

CROISSANCE ONTOGÉNÉTIQUE ET PHYLOGÉNÉTIQUE DE L'ENCÉPHALE DES TÉLÉOSTÉENS.

par

Jean-Marc Rider, Roland Bauchot, Monique Diagne et Roland Platel
Laboratoire de Neuroanatomie comparée — Université Paris 7 (t)

Résumé

Trente-six espèces de Poissons Téléostéens réparties en vingt-deux familles permettent de définir un coefficient d'allométrie encéphalosomatique intra-spécifique de 0,487.

Il existe une différence du taux de croissance encéphalique en fonction de la salinité de l'eau ou du niveau évolutif (Préacanthoptérygiens — Acanthoptérygiens).

Le coefficient d'allométrie interspécifique (ou coefficient de filiation) calculé à partir de 547 espèces est de 0,630, c'est-à-dire proche de 2/3.

Un certain nombre d'unités systématiques intermédiaires (genre, famille, ordre) ont été étudiées et ont fourni les résultats suivants : coefficient d'allométrie encéphalosomatique générique, 0,493 — familial, 0,517 — ordinal, 0,592.

Ces valeurs semblent bien réaliser autant d'étapes intermédiaires **dans** l'évolution des relations pondérables encéphalosomatiques des Téléostéens.

INTRODUCTION

On sait que le poids encéphalique (P_e) est lié au poids somatique (P_s) par la formule de Snell (1892) : $P_e = k \cdot P_s^\alpha$, où α représente le coefficient d'allométrie et k le coefficient d'encéphalisation.

L'étude des relations pondérales encéphalo-somatiques chez les Poissons Téléostéens, entreprise depuis 1973 (Bauchot, Platel, Ridet et Thireau, 1973; Ridet, 1973 et 1975; Ridet, Guézé, Bauchot et Platel, 1975; Bauchot, Bauchot, Platel et Ridet, 1976) s'inscrit dans un ensemble de recherches quantitatives sur l'encéphale de différents groupes de Vertébrés : Insectivores et Primates (Bauchot, 1963; Bauchot et Stephan, 1964, 1966) - Rongeurs (Compoint, 1973)

(1) Un résumé de cet article a été présenté au 2^e Congrès Européen des Ichthyologistes — Paris 8-14 sept. 1976 (Abstract n° 83).

- Oiseaux (Platel, Bauchot et Delfini, 1972) - Reptiles (Platel, 1972, 1974, 1975 a.b., 1976) - Amphibiens Urodèles (Thireau, 1975) - Poissons Chondrostéens (Bauchot, Caloianu, Diagne et Ridet, 1975) - Poissons Chondrichthyens (Bauchot, Platel et Ridet, 1976).

Bauchot et Platel (1973), puis Platel (1974) ont donné une analyse historique et critique des divers travaux effectués depuis la fin du XIX^e siècle sur les rapports encéphalosomatiques; ils citent à cette occasion un certain nombre d'auteurs qui apportent des données numériques relatives aux Poissons Téléostéens (Lapicque, 1908; Crile et Quiring, 1940...). D'autres études, qui font intervenir le poids de l'encéphale, ont été réalisées par Hatai (1918), Sasaki (1926), Paulian (1933), Geiger (1956) et Packard (1972). Il nous semble préférable de ne pas utiliser de tels résultats dans la mesure où le protocole d'évaluation du poids encéphalique n'est pas indiqué ou diffère trop de celui que nous avons retenu.

L'étude de la Truite Arc-en-ciel, *Salmo gairdneri* (Bauchot, Platel, Ridet et Thireau, 1973) puis de sept autres espèces de Téléostéens (Ridet, 1973) nous a donné une première indication sur l'intervalle de variation du coefficient d'allométrie encéphalo-somatique intraspécifique (de 0,423 à 0,500) ainsi qu'une valeur moyenne (0,461). Cette dernière semble confirmer l'hypothèse selon laquelle le coefficient intraspécifique serait lié au niveau d'évolution atteint par chaque groupe de Vertébrés : 0,511 pour les Chondrichthyens (Bauchot, Platel et Ridet, 1976), 0,501 pour les Chondrostéens (Bauchot, Caloianu, Diagne et Ridet, 1975), 0,461 pour les Téléostéens (Ridet, 1973), 0,429 pour les Reptiles (Platel, 1975 a), 0,365 pour les Oiseaux (Platel, Bauchot et Delfini, 1972), 0,23 pour les Mammifères (Bauchot et Guerstein, 1970; Bauchot et Diagne, 1973). La présente étude, qui porte sur 36 espèces de Téléostéens réparties en 22 familles, fournit une valeur plus fiable du coefficient d'allométrie; c'est en même temps l'étape préliminaire indispensable à l'analyse quantitative des principales formations encéphaliques, telle qu'elle a déjà été réalisée chez *Salmo gairdneri* (Ridet, Diagne, Bauchot et Platel, 1974) et chez *Labrus bergylta* et *Cyprinus carpio* (Ridet, 1975).

