l'espèce C. giffardi. Cette valeur sera toutefois considérée avec circonspection.

Valeur retenue : 82,0 / 0,55.

Galemys pyrenaicus. Gm.

Matériel Europe: 2 valeurs mâles: 48,35/1,35 & 63,0/1,27; ainsi que 30 poids somatiques fournis par M. Peyre. 3 valeurs femelles: 57,85/1,36; 62,4/1,36 & 70,0/1,31; ainsi que 21 poids somatiques fournis par M. Peyre. 11 existe un dimorphisme sexuel: mâles: 63,2/1,31; femelles: 51,8/1,34 (Bauchot & Stephan, 1959). Moyenne spécifique: 57,5/1,33 (Stephan, 1961); 56,1/1,33 (Bauchot, 1961 & 1963).

Moyenne retenue : 57,5 / 1,33.

Desmana moschata. De.

Matériel Exp. d'Ukraine grâce à l'obligeance de M. Kassianenko. 2 valeurs mâles : 410 / 4,0 & 497,6 / 3,9. Une valeur femelle : 420 / 4,1. Les poids encéphaliques ont été mesurés après un long séjour dans le Bouin puis dans l'alcool à 70°, et corrigés en conséquence. Il subsiste toutefois une certaine insécurité sur ces valeurs.

Moyenne retenue: 440 / 4,0.

Talpa europaea. Ta.

Matériel Europe: 2 valeurs mâles: 94,5/0,90 & 96,0/1,16; ainsi que 11 poids somatiques mâles. 4 valeurs femelles: 58,0/1,13; 72,0/1,05; 73,5/0,91 & 78,0/0,97; ainsi que 5 poids somatiques femelles. Il existe un dimorphisme sexuel: mâles: 84,0/1,03; femelles: 68,0/1,01 (Stephan, 1959). Moyenne spécifique: 76,0/1,02 (Bauchot & Stephan, 1959; Stephan, 1961); 74,1/1,00 (Bauchot, 1961 & 1963).

Matériel Litt.: Leuret & Gratiolet (1839): un poids encéphalique: 0,85. Manouvrier (1885): moyenne à partir de 12 mâles: 91,2/0,973; moyenne sur 12 femelles: 87,6/0,936; moyenne spécifique: 90,0/0,962. Mies (1890), utilisant le même lot de 24 Taupes, parvient aux moyennes suivantes: mâles: 96,5/0,972; femelles: 84,08/0,951. Ziehen (1903): 2 valeurs sans indication de sexe: 51,2/1,28 & 73,7/1,01. Welcker & Brandt (1903): une valeur mâle: 72,1/1,077. Lapicque (1908): une moyenne à partir des valeurs de Manouvrier: 95,0/0,96. Warncke (1908): une valeur sans indication de sexe: 77,0/1,5; valeur reprise par von Bonin (1937) et par Starck (1962). Slifer (1924): une valeur mâle: 85,0/0,96. Ariens Kappers (1926): un poids encéphalique: 2,21. Portmann (1962): une valeur sans indication de sexe: 80,0/0,927.

Moyenne retenue : 76,0 / 1,02.

* Scalopus aquaticus. Sc.

Matériel Litt. : Crile & Quiring (1940) : une valeur mâle : 39,6/1,16. D'après les mensurations, il s'agit probablement d'un jeune, et cette valeur est douteuse.

Valeur retenue : 39,6 / 1,16.

* Chrysochloris asiatica. Cc.

Matériel Exp. d'Afrique du Sud grâce à l'obligeance de MM. Ginsburg et Ellenberger : une valeur mâle : 49,0 / 0,70 (Stephan & Bauchot, 1960; Bauchot, 1961 & 1963).

Valeur retenue : 49,0 / 0,70.

Chlorotalpa stuhlmanni. Ct.

Matériel Congo: 5 valeurs mâles: 40,5 / 0,80; 40,7 / 0,73; 43,0 / 0,82; 47,0 / 0,75 & 50,5 / 0,80. 4 valeurs femelles: 32,5 / 0,72; 33,5 / 0,72; 35,0 / 0,68 & 36,5 / 0,65. Il existe un dimorphisme sexuel: mâles: 46,0 / 0,78; femelles: 34,5 / 0,69 (Stephan, 1959; Stephan & Bauchot, 1960). Moyenne spécifique: 40,0 / 0,74 (Stephan, 1961); 39,8 / 0,75 (Bauchot, 1961) & 1963). Moyenne retenue: 39,8 / 0,74.

Elephantulus fuscipes. El.

Matériel Congo : 5 valeurs mâles : 49.0/1,31; 52.0/1,21; 52.5/1,26; 52.5/1,33 & 54.5/1,33. 3 valeurs femelles : 60.5/1,40; 64.5/1,27 et 77,0/1,42. Il existe un dimorphisme sexuel : mâles : 52.0/1,29; femelles : 62.0/1,36 (Stephan, 1959). Moyenne spécifique : 56.5/1,33 (Stephan, 1961); 56.4/1,31 (Bauchot, 1961 & 1963).

Moyenne retenue : 57,0 / 1,33.

Rhynchocyon stuhlmanni. Rh.

Matériel Congo: 2 valeurs mâles: 455 / 5,90 & 496 / 6,50. 5 valeurs femelles: 485 / 5,50; 497 / 6,40; 500 / 6,20; 504 / 6,00 & 525 / 5,70. Il existe un dimorphisme sexuel: mâles: 474 / 6,2; femelles: 502 / 6,0 (Stephan, 1959). Moyenne spécifique: 490 / 6,1 (Stephan, 1961); 490 / 6,0 (Bauchot, 1961 & 1963). Moyenne retenue: 490 / 6,1.

Tupaia javanica. Tj.

Matériel Litt.: Weber (1896): une valeur mâle: 100/2,57; sans indication de sexe: 108/2,50. Dubois (1897): une valeur mâle: 104/2,54, reprise par Brummelkamp, 1937. Kohlbrugge (1901): 2 valeurs sans indication de sexe: 109,7/2,54 & 80,0/2,28; la dernière de ces valeurs est reprise par von Bonin (1937) sous la forme: 80,0/2,3, ainsi que par Starck (1962) sous le nom de T. glis. Moyenne spécifique: 105/2,55 (Stephan & Bauchot, 1965). Moyenne retenue: 105/2,55.

Tupaia glis. Tu.

Matériel Elevage, dont une bonne partie est redevable à MM. Hofer & Sprankel: 9 valeurs mâles: 121/3,42; 146/2,97; 148/3,01; 150/3,17; 150/3,40; 155/2,75; 165/2,93; 181/3,20 & 200/3,37. 3 valeurs femelles: 135/3,17; 143,3/3,13 & 151/3,10. Moyenne spécifique: 162/3,15 (Stephan, 1961); 160/3,15 (Bauchot, 1961 & 1963); 150/3,15 (Stephan & Bauchot, 1965).

Matériel Litt. : Starck (1962) : une valeur sans indication de sexe : 80 / 2,3; il s'agit certainement de T. javanica.

Moyenne retenue : 150 / 3,15.

Urogale everetti. Ue.

Matériel Exp. de Mindanao, grâce à l'obligeance de M. Jacobs : 2 valeurs mâles : 235 / 4,40 & 315 / 4,16. Moyenne : 275 / 4,28 (Stephan & Bauchot, 1965). Moyenne retenue : 275 / 4,28.

Cheirogaleus medius Cs.

Matériel Madagascar : 3 valeurs mâles : 81/3,23 (malade); 187/3,20 & 167/2,98. Moyenne : 177/3,14 (Stephan & Bauchot, 1965).

Moyenne retenue : 177/3,14.

Cheirogaleus major. Cm.

Matériel Madagascar: 3 valeurs mâles: 277/6,34; 400/6,61 & 465/8,21. Une valeur femelle: 490/6,98. Moyenne spécifique: 436/7,13 (Stephan & Bauchot, 1965).

Matériel Elevage, dû à l'obligeance de M. Petter : 2 valeurs mâles : 300 / 6,40 & 572 / 6,72.

Moyenne retenue: 450 / 6,8.

Microcebus murinus Mm.

Matériel Madagascar : 3 valeurs mâles : 46,8 / 1,87 ; 52,4 / 1,64 & 54,0 / 2,00. 5 valeurs femelles: 42,2/1,54; 42,2/1,83; 45,5/1,86; 69,5/1,72 & 98,3/1,70; ainsi que 2 poids somatiques femelles: 71,2 & 85,6. Il existe à la fois un dimorphisme sexuel et un dimorphisme géographique (Stephan & Bauchot, 1965); moyenne spécifique : 54,0 / 1,76.

Matériel Exp. de Madagascar grâce à l'obligeance de M. Malzy : 4 valeurs femelles : 29,8/1,68; 46,8/1,97; 70,4/1,73 & 101,3/1,96; ainsi que 4 poids

somatiques: 46,1; 46,8; 51,9 & 60,2.

Matériel Litt. : Ziehen (?) : un poids encéphalique : 2,40, repris par Warncke (1908) sous le nom de M. pusillus. Warncke (1908) : une valeur sans indication de sexe : 62,0 / 1,90, sous le nom de M. minimus ; valeur reprise par von Bonin, 1937 et par Starck, 1962. Waterlot (1920) : une valeur sans indication de sexe : 48 / 1,99 (sous le nom de M. minor).

Moyenne retenue : 54,0 / 1,78.

Hapalemur simus, Hs.

Matériel Madagascar: Une valeur femelle: 1300 / 9,53 (Stephan & Bauchot, 1965).

Valeur retenue : 1300 / 9.53.

Lepilemur ruficaudatus. Ls.

Matériel Madagascar: 2 valeurs mâles: 900/6,77 & 925/7,12. 4 valeurs femelles: 607/7,35; 850/8,23; 930/7,85 & 995/7,73; ainsi que 3 poids somatiques: 760, 865 & 1050. Moyenne spécifique: 915/7,60 (Stephan & Bauchot, 1965).

Moyenne retenue : 915 / 7,60.

Lemur fulvus. Lf.

