

L'allométrie pondérale encéphalo-somatique chez les Urodèles.

II. Relations interspécifiques

par Michel THIREAU *

Résumé. — Cette étude porte sur la liaison pondérale encéphalo-somatique interspécifique de 40 espèces d'Urodèles adultes, prélevés dans la nature. La corrélation logarithmique fournit une droite d'allométrie de pente $AMR = 0,607$ ($r = 0,9665$) dont la signification est discutée. L'ordonnée à l'origine de cette droite sert au calcul de l'indice d'encéphalisation de chaque espèce. Le niveau d'encéphalisation est relié à l'adaptation aux diverses niches écologiques, chaque famille constituant une radiation adaptative. Quelques éléments de discussion sont apportés pour argumenter sur le caractère arbitraire (ou non) de la classe des Amphibiens.

Abstract. — This study deals with the ponderal encephalo-somatic interspecific relationships of 40 species of adult Urodeles collected in nature. The logarithmic correlation yields an allometric line with an AMR slope = $0,607$ ($r = 0,9665$), the significance of which is discussed. The ordinate at the origin of this line serves to calculate the index of encephalization of each species. The level of encephalization is associated with adaptation to diverse ecological niches, each family constituting an adaptative radiation. Several elements of discussion are furnished to support arguments for or against the arbitrary character of the class of Amphibians.

INTRODUCTION

Les valeurs pondérales moyennes encéphalique et somatique d'Amphibiens adultes sont fort peu connues. DUBOIS (1914), BRUMMELKAMP (1940) et COUNT (1947) ont rassemblé les quelques données de la littérature. CRILE et QUIRING (1940) ont étudié un très grand nombre d'espèces, mais seulement un Anoure et aucun Urodèle. A l'occasion de l'étude intra-spécifique de *Salamandra s. fastuosa* (THIREAU et coll., 1973), *Euproctus asper* (THIREAU, 1973) et *Triturus h. helveticus* (THIREAU, 1974) nous avons calculé des valeurs pondérales encéphalique et somatique moyennes, caractérisant ces espèces. Dans ce travail, nous présentons nos résultats sur 40 espèces et sous-espèces recouvrant 5 familles d'Urodèles (représentées par 399 individus).

Récemment (THIREAU, 1975 a) nous avons analysé l'allométrie pondérale intraspécifique encéphalo-somatique chez les Urodèles et quelques problèmes d'évolution ont été abordés. La présente étude, interspécifique, est l'occasion de tester l'homogénéité (taxinomique et évolutive) au sein de l'ordre, par l'estimation de l'axe majeur réduit et de l'indice d'encéphalisation.

* Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Poissons), Muséum national d'Histoire naturelle, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, et Laboratoire de Neuroanatomie comparée, Université Paris VII, 2, place Jussieu, 75005 Paris.

TABLEAU I. — Données spécifiques.

ESPÈCE	EFFECTIF N ¹	POIDS ENCÉPHA- LIQUE Pe ²	POIDS SOMATIQUE Ps ³	INDICE D'ENCÉPHA- LISATION Ie ⁴
AMBYSTOMATIDAE				
<i>Ambystoma maculatum</i> (Shaw, 1802)	3	37,2	144,5	96
<i>Ambystoma species</i>	1	72	526	84
<i>Ambystoma texanum</i> (Matthes, 1855)	4	15,2	40,9	84
<i>Dicamptodon ensatus</i> (Eschscholtz, 1833)	1	116,9	818,2	105
<i>Rhyacotriton olympicus</i> (Gaige, 1917)	2	12	11,4	144
HYNOBIIDAE				
<i>Hynobius naevius</i> (Schlegel, 1838)	1	19,2	45,5	99
<i>Hynobius nebulosus</i> (Schlegel, 1838)	1	9	20	77
<i>Onychodactylus japonicus</i> (Houttuyn, 1782)	18	21,6	51	104
PLETHODONTIDAE				
<i>Aneides lugubris</i> (Hallowell, 1849)	2	23,5	45,9	121
<i>Batrachoseps attenuatus</i> (Eschscholtz, 1833)	3	4,2	7,1	67
<i>Bolitoglossa altamazonica</i> (Cope, 1874)	1	8,8	10	114
<i>Desmognathus monticola</i> (Dunn, 1916)	1	10,8	39	61
<i>Ensatina eschscholtzii xanthoptica</i> Stebbins, 1949	2	27	40,5	150
<i>Eurycea bislineata wilderae</i> Dunn, 1920	1	7,8	13,4	85
<i>Eurycea longicauda</i> (Green, 1818)	3	14,2	20,4	120
<i>Hydromantes italicus strinatii</i> Aellen, 1958	13	21,8	22,7	172
<i>Plethodon cinereus</i> (Green, 1818)	11	6,4	8,9	89
<i>Plethodon glutinosus</i> (Green, 1818)	1	12,8	19	113
<i>Plethodon jordani shermani</i> Stejneger, 1906	1	6	7,2	95
<i>Plethodon richmondi</i> Netting et Mittleman, 1938	7	8,4	12,4	96
PROTEIDAE				
<i>Necturus maculosus</i> (Rafinesque, 1818)	2	114	948,5	94
<i>Proteus anguinus</i> Laurenti, 1768	3	33,7	153,3	84
SALAMANDRIDAE				
<i>Cynops pyrrhogaster</i> (Boie, 1826)	3	18,6	40,8	103
<i>Euproctus asper</i> (Dugès, 1852)	9	25,3	70,4	101
<i>Euproctus asper castelmouliensis</i> Wolters- torff, 1925	33	25,2	60,1	110

ESPÈCE	EFFECTIF N ¹	POIDS ENCÉPHA- LIQUE Pe ²	POIDS SOMATIQUE Ps ³	INDICE D'ENCÉPHA- LISATION Ie ⁴
<i>Euproctus montanus</i> (Savi, 1838)	3	14,4	20,5	121
<i>Notophthalmus viridescens</i> (Rafinesque, 1820)	1	10,2	21,8	83
<i>Pleurodeles waltli</i> Michahelles, 1830	4	32,3	172,4	75
<i>Salamandra atra</i> Laurenti, 1768	14	26,9	59,5	118
<i>Salamandra salamandra fastuosa</i> Schreiber, 1912	75	40,7	186,6	90
<i>Salamandra salamandra terrestris</i> Lacepède, 1788	25	34,7	108,4	106
<i>Taricha rivularis</i> (Twitty, 1935)	7	33,8	110	102
<i>Triturus alpestris</i> (Laurenti, 1768)	29	14,2	24,2	108
<i>Triturus boscai</i> (Lataste, 1879)	3	12,7	19,2	111
<i>Triturus cristatus</i> (Laurenti, 1768)	3	22,9	58,3	102
<i>Triturus helveticus</i> (Razoumowsky, 1789)	78	8	10,1	103
<i>Triturus marmoratus</i> (Latreille, 1800)	3	30,6	104,3	96
<i>Triturus montandoni</i> (Boulenger, 1880)	9	9,1	12,3	104
<i>Triturus vulgaris</i> (Linnaeus, 1758)	15	8,4	11,5	101
<i>Tylotriton verrucosus</i> Anderson, 1871	3	34,9	129,2	96

1. Des individus adultes seulement.
2. En milligrammes.
3. En décigrammes.
4. $Ie = 100 b/b^0$ (voir le texte).

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Dans le tableau I, nous donnons la liste des espèces étudiées¹. Nous avons isolé les individus adultes des juvéniles, au moyen de critères morphologiques (taille, aspect du mamelon cloacal, caractères sexuels secondaires) et anatomiques (développement du tractus génital, en particulier) ; seuls les individus adultes ont été retenus dans la caractérisation de chaque espèce. La recherche des valeurs pondérales individuelles encéphalique (Pe) et somatique (Ps) suit un protocole expérimental strict (THIREAU et coll., 1973). Les valeurs \overline{Ps} sont toujours tirées d'une moyenne arithmétique des individus. Dans quelques cas : *Salamandra s. fastuosa* (THIREAU et coll., 1973), *Euproctus asper* (THIREAU, 1973) et *Triturus helveticus* (THIREAU, 1974), nous avons déduit à partir de l'axe majeur réduit, la valeur \overline{Pe} correspondant au \overline{Ps} . Dans tous les autres cas, la valeur \overline{Pe} est directement obtenue par la moyenne arithmétique. Pour *Salamandra s. fastuosa*, nous avons redressé l'imprécision qui s'était glissée dans notre article (THIREAU et coll., 1973) en ne tenant compte, cette fois, que des individus adultes. Il est indispensable, dans une étude interspécifique,

1. Pour alléger le texte, nous utilisons la nomenclature trinominale pour les seules sous-espèces autres que la sous-espèce nominative ; les noms d'auteurs apparaissent seulement dans le tableau I.

de ne retenir que les individus adultes ; les juvéniles apparaissent surcéphalisés puisque, comme nous le verrons, l'allométrie intraspécifique est plus faible que l'allométrie interspécifique (sauf chez *Salamandra atra* ; THIREAU et BAUCHOT, 1974).