L'étude des relations encéphalo-somatiques interspécifiques (allométrie de filiation de Bauchot et Platel, 1973) montre que dans la plupart des groupes (classes ou ordres) de Vertébrés, le coefficient d'allométrie a une valeur proche de 2/3 sauf chez les Chondrichthyens où il atteint 0,94 (Bauchot, Platel et Ridet, 1976). Chez les Poissons Téléostéens, des valeurs identiques ont été jusqu'alors obtenues : 0,653 (Ridet, 1973); 0,669 (Ridet, Guézé, Bauchot et Platel, 1974); 0,663 (Bauchot, Bauchot, Platel et Ridet, 1976). La prise en compte de 527 espèces permet de préciser de tels résultats; ce sera également l'occasion de compléter l'étude des relations encéphalo-somatiques aux niveaux générique, familial, etc... dont nous avons déjà donné par ailleurs une première ébauche (Bauchot, Bauchot, Platel et Ridet, 1976).

PROTOCOLE D'ÉTUDE

Collecte du matériel

La récolte des animaux s'effectue de préférence dans la nature — afin d'éviter des variations somatiques importantes dues aux conditions d'élevage — et hors de la période de reproduction — car cette « crise » physiologique entraîne fréquemment une forte diminution du poids somatique.

Pour les relations pondérales encéphalo-somatiques intraspécifiques, les échantillonnages étudiés présentent un effectif élevé (sauf pour quelques espèces comme *Belone belone*, *Spicara maena*...) et comportent des individus dont les tailles sont très diversifiées (juvéniles et « adultes »).

La recherche du coefficient d'allométrie interspécifique se limite en revanche à l'examen des seuls individus « adultes ».

Chez les Vertébrés inférieurs qui sont soumis à une croissance continue (en principe pendant toute la durée de leur vie), la notion d'adulte est délicate à définir; nous retiendrons comme « adulte » tout animal apte à la reproduction.

L'établissement du coefficient d'allométrie intraspécifique repose sur l'analyse d'importants échantillonnages de 36 espèces de Poissons Téléostéens des rivières et des côtes européennes. Les relations interspécifiques sont établies à l'aide de 547 espèces européennes et indo-pacifiques (Réunion, Hawaii et Marshall).

Mesures et pesées

L'animal immobilisé (endormi au MS 222) est pesé au gramme près; après décapitation, l'encéphale est prélevé dans un laps de temps qui ne doit pas excéder une heure; le plus souvent une préfixation d'une dizaine de minutes est nécessaire en cours de dissection afin d'éviter une déformation de l'encéphale lors de son isolement. Le fixateur employé est le picroformol acétique de Bouin. Les nerfs crâniens sont sectionnés au ras de l'encéphale; les tractus optiques sont coupés immédiatement en avant du chiasma. La limite postérieure (début de la moelle épinière) n'est pas toujours aisément identifiable au simple examen externe, surtout chez les Téléostéens où elle est généralement masquée par l'important développement du cervelet; pratiquement, nous nous sommes efforcés de réaliser notre section au niveau de la première paire de nerfs rachidiens (Fig. 1).

L'encéphale est alors pesé à 0,1 milligramme près; il séjourne ensuite dans le fixateur de 48 heures à cinq jours (suivant sa taille) puis est lavé et conservé dans l'alcool à 70° renouvelé.

Des conditions de collecte particulières rendent parfois impossible la pesée de l'encéphale dans les quelques minutes qui suivent son immersion dans le liquide fixateur. On sait que, chez les Mammifères, un séjour de 24 heures dans le liquide de Bouin se traduit par une perte de 5 p. 100 du poids encéphalique (Bauchot, 1967).

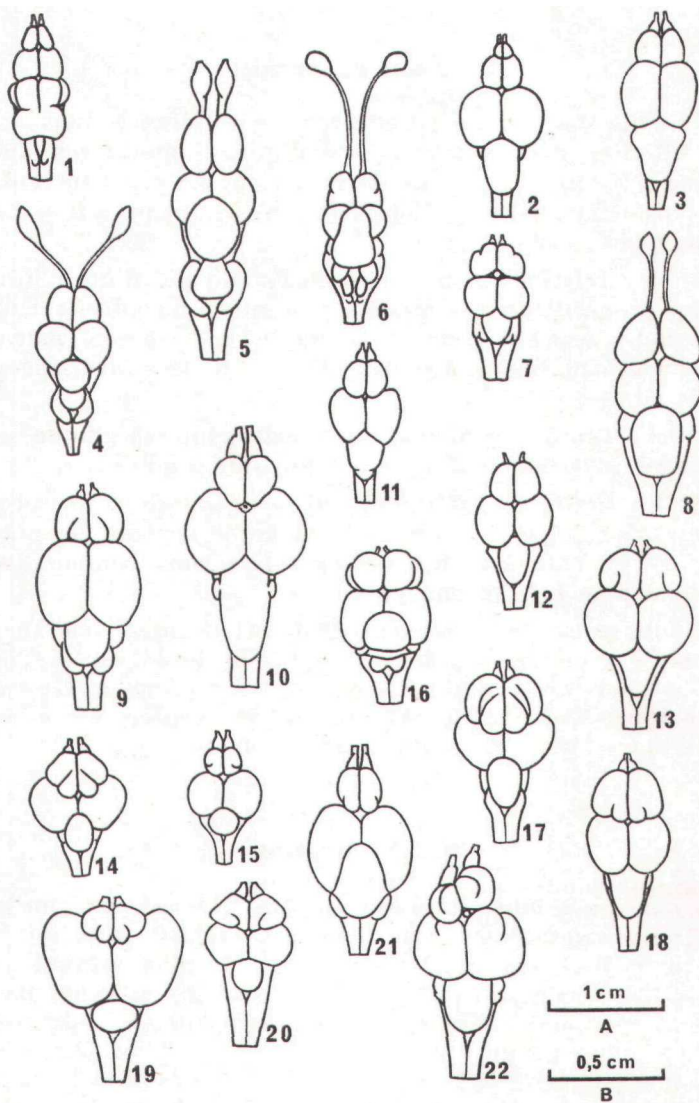


FIG. 1.