Matériel Madagascar : 6 valeurs mâles : 975 / 20,26; 1200 / 23,85; 1260 / 22,64; 1385 / 23,85; 1390 / 21,98 & 1645 / 24,62. 2 poids somatiques femelles: 1680 & 1700. Moyenne: 1400 / 23,30 (Stephan & Bauchot, 1965).

Matériel Litt. : Spitzka (1903) : une valeur mâle : 1505 / 26,0, sous le nom de L. brunneus. Haug (1958): une valeur, sans indication de sexe: 1500/25; l'espèce n'est pas précisée, mais il s'agit vraisemblablement de L. fulvus.

Moyenne retenue : 1400 / 23,3.

Lemur (fulvus) albifrons. La.

Matériel Litt. : Warncke (1908) : une valeur sans indication de sexe : 1540 / 22,3, reprise par von Bonin, 1937 et par Stephan & Bauchot. 1965. Valeur retenue : 1540 / 22,3.

* Lemur rufiventer. Lr.

Matériel Litt. : Warncke (1908) : 2 valeurs sans indication de sexe : 1015 / 24,9 & 1790 / 28,3; reprises par von Bonin, 1937. Moyenne: 1400 / 26,6 (Stephan & Bauchot, 1965).

Moyenne retenue : 1400 / 26,6.

Lemur mongoz. Lz.

Matériel Madagascar : une valeur mâle : 900 / 17,66 (Stephan & Bauchot, 1965).

Matériel Litt.: Weber (1896): 2 valeurs femelles: 1268/21,1 & 2140/28,0. Warncke (1908): 3 valeurs sans indication de sexe: 1305/25,8; 1565/23,1 & 1808/23,2. Ariens Kappers (1928): un poids encéphalique: 23,5. Putnam (1928): un poids encéphalique: 21,14. Portmann (1962): 2 valeurs sans indication de sexe: 1000/13,5 & 1500/23,0.

Moyenne retenue : 1600 / 24,1.

Lemur catta Lc.

Matériel Litt.: Warncke (1908): une valeur sans indication de sexe: 2350/20,8. Hrdlicka (1925): une valeur femelle: 1246/23,35. Putnam (1928): un poids encéphalique: 20,82. Anthony (1938): une valeur sans indication de sexe: 1800/22,0. Crile & Quiring (1940): une valeur femelle: 1725/21,8. Hopf (1965): une valeur sans indication de sexe: 1.140/17,6. Moyenne spécifique: 1960/21,5 (Stephan & Bauchot, 1965).

Moyenne retenue : 1960 / 22,0.

Lemur macaco. Lm.

Matériel Litt.: Hrdlicka (1905 & 1925): 2 valeurs mâles: 1899/25,5 & 2170/21,8. Warncke (1908): 3 valeurs sans indication de sexe: 1290/24,5; 1940/22,0 & 2148,5/24,0. Putnam (1928): un poids encéphalique: 20,84. Moyenne spécifique: 1792,8/23,5 (von Bonin, 1937); 1790/23,5 (Stephan & Bauchot, 1965).

Moyenne retenue : 2040 / 23,5.

Lemur (= Varecia) variegatus Lv.

Matériel Madagascar : 2 valeurs mâles : 2250 / 31,46 (malade) & 3700 / 32,00.

Moyenne: 3700/31,7 (Stephan & Bauchot, 1965).

Matériel Litt.: Leuret & Gratiolet (1849): un poids encéphalique: 28,03. Weber (1896): 2 valeurs mâles: 2169,5/28,7 & 3411/33,0. Hrdlicka (1905): une valeur femelle: 1250/24,0; ainsi qu'un poids encéphalique femelle: 34,5. Hrdlicka (1925): une valeur mâle: 3062/31,3. 2 valeurs femelles: 2040/30,0 & 2720/32,0.

Moyenne retenue : 3000 / 31,5.

Avahi (laniger) occidentalis. Ao.

Matériel Madagascar: 3 valeurs mâles: 845/10,07; 855/9,34 & 860/9,59. Une valeur femelle: 875/9,66. Moyenne spécifique: 860/9,67 (Stephan & Bauchot, 1965).

Moyenne retenue: 860 / 9.67.

Avahi (laniger) laniger. Al.

Matériel Madagascar: une valeur mâle (juvénile): 245/9,36. Une valeur femelle: 1270/11,45 (Stephan & Bauchot, 1965).

Valeur retenue : 1270 / 11,45.

Propithecus verreauxi coquereli. Pv.

Matériel Madagascar : 2 valeurs mâles : 3540/27,03 & 3630/26,40. 3 valeurs femelles : 2750/27,80; 3200/26,85 & 3600/25,61. Il existe peutêtre un dimorphisme sexuel dans les poids somatiques; moyenne spécifique : 3480/26,70 (Stephan et Bauchot, 1965).

Matériel Litt. : Warncke (1908) : un poids encéphalique : 31,6 (P. verreauxi coronatus).

Moyenne retenue : 3480 / 26,7.

Indri indri. In.

Matériel Madagascar : une valeur mâle : 4600 / 33,65. Une valeur femelle : 6250 / 38,30. Le mâle étant manifestement un animal malade, la valeur adoptée est : 6250 / 38,30 (Stephan & Bauchot, 1965).

Valeur retenue : 6250 / 38,3.

Daubentonia madagascariensis. Dm.

Matériel Madagascar: une valeur femelle: 2800 / 45,15 (Stephan et Bauchot, 1965).

Matériel Litt.: Weber (1896): une valeur femelle: 1607/42,95. Ariens Kappers (1928) : un poids encéphalique : 34,6. Putnam (1928) : un poids encéphalique : 25,61.

Valeur retenue : 2800 / 45,15.

Loris tardigradus (= L. gracilis). Lg.

Matériel Elevage: 3 valeurs mâles: 195/6,27; 252/5,38 & 347/6,85. 2 valeurs sans indication de sexe : 300 / 4,99 & 320 / 6,64. Moyenne : 347/6,85 (Stephan et Bauchot, 1965).

Moyenne retenue: 322 / 6,6.

Nycticebus coucang. Nc.

Matériel ELEVAGE : dû à l'obligeance de MM. Sprankel et Hofer : une valeur mâle : 570 / 12,2. Une valeur femelle : 645 / 13,0 ; ainsi qu'un poids encéphalique femelle: 12,6. Moyenne spécifique: 600/12,5 (Stephan et Bauchot, 1965).

Matériel Litt. : Manouvrier (1888) : une valeur sans indication de sexe : 210 / 8,0. Weber (1896) : 2 valeurs mâles : 416 / 7,72 & 500 / 8,18. Dubois (1897 et 1898) : une valeur mâle : 500 / 8,18 (sous le nom de N. tardigradus). Ziehen (1903): 2 poids encéphaliques: 9,1 & 7,8. Spitzka (1903): une valeur måle: 612/12 (sous le nom de N. tardigradus); valeur reprise par Count, 1947. Warncke (1908): 3 valeurs sans indication de sexe: 335,5/5,5; 365/10,5 & 572/14,4; cette dernière valeur est reprise par von Bonin

Moyenne retenue: 600 / 12.5.

Perodicticus potto. Pe.

Matériel Congo: 4 valeurs mâles: 700/11,5; 750/14,4; 1200/14,3 & 1250 / 15,6. 3 valeurs femelles: 1000 / 13,2; 1200 / 13,5 & 1250 / 13,5; ainsi qu'un poids somatique : 1000, et 2 poids encéphaliques : 13,6 & 13,8.

Moyenne spécifique : 1150/14,0 (Stephan, 1961; Stephan & Bauchot, 1965).

Matériel Litt. : Weber (1896) : 3 valeurs sans indication de sexe : 710/9,30; 732/9,59 & 756/13,25. Warncke (1908) : une valeur sans indication de sexe : 538 / 10,9. Von Bonin (1937) : une valeur sans indication de sexe : 684 / 10,76. Kennard et Willner (1941) : 5 valeurs sans indication de sexe : 550/15; 700/10; 950/15; 1200/20 & 1250/20.

Moyenne retenue : 1150 / 14.0.

Galago demidovii. Gg.

Matériel Congo: 5 valeurs mâles: 36/2,50; 54/3,20; 82/4,0; 86/3,50 & 100/2,65; ainsi qu'un poids somatique mâle: 72. 5 valeurs femelles: 59 / 2,98; 76 / 3,40; 87 / 3,20; 92 / 3,50 & 102 / 3,25. Moyenne spécifique : 81 / 3,38 (Stephan, 1959 & 1961; Stephan et Bauchot, 1965); 81 / 3,25 (Bauchot, 1961 & 1963).

Matériel Litt. : Kennard et Willner (1941) : 2 valeurs sans indication de sexe : 95/4,8 & 155/3,7.

Moyenne retenue: 81 / 3.38.

Galago senegalensis. Ga.

Matériel Litt. : Warncke (1908) : 2 valeurs sans indication de sexe : 40 / 4,0 (neonatus) & 515 / 7,9 (sous le nom de G. galago, synonyme de G. senegalensis, mais il s'agit sans doute d'un jeune G. crassicaudatus). Crile & Quiring (1940) : une valeur femelle : 200/5,0, reprise par Stephan & Bauchot, 1965. Kanagasuntheram & Mahran (1960) : une valeur sans indication de sexe: 172/5,0; ainsi qu'un poids encéphalique: 4,4. Moyenne retenue: 186/4,8.

Galago crassicaudatus. Gc.

Matériel ELEVAGE: 4 valeurs mâles: 950/10,7 (Stephan & Bauchot, 1965); 540/10,83; 625/10,42 & 910/8,52; ainsi que 7 poids somatiques mâles: 490, 750, 750, 783, 800, 850 & 1080. Une valeur femelle: 630/9,77; ainsi qu'un poids somatique femelle: 1085.

Matériel Litt. : Warncke (1908) : une valeur sans indication de sexe : 515/7,9 (sous le nom de G. galago, synonyme de G. senegalensis, mais il

s'agit probablement d'un jeune G. crassicaudatus). Moyenne retenue : 850 / 10,3.

Tarsius syrichta. Ts.