TABLEAU II. — Variabilité intrinsèque du poids encéphalique chez les Urodèles.

ESPÈCE	EFFECTIF ¹ N	ERREUR STANDARD % ² Sm %
<i>Batrachoseps attenuatus</i>	25	7,32
<i>Euproctus a. castelmouliensis</i>	33	6,72
<i>Hydromantes italicus</i>	24	9,98
<i>Onychodactylus japonicus</i>	18	5,54
<i>Salamandra atra</i>	14	8,31
<i>Salamandra s. fastuosa</i>	82	8,18
<i>Salamandra s. terrestris</i>	25	13,37
<i>Triturus alpestris</i>	24	7,79
<i>Triturus helveticus</i>	78	14,25

1. Individus adultes et juvéniles ; adultes seuls pour *Salamandra atra*.

2. Erreur standard moyenne : 9,05 %.

Il est bien évident que la valeur \overline{Pe} et \overline{Ps} d'une espèce est tributaire de l'effectif des individus pesés mais aussi d'un certain nombre d'autres facteurs de fluctuation que nous avons déjà signalés (THIREAU, 1975 a). Pour quelques espèces (tabl. II), nous avons calculé la variabilité intrinsèque de \overline{Pe} ; elle est bien inférieure à sa variabilité globale (tributaire de \overline{Ps}). La méthode de calcul a déjà été indiquée (THIREAU et coll., 1973). Nous n'avons pu effectuer cette recherche que sur les 9 espèces dont nous avons déterminé l'allométrie intraspécifique (THIREAU, 1975 a). Toutes les autres espèces ont été affectées d'une variabilité de 9 %, valeur moyenne chez les Urodèles (tabl. II).

L'allométrie pondérale encéphalo-somatique $Pe = b.Ps^\alpha$ traduit « ... des relations aussi dissemblables que celles qui peuvent unir un jeune animal et l'adulte correspondant, deux adultes de la même espèce, ou deux adultes d'espèce différente » (TEISSIER, 1948). Nous allons réaliser une analyse interspécifique de cette relation, chez les Urodèles, en recherchant les valeurs de b et α (AMR). Dans un précédent article (THIREAU, 1975 a), nous avons donné les raisons du choix de l'axe majeur réduit (AMR) pour exprimer l'allométrie de la distribution $\log Pe - \log Ps$. L'encéphalisation de chaque espèce est calculée à partir de l'ordonnée à l'origine b^0 de l'AMR interspécifique des Urodèles. L'encéphalisation moyenne du groupe (b^0) est arbitrairement portée à la valeur 100, indice de référence pour l'encéphalisation de chaque espèce. Pour chaque couple de valeurs $\log Pe - \log Ps$ représentative d'une espèce, on mène la parallèle à la droite d'allométrie, elle coupe l'axe des y en un point b qui traduit l'indice d'encéphalisation de l'espèce au moyen de la formule $Ie = 100.b/b^0$. Ainsi défini, l'indice d'encéphalisation est « libéré » du Ps qui est ramené à l'unité ; nous aurons l'occasion de reprendre ce problème.

RÉSULTATS

Le modèle mathématique $Pe = b.Ps^\alpha$ a été appliqué pour la première fois, statistiquement et sur des groupes taxinomiques restreints, par VON BONIN (1937). Les auteurs modernes ont hérité de cette méthodologie, mais ils divergent parfois sur l'interprétation à donner aux paramètres b et α ; les résultats trouvés chez les Urodèles vont être l'occasion de contribuer à la solution de cette question.

1. Valeur et signification de l'allométrie interspécifique chez les Urodèles

a — Considérations générales

DUBOIS (1914) déclare : « In species of Vertebrates that are equal in organisation (systematically), in their modus of living and in shape, the weights of the brains are proportional to the $5/9$ power of the weights of the bodies. » Pour une couple d'Anoures (*Rana catesbeiana*-*Rana esculenta*) la valeur de $\alpha = 0,3843$ n'entre pas dans la loi énoncée : l'auteur retient alors la couple *Rana catesbeiana*-*Rana fusca*¹, pour laquelle $\alpha = 0,5501$! L'idée de BRANDT (1867) et de SNELL (1892) est que le poids encéphalique (\overline{Pe}) se trouve lié fonctionnellement à la surface corporelle, c'est-à-dire à la puissance $2/3$ du poids somatique (Ps), soit : $Pe = b.Ps^{0,67}$. LAPICQUE (1934) n'envisagea jamais de façon critique les travaux de DUBOIS et, bien que séduit par l'explication physiologique de la valeur de l'allométrie, il accepta les résultats de DUBOIS et même les corrobora par ses recherches sur les Oiseaux (LAPICQUE et GIRARD, 1905).

Depuis VON BONIN (1937), la valeur de l'allométrie interspécifique (α) a été calculée pour un certain nombre d'unités taxinomiques de Vertébrés : Insectivores, $\alpha = 0,64$ (BAUCHOT et STEPHAN, 1964) ; Insectivores de base, $\alpha = 0,63$, et Prosimiens primitifs, $\alpha = 0,639$ (BAUCHOT et STEPHAN, 1966) ; Chiroptères, $\alpha = 0,64$ (PIRLOT et STEPHAN, 1970) ; Rongeurs, $\alpha = 0,649$ (COMPOINT-MONMIGNAUT, 1973) ; Sauriens, $\alpha = 0,639$ (PLATEL, 1972) ; Téléostéens, $\alpha = 0,653$ (RIDET, 1973) ; enfin JERISON (1961) a montré que les Mammifères fossiles de l'éocène et de l'oligocène se répartissent le long de droites parallèles, de pente proche de $2/3$. Quelques remarques s'imposent. Toutes ces valeurs de α ne sont pas exprimées par l'axe majeur réduit mais parfois par le coefficient de régression : il en résulte une différence minime, puisque la corrélation est toujours étroite. BAUCHOT et STEPHAN (1966 et 1969), PIRLOT et STEPHAN (1970) ont remarqué que la valeur de α variait selon les limites taxinomiques choisies. Pour l'ensemble des Insectivores et des Primates $\alpha = 0,931$, valeur proche de l'isométrie (reflétant une conservation de la forme géométrique) ; en fait, il s'agit d'une relation composite formée de niveaux successifs où la fonction (sensorielle et motrice) se trouve conservée (BAUCHOT, 1972). La prise en considération de ces résultats permet de penser que pour une unité taxinomique homogène, l'allométrie pondérale encéphalo-somatique de l'ensemble de ses représentants a une valeur proche de 0,67. Ainsi, BAUCHOT et PLATEL (1973) ont défini la notion d'allométrie de filiation « ... qui lie des animaux ayant eu dans le passé paléontologique plus ou moins ancien les mêmes ancêtres ;

1. *Rana fusca* Thomas = *Rana temporaria* L.