Encéphales de divers Poissons Téléostéens — Vue dorsale schématique.

1. *Anguilla anguilla* ; 2. *Salmo gairdneri* ; 3. *Esox lucius* ; 4. *Tinca tinca* ; 5. *Misgurnus fossilis* ; 6. *Ictalurus melas* ; 7. *Lepadogaster lepadogaster* ; 8. *Ciliata mustela* ; 9. *Atherina presbyter* ; 10. *Belone belone* ; 11. *Spinachia spinachia* ; 12. *Entelurus aequoreus* ; 13. *Taurulus bubalis* ; 14. *Serranus cabrilla* ; 15. *Perca fluviatilis* ; 16. *Spicara moena* ; 17. *Symphodus melops* ; 18. *Blennius pholis* ; 19. *Callionymus lyra* ; 20. *Gobius paganellus* ; 21. *Scomber scombrus* ; 22. *Pleuronectes platessa*.

Echelle A : encéphales 1, 2, 3, 4, 6, 10, 14, 15, 16, 17, 21, 22.

Echelle B : encéphales 5, 7, 8, 9, 11, 12, 13, 18, 19, 20.

Chez les Poissons Téléostéens, la perte de poids est plus rapide (10 p. 100 en trois heures) ; elle se stabilise à 22 p. 100 après 30 jours de fixation (pour les Mammifères, Bauchot ne trouve un tel pourcentage qu'après 200 jours de fixation). Dans les cas évoqués plus haut, nous avons attendu la stabilisation du poids encéphalique (plus de 30 jours de fixation) avant d'effectuer la pesée à laquelle nous apportons une correction de ± 22 p. 100 afin de retrouver le poids frais initial.

Exploitation mathématique des données

La formule de Snell, fonction puissance qui lie entre eux le poids encéphalique et le poids somatique, s'étudie le plus souvent sous sa forme logarithmique : $\log Pe = a \log Ps + \log k$ est l'équation d'une droite de pente a et d'ordonnée à l'origine $\log k$.

La détermination de la pente (du coefficient d'allométrie) fait appel à différentes méthodes évoquées par Platel (1974) : coefficient de régression, axe majeur réduit, axe principal de l'ellipse. Nous avons retenu l'axe majeur réduit (AMR) que l'on obtient aisément par le quotient des écart-types des deux variables.

On calcule ensuite la valeur moyenne des divers coefficients d'allométrie (des 36 échantillonnages étudiés), soit en utilisant la moyenne brute, soit en pondérant cette dernière par le nombre d'individus qui composent chaque échantillonnage ou par le coefficient de corrélation qui leur est propre.

L'analyse canonique (Rempe, 1970) permet enfin de calculer une pente globale pour des allométries plus ou moins parallèles concernant chaque unité systématique.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Coefficient d'allométrie intraspécifique

C'est la valeur a de la relation pondérale encéphalo-somatique Pe/Ps qu'apporte l'analyse d'un échantillonnage d'individus d'une même espèce. 36 espèces de Poissons Téléostéens (appartenant à 22 familles) ont été analysées; le tableau I rassemble pour chaque espèce les valeurs de l'axe majeur réduit (AMR), de l'effectif de l'échantillonnage (N) et du coefficient de corrélation (r).

Le coefficient d'allométrie varie de 0,426 (*Abramis brama*) à 0,585 (*Scomber scombrus*). La moyenne arithmétique simple est de 0,495 (écart-type 0,040) ; la moyenne pondérée donne une valeur voisine (0,487) alors que celle qui résulte de l'analyse canonique est sensiblement plus faible (0,477).

On constate donc que le coefficient d'allométrie intraspécifique se situe, pour les Poissons Téléostéens, à un niveau intermédiaire

TABLEAU I.

Les coefficients d'allométrie encéphalo-somatiques des 36 espèces de Poissons Téléostéens étudiées.