Matériel Exp. de Mindanao, grâce à l'obligeance de M. Jacobs : 3 valeurs femelles : 78,3 / 3,22 ; 86,8 / 4,16 & 97,5 / 3,51 ; ainsi qu'un poids somatique : 98,6 et un poids encéphalique : 2,45. Moyenne : 87,5 / 3,63 (Stephan & Bauchot,

Moyenne retenue : 87,5 / 3,63.

Tarsius spectrum. Tm.

Matériel Litt. : Kennard et Willner (1941) : 2 valeurs sans indication de sexe: 173-112/4,0 & 225-168/5,3; les deux valeurs des poids somatiques correspondent, la première à l'animal d'élevage surnourri, la seconde à l'animal malade avant autopsie. Moyenne: 170/4,65 (Stephan & Bauchot, 1965). Moyenne retenue : 170 / 4,65.

Toutes ces données n'ont pas la même valeur; c'est pourquoi certaines, marquées d'un astérisque, ne sont pas utilisées pour le calcul du coefficient de régression; à partir de ce coefficient, toutefois, l'indice d'encéphalisation sera calculé pour chaque espèce puis discuté.

INDICES D'ENCEPHALISATION

A partir de la formule (1): P_a = b. P_a, Dubois a cherché à estimer a et b en utilisant des couples d'espèces sensées être situées au même niveau d'organisation cérébrale, et possédant des poids somatiques aussi différents que possible. En postulant en effet la valeur b identique chez les deux espèces, l'exposant a se calcule facilement par la formule :

$$a = \frac{\log. P_e 1 - \log. P_e 2}{\log. P_s 1 - \log. P_s 2}$$

La difficulté provient du fait que des espèces systématiquement très voisines (avec b également très voisins) ont généralement des poids somatiques et encéphaliques peu différents (et les variations individuelles sont alors de l'ordre de grandeur des variations inter-

(1) P_o = poids encéphalique; P_o = poids somatique.

spécifiques), tandis que des espèces très différentes par leurs poids somatiques et encéphaliques appartiennent souvent à des familles ou à des sous-familles distinctes, si bien qu'on ne peut affirmer qu'elles se situent au même niveau d'organisation cérébrale. Enfin, il n'est pas certain qu'il n'existe pas, entre deux espèces taxonomiquement voisines, une évolution cérébrale tendant à favoriser l'espèce de poids somatique le plus élevé, l'orthogenèse étant un processus très fréquent en évolution.

Au lieu d'utiliser des couples d'espèces, on peut travailler à partir de toutes les données disponibles au sein d'un Ordre ou d'une Famille, et chercher la pente de la droite de régression du nuage de points ainsi obtenu. On obtient alors une valeur non significative, car si le coefficient a est identique pour tous les groupes de Vertébrés, comme l'ont postulé Dubois et Lapicque, la méthode de régression ne fournit pas la pente des diverses droites parallèles les unes aux autres, mais une pente composite qui est fonction de la distribution des points (par exemple, fonction du fait qu'on a introduit beaucoup d'espèces primitives de petite taille, ou d'espèces primitives de grande taille).

Il n'existe donc pas de méthode automatique permettant de calculer cette pente mais une suite d'essais à partir desquels on peut extraire de l'ensemble des espèces étudiées celles qui répondent aux conditions suivantes :

- a) être connues par des poids somatiques et encéphaliques moyens sûrs;
- b) comporter entre elles une amplitude des poids somatiques et encéphaliques aussi large que possible (les erreurs y sont moins sensibles);
- c) enfin posséder un degré d'organisation cérébrale aussi voisin que possible, dans la mesure où ce degré d'organisation peut être estimé à partir de la biologie ou du comportement de ces espèces. On peut considérer comme plausible qu'un certain nombre d'adaptations écologiques (vie hypogée, vie aquatique, vie arboricole) ou éthologiques (rythme nycthéméral, régime alimentaire, comportement social) entraînent une modification de l'organisation cérébrale.

Pour déterminer cette pente avec la plus grande sécurité possible, nous avons été conduits à choisir un lot de référence répondant à ces trois conditions, et constitué en outre par les espèces qui,

au sein des Insectivores, sont les moins encéphalisées. Nous avons donné à ce lot le nom d'Insectivores de base; ce sont des animaux primitifs, sans adaptations marquées, dont les poids somatiques et encéphaliques sont connus avec une sécurité suffisante. L'amplitude des poids somatiques (5,3 à 860 g) et celle des poids encéphaliques (0,11 à 3,35 g) sont fort étendues. Ce lot est lui-même subdivisé en deux groupes plus proches taxonomiquement : le premier groupe comprend les Tenrecinae malgaches (4 espèces), le second les Soricidae terrestres et *Erinaceus* (6 espèces).

1. CALCUL DU COEFFICIENT DE RÉGRESSION

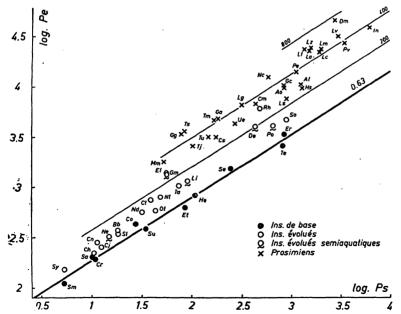
Le coefficient de régression correspond à la pente de la droite de régression en coordonnées logarithmiques. C'est l'exposant qu'il faut affecter au poids somatique pour obtenir une grandeur proportionnelle au poids encéphalique. Nous avons calculé ce coefficient a pour 9 lots d'espèces :

1) Les Tenrecinae malgaches; 2) les Soricidae terrestres et Erinaceus; 3) les Insectivores de base, résultant du groupement des deux lots précédents; 4) les Insectivores terrestres microptiques, c'est-à-dire toutes les espèces à l'exclusion: a) de celles qui sont adaptées à la vie semi-aquatique, b) des Macroscelididae macroptiques; 5) tous les Insectivores étudiés; 6) les Indridae malgaches — bien que leurs adaptations biologiques ne soient pas tout à fait équivalentes —; 7) les Prosimiens primitifs — Tupaiidae, Cheirogaleinae, Lèmurinae Lepilemurini —; 8) les Prosimiens primitifs, résultant du groupement des deux lots précédents; 9) enfin tous les Prosimiens étudiés. Les résultats sont donnés cidessous:

	Coefi	licients
Lot étudié	de corrélation	de régression
 Tenrecinae malgaches (Et, He, Se, Te) 	0,9836	0,613
2) Soricidae terrestres + Erinaceus (Sm, Sa, Cr, Co, Su, Er)	0,9956	0,658
3) Insectivores de base (Lots 1 + 2)	0,9942	0,630
4) Insectivores terrestres microptiques (22 espèces)	0,9795	0,625
5) Ensemble des Insectivores (29 espèces)	0,9638	0,680

	Coefficients			
Lot étudié	de corrélation	de régression		
6) Indridae malgaches (Ao, Al, Pv, In)	0,9964	0,724		
7) Prosimiens primitifs (Tj, Tu, Ue, Cs, Cm, Mm, Hs, Ls)	0,9892	0,535		
8) Prosimiens primitifs (Lots 6 + 7)	0,9891	0,639		
9) Ensemble des Prosimiens	0,9575	0,669		

Les coefficients de régression obtenus sont tous assez voisins de celui que donnent les Insectivores de base, avec une corrélation très étroite (r = 0,9942); on ne trouve de corrélations plus étroites que dans des lots taxonomiquement plus restreints. Le coefficient de régression que nous adoptons (a = 0,63) est supérieur à celui que Dubois, puis Lapicque ont indiqué comme valeur moyenne pour l'ensemble des Mammifères (0,56); nous ne prétendons pas que cette valeur est définitive; il se peut que l'introduction d'autres espèces vienne la modifier. Actuellement, c'est elle qui rend le mieux compte de l'évolution cérébrale de la lignée Insectivores-Primates au niveau de son premier chaînon Insectivores-Prosimiens (Graphique n° 1).



Graphique 1. — Relation poids encéphalique/poids somatique; coordonnées logarithmiques. Pente de la droite de régression : a = 0,63.

2. CALCUL DES INDICES D'ENCÉPHALISATION

Le coefficient a étant connu, l'indice d'encéphalisation de chaque espèce b se déduit facilement par la formule : b = P_e / P_s 0,68. L'indice b donne alors directement le poids encéphalique de l'espèce, quand son poids somatique est pris pour unité. Il est évident, mais sans doute utile de rappeler, que cette méthode allométrique a pour but, non d'améliorer la méthode des poids relatifs de Cuvier, comme semble le croire Kummer (1961), mais de s'affranchir du poids somatique, une des causes de variation du poids encéphalique. Plus l'indice d'encéphalisation est élevé, plus l'espèce est « encéphalisée », ce qui ne signifie pas qu'elle est obligatoirement plus « intelligente ». Ainsi, si l'on prend comme poids somatique commun la valeur 1000 g, Tenrec ecaudatus a un cerveau de 4 g; Galemys pyrenaicus un cerveau de 11 g; Lemur fulvus un cerveau de 26 g et Daubentonia madagascariensis un cerveau de 33 g. Ces valeurs absolues n'ayant pas grande signification en elles-mêmes, mieux vaut comparer les indices d'encéphalisation b de chaque espèce à un indice de référence. Nous avons choisi comme tel l'indice moyen de l'ensemble des Insectivores de base (T). L'indice d'encéphalisation indiqué dans les Tableaux nºs 1 et 2 correspond donc en fait à la valeur i = b / T %. Dans l'exemple ci-dessus, les quatre espèces citées ont les indices suivants : Te : 86 ; Gm : 240 ; Lf : 562 ; Dm: 704. Les indices d'encéphalisation varient de 80 (Crocidura giffardi) à 285 (Rhynchocyon stuhlmanni) pour les Insectivores, et de 240 (Lepilemur ruficaudatus) à 704 (Daubentonia madagascariensis) pour les Prosimiens. On peut immédiatement remarquer que les zones de variation des deux Ordres se chevauchent (et ce n'est pas Tupaia, dont on pourrait contester la place taxonomique, qui possède l'indice d'encéphalisation le plus faible au sein des Prosimiens).