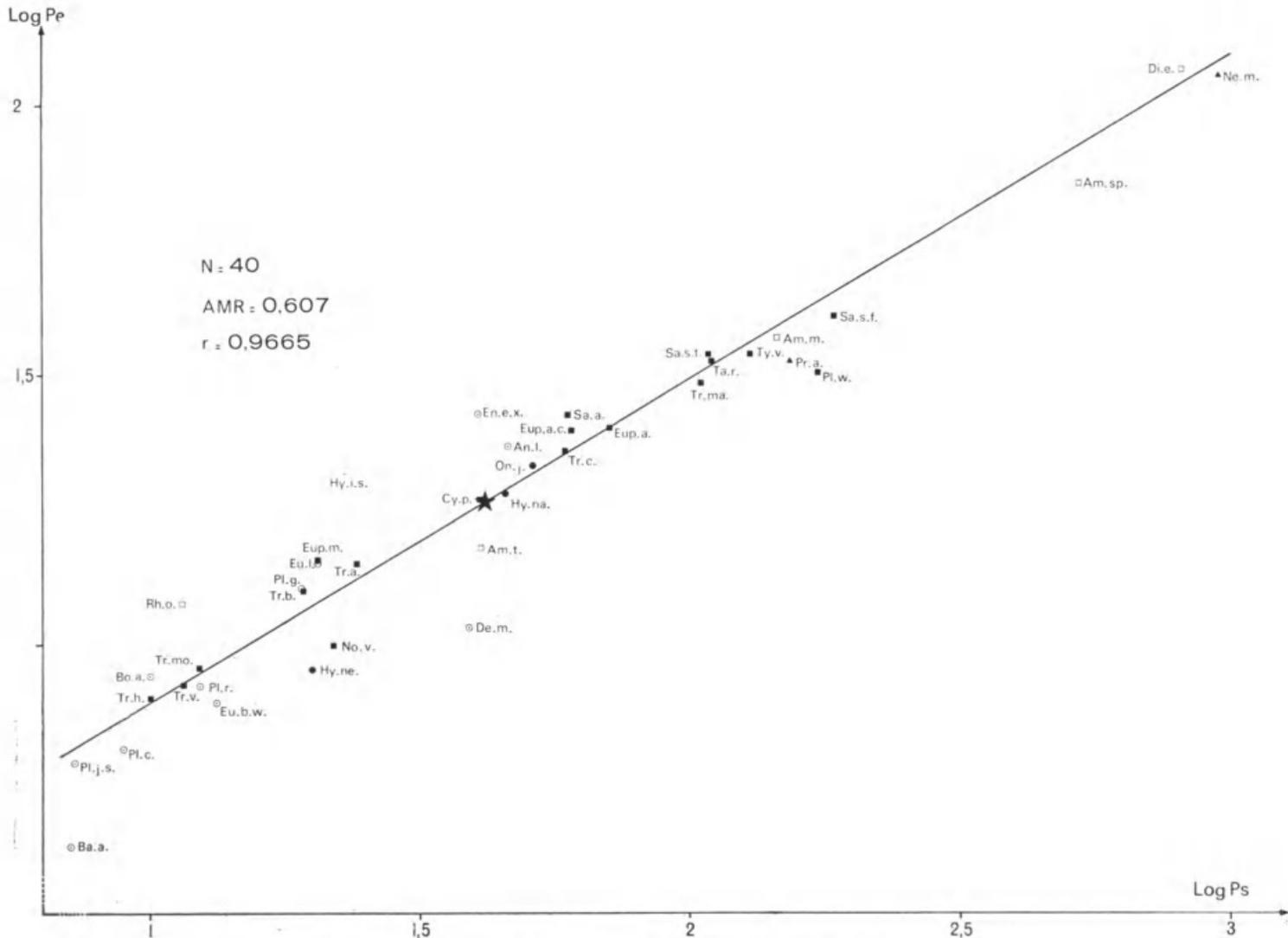


FIG. 1. — Relation encéphalo-somatique interspécifique chez les Urodèles (coordonnées logarithmiques).

Ambystomatidae (carrés blancs) : Am.m., *Ambystoma maculatum* ; Am.sp., *Ambystoma species* ; Am.t., *Ambystoma texanum* ; Di.e., *Dicamptodon ensatus* ; Rh.o., *Rhyacotriton olympicus*.

Hynobiidae (cercles noirs) : Hy.na., *Hynobius naevius* ; Hy.ne., *Hynobius nebulosus* ; On.j., *Onychodactylus japonicus*.

Plethodontidae (cercles blancs avec un point noir) : An.l., *Aneides lugubris* ; Ba.a., *Batrachoseps attenuatus* ; Bo.a., *Bolitoglossa altamazonica* ; De.m., *Desmognathus monticola* ; En.e.x., *Ensatina eschscholtzii xanthoptica* ; Eu.b.w., *Eurycea bislineata wilderae* ; Eu.l., *Eurycea longicauda* ; Hy.i.s., *Hydromantes italicus strinatii* ; Pl.c., *Plethodon cinereus* ; Pl.g., *Plethodon glutinosus* ; Pl.j.s., *Plethodon jordani shermani* ; Pl.r., *Plethodon richmondi*.

Proteidae (triangles noirs) : Ne.m., *Necturus maculosus* ; Pr.a., *Proteus anguinus*.

Salamandridae (carrés noirs) : Cy.p., *Cynops pyrrhogaster* ; Eup.a., *Euproctus asper* ; Eup.a.c., *Euproctus asper castelmouliensis* ; Eup.m., *Euproctus montanus* ; No.v., *Notophthalmus viridescens* ; Pl.w., *Pleurodeles waltli* ; Sa.a., *Salamandra atra* ; Sa.s.f., *Salamandra salamandra fastuosa* ; Sa.s.t., *Salamandra salamandra terrestris* ; Ta.r., *Taricha rivularis* ; Tr.a., *Triturus alpestris* ; Tr.b., *Triturus boscai* ; Tr.c., *Triturus cristatus* ; Tr.h., *Triturus helveticus* ; Tr.ma., *Triturus marmoratus* ; Tr.mo., *Triturus montandoni* ; Tr.v., *Triturus vulgaris* ; Ty.v., *Tylotriton verrucosus*.

A.M.R., axe majeur réduit ; N., effectif ; Pe., poids encéphalique ; Ps., poids somatique ; r., coefficient de corrélation. L'étoile marque le centre de gravité de la distribution.

cela implique qu'il y a effectivement filiation des espèces étudiées ; on peut donc par cette méthode étudier des familles, à la limite des ordres, mais il semble bien difficile d'aller au-delà. » Selon BRUMMELKAMP (1940) et BAUCHOT (1972), l'allométrie de filiation supérieure à $2/3$ est composite ; elle résulte d'une succession d'allométries élémentaires (de pente $2/3$) séparées entre elles par des « sauts évolutifs ».

En somme, la valeur de l'allométrie (AMR) interspécifique encéphalo-somatique est la résultante d'un certain nombre de facteurs : les valeurs Pe et Ps doivent être connues avec précision pour le maximum d'espèces du groupe taxinomique choisi, dont la filiation est sûre et la variation de Ps grande.

b — Étude des Urodèles

L'étude des relations interspécifiques de 40 espèces et sous-espèces d'Urodèles conduit à l'ajustement suivant : $AMR = 0,607$ ($r = 0,9665$). La prise en considération d'unités taxinomiques plus restreintes donne des résultats peu différents entre les Salamandridae ($AMR = 0,571$ et $r = 0,9801$ pour $n = 18$) et les Ambystomatidae ($AMR = 0,551$ et $r = 0,9815$ pour $n = 5$). En revanche, les Plethodontidae diffèrent notablement ($AMR = 0,87$ et $r = 0,8802$ pour $n = 12$). Enfin, si nous envisageons les diverses espèces de *Triturus*, nous trouvons une allométrie ($AMR = 0,583$, $r = 0,9968$, $n = 7$) proche de celle qui a été trouvée chez les Salamandridae.

Comment interpréter les résultats trouvés chez les Urodèles ? La figure 1 donne le nuage de dispersion $\log Pe - \log Ps$ des points représentatifs des diverses espèces étudiées. En joignant les points extrêmes de la dispersion pour chaque famille, l'on obtient la figure 2 qui permet d'emblée de faire plusieurs constatations. Les polygones de dispersion des Salamandridae et des Ambystomatidae sont étendus selon Ps et étroits selon Pe . En revanche, des formes en majorité de petite taille, les Plethodontidae, présentent un polygone de dispersion étendu selon Pe et étroit selon Ps . L'ajustement (de corrélation assez lâche, $r = 0,8802$) fournit une valeur $AMR = 0,87$ qui pourrait être reliée à la reconnaissance de coupures taxinomiques subséquentes au genre (supergenre, tribu, sous-famille, cf. BRAME, 1967). Toutefois, il n'a pas été possible de mettre en évidence des « sauts évolutifs » par groupe taxinomique, ce qui signifierait que les variations de l'encéphalisation seraient plutôt liées à un niveau d'évolution propre à chaque espèce. En d'autres termes, le groupe des Plethodontidae représenterait une modulation autour du type fondamental. Celui-ci s'exprime quantitativement par la valeur b^0 , pour $AMR = 0,607$ avec $r = 0,9665$. Dans l'étude de l'encéphalisation, nous nous référerons à cette valeur b^0 , choix dont nous justifierons le bien-fondé (a posteriori) en recherchant l'indice d'encéphalisation moyen des Plethodontidae, des Salamandridae et des Ambystomatidae.

Nous préférons retenir la valeur $AMR = 0,607$ (plutôt que celle d'un autre groupe taxinomiquement inférieur) car elle satisfait mieux le concept d'allométrie interspécifique selon SNELL (1892), VON BONIN (1937), BAUCHOT et PLATEL (1973).

Le cas des Plethodontidae montre qu'il convient de rechercher une allométrie de référence, que n'apportent aucune des familles (Plethodontidae, Salamandridae et Ambystomatidae) analysées séparément. Les Urodèles, pris dans leur ensemble, constituent la meilleure approche. Toutefois, on peut se demander, puisque la base des polygones de dispersion (fig. 2) est sensiblement parallèle à la droite d'ajustement des Urodèles, si les espèces