	N	Pe/Ps			N	Pe/Ps	
		r	AMR			r	AMR
<i>Anguilla anguilla</i> ..	68	0,9513	0,428	<i>Salmo gairdneri</i> ...	82	0,9454	0,489
<i>Esox lucius</i>	14	0,9902	0,426	<i>Cyprinus carpio</i> ..	80	0,9808	0,454
<i>Abramis brama</i>	12	0,9585	0,412	<i>Phoxinus phoxinus</i> .	74	0,8932	0,488
<i>Tinca tinca</i>	80	0,9785	0,468	<i>Lepadogaster</i>			
<i>Misgurnus fossilis</i> ♂	29	0,9396	0,505	<i>lepadogaster</i>	10	0,9569	0,583
<i>Misgurnus fossilis</i> ♀	37	0,9633	0,485	<i>Ictalurus nieas</i> A ..	46	0,9661	0,431
<i>Misgurnus fossilis</i> J	8	0,8986	0,494	<i>Ictalurus melas</i> B ..	48	0,9292	0,485
<i>Misgurnus fossilis</i> ♂	74	0,9338	0,495	<i>Ictalurus melas</i> ♂	94	0,9477	0,458
<i>Pollachius pollachius</i>	45	0,9876	0,539	<i>Ciliata mustela</i> _____	25	0,9486	0,500
<i>Belone belone</i>	5	0,8966	0,474	<i>Trisopterus luscus</i> .	23	0,9922	0,544
<i>Gasterosteus</i>				<i>Atherina presbyter</i> ..	27	0,9076	0,545
<i>aculeatus</i>	32	0,8960	0,485	<i>Spinachia spinachia</i>	33	0,9598	0,538
<i>Sgngnathus acus</i> ..	9	0,9639	0,468	<i>Syngnathus typhle</i> .	10	0,9741	0,506
<i>Entelurus aequoreus</i>	33	0,9199	0,473	<i>Taurulus bubalis</i> ..	66	0,9691	0,500
<i>Serranus cabrilla</i> ..	16	0,9765	0,489	<i>Dicentrarchus labrax</i>	16	0,9941	0,478
<i>Perca fluviatilis</i> ..	71	0,9459	0,431	<i>Spicara maena</i>	13	0,9739	0,547
<i>Labrus berggylta</i> ..	67	0,9921	0,487	<i>Symphodus melops</i> ..	40	0,9877	0,532
<i>Symphodus tinca</i> ..	7	0,9821	0,481	<i>Ctenolabrus</i>			
<i>Coris julia</i>	28	0,9551	0,483	<i>rupestris</i>	44	0,9365	0,508
<i>Blennius pholis</i>	33	0,9550	0,497	<i>Blennius gattorugine</i>	20	0,9197	0,540
<i>Gobius paganellus</i> ..	52	0,9811	0,513	<i>Callionymus lyra</i> ..	35	0,9880	0,472
<i>Pleuronectes platessa</i>	11	0,9907	0,496	<i>Scomber scombrus</i> .	10	0,9644	0,585

Pour chaque espèce on indique : l'effectif de l'échantillonnage (N), le coefficient de corrélation (r), la valeur du coefficient d'allométrie (AMR). Chez *Misgurnus fossilis*, on a étudié séparément les mâles, les femelles, les juvéniles (J) et la totalité des individus (♂) ; Chez *Ictalurus melas*, on a distingué une population A d'une population B que l'on réunit ensuite dans un même ensemble (♂)

entre celui des Reptiles — 0,429 — (Platel, 1974) et celui des Chondrichthyens — 0,511 — (Bauchot, Platel et Ridet, 1976) ou des Chondrostéens — 0,544 — (Diagne, Caloianu, Ridet et Bauchot, 1976). [L'analyse canonique appliquée aux Chondrostéens et aux Chondrichthyens fournit aussi un coefficient d'allométrie proche de celui des Téléostéens (0,516 pour les premiers, 0,482 pour les deuxièmes, 0,477 pour les derniers)]. Chez les Mammifères le coefficient d'allométrie est bien moins élevé — 0,23 — (Bauchot et Stephan, 1964 et 1966; Bauchot et Diagne, 1973;). Le taux de croissance relative de l'encéphale (par rapport au poids somatique) diffère donc sensiblement chez les Vertébrés non-mammaliens et les Mammifères (Platel, 1974). Peut-être faut-il chercher une explication dans l'interruption précoce des mitoses encéphaliques chez ces derniers (Buisseret et Bauchot, 1973) alors que chez les autres Vertébrés les divisions cellulaires se poursuivent plus longtemps.

Il faut remarquer également que le coefficient d'allométrie intraspécifique est plus élevé chez les espèces marines (0,510) que chez les espèces dulcicoles et euryhalines (0,463) (Tableau II). L'application du t de Student montre qu'une telle différence est significative avec un coefficient de sécurité de 99 p. 100. On obtient un résultat comparable lorsqu'on répartit les espèces étudiées en Préacanthopté-

rygiens et Acanthoptérygiens; les premiers ont un coefficient d'allométrie de 0,458 (écart-type 0,030), les seconds de 0,507 (écart-type 0,036). Aucune hypothèse ne peut être formulée pour l'instant à l'égard de cette double particularité.

Deux derniers résultats méritent enfin d'être mentionnés.

1. L'analyse d'un échantillonnage de *Misgurnus fossilis* (Gobi-tidés) ou Loche d'étang nous a récemment montré l'existence d'une dimégalie liée au sexe au niveau du poids encéphalique (Ridet, Bauchot et Diagne, 1976). Une particularité de même nature se retrouve pour quatre des dix espèces de Reptiles Squamates étudiées de la même façon par Platel (1975 b). En revanche, l'examen des 35 autres espèces de Téléostéens montre que *Misgurnus fossilis* reste la seule espèce à présenter cette forme de dimégalie.

TABLEAU II.

Le taux d'allométrie encéphalosomatique (Pe/Ps) intraspécifique.

	AMR	$\Sigma (AMR \times N \times r)$
	moyenne arithmétique	$\Sigma (N \times r)$
Espèces marines	0,511 \pm 0,034	0,510
Espèces dulcicoles	0,458 \pm 0,030	0,463
Total	0,495 \pm 0,040	0,487

Valeurs moyennes en faisant la distinction entre espèces marines et espèces dulcicoles. La moyenne pondérée (colonne de gauche) fait intervenir l'effectif et le coefficient de corrélation propre à chaque espèce.