3. L'encéphalisation au sein des diverses familles d'Insectivores

SOLENODONTIDAE.

Une seule espèce: Solenodon paradoxus. L'indice d'encéphalisation i = 147 situe cette espèce bien au-dessus des Insectivores de base. Ce résultat est fort inattendu, puisqu'on considère généralement les Solenodontidae comme les Insectivores actuels les plus

primitifs. Seule l'analyse quantitative de centres évolutifs comme le néocortex ou les noyaux thalamiques dorsaux permettra de situer cette espèce dans la lignée évolutive.

TENRECIDAE.

A) Sous-famille des Tenrecinae.

Quatre espèces, avec des indices d'encéphalisation très voisins: Et: 86; Te: 86; He: 99 et Se: 109. Setifer setosus possède un indice de néocorticalisation plus élevé que celui de Tenrec ecaudatus (Bauchot & Stephan, 1961); le néocortex montre donc une évolution quantitative au sein même de cette sous-famille. La place d'Echinops telfairi surprend quand on connaît sa parenté systématique, morphologique et biologique avec Setifer setosus. Mais l'examen du plan sagittal médian d'Echinops montre un corps calleux presque inexistant, et confirme donc l'état primitif de cette espèce; son indice de néocorticalisation (i = 58) en fait le Mammifère actuel dont le néocortex est le moins développé.

B) Sous-famille des Oryzorictinae.

Cinq espèces, dont les indices d'encéphalisation vont de 123 (Oryzorictes talpoides) à 175 (Microgale cowani); mais il est vraisemblable que cette dernière espèce n'est présente dans notre matériel que par un individu juvénile (l'allométrie de croissance cérébrale étant négative, les jeunes ont un indice d'encéphalisation supérieur aux adultes). Si on élimine cette espèce, les valeurs sont dès lors fort groupées, avec Nesogale (144 & 155) et Limnogale mergulus (154). Les Oryzorictinae se situent bien au-dessus des Tenrecinae, en dehors de la zone des Insectivores de base. Dans cette sous-famille, la place de Limnogale, adapté à la vie semi-aquatique, semble aberrante, car l'espèce ne manifeste pas, comme c'est généralement la règle, un indice d'encéphalisation supérieur à celui des espèces terrestres taxonomiquement voisines. Il est vrai que nous n'avons, pour cette espèce difficile à capturer, que des valeurs rares et peu sûres. De nouvelles captures permettront peutêtre de préciser son statut.

C) Sous-famille des Potamogalinae.

On fait parfois de cette sous-famille la famille des Potamogalidae. Nous n'en possédons qu'une espèce (P. velox) dont l'indice i = 159 se situe à la limite supérieure de la zone occupée par les Oryzorictinae. Limnogale et Potamogale, tous deux adaptés à la chasse en milieu aquatique, semblent avoir un degré d'organisation cérébrale très voisin.

ERINACEIDAE.

Une seule espèce dans notre matériel: Erinaceus europaeus, que son indice i = 110 situe un peu au-dessus du niveau des Tenrecinae, dont elle semble avoir la morphologie et les adaptations biologiques.

SORICIDAE.

A) Sous-famille des Soricinae.

Quatre espèces (Sorex minutus et S. araneus, Blarina brevicaudata et Neomys fodiens) dont les indices sont compris entre Sm: 89 et Bb: 136. L'espèce semi-aquatique (N. fodiens) a un indice d'encéphalisation i = 133 qui la situe au-dessus des Soricinae terrestres européens (89 & 107), mais au niveau de la Musaraigne américaine (dont les valeurs, toutefois, sont douteuses).

B) Sous-famille des Crocidurinae.

Neuf espèces (2 Sylvisorex, Suncus murinus et 6 Crocidura) dont les indices d'encéphalisation vont de 80 (C. giffardi, connue par une seule valeur de Waterlot) à 139 (C. niobe, également connue par une seule valeur). Si nous faisons abstraction de ces deux extrêmes, les genres se situent ainsi : Suncus : 93; Crocidura : 97 à 125; Sylvisorex : 122 & 125. La sous-famille est donc relativement homogène, avec des indices d'encéphalisation légèrement plus élevés chez les espèces de poids somatique plus grand. Il est dommage qu'on ne puisse tenir pour sûre la valeur de C. giffardi, intéressante par son gigantisme.

TALPIDAE.

Quatre espèces, réparties en trois sous-familles. Talpa europaea (Talpinae) est une espèce terrestre endogée à indice d'encéphalisation moyen au sein des Insectivores (i = 154), mais nettement audessus de la zone de variation des Insectivores de base. Les Desmaninae sont représentés par Desmana moschata (i = 200) et Galemys pyrenaicus (i = 240), tous deux également microptiques

mais adaptés à la vie semi-aquatique. Leurs indices sont voisins et nettement supérieurs à ceux de Talpa. Les Scalopinae sont représentés par Scalopus aquaticus, qui n'a pas, malgré son nom, de mœurs aquatiques. Son indice i = 264, calculé à partir d'un seul individu probablement juvénile, ne peut être pris en considération. Les Talpidae adaptés à la vie semi-aquatique sont peu éloignés de la limite supérieure d'encéphalisation de l'Ordre des Insectivores.

CHRYSOCHLORIDAE.

Deux espèces, appartenant à deux genres distincts (Chrysochloris et Chlorotalpa = Amblysomus). Chrysochloris n'étant connue que par un seul individu ayant subi une longue captivité avant de nous parvenir, son indice n'a pas grande signification. Avec un indice d'encéphalisation i = 168, Chlorotalpa se situe légèrement audessus de Talpa. Les systématiciens rangent volontiers les Taupes dorées dans un Sous-ordre spécial des Insectivores; l'étude des structures cérébrales ou diencéphaliques montre d'ailleurs que cette opinion est justifiée (Bauchot, 1963); mais ce Sous-ordre, s'il est spécialisé, ne peut en aucun cas être considéré comme primitif; nous renvoyons, pour la discussion de ce problème, à la note que nous lui avons consacrée (Stephan & Bauchot, 1960).

MACROSCELIDIDAE.

Deux espèces, appartenant aux deux Sous-familles que compte cette Famille. Elephantulus fuscipes (Macroscelidinae) avec un indice i = 241, et Rhynchocyon stuhlmanni (Rhynchocyoninae) avec un indice i = 285, se situent à la limite supérieure du degré d'organisation cérébrale des Insectivores. Des caractères anatomiques semblent indiquer que Rhynchocyon est plus évolué que Elephantulus (Rhynchocyon n'a que 4 doigts aux membres antérieurs; Elephantulus, 5; de même, Rhynchocyon n'a qu'une incisive supérieure, Elephantulus, 3). En effet, non seulement l'indice d'encéphalisation est supérieur chez Rhynchocyon (285 pour 241), mais l'indice de néocorticalisation (463 pour 370) et l'indice thalamique dorsal (367 pour 293; Bauchot, 1965). On aurait pourtant pu, a priori, considérer le couple Elephantulus-Rhynchocyon comme convenant parfaitement au calcul du coefficient de Dubois (qui serait alors a = 0,71). Cet exemple montre combien la méthode des couples peut conduire à des résultats erronés.

· 180 MAMMALIA

4) L'ENCÉPHALISATION AU SEIN DES DIVERSES FAMILLES DE PROSIMIENS

TUPAIIDAE.

Trois espèces, appartenant à la même sous-famille des Tupaiinae. Les indices d'encéphalisation vont de 287 (Urogale everetti) à 315 (Tupaia javanica) et sont donc très proches. Les Tupaiidae se situent au-dessus de la zone des Insectivores, mais au voisinage immédiat des Macroscelididae. La constitution d'un Sous-ordre spécial, celui des Menotyphla, groupant Macroscelididae et Tupaiidae, serait donc à cet égard concevable, si les structures cérébrales ne fournissaient des arguments contraires. Le hiatus se situe, d'une façon générale, non entre Insectivores et Macroscelididae (sauf en ce qui concerne la macroptie), mais entre Macroscelididae et Tupaiidae (centres optiques compris; Bauchot, 1963). La prétendue similitude morphologique des animaux de ces deux familles, ou l'aspect soricoide des Tupaia ne peuvent être invoqués sérieusement pour continuer à ranger les Tupaiidae dans les Insectivores.

LEMURIDAE.

A) Sous-famille des Cheirogaleinae.

Trois espèces: Microcebus murinus, assez polymorphe, et deux Cheirogaleus. Les indices d'encéphalisation vont de 279 (C. medius) à 336 (C. major), M. murinus ayant un indice relativement élevé. Ces indices situent les Cheirogaleinae au niveau des Tupaiidae, mais, fait étonnant, ne constituent pas le niveau inférieur des Prosimiens non contestés. A voir le cerveau lissencéphale de ces espèces, et la faible taille de Microcebus (le « Rat des Forêts » des Malgaches), tenue pour fort primitive, on s'attendait à trouver en elles le niveau d'évolution cérébrale le plus faible. Il n'en est rien.

B) Sous-famille des Lemurinae, Tribu des Lepilemurini.

Nous avons introduit cette Tribu en 1965, pour rendre compte du fait qu'à l'intérieur de la Sous-famille des Lemurinae, le genre Lemur (et le genre Varecia) se distinguent très nettement des genres Hapalemur et Lepilemur. Les indices d'encéphalisation des Lepilemurini sont très voisins (L. ruficaudatus: 240; H. simus: 241) et très faibles. Ces animaux se situent donc, par leur niveau

d'encéphalisation, bien au-dessous des Cheirogaleinae ou des Tupaiinae, au voisinage des Macroscelididae et des Talpidae semiaquatiques.

C) Sous-famille des Lemurinae, Tribu des Lemurini.