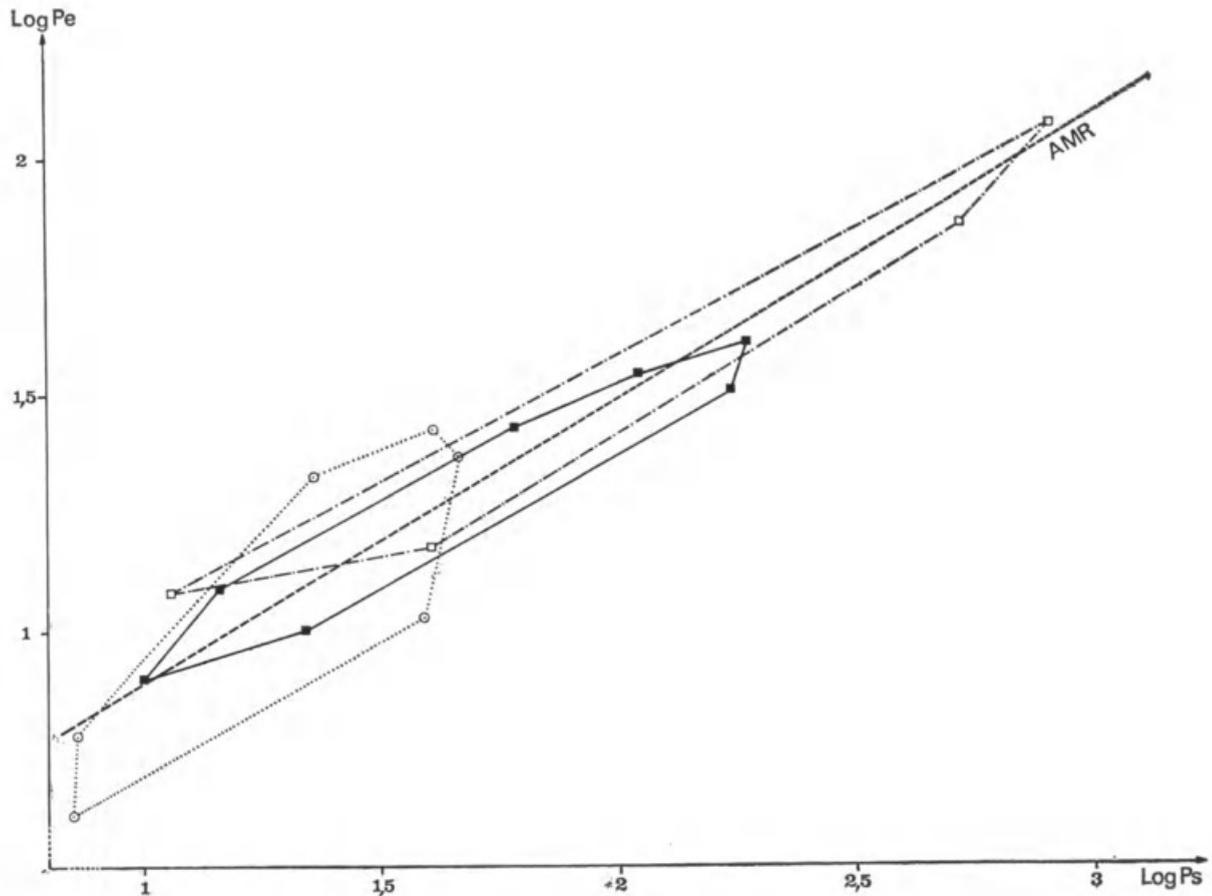


FIG. 2. — Relations encéphalo-somatiques interspécifiques chez les Urodèles (coordonnées logarithmiques). Polygones de dispersion des Ambystomatidae (carrés blancs), Plethodontidae (cercles blancs avec un point noir) et Salamandridae (carrés noirs). Mêmes conventions que dans la figure 1.

les moins encéphalisées ne seraient pas susceptibles de constituer un groupe de base (BAUCHOT et STEPHAN, 1964). Nous aurons l'occasion de reprendre cette question.

Le calcul de l'indice d'encéphalisation des diverses espèces d'Urodèles permettra des rapprochements avec leur position écologique, taxinomique ou évolutive. Nous aborderons la question de l'origine des Amphibiens en recherchant les indices d'encéphalisation de quelques Anoures. Au préalable, nous démontrerons que l'orthogenèse du poids somatique, dans le cas des Urodèles, n'est pas responsable d'une augmentation de l'encéphalisation.

2. L'indice d'encéphalisation des Urodèles

a — Orthogenèse somato-pondérale et encéphalisation

Dans une récente note, BAUCHOT (1972) a montré que l'augmentation de l'encéphalisation dans la lignée menant des Insectivores aux Primates comprenait un processus double. D'une part une « vitesse d'encéphalisation relative » (à l'intérieur de chaque unité systématique) traduit l'augmentation des coefficients b avec la taille somatique (COUNT, 1947 ; LE GALLIC, 1953 et GOULD, 1971), d'autre part des « sauts évolutifs » sont responsables

d'une vitesse d'encéphalisation globale plus rapide. Nous nous sommes demandé si le même phénomène existait chez les Urodèles. Le calcul de l'indice d'encéphalisation des centres de gravité de chaque famille ($5 < n < 18$) montre qu'elles se situent presque au même niveau : $I_e = 102,3$ (Plethodontidae), $I_e = 100,9$ (Salamandridae) et $I_e = 100,3$ (Ambystomatidae). L'ajustement des couples de valeurs $\log b$ - $\log Ps$ ($r = 0,1294$) indique qu'il n'y a pas de lien entre l'augmentation pondérale et l'indice d'encéphalisation. Donc, la méthode de calcul de l'indice d'encéphalisation qui rapporte le poids somatique à l'unité n'est en rien préjudiciable pour l'étude des Urodèles ; par ailleurs, nous montrons ainsi que les variations de l'indice d'encéphalisation ne correspondent pas à un « saut évolutif » d'une famille tout entière.

b — Encéphalisation et lignées évolutives chez les Amphibiens

Nous avons recherché les valeurs pondérales encéphalique et somatique moyennes de quelques Anoures. Les données de la littérature ont été retenues pour les espèces suivantes : *Alytes obstetricans* (Laurenti), *Dicroglossus occipitalis* (Günther), *Hyla arborea* Linné, *Rana catasbeiana* Shaw, *Rana pipiens* Schreber, *Rana temporaria* Linné, *Xenopus tropicalis* (Gray) (cf. WATERLOT, 1912 ; CRILE et QUIRING, 1940 ; COUNT, 1947). Quelques autres espèces [*Bufo bufo* (Linné), $n = 100$; *Discoglossus pictus* Otth, $n = 30$; *Nectophrynoides occidentalis* Angel, $n = 80$ et *Rana esculenta* Linné, $n = 89$] ont fait l'objet d'une recherche d'équipe (BAUCHOT, DIAGNE, PLATEL, RIDET et THIREAU), sur des effectifs (n) parfois élevés. Les valeurs $\log Pe$ - $\log Ps$ de ces 11 espèces d'Anoures ont conduit à un ajustement AMR = 0,605 ($r = 0,9772$) assez voisin de ce que nous avons trouvé chez les Urodèles (AMR = 0,601 et $r = 0,9665$). En revanche, pour l'ensemble des Amphibiens (40 Urodèles et 11 Anoures) la valeur AMR = 0,651 ($r = 0,9691$) est bien plus proche de celle qui a été fournie dans la littérature pour d'autres unités taxinomiques (déjà citées), et voisine de l'exposant $2/3$. Nous proposons de relier ces premiers résultats — qui seront complétés et approfondis ultérieurement (BAUCHOT et coll.) — à la question des affinités évolutives chez les Amphibiens.

L'ajustement pour les Anoures (AMR = 0,605) et pour les Urodèles (AMR = 0,601) semble en faveur d'un rapprochement des deux ordres (lignées évolutives), puisque les résultats sont très semblables. La valeur AMR = 0,651 de la classe des Amphibiens indiquerait l'existence d'une communauté de filiation (PARSONS et WILLIAMS, 1962 et 1963). Mais la recherche de l'indice d'encéphalisation moyen (pour AMR = 0,601) indique que les Anoures sont plus encéphalisés ($I_e = 143$) que les Urodèles ($I_e = 100$). Il existerait donc un « pas évolutif » entre Urodèles et Anoures, ce qui pourrait incliner en faveur d'une interprétation diphylétique de la classe des Amphibiens (JARVIK, 1960).

c — Généralités sur l'encéphalisation des Urodèles

Nous avons vu que l'encéphalisation moyenne des Plethodontidae ($n = 12$), des Salamandridae ($n = 18$) et des Ambystomatidae ($n = 5$) s'écarte fort peu de la valeur de référence pour les Urodèles. Quant aux familles des Hynobiidae ($n = 3$) et des Proteidae ($n = 2$), il est plus difficile de se prononcer, compte tenu du petit nombre d'espèces étudiées. Chez les Plethodontidae, l'amplitude de l'encéphalisation est beaucoup plus large ($61 < I_e < 172$, soit 2,82) que chez les Salamandridae ($75 < I_e < 121$, soit 1,61) (fig. 3).