2. Notre analyse d'*Ictalurus melas* (Ictaluridé), le Poisson chat, a été réalisée sur deux lots d'individus : l'un provient d'un étang de Sologne, l'autre de la Seine. La comparaison des moyennes des poids encéphaliques (à poids somatique rapporté à l'unité) dans chacun des lots montre que le premier est composé d'animaux moins encéphalisés que les représentants du second. L'hypothèse de deux races (géographiques) n'a, à notre connaissance, jamais été mentionnée et ne peut être retenue; il faut plutôt chercher des éléments d'explication dans les conditions de vie qui diffèrent considérablement d'un lot à l'autre : elles sont favorables dans l'étang (nourriture abondante, eau stagnante), bien moins bonnes dans la Seine (nourriture rare, courant, pollution); il est possible que, dans le second cas, seuls les individus les plus encéphalisés puissent survivre. Cet exemple met l'accent sur la nécessité de travailler sur des échantillonnages homogènes en ce qui concerne le lieu de récolte.

Coefficient d'allométrie interspécifique

Des études antérieures réalisées sur un nombre croissant d'espèces de Téléostéens ont montré que le coefficient d'allométrie interspécifique (ou coefficient de filiation de Bauchot et Platel, 1973) était voisin de la valeur 2/3 postulée par Brandt (1867), pour qui le volume encéphalique était proportionnel à la surface du corps. On a trouvé successivement 0,653 (46 espèces, Ridet, 1973); 0,669

(118 espèces, Ridet, Guézé, Bauchot et Platel, 1974); 0,663 (228 espèces, Bauchot, Bauchot, Platel et Ridet, 1976).

L'étude actuelle porte sur 547 espèces et fournit un taux d'allométrie de croissance encéphalo-somatique phylogénétique de 0,630. Ce coefficient de filiation plus faible est probablement dû à l'adjonction d'individus de grande taille (Carangidés, Thunnidés). Count (1947) a montré en effet, en particulier à l'aide des valeurs qu'apportent les Cétacés, que les espèces de grande taille étaient moins

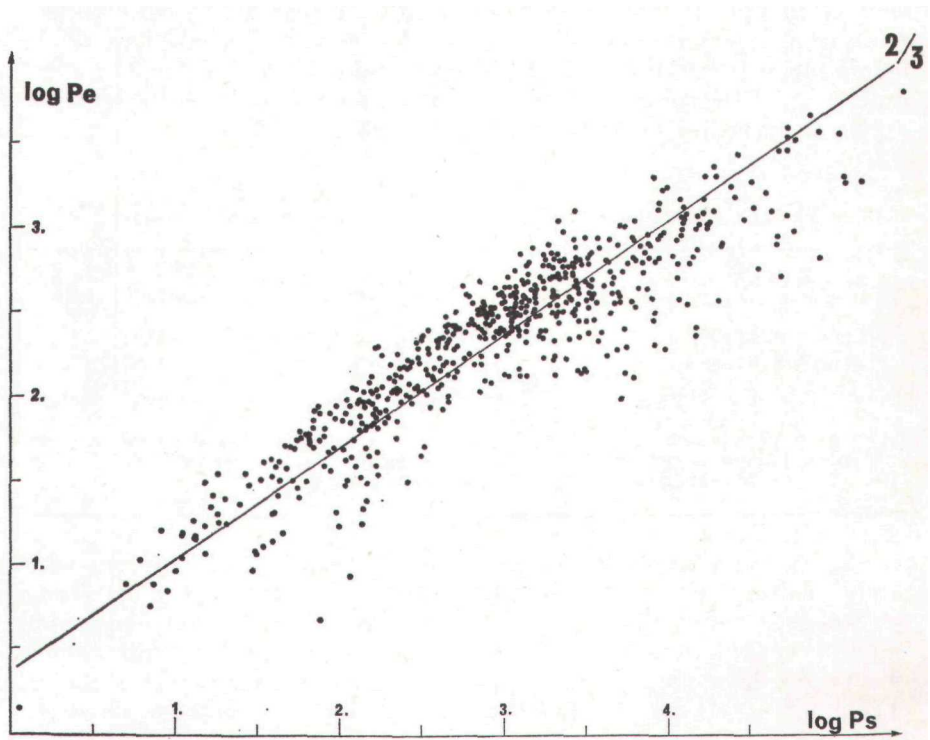


FIG. 2.

Relations encéphalo-somatiques. (Pe/Ps) pour 547 espèces de Poissons Téléostéens. Doubles coordonnées logarithmiques. La droite de pente $2/3$ passe par le centre de gravité du nuage de points.

encéphalisées; ce problème a été récemment élargi à l'ensemble des Vertébrés (Bauchot, 1977).

La figure 2 donne la représentation graphique de cette relation pondérale encéphalosomatique (Pe/Ps). Les valeurs successives citées plus haut montrent une variation (de faible amplitude cependant) du coefficient de filiation; l'adjonction d'espèces nouvelles au présent échantillonnage risque de conduire à une valeur encore (légèrement) différente, aussi préférons-nous fixer définitivement sa valeur à $2/3$.

La valeur $2/3$ (interspécifique) est relative à la classe (ou au superordre selon les auteurs); celle de 0,487 (moyenne intraspécifique pondérée) se situe en revanche au niveau de l'espèce. On peut s'interroger sur les valeurs que fournissent les autres unités taxo-

nomiques : genre, famille, ordre; l'effectif dont nous disposons permet, dans certains cas, d'obtenir des résultats que l'on peut tenir pour significatifs.

a. Niveau générique.