Sept espèces du genre Lemur (dont L. (= Varecia) variegatus) dont les indices d'encéphalisation vont de 429 (L. catta) à 642 (L. rufiventer). Ces deux valeurs limites proviennent de données tirées de la littérature; notre propre matériel fournit des valeurs plus proches: L. fulvus: 562; L. mongoz: 534; L. variegatus: 470. On voit immédiatement qu'à poids somatique égal, les Lemurini ont un encéphale deux fois plus gros que celui des Lepilemurini, comme le montre d'ailleurs immédiatement la comparaison des deux valeurs suivantes: Hapalemur simus: 1300 / 9,53; Lemur fulvus: 1400 / 23,3. Les Lemurini représentent par leur degré d'encéphalisation, le niveau Prosimien moyen.

INDRIDAE.

Quatre espèces dont les indices d'encéphalisation sont assez groupés : Avahi l. laniger : 294 ; A. l. occidentalis : 317 ; Indri indri : 360 et Propithecus verreauxi : 364. Ces valeurs situent les Indridae au-dessus des Lepilemurini, des Cheirogaleinae et des Tupaiidae, mais bien au-dessous des Lemurini. Ce résultat ne laisse pas d'étonner, si l'on considère que les Indridae montrent des spécialisations anatomiques traduisant plutôt une évolution supérieure à celle de Lemur (pouce postérieur opposable ; une seule paire de mamelles, port bipède, denture réduite). Mais le cerveau des Indridae ne montre pas pour autant de caractères évolués par rapport à celui de Lemur. L'analyse des centres fortement évolutifs, comme le néocortex, ou les noyaux thalamiques dorsaux, permettra peut-être de résoudre ce problème.

DAUBENTONIIDAE.

Une seule espèce : Daubentonia madagascariensis, que son indice d'encéphalisation (i = 704) situe bien au-dessus des autres Prosimiens. Cette valeur ne peut être tenue pour aberrante; elle avait été signalée par divers auteurs, comme Ariens Kappers (1928) ou Dubois (1930) qui insistent l'un et l'autre sur le fait que cette espèce a un indice d'encéphalisation double de celui de Lemur.

L'encéphale de Daubentonia ne montre apparemment de caractères ni spécialement primitifs (sinon la macrosmie), ni spécialement évolués; l'indice de néocorticalisation (i = 3265) situe également cette espèce bien au-dessus des autres Prosimiens (Tupaia: 877; Microcebus: 1250; Propithecus: 1733; L. fulvus: 2798).

LORISIDAE.

Trois espèces, dont les indices d'encéphalisation vont de 383 (Perodicticus potto) à 515 (Nycticebus coucang). Doués de mœurs apparemment voisines, rien ne permet d'expliquer la place primitive du Potto, ou la place évoluée du Coucang. La famille toute entière se situe au-dessous du niveau des Lemurini.

GALAGIDAE.

Trois espèces du genre Galago, dont les indices d'encéphalisation varient de 341 (G. crassicaudatus) à 492 (G. demidovi). Le degré d'encéphalisation des Galagidae est donc voisin de celui des Lorisidae.

TARSIIDAE.

La présence des Tarsiidae dans cette étude ne préjuge en rien de la position systématique de cette famille. On en fait généralement un Sous-ordre distinct, au même titre que les Prosimiens et les Simiens. Il est intéressant de comparer le degré d'encéphalisation de Tarsius, animal considéré comme intermédiaire entre les Prosimiens et les Singes, à celui des Prosimiens et à celui des Singes les plus primitifs. Deux espèces du genre Tarsius, dont les indices (423 et 503) sont voisins de ceux de Lemur, des Lorisidae et des Galagidae. Tarsius ne possède donc pas un degré d'encéphalisation supérieur à celui des Prosimiens. Par contre, il se situe bien au-dessous des Simiens Catarrhiniens les moins encéphalisés, les Callithricidae, dont les indices d'encéphalisation ne sont jamais inférieurs à 600 (Stephan & Bauchot, 1965). Il semble donc logique de considérer les Prosimiens comme un groupe hétérogène formé de quatre unités systématiques équivalentes : Tupaiiformes, Lémuriformes, Lorisiformes et Tarsiiformes. Le seul chevauchement existant dans les indices d'encéphalisation se situe entre Daubentonia (Lémuriforme, i = 704) et les Simiens les plus primitifs.

DISCUSSION

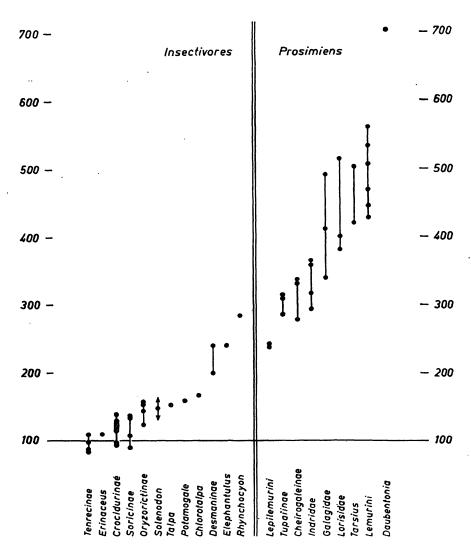
On peut résumer l'étude précédente en classant les diverses familles, sous-familles, tribus ou genres d'après leur indice moyen le plus vraisemblable. On obtient alors :

Tenrecinae (95) — Erinaceus (110) — Crocidurinae (112) — Soricinae (116) — Oryzorictinae (144) — Solenodon (147) — Talpa (154) — Potamogale (159) — Chlorotalpa (168) — Desmaninae (220) — Lepilemurini (240) — Elephantulus (241) — Rhynchocyon (285) — Tupaiinae (304) — Cheirogaleinae (316) — Indridae (334) — Galagidae (415) — Lorisidae (433) — Tarsius (463) — Lemurini (513) — Daubentonia (704)

Le Graphique n° 2 rend compte de ce classement; les diverses unités taxonomiques y sont représentées en fonction des données actuelles. Il est évidemment indispensable de chercher des explications à un tel classement, de trouver les causes pour lesquelles les diverses espèces se situent, non sur une seule et même droite, mais sur des droites parallèles d'autant plus « élevées » (c'est-à-dire dont l'ordonnée à l'origine est d'autant plus grande) que le groupe taxonomique est tenu pour plus « évolué ».

Les variations dues aux différences dans les poids somatiques ayant été éliminées, les indices d'encéphalisation diffèrent d'une espèce à l'autre en fonction de deux processus :

- a) Un processus de complication sans cesse croissante des centres nerveux supérieurs, tel que le cerveau tire du même lot d'informations venant du milieu extérieur une connaissance plus approfondie de ce milieu et réagit aux modifications survenant dans ce milieu par une réponse de mieux en mieux appropriée. C'est un processus d'évolution normale du système nerveux central que Starck (1965) a récemment appelé « Néencéphalisation ».
- b) Des processus de développement ou de réduction de certains centres sensoriels ou moteurs liés à des adaptations particulières de l'espèce à un certain mode de vie. Ces processus n'entrent pas dans le schéma d'évolution normale du cerveau, mais peuvent en modifier les manifestations. Ce sont des processus de « Spécialisation ».



Graphique 2. — Indices d'encéphalisation. Les diverses unités taxonomiques sont rangées par indice d'encéphalisation moyen croissant. Chaque point figure une espèce distincte. Pour Solenodon, et par suite de l'imprécision entourant la valeur du poids somatique, l'intervalle de variation de l'indice d'encéphalisation a été également figuré.

1) La néencéphalisation

On en trouve la manifestation dans le fait qu'Insectivores, Prosimiens et Simiens se situent, par leurs indices d'encéphalisation, dans des zones parallèles de plus en plus élevées. Ces zones sont assez tranchées, car il est évident que le processus de centralisation du système nerveux central joue, dans le phylum Insectivores-Primates plus que dans tout autre, un rôle important.

Le néocortex est le centre nerveux le plus important à cet égard et justifie qu'on prenne en considération un indice de « néocorticalisation ». D'autres centres nerveux, d'ailleurs liés au néocortex, évoluent également en fonction de cette néencéphalisation. Il s'agit par exemple des hémisphères cérébelleux ou des noyaux thalamiques dorsaux (Bauchot, 1965).

Il serait toutefois aventureux de considérer que cette néencéphalisation puisse rendre compte de l'étagement des diverses familles ou sous-familles à l'intérieur d'un Ordre. A ce niveau, il est probable que le processus de néencéphalisation n'a pas, sur les indices d'encéphalisation, d'influences supérieures à celles de diverses adaptations biologiques ou écologiques.

En outre, il ne faut pas voir dans la dualité néencéphalisationspécialisation une opposition absolue. L'adaptation à la vie arboricole, par exemple, nulle chez les Insectivores, présente chez tous les Prosimiens, ne peut, dans notre matériel, être rattachée à l'une ou l'autre rubrique. Il se peut qu'en fait cette adaptation, si importante chez les Primates, soit une spécialisation qui se soit révélée évolutivement fort importante, par les développements néencéphaliques qu'elle entraîne. La solution d'un tel problème ne peut être envisagée qu'à la suite d'une analyse quantitative détaillée des divers centres nerveux composant l'encéphale.

2) LES SPÉCIALISATIONS

a) La vie semi-aquatique.

Nous avons évoqué l'influence de l'adaptation à la vie semiaquatique dès 1959, en étudiant l'encéphale du Desman des Pyrénées. Le Desman russe fournit des résultats concordants : les Talpidae aquatiques ont un indice d'encéphalisation (200 & 240) nettement supérieur à celui des Talpidae terrestres (Talpa : 154). Le phénomène est encore net, mais moins accentué avec Neomys. Son indice (i = 133) est supérieur à celui des Soricinae terrestres européens (89 & 107). Toutefois, la Musaraigne américaine (Blarina), dans la mesure où les valeurs qui la caractérisent sont sûres, 186 mammalia

possède un indice d'encéphalisation voisin de celui de Neomys sans mener pour autant une vie semi-aquatique. Un problème analogue se pose avec Potamogale et Limnogale. Leurs indices, 159 & 154, les situent bien au-dessus des Tenrecinae, mais certains Oryzorictinae terrestres (Nesogale talazaci) atteignent un indice d'encéphalisation comparable. Si l'on admet que les deux espèces semi-aquatiques proviennent d'Oryzorictinae, il semble que le gain fourni par cette adaptation soit ici peu important. En fait, l'explication de cette incohérence apparente réside sans doute dans le fait que les espèces semi-aquatiques ont à la fois des centres néocorticaux (Néencéphale) très développés et des centres olfactifs réduits ; ceci compensant cela, le poids encéphalique, dans ce cas particulier, ne rend qu'imparfaitement compte des modifications cérébrales, comme le montre le tableau ci-dessous :

	Nesogale	Potamogale		
Néocortex	162	229	368	
Bulbe olfactif	154	58	28	

A côté de Nesogale macrosmatique, les espèces semi-aquatiques montrent à la fois l'accroissement des centres encéphaliques supérieurs, et une tendance déjà nette à la microsmie (réduction des centres de la sphère olfactive).

b) La vie hypogée.