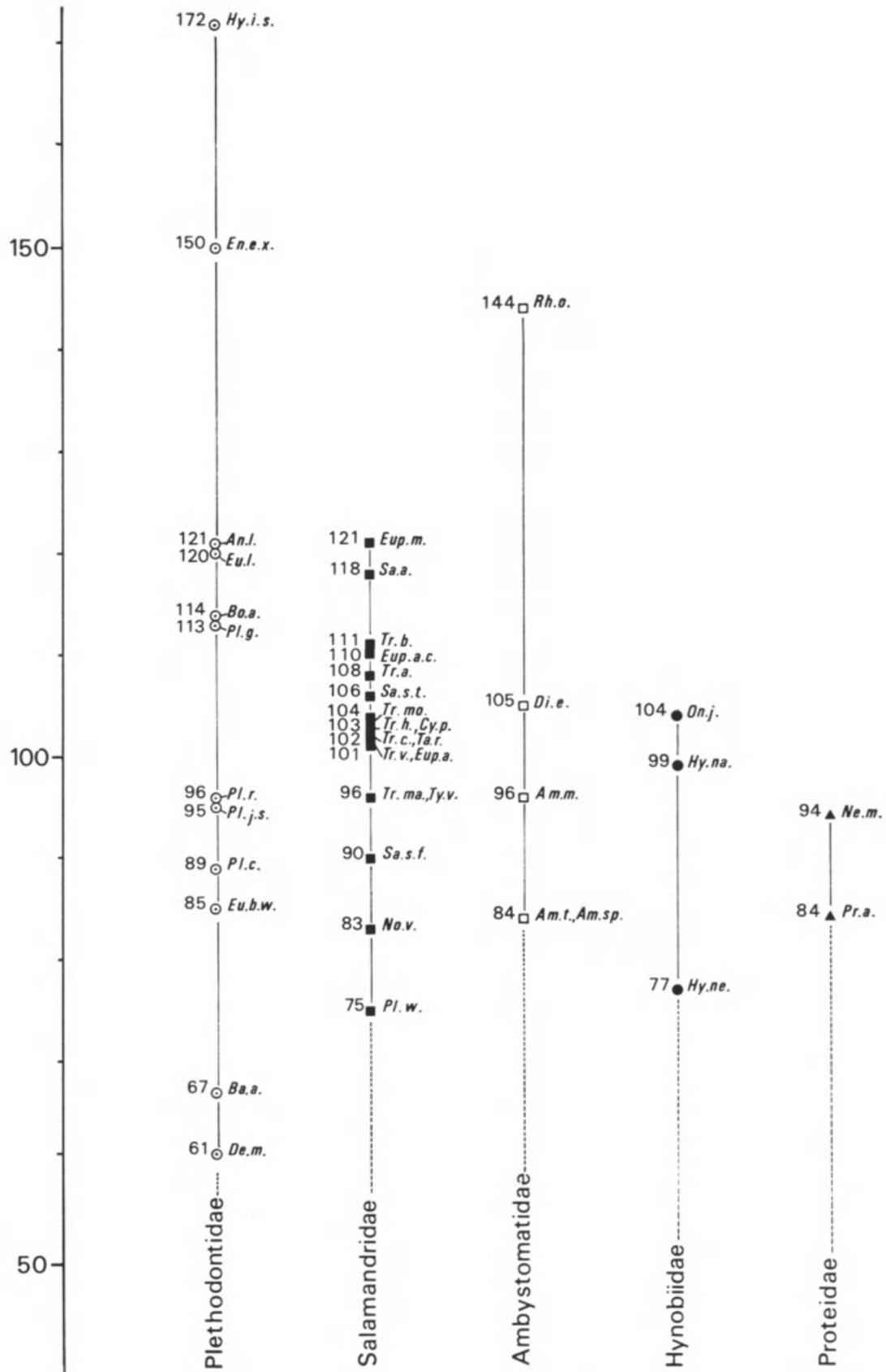


FIG. 3. -- Relations encéphalo-somatiques interspécifiques chez les Urodèles. Classement au moyen des indices d'encéphalisation. Mêmes abréviations que pour la figure 1.

Pour les Ambystomatidae, la variation est intermédiaire ($84 < I_e < 144$, soit 1,71), en raison du niveau d'encéphalisation de *Rhyacotriton olympicus*. Quelle signification convient-il de donner à l'indice d'encéphalisation ? Précisons préalablement que les valeurs fournies dans le tableau I sont encadrées d'une variabilité (Sm %) calculée (tabl. II) pour quelques espèces d'effectif élevé ($14 < n < 82$) ; la valeur moyenne est $Sm \% = 9,05$. L'effectif des individus adultes d'une même espèce varie de 1 à 78 (tabl. I) ; bien entendu, on ne peut qu'approcher Pe et Ps d'une espèce faiblement représentée. Il est évident que l'encéphalisation de l'individu « moyen » d'une espèce se trouve « libérée » de la vitesse de croissance relative intraspécifique, qui est en moyenne chez les Urodèles $AMR = 0,5$ (THIRREAU, 1975 a). Les valeurs spécifiques de l'indice d'encéphalisation sont l'indication d'une modification quantitative des diverses structures encéphaliques ; nous aurons l'occasion de la mesurer dans nos travaux ultérieurs. Dans la série des Vertébrés, l'augmentation de l'encéphalisation est liée à l'évolution phylogénétique (**verticale**) : le « pas évolutif » Urodèles-Anoures en est une illustration. En ce sens, les diverses familles d'Urodèles ayant une encéphalisation moyenne semblable, on peut estimer qu'elles sont actuellement au même niveau d'évolution phylogénétique en constituant un ordre homogène. D'autres critères paléontologiques, ostéologiques ou biologiques permettent de reconstituer des arbres phylogénétiques d'ensemble (NOBLE, 1931 ; HERRE, 1935 ; FÜHN, 1960 ; THORN, 1969), ce qui est plus difficile à partir de l'encéphalisation des Urodèles actuels. Nous estimons que pour chaque famille l'amplitude de l'encéphalisation est surtout un repère de sa radiation adaptative, c'est-à-dire de sa réussite à conquérir les diverses niches écologiques (évolution **horizontale**). Le niveau d'encéphalisation serait donc à relier aux réponses adaptatives aux pressions écologiques du milieu. Il se pourrait aussi que l'on arrive à établir un lien avec l'éthologie (BAUCHOT et STEPHAN, 1966 et 1969) mais ceci semble plus aléatoire chez des Vertébrés inférieurs peu diversifiés à ce point de vue (faute d'être encore suffisamment connus ?). Le mode de raisonnement qui établit un lien entre l'encéphalisation et l'écologie des animaux procède par analogie ; ultérieurement, nous pourrions relier le développement quantitatif particulier d'une structure cérébrale avec tel ou tel aspect biologique. Nous allons étudier maintenant la signification par rapport à l'écologie de l'encéphalisation pour plusieurs espèces de Plethodontidae, Salamandridae, Ambystomatidae, Hynobiidae et Proteidae (fig. 3).

d — Étude des Plethodontidae

DUNN (1926) écrivait à propos des Plethodontidae « ... Parallelism and Orthogenesis indicate influence of the heredity-bearing material, just as surely as Jordan's Law, Osborn's Law, and the precedence of Function over Form indicate influence of the Environment. » Par l'étude de l'encéphalisation, nous aborderons surtout « l'Osborn Law » sur la radiation adaptative que WAKE (1966) définit ainsi chez les Plethodontidae : « The radiation has been extensive and complex, with the adaptations appearing in parallel and multiple parallel lines found within the family and familial subgroups. The result is an evolutionary pattern that is characterized by the mosaic distribution of primitive and advanced, generalized and specialized characters on all taxonomic levels. »

Le genre *Plethodon* représente le groupe de base des Plethodontini : « ... same mode of life history is apparently found throughout the entire genus » (NOBLE, 1931) ; « Pletho-

don is the central and most generalized offshoot » (WAKE, 1966). L'étude de l'encéphalisation corrobore ces affirmations. Le groupe *Plethodon* a une encéphalisation ($89 < Ie < 113$) qui lui confère une position centrale, tandis que *Ensatina* et *Aneides* apparaissent plus encéphalisés. *Aneides* est spécialisé dans un mode de vie arboricole, alors que *Ensatina*, forme terrestre (STEBBINS, 1954), a un pouvoir d'autotomisation de la queue, ce qui représente une adaptation à la vie terrestre : « *Ensatina* is as terrestrial as any member of the family Plethodontidae and is probably the most terrestrial and xeric adapted member of its tribe. » (WAKE et DRESNER, 1967.)

Le seul genre de la tribu des Hemidactylini, dont nous disposons, est *Eurycea*. Son encéphalisation varie pratiquement comme celle du groupe *Plethodon*. Selon WAKE (1966) : « *Eurycea* has become somewhat diversified. » *Eurycea longicauda* ($Ie = 120$) présente un niveau d'encéphalisation bien supérieur à celui de *Eurycea bislineata wilderae* ($Ie = 85$), pourtant les deux espèces ont à peu près le même habitat. Cependant, *Eurycea bislineata wilderae* est considéré par WAKE (1966) comme une espèce primitive.