Le taux d'allométrie (intragénérique) a été calculé chez quinze genres de Téléostéens (Tableau III). Les valeurs sont comprises entre 0,406 (*Acanthurus*) et 0,582 (*Apogon*); elles se situent au niveau intraspécifique comme si l'évolution à l'intérieur du genre suivait le taux d'allométrie Pe/Ps de l'espèce; cela semble indiquer que les espèces d'un même genre ne diffèrent que par la taille dans une telle relation quantitative.

TABLEAU III.

Le taux d'allométrie encéphalo-somatique (Pe/Ps) intragénérique de 15 genres de Poissons Téléostéens.

		Pe/Ps				Pe/Ps	
N		AMR	r	N		AMR	r
<i>Chaetodon</i>	15	0,576	0,9634	<i>Parupaeneus</i>	9	0,414	0,9764
<i>Symphodus</i>	7	0,506	0,9674	<i>Apogon</i>	7	0,582	0,9585
<i>Halichoeres</i>	8	0,542	0,9764	<i>Epinephelus</i>	10	0,440	0,9751
<i>Naso</i>	5	0,419	0,9942	<i>Gymnothorax</i>	11	0,500	0,9802
<i>Acanthurus</i>	17	0,406	0,9692	<i>Myripristis</i>	7	0,492	0,9687
<i>Scarus</i>	14	0,454	0,9292	<i>Flammeo</i>	4	0,511	0,9936
<i>Chromis</i>	11	0,575	0,9581	<i>Adionyx</i>	6	0,428	0,9644
<i>Lutjanus</i>	7	0,578	0,9947				

Pour chaque genre, on indique le nombre d'espèces étudiées (N), le coefficient de corrélation (r) et la valeur du coefficient d'allométrie (AMR). La valeur de la moyenne p o n $\left[\frac{\sum (AMR \times N \times r)}{\sum (N \times r)} \right]$ t 0,485. L'axe canonique a pour valeur 0,485.

b. Niveau familial.

Dix-neuf familles ont été retenues pour le calcul d'un taux d'allométrie intrafamilial (Tableau IV). La dernière colonne de ce tableau fournit l'indice d'encéphalisation moyen pour chaque famille. La définition et les modalités d'obtention d'un tel indice ont été données par Bauchot et Stephan (1964 et 1969); il est calculé ici à partir de l'expression suivante :

$$i = \frac{k}{k_0} \cdot 100$$

$\log k$ étant l'ordonnée à l'origine de la droite d'allométrie de la famille analysée, $\log k_0$ l'ordonnée à l'origine de la droite d'allométrie interspécifique de pente 2/3 (de la totalité de l'échantillonnage).

Les valeurs du taux d'allométrie sont très dispersées (de 0,428 pour les Mullidés à 0,648 pour les Gobiidés). La valeur moyenne est

supérieure à celle du coefficient générique; il semble bien qu'au niveau familial on ait affaire à un « saut » évolutif, de faible amplitude certes, mais néanmoins présent.

TABLEAU IV.
Le taux d'allométrie encéphalosomatique (Pe/Ps) intrafamilial de 19 familles de Poissons Téléostéens.

	Pe/Ps					Pe/Ps			
	N	AMR	r	l		N	AMR	r	l
Holocentridae .	20	0,473	0,8312	174	Pomacentridae .	32	0,521	0,9656	142
Gadidae	14	0,527	0,9593	106	Labridae	54	0,548	0,9678	131
Cyprinidae	22	0,569	0,9835	98	Notothenidae ..	5	0,483	0,9852	70
Muraenidae ...	15	0,513	0,9807	32	Balistidae	13	0,498	0,9531	140
Scorpaenidae	14	0,550	0,9464	57	Acanthuridae ..	29	0,484	0,9195	133
Serranidae	22	0,429	0,9871	89	Gobiidae	15	0,648	0,9810	74
Apogonidae ...	12	0,581	0,9695	131	Blenniidae	12	0,534	0,9889	102
Mullidae	17	0,428	0,9363	152	Chaetodontidae.	30	0,551	0,9196	143
Lutjanidae	17	0,479	0,9608	149	Scaridae	16	0,472	0,9649	78
Scombridae ...	7	0,449	0,8408	92					

Pour chaque famille on indique le nombre d'espèces étudiées (N), le coefficient d'allométrie (AMR), le coefficient de corrélation (r) et l'indice d'encéphalisation moyen (i) des espèces qui la composent. La valeur de la moyenne arithmétique des coefficients d'allométrie est 0,512 (+ ou - 0,056) ; la valeur de la moyenne pondérée $\left[\frac{\sum (AMR \times N \times r)}{\sum (N \times r)} \right]$ est 0,518. L'axe canonique a pour valeur 0,511.