Deux familles sont spécialement adaptées à la vie hypogée : Talpidae et Chrysochloridae. Parmi les Tenrecidae, Oryzorictes talpoides montre certains caractères de convergence avec les Taupes, mais ne mène pas une vraie vie hypogée comme le font Taupes et Taupes dorées. Bien que l'adaptation à la vie souterraine entraîne chez les Talpidae et les Chrysochloridae des modifications anatomiques fort différentes (membre antérieur, crâne et cerveau, cf. Spatz & Stephan, 1961), les indices d'encéphalisation (Talpa: 154; Chlorotalpa: 168) sont voisins et situent ces familles audessus des Insectivores de base. Le cas de Scalopus aquaticus (i = 264) ne peut être pris en considération à cause de l'insécurité qui entoure les données qui la concernent. D'après ses mensurations (longueur du corps notamment), il est clair que l'animal adulte pèse environ le double de l'individu étudié. Avec un tel poids somatique, on obtiendrait un indice d'encéphalisation comparable à celui de Talpa.

c) Le rythme nycthéméral.

Tant parmi les Insectivores que parmi les Lémuriens, certaines espèces sont nocturnes, d'autres diurnes. Les seuls Insectivores diurnes sont les Macroscelididae, qui sont aussi macroptiques, et dont les indices d'encéphalisation se situent à la limite supérieure de la zone de variation des Insectivores. Il existe donc apparemment un parallélisme entre l'adaptation à la vie diurne et une meilleure encéphalisation. Parmi les Prosimiens peu encéphalisés, seuls les Tupaiidae sont diurnes; ils constituent donc à cet égard un groupe de Prosimiens primitif. Les autres groupes taxonomiques peu encéphalisés sont tous franchement nocturnes ou crépusculaires (Petter, 1962) : Lepilemurini et Cheirogaleinae sont invisibles avant le coucher du soleil. Parmi les Indridae, on peut aisément distinguer Avahi, franchement nocturne, Indri et Propithecus diurnes. Or, les indices d'encéphalisation montrent là encore une évolution parallèle : 294 & 317 pour les Avahi nocturnes, 360 & 364 pour les espèces diurnes.

Parmi les Lémuriformes, les Lemurini (genres Lemur et Varecia) sont tous diurnes ou crépusculaires, tout en cessant l'essentiel de leur activité au moment le plus chaud de la journée; leurs indices d'encéphalisation sont élevés, mais il ne semble pas qu'on puisse attribuer les différences spécifiques à des niveaux différents d'adaptation à l'activité diurne. On peut noter toutefois que l'espèce la plus crépusculaire, L. variegatus, possède un des indices les plus bas du genre (i = 470). Les Daubentoniidae sont tout à fait nocturnes. Il faut donc chercher ailleurs que dans le rythme nycthéméral la raison de leur haut degré d'encéphalisation. Les Lorisiformes et les Tarsiiformes sont tous nocturnes ou crépusculaires; on ne peut donc tirer argument de leurs adaptations.

Au total, il semble qu'on puisse mettre sans difficulté en parallèle, à l'intérieur d'un groupe taxonomique donné, l'activité diurne ou nocturne et l'indice d'encéphalisation, ce dernier étant généralement plus élevé chez les espèces à activité diurne. D'un groupe taxonomique à l'autre toutefois, le rythme nycthéméral n'est pas plus important que n'importe quelle autre adaptation, et l'on n'en peut tirer nulle conclusion.

d) Le régime alimentaire.

Nous limiterons l'étude de son influence possible aux Prosi-

miens. Chez les Insectivores en effet le régime alimentaire de chaque espèce est fort varié, et ses particularités sont souvent fonction du mode de vie (espèces hypogées et semi-aquatiques, par exemple) que nous avons déjà analysé. Chez les Prosimiens (Petter, 1962), les Lemuridae sont à la fois herbivores et frugivores, les Indridae plus strictement végétariens (mangeurs de feuilles et d'écorces), les Lorisidae sont insectivores et frugivores, les Galagidae omnivores, les Tarsiidae pratiquement carnivores, ajoutant aux Insectes dont ils font leur proie Grenouilles et Lézards. Les Daubentoniidae enfin se nourrissent d'Insectes xylophages (et éventuellement de fruits ou du lait des Noix de coco), grâce à la particularité anatomique de leur troisième doigt, long et fin, qu'ils introduisent sous les écorces pour en déloger les Insectes, ou qu'ils plongent dans la Noix perforée pour en sucer le lait.

Il est clair qu'il existe un certain parallélisme entre les difficultés imposées par le régime alimentaire et le degré d'encéphalisation. Les espèces végétariennes, mangeuses de feuilles et d'écorces présentes toute l'année, ont peu de problèmes à résoudre pour la satisfaction de leurs besoins alimentaires; les Indridae, qui ont ce régime, sont peu encéphalisés, malgré des spécialisations anatomiques (comme le port bipède possible à terre, par exemple). Les autres Prosimiens sont à la fois frugivores (la saison des fruits est assez étalée sous les Tropiques) et insectivores ou omnivores; un tel régime pose davantage de problèmes à l'animal, bien qu'on ne sache pas toujours si l'insectivore cherche vraiment ses proies ou se contente de se nourrir de celles qu'il rencontre. La recherche des Insectes xylophages constitue évidemment l'adaptation la plus spécialisée; il est probable (et nous chercherons à le vérifier) que les centres encéphaliques du Aye-aye liés à l'audition (détection des proies cachées sous les écorces) sont particulièrement développés. Nous ne sommes pas encore en mesure d'affirmer que cette adaptation alimentaire rend compte à elle seule du degré d'encéphalisation de Daubentonia; il ne faut voir ici qu'une hypothèse à vérifier. Tarsius enfin montre également un régime alimentaire fort spécialisé dans la recherche des proies : nocturnes et solitaires, ils bondissent de fort loin sur les Insectes ou les Lézards; une telle adaptation suppose une audition et une vision fort développées, mais sans doute aussi une réduction sensible de l'olfaction; ces hypothèses, si elles sont vérifiées, expliqueront pourquoi les Tarsiers possèdent un indice d'encéphalisation relativement peu élevé quand on les compare aux autres Prosimiens.

e) Le comportement social.

Il est logique de considérer que la vie en société traduit, chez les Mammifères tout au moins, un niveau d'évolution cérébrale supérieur à celui atteint par l'animal solitaire. Chez les Insectivores, la vie solitaire semble la règle (on ne rencontre guère que le groupe constitué par la mère et les jeunes). Chez les Prosimiens (Petter, 1962), on observe un parallélisme marqué entre la vie solitaire et les activités nocturnes. Daubentonia, Lepilemur et les Cheirogaleinae sont solitaires. L'ébauche de groupe social apparaît avec la famille (couple de parents et jeunes) qu'on rencontre chez les Indridae, Hapalemur et L. variegatus. Enfin, le groupe social constitué est le fait des espèces du genre Lemur ss. str.

On peut observer de même un parallélisme entre vie sociale et régime alimentaire; les Prosimiens insectivores sont tous solitaires (Cheirogaleinae, *Daubentonia*, Lorisiformes et Tarsiiformes), alors que les Prosimiens frugivores et surtout herbivores montrent un début de comportement social.

Il est difficile de déterminer l'influence exacte de la vie en société sur l'indice d'encéphalisation : elle joue pratiquement dans le même sens que le rythme nycthéméral, les espèces sociales étant toutes diurnes, mais souvent dans un sens opposé au régime alimentaire, les espèces aux régimes alimentaires très spécialisés dans la recherche de leurs proies étant presque toujours solitaires (Daubentonia, Tarsius).

Il existe probablement d'autres causes aux modifications cérébrales à l'intérieur d'un groupe systématiquement homogène. Nous n'avons cité que celles qui semblent les plus évidentes. Les analyses quantitatives plus détaillées actuellement en cours permettront peut-être, d'une part de confirmer et de hiérarchiser les influences que nous avons passées en revue, d'autre part d'en découvrir de nouvelles.

RESUME

Nous avons réuni les poids somatiques et encéphaliques de 33 espèces d'Insectivores et de 28 espèces de Prosimiens, à partir de matériel personnel, et éventuellement de données numériques empruntées à d'autres auteurs. La méthode allométrique de régression nous a permis de déterminer, pour chaque espèce, un poids encéphalique moyen calculé pour l'unité de poids somatique (indice d'encéphalisation). Si l'on prend, pour les Insectivores les

plus primitifs et les moins spécialisés (Insectivores de base), 100 comme valeur moyenne d'indice d'encéphalisation, les diverses familles, sous-familles, tribus ou genres d'Insectivores et de Lémuriens se situent dans l'ordre suivant :

Tenrecinae (95) — Erinaceus (110) — Crocidurinae (112) — Soricinae: (116) — Oryzorictinae (144) — Solenodon (147) — Talpa (154) — Potamogale (159) — Chlorotalpa (168) — Desmaninae (220) — Lepilemurini (240) — Elephantulus (241) — Rhynchocyon (285) — Tupaiinae (304) — Cheiroganeinae (316) — Indridae (334) — Galagidae (415) — Lorisidae (433) — Tarsius (463) — Lemurini (513) — Daubentonia (704).