La tribu des Bolitoglossini est représentée par trois super-genres : *Hydromantes*, *Bolitoglossa* et *Batrachoseps* ; nous avons étudié leur encéphalisation. La variation de l'encéphalisation des Bolitoglossini ($67 < Ie < 172$, soit 2,57) est beaucoup plus large que dans les deux autres tribus de Plethodontinae : Hemidactylini ($85 < Ie < 120$, soit 1,41) et Plethodontini ($89 < Ie < 150$, soit 1,69). Nous remarquons, à la suite de WAKE (1966), que le groupe des Bolitoglossini « ... has differentiated to a greater degree than either of the other two tribes. » Le genre *Hydromantes* a une aire de répartition disjointe (Europe et Californie) de caractère relicté ; l'on y rencontre les mêmes conditions écologiques étroites pouvant entraîner une spécialisation intense, surtout pour les formes européennes, éloignées du centre de dispersion primitif. L'encéphalisation d'*Hydromantes italicus strinati* ($Ie = 172$) est la plus élevée parmi les Urodèles. Le genre *Bolitoglossa* ($Ie = 114$) est adapté à une vie arboricole, comme *Aneides* ($Ie = 121$) dont l'encéphalisation est seulement un peu plus forte. Il s'agit probablement d'un cas d'évolution parallèle, retrouvé au niveau de l'encéphalisation. Le mode de vie de *Batrachoseps* est souterrain ; il en résulte diverses adaptations morphologiques et physiologiques (STORER, 1925 ; HENDRICKSON, 1954) ; le genre apparaît comme hautement spécialisé (WAKE, 1966). Cette spécialisation s'accompagne d'un niveau d'encéphalisation peu élevé ($Ie = 67$).

La sous-famille des Desmognathinae est écologiquement la plus diversifiée : « Radiation within the subfamily is a miniature of that in the family as a whole » (WAKE, 1966). Nous ne possédons qu'une seule espèce, il serait probablement fort intéressant de suivre l'encéphalisation pour d'autres espèces dont le principal élément de divergence est l'occupation de niches écologiques différentes (DUNN, 1917 et 1926 ; NOBLE, 1931 ; HAIRSTON, 1949 ; ORGAN, 1961 ; WAKE, 1966). L'espèce *Desmognathus monticola* ($Ie = 61$) est la moins encéphalisée de tous les Urodèles ; elle représente, selon WAKE (1966), le second maillon d'une chaîne menant vers une vie terrestre.

e — Étude des Salamandridae

Les Salamandridae ont fait l'objet de travaux d'ostéologie (BOLKAY, 1928 ; HERRE, 1935 ; STEINER, 1950 et VON WAHLERT, 1953), d'anatomie fonctionnelle (LÜDIKE, 1955 ; ÖZETI et WAKE, 1969), d'éthologie (SALTHER, 1967) et d'évolution générale (WAKE et ÖZETI,

1969). Nous nous proposons, par l'étude de l'encéphalisation, d'analyser la radiation adaptative que représente cette famille.

Le groupe *Triturus* a une position presque centrale avec une encéphalisation ($96 < I_e < 111$) dont la variation est restreinte. A partir des caractères squelettiques, BOLKAY (1928) avait reconnu trois stades évolutifs constituant des sous-genres distincts (*Palaeotriton*, *Mesotriton* et *Neotriton*). WAKE et ÖZETI (1969) ont trouvé une forte similitude au sein du genre *Triturus* qu'ils placent, avec d'autres genres, dans un groupe (B) occupant une place intermédiaire entre des genres dérivés (groupe A) et primitifs (groupes C et D). Les niches écologiques conquises par plusieurs espèces de *Triturus* sont très semblables ; il y a parfois cohabitation d'espèces différentes ; l'encéphalisation présente une forte homogénéité.

En ne tenant compte que des genres étudiés par nous, l'analyse de WAKE et ÖZETI (1969) donne le regroupement suivant : groupe A (*Salamandra*), groupe B (*Triturus*, *Euproctus*, *Cynops*, *Taricha* et *Notophthalmus*), groupe C (*Pleurodeles*) et groupe D (*Tylototriton*). Ces auteurs ont traité par les méthodes de la taxinomie numérique l'ensemble des Salamandridae ; les caractères retenus portent sur les mécanismes de la nutrition, l'anatomie et la biologie. Le classement par ordre décroissant du niveau d'encéphalisation s'établit ainsi : *Euproctus* ($I_e = 111$), *Salamandra* ($I_e = 105$), *Triturus* ($I_e = 104$), *Cynops* ($I_e = 103$), *Taricha* ($I_e = 102$), *Tylototriton* ($I_e = 96$), *Notophthalmus* ($I_e = 83$) et *Pleurodeles* ($I_e = 75$). Comme l'on pouvait s'y attendre, nos résultats présentent des différences avec ceux qui sont fournis par WAKE et ÖZETI (1969). Toutefois, nous estimons aussi qu'il existe un groupe *Triturus* assez homogène auquel nous rattachons les genres *Cynops* et *Taricha*. Chez l'Euprocte, nous remarquons une variation de l'encéphalisation : *Euproctus asper* ($I_e = 101$), *Euproctus asper castelmouliensis* ($I_e = 110$), *Euproctus montanus* ($I_e = 121$) qui est le plus encéphalisé des Salamandridae. Selon BOULENGER (1917), le genre *Euproctus* ne serait pas naturel, il dissimulerait un phénomène de convergence lié au biotope et au mode de vie analogues. DESPAX (1923) arrive aux mêmes conclusions par l'étude anatomique de la région cloacale de l'Euprocte. Au point de vue de l'encéphalisation, le genre *Euproctus* apparaît variable, sans que l'on puisse, pour le moment, clairement analyser cette particularité. Notons simplement que chez *Euproctus montanus* les poumons ont complètement disparu, ce qui représente un caractère d'évolution (LÜDIKE, 1955) ; l'accouplement peut avoir lieu à terre (THORN, 1969), ce qui dénote une importante faculté d'adaptation.

Comme chez l'Euprocte, l'encéphalisation de la Salamandre présente une forte variation : *Salamandra s. fastuosa* ($I_e = 90$), *Salamandra s. terrestris* ($I_e = 106$) et *Salamandra atra* ($I_e = 118$). Le genre *Salamandra* présente un ensemble de caractères primitifs et évolués ; la viviparité est une spécialisation évolutive (indépendance du milieu aquatique) dont les répercussions probables sur la croissance encéphalique ont été décelées (THIREAU et BAUCHOT, 1974). La forte encéphalisation de *Salamandra atra* est peut-être liée à la viviparité de cette espèce. Selon THORN (1969), il s'agirait d'une réponse adaptative aux conditions écologiques de l'époque glaciaire.

« *Notophthalmus* and *Taricha* are very distinct genera, but evidence for their close relationship is fairly good » (WAKE, 1966). L'encéphalisation de *Notophthalmus viridescens* ($I_e = 83$) lui donne curieusement une position marginale au sein des Salamandridae sans que l'on puisse relier ce fait à un mode de vie éloigné du groupe *Triturus*. Classiquement, les auteurs s'accordent (HERRE, 1935 ; VON WAHLERT, 1953) pour rapprocher *Pleurodeles* et

Tylototriton. WAKE et ÖZETI (1969) nuancent cette attitude : « *Tylototriton* is more closely related to *Pleurodeles* than to any other genus but the similarity is at a low level in terms of derived states. » L'habitat étant très différent d'un genre à l'autre, l'écologie des animaux se trouve fortement modifiée, ce qui peut s'accompagner d'une différence d'encéphalisation : *Pleurodeles waltli* (Ie = 75) est au niveau d'encéphalisation le plus bas parmi les Salamandridae et s'écarte de *Tylototriton verrucosus* (Ie = 96).

f — Étude des *Ambystomatidae*

A partir de l'étude ostéologique de *Dicamptodon* et *Rhyacotriton*, TIHEN (1958) déclare : « These forms are so distinct from each other and from the remainder of the family that recognition of three separate subfamilies is proposed. » L'étude de l'encéphalisation isole surtout *Rhyacotriton olympicus*, très encéphalisé (Ie = 144), des autres espèces étudiées. Ceci est particulièrement intéressant : selon WAKE (1966), les Plethodontidae dériveraient d'un « Ambystomatid or preambystomatid ancestral stock ». La niche écologique particulière et l'absence de poumons de *Rhyacotriton* en font l'« Ambystomatidae type » qui aurait pu donner départ à la radiation des Plethodontidae. L'étude de l'encéphalisation étaye ces considérations, par son niveau élevé chez *Rhyacotriton olympicus*. *Ambystoma texanum* a tendance à présenter un comportement fouisseur que l'on peut rapprocher de sa modeste encéphalisation (Ie = 84).

g — Étude des *Hynobiidae*

Les Hynobiidae dont nous avons disposé appartiennent au centre de dispersion japonais. Le genre *Hynobius* montre une tendance vers la vie fouisseuse, en particulier chez *Hynobius nebulosus* (Ie = 77) dont l'encéphalisation est faible. *Hynobius nebulosus* se rencontre dans les eaux stagnantes, alors que *Hynobius naevius* (Ie = 99) fréquente l'abond des ruisseaux de régions accidentées. Une espèce plus encéphalisée, *Onychodactylus japonicus* (Ie = 104), se trouve dans les eaux courantes de montagne, les fissures de rochers ; elle ne possède pas de poumons.

h — Étude des *Proteidae*

La famille des Proteidae n'est pas naturelle (HECHT, 1957) : elle présente un cas d'évolution parallèle à partir de lignées néoténiques indépendantes. L'encéphalisation indique peu de différence entre *Proteus anguinus* (Ie = 84) et *Necturus maculosus* (Ie = 94). L'habitat de ces deux espèces, exclusivement aquatique, n'est pas fort éloigné ; toutefois, *Proteus anguinus* est inféodé au milieu cavernicole, ce qui peut être relié à son encéphalisation plus faible.