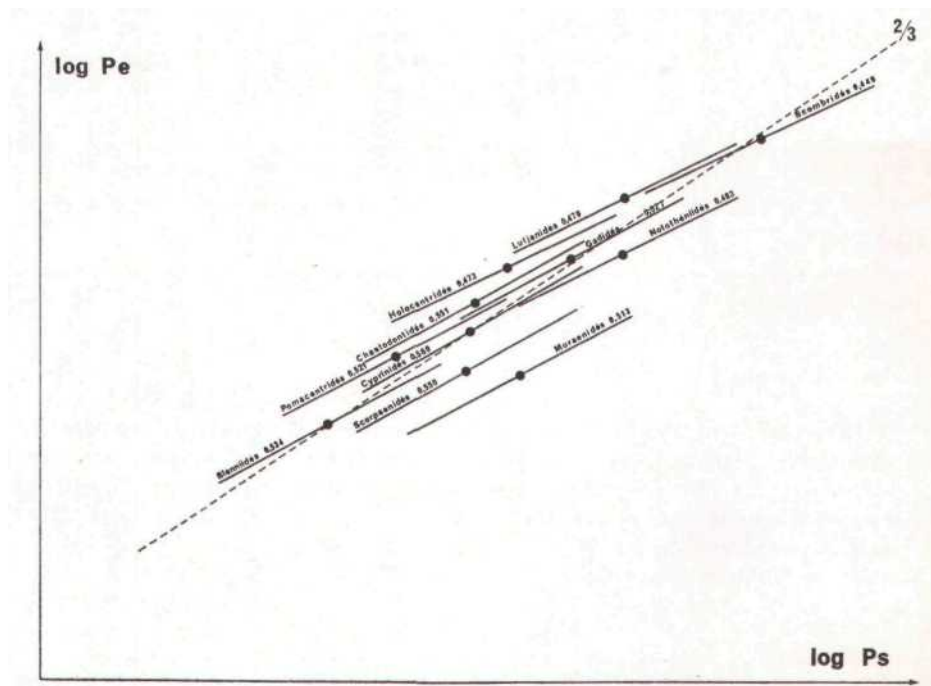


FIG. 3.

Relations encéphalo-somatiques (Pe/Ps) au sein de quelques familles de Poissons Téléostéens. Coordonnées logarithmiques. Chaque famille est représentée par le centre de gravité des espèces étudiées qui la composent, accompagné de la droite d'allométrie qui convient à celles-ci. On a également figuré (en traits tirés) la droite d'allométrie de pente 2/3 qui correspond à l'ensemble des espèces.

La représentation graphique d'un certain nombre de droites d'allométrie au niveau familial (Fig. 3) montre que la droite globale interspécifique (2/3) est bien la résultante de ces droites représentatives d'unités systématiques inférieures. De plus, les indices d'encéphalisation i expriment de très grandes différences entre les familles de Téléostéens : $i = 174$ pour les Holocentridés ; $i = 32$ pour les Muraenidés. Il ne semble pas qu'on puisse en donner une explication systématique car des familles voisines dans la classification (comme le sont les Scaridés et les Labridés par exemple) possèdent des indices très différents (respectivement 78 et 131); la signification en est plus vraisemblablement éthologique et écologique.

c. Niveau ordinal.

Le Tableau V présente les résultats qu'apportent 11 ordres de Poissons Téléostéens. Les valeurs obtenues sont dispersées mais cependant, dans l'ensemble, sont très supérieures à celles que fournit le niveau familial; peut-être faut-il voir là, au sein de l'ordre et d'une famille à une autre, l'expression de « sauts » évolutifs plus marqués que ceux qui ont été précédemment observés au sein des familles.

TABLEAU V.

Le taux d'allométrie encéphalosomatique (Pe/Ps) intraordinal de 11 ordres de Poissons Téléostéens.

	Pe/Ps				Pe/Ps		
	N	AMR	r		N	AMR	r
Perciformes	353	0,626	0,9302	Salmoniformes ...	14	0,582	0,8805
Tétraodontiformes.	24	0,433	0,9005	Clupéiformes	4	0,655	0,9971
Pleuronectiformes .	14	0,507	0,8727	Siluriformes	5	0,430	0,9308
Scorpaeniformes ..	25	0,557	0,9197	Gadiformes	20	0,527	0,9593
Anguilliformes	21	0,610	0,9525	Gastérostéiformes .	9	0,748	0,9273
Cypriniformes	25	0,619	0,9665				

Pour chaque ordre, on indique le nombre d'espèces étudiées (N), le coefficient d'allométrie (AMR), le coefficient de corrélation (r). La valeur de la moyenne arithmétique des coefficients d'allométrie est 0,572 (+ ou - 0,095) ; la valeur de la moyenne pondérée est 0,591. L'axe canonique a pour

$$\left[\frac{\sum (AMR \times N \times r)}{\sum (N \times r)} \right]$$

valeur 0,584.

CONCLUSION

La valeur moyenne du taux de croissance encéphalique ontogénétique (coefficient intraspécifique) proche de 0,5 semble confirmer l'hypothèse selon laquelle celui-ci serait lié au niveau d'évolution du groupe de Vertébrés auquel il appartient, les Poissons Téléostéens prenant place entre les Reptiles et les Chondrichthyens. Le taux de croissance phylogénétique (coefficient interspécifique ou de filiation) montre en revanche (ainsi que tous les autres groupes de Vertébrés déjà analysés) une valeur proche de 2/3 (0,630).

Entre la valeur intraspécifique moyenne (1/2) et la valeur interspécifique propre au super-ordre des Téléostéens (2/3), les taux d'allométrie des différentes unités systématiques (genre, famille et ordre) fournissent des valeurs intermédiaires. Le coefficient intragénérique est très proche du coefficient intraspécifique, comme si l'évolution à l'intérieur du genre et au sein de l'espèce se faisait avec le même taux d'allométrie Pe/Ps . Au contraire, les niveaux familial et ordinal donnent des valeurs intermédiaires comme si, d'un genre à l'autre à l'intérieur de la famille et d'une famille à l'autre à l'intérieur de l'ordre, existaient des « sauts évolutifs », plus marqués dans l'ordre que dans la famille.