L'augmentation des indices d'encéphalisation, que l'on peut constater cidessus, résulte d'une part du développement et de l'accroissement des centres encéphaliques supérieurs (néencéphalisation), d'autre part des spécialisations cérébrales liées à diverses adaptations biologiques : vie arboricole, vie semiaquatique (recherche de la nourriture en milieu aquatique), vie hypogée, rythme nycthéméral, régime alimentaire et comportement social. Une analyse détaillée des divers centres encéphaliques permettra sans doute d'apporter à cette étude préliminaire d'utiles précisions.

ZUSAMMENFASSUNG

Diese Studie basiert auf Hirn- und Körpergewichten von 33 Insektivorenarten und 28 Halbaffenarten. Die Mehrzahl der Werte stammt von persönlichem Material, ein Teil wurde der Literatur entnommen. Unter Verwendung der allometrischen Methode wurden die durchschnittlichen Hirngewichte der « progressiven » Insektivoren und der Halbaffen auf jene der « basalen » Insektivoren gleicher Körpergrosse (Gewicht) bezogen. Wenn man für die primitivsten und nicht spezialisierten Insektivoren den Wert 100 als Bezugsbasis einsetzt, gehen die Encephalisationswerte von 95 (Tenrecinae) bis zu 704 (Daubentonia) und die verschiedenen Familien, Unterfamilien, Tribus oder Gattungen sind wie folgt einzuordnen:

Tenrecinae (95) — Erinaccus (110) — Crocidurinae (112) — Soricinae (116) — Orversitienes (144) — Solendon (147) — Talpa (151) — Pata

Tenrecinae (95) — Erinaceus (110) — Crocidurinae (112) — Soricinae (116) — Oryzorictinae (144) — Solenodon (147) — Talpa (154) — Potamogale (159) — Chlorotalpa (168) — Desmaninae (220) — Lepilemurini (240) — Elephantulus (241) — Rhynchocyon (285) — Tupaiinae (304) — Cheirogaleinae (316) — Indridae (334) — Galagidae (415) — Lorisidae (433) — Tarsius (463) — Lemurini (513) — Daubentonia (704).

Die Zunahme der Hirngrösse, die in diesen Vergleichswerten zum Ausdruck kommt, kann einmal auf die Entwicklung und Vergrösserung höherer zentralnervösen Zentren und zum anderen auf verschiedene Anpassungen und den damit verbundenen Spezialisationen zurückzuführen sein. Solche können sein: Anpassung an das Baumleben, an die Nahrungssuche im Wasser (semiaquatile Lebensweise), an das Graben und Wühlen, an Tag-bzw. Nachtaktivität, an spezielle Ernährung und an soziale Gruppierungen. Einige der gefundenen grössenunterschiede zwischen den Gehirnen sind sicherlich auf solche Anpassungen zurückzuführen. Weiteren Aufschluss hierüber erwarten wir aus einer mehr detaillierten Analyse der Hirnzusammensetzung.

SUMMARY

We have collected the brain and body weights of 33 species of Insectivore and 28 species of Prosimians. The values are taken from personal material, eventually in the litterature. The allometric regression method allow us to determine, for each species, an average brain weight calculated for the body weight unit (index of encephalization). If 100 is taken as a basis for the most primitive and less specialized Insectivore (Basal Insectivore), the different families, underfamilies, tribues and genera of Insectivore and Prosimians rank in the following order:

Tenrecinae (95) — Erinaceus (110) — Crocidurinae (112) — Soricinae (116) — Oryzorictinae (144) — Solenodon (147) — Talpa (154) — Potamogale (159) — Chlorotalpa (168) — Desmaninae (220) — Lepilemurini (240) — Elephantulus (241) — Rhynchocyon (285) — Tupaiinae (304) — Cheirogaleinae (316) — Indridae (334) — Galagidae (415) — Lorisidae (433) — Tarsius (463) — Lemurini (513) — Daubentonia (704).

The increase of the index of encephalization, which is signaled above, result, on the one hand from the increase of the higher brain centres (neencephalization), and on the other from brain specializations linked with different biological adaptations: arborial life, semi-aquatic life (food research in water), hypogeal life, day or night activity, diet and social behaviour. A more detailed analysis of the different brain centres will allow us surely to bring to this preliminary study more accurate information.

TABLEAU 1
Indices d'encéphalisation. Insectivores

	Espèce	Po soma	ids tique	Po encéph	oids	Indice
	254555	valeur	log.	valeur	log.	•
So	Solenodon paradoxus	900	2,954	4,67	0,669	147
Te	Tenrec ecaudatus	832	2,920	2,57	0,410	86
Se	Setifer setosus	248	2,394	1,51	0,179	109
He	Hemicentetes semispinosus	110	2,041	0,83	0,919 - 1	99
Et	Echinops telfairi	87,5	1,942	0,62	0,792 - 1	86
Ot	Oryzorictes talpoides	44,2	1,645	0,58	0,763 - 1	123
Mc	Microgale cowani	15,2	1,182	0,42	0,623 - 1	175
Nd	Nesogale dobsoni	32,6	1,513	0,56	0,748 - 1	144
Nt	Nesogale talazaci	50,4	1,702	0,79	0,898 - 1	155
Li	Limnogale mergulus	92	1,964	1,15	0,061	154
Po	Potamogale velox	660	2,820	4,10	0,613	159
Er	Erinaceus europaeus	860	2,935	3,35	0,525	110
Sm	Sorex minutus	5,3	0,724	0,11	0,041 - 1	89
Sa	Sorex araneus	10,3	1,013	0,20	0,301 - 1	107
Bb	Blarina brevicaudata	18,5	1,267	0,37	0,568 - 1	136
Ne	Neomys fodiens	15,2	1,182	0,32	0,505 - 1	133
Sy	Sylvisorex megalura	5,3	0,724	0,15	0,176 - 1	122
Sì	Sylvisorex lunaris	18,5	1,267	0,34	0,531 - 1	125
Su	Suncus murinus	35,5	1,550	0,38	0,580 - 1	93
Ch	Crocidura hildegardae	10,6	1,025	0,22	0,342 - 1	115
Cr	Crocidura russula	11	1,041	0,19	0,279 - 1	97
Cn	Crocidura niobe	11,5	1,061	0,28	0,447 - 1	139
Cj	Crocidura jacksoni	12,6	1,100	0,25	0,398 - 1	117
Co	Crocidura occidentalis	28	1,447	0,44	0,643 - 1	125
Cg	Crocidura giffardi	82	1,914	0,55	0,740 - 1	80
Gm	Galemys pyrenaicus	57,5	1,760	1,33	0,124	240
De	Desmana moschata	440	2,643	4,0	0,602	200
Ta	Talpa europaea	76,0	1,881	1,02	0,009	154
Sc	Scalopus aquaticus	39,6	1,598	1,16	0,064	264
Cc	Chrysochloris asiatica	49	1,690	0,70	0,845 - 1	140
Ct	Chlorotalpa stuhlmanni	39,8	1,600	0,74	0,869 - 1	168
El	Elephantulus fuscipes	57,0	1,756	1,33	0,124	241
Rh	Rhynchocyon stuhlmanni	490	2,690	6,10	0,785	285

TABLEAU 2
Indices d'encéphalisation. Prosimiens

	Espèce					
		Poie somat valeur		Poic encéph valeur		Indice
Tj	Tupaia javanica	105	2,021	2,55	0,407	315
Tu	Tupaia glis	150	2,176	3,15	0,498	310
Ue	Urogale everetti	275	2,439	4,28	0,631	287
Cs	Cheirogaleus medius	177	2,248	3,14	0,497	279
Cm	Cheirogaleus major	450	2,653	6,8	0,833	336
\mathbf{Mm}	Microcebus murinus	54	1,732	1,78	0,250	334
Hs	Hapalemur simus	1300	3,114	9,53	0,979	241
Ls	Lepilemur ruficaudatus	915	2,961	7,60	0,881	240
Lf	Lemur fulvus	1400	3,146	23,3	1,367	562
La	Lemur albifrons	1540	3,188	22,3	1,348	507
Lr	Lemur rufiventer	1400	3,146	26,6	1,425	642
Lz	Lemur mongoz	1600	3,204	24,1	1,382	534
Lc	Lemur catta	1960	3,292	22,0	1,342	429
Lm	Lemur macaco	2040	3,310	23,5	1,371	447
Lv	Lemur (= Varecia) variegatus	3000	3,477	31,5	1,498	470
Ao	Avahi laniger occidentalis	860	2,934	9,67	0,985	317
Al	Avahi laniger laniger	1270	3,104	11,45	1,059	294
Pv	Propithecus verreauxi coquereli	3480	3,542	26,7	1,427	364
In	Indri Indri	6250	3,796	38,3	1,583	360
\mathbf{Dm}	Daubentonia madagascariensis	2800	3,447	45,15	1,655	704
Lg	Loris tardigradus (= gracilis)	322	2,508	6,60	0,820	402
Nc	Nycticebus coucang	600	2,778	12,5	1,097	515
Pe	Perodicticus potto	1150	3,061	14,0	1,146	383
Gg	Galago demidovii	81	1,908	3,38	0,529	492
Ga	Galago senegalensis	186	2,270	4,8	0,681	413
Gc	Galago crassicaudatus	850	2,929	10,3	1,013	341
Ts	Tarsius syrichta	87,5	1,942	3,63	0,560	503
Tm	Tarsius spectrum	170	2,230	4,65	0,667	423

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Anthony, J., 1951. Existe-t-il un moyen anatomique satisfaisant d'exprimer le degré d'organisation cérébrale des Mammifères ? I & II. Mammalia, 15, 53-68 & 124-137.
- Anthony, R., 1938. Essai de recherche d'une expression anatomique approximative du degré d'organisation cérébrale autre que le poids de l'encéphale comparé au poids du corps. Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris, 8° série, 9, 17-67.