DISCUSSION — CONCLUSION

L'étude pondérale encéphalo-somatique interspécifique des Urodèles fournit un certain nombre de résultats contribuant à la connaissance de l'évolution du groupe. D'après la valeur de l'allométrie (AMR = 0,654) nous serions tentés de reconnaître une filiation de classe, tandis que l'indice d'encéphalisation montre nettement qu'il y a un « pas évolutif »

entre Anoures ($I_e = 143$) et Urodèles ($I_e = 100$). Par ailleurs, l'ajustement des Anoures ($AMR = 0,605$) et des Urodèles ($AMR = 0,607$) favorise un rapprochement des deux ordres puisqu'ils présentent la même allométrie. A partir de ces résultats, il est préférable de s'abstenir, pour le moment, de décider du caractère arbitraire (ou non) de la classe des Amphibiens. Toutefois, si le « pas évolutif » Urodèles-Anoures a des chances d'être confirmé par des travaux ultérieurs sur les Anoures, nous estimons l'allométrie interspécifique que nous proposons (à partir de 4 données fiables sur 11 valeurs seulement !) comme susceptible d'être modifiée chez les Anoures.

Le calcul de l'indice d'encéphalisation (fig. 3) isole un certain nombre d'Urodèles peu encéphalisés, situés à la base des polygones de dispersion (fig. 2) : *Batrachoseps attenuatus* et *Desmognathus monticola* (Plethodontidae), *Notophthalmus viridescens* et *Pleurodeles waltli* (Salamandridae), *Ambystoma species* et *Ambystoma texanum* (Ambystomatidae). L'on peut y adjoindre *Hynobius nebulosus* (Hynobiidae) et *Proteus anguinus* (Proteidae) également peu encéphalisés. Ces 8 espèces pourraient définir un groupe de base dont l'allométrie $AMR = 0,649$ ($r = 0,9932$) est très proche de la valeur $2/3$. Toutefois, ce mode de regroupement a l'inconvénient de rassembler des espèces d'écologie différente.

Une autre question est d'apprécier la signification que l'on doit donner à l'indice d'encéphalisation. A priori, cet indice n'a pas de raisons d'être plus un critère d'anatomie comparée que « l'enregistrement » de modalités écologiques particulières. Il semble bien, pour l'ordre ou les familles d'Urodèles, qu'il soit l'indication d'un stade d'évolution phylogénétique ; en ce sens, il peut être envisagé comme tout autre critère de l'anatomie comparée, avec l'avantage de ne pas poser de problème d'homologie (l'encéphale étant pris dans son ensemble). Le « pas évolutif » Urodèles-Anoures donne une signification phylogénétique à l'indice d'encéphalisation. Toutefois, l'écologie des Anoures est infiniment plus riche que celle des Urodèles, donc l'encéphalisation témoigne aussi d'une possibilité d'adaptation à des niches écologiques variées. Avec l'étude de l'encéphalisation pour chaque espèce, nous avons cherché à relier nos résultats aux données écologiques. Ainsi, les espèces d'une famille (ou d'un rang taxinomique inférieur) exprimeraient une radiation adaptative que nous avons tenté d'interpréter. Ce mode de raisonnement postule qu'il n'y a pas d'adaptation écologique importante sans modification anatomique quantitative intégrée au niveau encéphalique, ce qui reste à démontrer. Par ailleurs, si une adaptation écologique est reliée à un certain niveau d'encéphalisation, il est souvent difficile de rendre compte de l'intensité de la liaison. Cependant, il nous est possible de justifier empiriquement le bien-fondé de notre démarche. Considérons les espèces suivantes : *Euproctus montanus* (Salamandridae), *Rhyacotriton olympicus* (Ambystomatidae) et *Onychodactylus japonicus* (Hynobiidae) ; nous remarquons leur niveau d'encéphalisation élevé, l'absence de poumons et l'identité de niche écologique. Voilà donc établi un lien entre encéphalisation et écologie (s. l.) ; la corrélation entre l'absence de poumons et l'habitat dans les ruisseaux de montagne a déjà été soulignée par WILDER et DUNN (1920). Rappelons aussi l'importance évolutive particulière qu'il convient de donner à *Rhyacotriton olympicus* en tant qu'« Ambystomatidae type » pouvant donner « souche » à la radiation adaptative des Plethodontidae. Ce point de vue est partagé par SZARSKI (1964) : « Plethodontidae evidently lost the lungs when their common ancestor lived in cold and agitated water. Recent *Rhyacotriton* can be regarded as pursuing at present a parallel evolutionary course. » Une tendance au fouissage s'accompagne d'un niveau d'encéphalisation bas, c'est le cas de *Batrachoseps attenuatus* (Plethodontidae),

Ambystoma texanum (Ambystomatidae) et *Hynobius nebulosus* (Hynobiidae). Nous ne pensons pas, cependant, qu'il convienne d'établir un lien exclusif entre niveau d'encéphalisation et écologie ; il s'agit de rapprochements qui mériteraient d'autres justifications (que nous fournirons), même si certains de nos résultats font figure de conclusion. Il est probable que le « poids » du passé évolutif des espèces intervient pour une part dans le niveau d'encéphalisation et, si les modalités écologiques dominent parfois, la valeur de l'indice d'encéphalisation est composite. Il en résulte une gêne dans l'interprétation des résultats et, à ce propos, les Salamandridae fournissent un bon exemple car il est difficile d'opérer un découpage de la famille à partir de l'indice d'encéphalisation. En revanche, chez les Plethodontidae, il est plus aisé de suivre les lignées évolutives.

La recherche du niveau d'encéphalisation des Urodèles constitue une étape préalable à l'étude plus approfondie de la variation quantitative de diverses structures cérébrales, c'est cette voie d'investigation que nous avons déjà abordée (THIREAU, 1975 *b*) et que nous allons poursuivre.

Remerciements

J'adresse mes vifs remerciements à M. le Pr R. BAUCHOT et à M. le Pr J. GUIBÉ. Ce travail n'aurait pas pu se réaliser sans la récolte d'Urodèles dans la nature ; cette aide m'a été fournie par de nombreuses personnes : R. G. TUCK Jr. (et coll.), I. E. FUHN, E. PRETNER, D. B. WAKE, ainsi que M. LAMOTTE, A. CHABAUD, J. CORSIN, F. D'AUBENTON, A. DE RICQLÈS, A. DUBOIS et J. HEBBARD. Je tiens à leur exprimer ici toute ma reconnaissance et je veux souligner aussi le grand dévouement de mon ami TUCK.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BAUCHOT, R., 1972. — Encéphalisation et phylogénie. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **275** : 441-443.
- BAUCHOT, R., et R. PLATEL, 1973. — L'encéphalisation. *La Recherche*, Paris, **4** (40) : 1069-1077.
- BAUCHOT, R., et H. STEPHAN, 1964. — Le poids encéphalique chez les Insectivores malgaches. *Acta Zool., Stockh.*, **45** : 63-75.
- BAUCHOT, R., et H. STEPHAN, 1966. — Données nouvelles sur l'encéphalisation des Insectivores et des Prosimiens. *Mammalia*, Paris, **30** (1) : 160-196.
- BAUCHOT, R., et H. STEPHAN, 1969. — Encéphalisation et niveau évolutif chez les Simiens. *Mammalia*, Paris, **33** (2) : 225-275.
- BOLKAY, S. J., 1928. — Die schädel der Salamandrinen mit besonderer rücksicht auf ihre systematische bedeutung. *Z. Anat. Entw.*, München, 1 sér., **86** (3/4) : 259-319.
- BONIN, G. VON, 1937. — Brain-weight and body-weight in Mammals. *J. gen. Psychol.*, **16** : 379-389.
- BOULENGER, G.-A., 1917. — Les Batraciens Urodèles rapportés au genre *Euproctus*, leurs rapports éthologiques et phylogéniques. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **164** : 709-712.
- BRANDT, A., 1867. — Sur le rapport du poids du cerveau à celui du corps chez différents animaux. *Bull. Soc. Impér. Natur.*, Moscou, **4** : 525-543.
- BRAME, A. H., 1967. — A list of the world's recent and fossil Salamanders. *Herpeton*, Pasadena, **2** (1) : 1-26.
- BRUMMELKAMP, R., 1940. — Brainweight and bodysize (a study of the cephalization problem). *Ned. Akad. Wet. Verh.*, Amsterdam, **39** (5) : 1-57.

- COMPOINT-MONMIGNAUT, C., 1973. — L'encéphalisation chez les Rongeurs. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **277** : 861-863.
- COUNT, E. W., 1947. — Brain and body weight in man : their antecedents in growth and evolution. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, New-York, **46** (10) : 993-1122.
- CRILE, G., et D. P. QUIRING, 1940. — A record of the body weight and certain organ and gland weights of 3 690 animals. *Ohio J. Sci.*, **40** (5) : 219-259.
- DESPAX, R., 1923. — Contribution à l'étude anatomique et biologique des Batraciens Urodèles du groupe des Euproctes et spécialement de l'Euprocte des Pyrénées. Bonnet, Toulouse, 256 p.
- DUBOIS, E., 1914. — On the relation between the quantity of brain and the size of the body in Vertebrates. *Proc. K. ned. Akad. Wet.*, Amsterdam, **16** : 647-668.
- DUNN, E. R., 1917. — The Salamanders of the genera *Desmognathus* and *Leurognathus*. *Proc. U.S. natn. Mus.*, Washington, **53** : 393-433.
- 1926. — The Salamanders of the family Plethodontidae. Smith college, Northampton, 2^e éd., 1972, v + 441 p.
- FÜHN, I. E., 1960. — Fauna Republicii Populare Romîne. Amphibia. Academia, Bucuresti, 14, 288 p.
- GOULD, S. J., 1971. — Geometric similarity in allometric growth : a contribution to the problem of scaling in the evolution of size. *Am. Nat.*, Chicago, **105** (942) : 113-136.
- HAIRSTON, N. G., 1949. — The local distribution and ecology of the Plethodontid Salamanders of the southern Appalachians. *Ecol. Monogr.*, Durham, **19** : 47-73.
- HENDRIKSON, J. R., 1954. — Ecology and systematics of Salamanders of the genus *Batrachoseps*. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, Berkeley et Los Angeles, **54** (1) : 1-46.
- HECHT, M. K., 1957. — A case of parallel evolution in Salamanders. *Proc. zool. Soc., Calcutta*, Mookerjee Memor. : 283-292.
- HERRE, W., 1935. — Die schwanzlurche der mitteleocänen (oberlutetischen) braunkohle des geiseltales und die phylogenie der Urodelen unter einschluss der fossilen formen. *Zoologica*, Stuttgart, **33** (87) : 1-85 + 7 pl.
- JARVIK, E., 1960. — Théories de l'évolution des Vertébrés. Masson, Paris, 104 p.
- JERISON, H. J., 1961. — Quantitative analysis of evolution of the brain in Mammals. *Science*, Washington, **133** : 1012-1014.
- LAPICQUE, L., 1934. — Sur le développement phylogénétique du cerveau. *Annls Sci. nat., Zoologie*, Paris, 10 sér., **17** : 369-380.
- LAPICQUE, L., et P. GIRARD, 1905. — Poids de l'encéphale en fonction du poids du corps chez les Oiseaux. *Mém. Soc. Biol.*, Paris, **58** (1) : 665-668.
- LE GALLIC, P., 1953. — Théorie du coefficient de céphalisation de Dubois. *Mammalia*, Paris, **17** (3) : 194-207.
- LÜDIKE, R., 1955. — Über den respirationsapparat verschiedener Urodelen und seine beziehungen zum herzen. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **43** (6/7) : 578-615.
- NOBLE, G. K., 1931. — The biology of the Amphibia. Dover éd. 1954, 577 p.
- ORGAN, J. A., 1961. — Studies of the local distribution, life history, and population dynamics of the Salamander genus *Desmognathus* in Virginia. *Ecol. Monogr.*, Durham, **31** : 189-220.
- ÖZETI, N., et D. B. WAKE, 1969. — The morphology and evolution of the tongue and associated structures in Salamanders and Newts (family Salamandridae). *Copeia*, n° 1 : 91-123.
- PARSONS, T. S., et E. E. WILLIAMS, 1962. — The teeth of Amphibia and their relation to amphibian phylogeny. *J. Morph.*, **110** (3) : 375-389.
- PARSONS, T. S., et E. E. WILLIAMS, 1963. — The relationships of the modern Amphibia : A reexamination. *Q. Rev. Biol.*, **38** (1) : 26-53.

- PIRLOT, P., et H. STEPHAN, 1970. — Encephalization in *Chiroptera*. *Can. J. Zool.*, Ottawa, **48** (3) : 433-444.
- PLATEL, R., 1972. — Les relations pondérales encéphalo-somatiques chez les Reptiles Sauriens. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **274** : 2181-2184.
- RIDET, J.-M., 1973. — Les relations pondérales encéphalo-somatiques chez les Poissons Téléostéens. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **276** : 1437-1440.
- SALTHER, S. N., 1967. — Courtship patterns and the phylogeny of the Urodeles. *Copeia*, n° 1 : 100-117.
- SNELL, O., 1892. — Die abhängigkeit des hirngewichts von dem körperrgewicht und den geistigen fähigkeiten. *Arch. Psychiat. NervKrankh.*, **23** : 436-446.
- STEBBINS, R. C., 1954. — Natural history of the Salamanders of the Plethodontid genus *Ensatina*. *Univ. Calif. Publs Zool.*, Berkeley et Los Angeles, **54** (2) : 47-124.
- STEINER, H., 1950. — Die differenzierung der paläarktischen Salamandrinen während des Pleistozäns. *Revue suisse Zool.*, Genève, **57** (29) : 590-603.
- STORER, T. I., 1925. — A synopsis of the Amphibia of California. *Univ. Calif. Publs Zool.*, Berkeley, **27** : 1-342.
- SZARSKI, H., 1964. — The structure of respiratory organs in relation to body size in Amphibia. *Evolution*, **18** (1) : 118-126.
- TEISSIER, G., 1948. — La relation d'allométrie, sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, **4** (1) : 14-53.
- THIREAU, M., 1973. — L'encéphale de l'Euprocte des Pyrénées, *Euproctus asper* (Dugès, 1852) (Amphibia, Caudata, Salamandridae). La relation encéphalo-somatique et le dimorphisme sexuel. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 188, Zool. 127 : 1497-1513.
- 1974. — L'encéphale de *Triturus helveticus helveticus* (Razoumowsky, 1789) (Amphibia, Caudata, Salamandridae). Étude préalable à des recherches quantitatives. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 199, Zool. 131 : 1621-1631.
- 1975 a. — L'allométrie pondérale encéphalo-somatique chez les Urodèles I. Relations intraspécifiques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 297, Zool. 207 : 467-482.
- 1975 b. — Étude cytoarchitecturale qualitative et quantitative du télencéphale de *Salamandra salamandra* (L.) (Amphibia, Caudata, Salamandridae). *Bull. Mus., natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 297, Zool. 207 : 503-535.
- THIREAU, M., et R. BAUCHOT, 1974. — Modification de l'allométrie pondérale encéphalo-somatique au cours de la croissance chez *Salamandra atra* Laurenti (Amphibia, Caudata, Salamandridae). Liaison avec la viviparité ? *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **7** : 919-922.
- THIREAU, M., R. BAUCHOT, R. PLATEL et J.-M. RIDET, 1973. — L'encéphale de *Salamandra salamandra fastuosa* Schreiber, 1912 (Amphibia, Caudata, Salamandridae). Étude préalable à des recherches quantitatives. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 106, Zool. 80 : 49-65.
- THORN, R., 1969. — Les Salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord. Lechevalier, Paris, iv + 376 p.
- TIHEN, J. A., 1958. — Comments on the osteology and phylogeny of Ambystomatid Salamanders. *Bull. Fla St. Mus. biol. Sci.*, Florida, **3** (1) : 1-50.
- WAHLERT, G. VON, 1953. — Eileiter, laich und kloake der Salamandriden. *Zool. Jb., Anat. Ontog. Tiere*, Jena, **73** (2) : 276-324.
- WAKE, D. B., 1966. — Comparative osteology and evolution of the lungless salamanders, family Plethodontidae. *Mem. Sth. Calif. Acad. Sci.*, **4** : 1-111.
- WAKE, D. B., et I. G. DRESNER, 1967. — Functional morphology and evolution of tail autotomy in Salamanders. *J. Morph.*, **122** (4) : 265-306.

- WAKE, D. B., et N. ÖZETI, 1969. — Evolutionary relationships in the family Salamandridae. *Copeia*, n° 1 : 124-137.
- WATERLOT, M. G., 1912. — Déterminations de poids encéphaliques et de grandeurs oculaires chez quelques Vertébrés du Dahomey. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, n° 8 : 491-494.
- WILDER, I. W., et E. R. DUNN, 1920. — The correlation of lunglessness in Salamanders with a mountain brook habitat. *Copeia*, n° 83 : 63-68.

Manuscrit déposé le 25 janvier 1974.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3^e sér., n° 297, mars-avril 1975,
Zoologie 207 : 483-501.

Achévé d'imprimer le 19 juillet 1975.



Thireau, Michel. 1975. "L'allométrie pondérale encéphalo-somatique chez les Urodèles. II. Relations interspécifiques." *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle* 297(207), 483–501.

View This Item Online: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/261685>

Permalink: <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/279697>

Holding Institution

Muséum national d'Histoire naturelle

Sponsored by

Muséum national d'Histoire naturelle

Copyright & Reuse

Copyright Status: In copyright. Digitized with the permission of the rights holder.

Rights Holder: Muséum national d'Histoire naturelle

License: <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>

Rights: <http://biodiversitylibrary.org/permissions>

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at <https://www.biodiversitylibrary.org>.