- Aniens Kappens, C. U., 1926. The relation of the cerebellumweight to the total brainweight in human races and in some animals. *Proc. K. Akad. Wetensch. Amsterdam*, 29, 129-141.
- ARIENS KAPPERS, C. U., 1928. The influence of the cephalization coefficient and body size upon the form of the forebrain in mammals. Proc. K. Akad. Wetensch. Amsterdam, 31, 65-80.
- BAUCHOT, R., 1959. Etude des structures cytoarchitectoniques du diencéphale de Talpa europaea (Insectivora, Talpidae). Acta anat., 39, 90-140.
- BAUCHOT, R., 1961. Le volume hypophysaire chez les Insectivores. Mammalia, 25, 162-183.
- BAUCHOT, R, & STEPHAN, H., 1961. Etude quantitative de quelques structures commissurales du cerveau des Insectivores. Mamma-lia, 25, 314-341.
- Bauchor, R., 1963. L'architectonique comparée, qualitative et quantitative, du diencéphale des Insectivores. *Mammalia*, 27, Suppl. n° 1, 1-400.
- BAUCHOT, R., & STEPHAN, H., 1964. Le poids encéphalique chez les Insectivores malgaches. Acta Zool., 45, 63-75.
- Baucнот, R., 1965. Le développement phylogénétique du thalamus chez les Insectivores. J. Hirnf. (sous presse).
- BIELAK, T., et Pucek, Z., 1960. Seasonal changes in the brain weight of the common shrew (Sorex araneus araneus L.). Acta Theriol., 3, 297-300.
- Bonin, G. von, 1957. Brain weight and body weight in Mammals. J. Gen. Psychol., 16, 379-389.
- BRUMMELKAMP, R., 1937. Normale en abnormale hersengroei in verband met de cephalisatie-leer. Maatschappij, Amsterdam, 1-224.
- Cabon, K., 1956. Untersuchungen über die saisonale Veränderlichkeit des Gehirns bei der kleinen Spitzmaus (Sorex minutus minutus).

 Ann. Univ. M. Curie-Skl., 10, 93-115.
- Cantuel, P., 1943. Poids moyen de quelques micromammifères de la faune française. Mammalia, 4, 113-117.
- COUNT, E. W., 1947. Brain and body weight in man: their antecedents in growth and evolution. Ann. N. Y. Acad. Sci., 46, 993-1122.
- CRILE, G., & QUIRING, D. P., 1940. A record of the body weight and certain organ and gland weights of 3690 animals. Ohio J. Sci., 40, 219-259.
- DRASEKE, J., 1903. Hirngewichte, Mschr. Psychiat. Neurol., 14, 312.
- Dubois, E., 1897. Sur le rapport du poids de l'encéphale avec la grandeur du corps chez les Mammifères. Bull. Soc. Anthropol. Paris, 4 série, 8, 337-376.

- Dubois, E., 1898. Uber die Abhängigkeit des Hirngewichtes von der Körpergrosse beim Menschen. Arch. Anthropol., 25, 1-44.
- Dubois, E., 1930. Die phylogenetische Grosshirnzunahme autonome Vervollkommnung der animalen Funktionen. Biol. Gen., VI, 2, 247-292.
- HAUG, H., 1958. Uber die Beziehungen des Hirngewichtes zum Grauzellkoessizienten der Sehrinde bei den Primaten und einigen primitiven Säugern. J. Hirnf., 4, 189-204.
- HOPF, A., 1965. Volumetrische Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie des Thalamus. J. Hirnf., 8, 25-38.
- HRDLICKA, A., 1905. Brain weight in Vertebrates. Smiths. Misc. Coll., 48, 89-112.
- HRDLICKA, A., 1925. Weight of the brain and of the internal organs in american monkeys with data on brain weight in other Apes. Amer. J. Phys. Anthropol., 8, 201-211.
- KANAGASUNTHERAM, R., & MAHRAN, Z. Y., 1960. Observations on the nervous system of the lesser bush baby (Galago senegalensis senegalensis). J. Anat., 94, 512-527.
- KENNARD, M. A., & WILLNER, M. D., 1941. Weights of brains and organs of 132 new and old world monkeys. *Endocrinol.*, 28, 977-984.
- Kummer, H., 1961. Beitrag zur quantitativen Bestimmung der Entwicklungshöhe des Säugetiergehirnes. *Psychiat. Neurol.*, 142, 352-375.
- LAPICQUE, L., 1908. Tableau général des poids somatique et encéphalique dans les espèces animales. Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris, 249-271.
- LAPICQUE, L., 1912. Remarques sur la série des pesées de M. Waterlot. Bull. Mus. Nat. Hist. Natur., 18, 495-497.
- LE GALLIC, P., 1953. Théorie du coefficient de céphalisation de Dubois. Mammalia, 17, 194-207 & 322-345.
- LEURET, F., & GRATIOLET, P., 1839. Anatomie comparée du système nerveux considéré dans ses rapports avec l'intelligence. Paris, Baillière et Fils, 1-592.
- MALZY, P., 1965. Un mammifère aquatique de Madagascar : le Limnogale. Mammalia, 29, 400 411.
- MANOUVRIER, L., 1885. Sur l'interprétation de la quantité dans l'encéphale et dans le cerveau en particulier. Mém. Soc. Anthropol. Paris, 2° série, 3, 157-326.
- Монк, E., 1936 & 1938. Biologische Beobachtungen an Solenodon paradoxus Bdt in Gefangenschaft. II & IV. Zool. Anz. 116, 65-76, & 122, 132-143.
- Niethammer, J., 1956. Das Gewicht der Waldspitzmaus, Sorex araneus Linné 1758, in Jahreslauf. Säugetierkal. Mitt., 4, 160-165.

- Petter, J. J., 1962. Ecological and behavioral studies of Madagascar Lemurs in the field. Ann. N. Y. Acad. Sci., 102, 267-281.
- PORTMANN, A., 1962. Cerebralisation und Ontogenese. Med. Grundlagenf., IV, 1-62.
- PUTNAM, I. K., 1928. The proportion of cerebellar to total brain weight in Mammals. Proc. Acad. Sci. Amsterdam. 31, 155-168.
- Silvonen, L., 1954. Uber die Grössenvariation der Säugetiere und die Sorex macropygmaeus Mill. Frage in Fennoskandien. Ann. Acad. Sci. Fenn., A, IV, 21, 1-24.
- SLIFER, H. F., 1924. Relative brain weights in animals. Med. J. Rec., 119, 100.
- SNELL, O., 1892. Die Abhängigkeit des Hirngewichts von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten. Arch. Psychiat., 23, 436-446.
- Spatz, H., & Stephan, H., 1961. Adaptive Konvergenz von Schädel und Gehirn bei « Kopfwühlern ». Zool.. 166, 402-423.
- Spector, W. S., 1956. Handbook of biological data. W. B. Saunders.
- Spitzka, E. A., 1903. Brain weights of animals with special reference to the weights of the brain in the macaque monkey. J. Comp. Neurol., 13, 9-17.
- STARCK, D., 1962. Die Evolution des Säugetiergehirns. Sitz. Wiss. Ges. J. W. Goethe Univ., Frankfurt, 1, 19-60.
- STARCE, D., 1965. Die Neencephalisation (Die Evolution zum Menschenhirn). In: G. Heberer, Menschlische Abstammungslehre. Fischer, Stuttgart, 103-144.
- Stein, G. H. W., 1951. Grössenvariabilität und Rassenbildung bei Talpa europaea L. Zool. Jb. Abt. Syst., 79, 321-349.
- Stein, G. H. W., 1951. Populationsanalytische Untersuchungen am europäischen Maulwurf. II. Uber zeitliche Grössenschwankungen. Zool. Jb. Abt. Syst., 79, 567-590.
- STEPHAN. H., 1959. Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Insektivorengehirnen. III. Hirn-Körpergewichtsbeziehungen. Morphol. Jb. 99, 853-880.
- STEPHAN, H., & BAUCHOT, R., 1959. Le cerveau de Galemys pyrenaicus Geoffroy 1811 (Insectivora Talpidae) et ses modifications dans l'adaptation à la vie aquatique. Mammalia, 23, 1-18.
- STEPHAN, H., & BAUCHOT, R., 1960. Les cerveaux de Chlorotalpa stuhlmanni (Matschie) 1894 et de Chrysochloris asiatica (Linné) 1758 (Insectivora Chrysochloridae). Mammalia, 24, 495-510.
- STEPHAN. H., 1961. Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Insektivorengehirnen. V. Die quantitative Zusammensetzung der Oberslächen des Allocortex. Acta anat., 44, 12-59.

- STEPHAN, H., & ANDY, O. J., 1964. Quantitative comparisons of brain structures from Insectivores to Primates. Amer. Zool., 4, 59-74.
- Stephan, H., & Bauchot, R., 1965. Hirn-Körpergewichtsbeziehungen bei den Halbaffen (Prosimii). Acta Zool., 46, 209-231.
- WARNCKE, P., 1908. Mitteilungen neuer Gehirn- und Körpergewichtsbestimmungen bei Säugern, nebst Zusammenstellung der gesamten bisher beobachteten absoluten und relativen Gehirngewichte bei den verschiedenen Spezies. J. Psychol. Neurol., 13, 355-403.
- WATERLOT, G., 1912. Détermination de poids encéphaliques et grandeurs oculaires chez quelques Vertébrés du Dahomey. Bull. Mus. Nat. Hist. Natur., 18, 491-494.
- WATERLOT, G., 1920. Contribution à l'étude du poids encéphalique en fonction de la grandeur corporelle dans la série des Vertébrés. D. E. S. Paris, n° 200, 1-9.
- Weber, M., 1896. Vorstudien über das Hirngewicht der Säugetiere. Festschr. Gegenbaur., 3, 103-123.
- Welcker, H., & Brandt, A., 1903. Gewichtswerte der Körperorgane bei den Menschen und den Tieren. Arch, Anthropol., 28, 1-89.
- Wirz, K., 1950. Studien über Cerebralisation: zur quantitativen Bestimmung der Rangordnung bei Säugetieren. Acta anat., 9, 134-196.
- ZIEHEN, T., 1901. Uber vergleichend-anatomische Gehirnwägungen. Mschr. Psychiat. Neurol., 9, 316-318.
- ZIEHEN, T., 1903. Gehirngewichte. Mschr. Psychiat. Neurol., 13, 319.