L'étude d'un nombre aussi important d'encéphales de Poissons Téléostéens a pu être entreprise grâce à l'aimable collaboration de nombreux collègues français et étrangers. Nous tenons plus particulièrement à exprimer notre gratitude au Dr. J. Randall (Bishop Museum, Honolulu, Hawaii), à M.M. D. Erlenkotter, R. Rutherford et A. Suzumoto, au Dr. J. Bardach (Université d'Hawaii), au Dr. L. Taylor (Waikiki Aquarium, Honolulu, Hawaii), au Dr. S. Smith (Mid-Pacific Marine Laboratory, Enewetak, Marshall Islands). Nous exprimons également notre reconnaissance à MM. P. Guézé, A. Lebeau et M. Malick (Ile de la Réunion), aux Drs. J.-C. Hureau et P. Geistdoerfer (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris), au Professeur P. Banarescu et au Dr. M. Caloianu-Jordachel (Institut T. Savulescu, Bucarest, Roumanie). De nombreuses espèces ont été récoltées au cours de plusieurs séjours à la Station Biologique de Roscoff (avec l'aide efficace du personnel de cet établissement). Nous remercions enfin le Dr. M.-L. Bauchot (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) dont la compétence nous a été un précieux secours dans la délicate détermination de certaines espèces.

Summary

Ontogenetic and phylogenetic encephalic growth in Teleosts.

This study, carried upon 36 species of Teleosts belonging to 22 families, allows us to compute an intraspecific brain-bodyweight coefficient of allometry, the value of which is 0,487.

The rate of the encephalic growth is related with the sea or fresh water life and with the level of evolution.

547 species lead to an interspecific coefficient of allometry, the value of which is 0,630, close to the theoretical value 2/3.

The same analysis at the level of the other systematic units (genus, family, order) gives the following results: coefficient of allometry at the level of the genus: 0,493; at the level of the family: 0,517; at the level of the order: 0,592. These values are likely the expression of intermediate stages among the evolution of the brain-bodyweight relationships in Teleosts.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BAUCHOT, R., 1963. — L'architectonique comparée, qualitative et quantitative du diencéphale des Insectivores. *Mammalia*, 27, suppl. 1, pp. 1-400.
- BAUCHOT, H., 1967. — Les modifications du poids encéphalique au cours de la fixation. *J. Hirnforsch.*, 9, pp. 253-283.
- BAUCHOT, R., 1977. — Encephalization in Vertebrates: a new mode of calculation for allometry coefficient and isoponderal indices. *Growth*, sous presse.
- BAUCHOT, H., BAUCHOT, M.-L., PLATEL, R. et RIDET, J.-M., 1976. — The brains of Hawaiian tropical fishes. Brain size and evolution. *Copeia*, sous presse.
- BAUCHOT, R., CALOIANU-JORDACHEL, M., DIAGNE, M. et RIDET, J.-M., 1975. — L'encéphale d'*Acipenser ruthenus* Linné 1758 (Pisces, Chondrostei, Acipenseridae). Étude quantitative préliminaire. *Rev. Roum. Biol. (série Biol. an.)*, 20, 4, pp. 249-255.

- BAUCHOT, R. et DIAGNE, M., 1973. — La croissance encéphalique chez *Hemicentetes semispinosus* (Insectivora, Tenrecidae). *Mammalia*, 37, pp. 468-477.
- BAUCHOT, R. et GUERSTEIN, M.-M., 1970. — Evolution de la taille et de la densité neuronique au cours de la croissance postnatale chez le Rat blanc, *Rattus norvegicus* (Berkenhout). *J. Hirnforsch.*, 12, pp. 255-265.
- BAUCHOT, R. et PLATEL, B., 1973. — L'encéphalisation. *La Recherche*, 4, 40, pp. 1069-1077.
- BAUCHOT, R., PLATEL, R. et BIDE, J.-M., 1976. — Brain-body weight relationships in Selachii. *Copeia*, 2, pp. 305-310.
- BAUCHOT, R., PLATEL, R., RIDET, J.-M. et THIREAU, M., 1973. — L'encéphalisation de *Salmo gairdneri* Richardson (Truite Arc-en-ciel) (Pisces, Teleostei, Salmonidae). Recherche d'une grandeur de référence pour des études quantitatives. *Acta Zool.*, 54, pp. 53-64.
- BAUCHOT, R. et STEPHAN, H., 1964. — Le poids encéphalique chez les Insectivores malgaches. *Acta Zool.*, 45, pp. 63-75.
- BAUCHOT, R. et STEPHAN, H., 1966. — Données nouvelles sur l'encéphalisation des Insectivores et des Prosimiens. *Mammalia*, 30, pp. 160-196.
- BAUCHOT, R. et STEPHAN, H., 1969. — Encéphalisation et niveau évolutif chez les Simiens. *Mammalia*, 33, pp. 225-275.
- BRANDT, A., 1867. — Sur le rapport du poids du cerveau à celui du corps chez différents animaux. *Bull. Soc. imp. nat. Moscou*, 40, pp. 525-543.
- BUISSERET, C. et BAUCHOT, R., 1973. — Evolution du volume de la vascularisation et de la myélinisation de l'encéphale au cours de la croissance postnatale chez le Rat blanc, *Rattus norvegicus* (Berkenhout). *J. Hirnforsch.*, 14, pp. 451-461.
- COMPOINT, C., 1973. — L'encéphalisation chez les Rongeurs. *C.R. Acad. Sc. Paris, série D*, 277, pp. 861-863.
- COUNT, B.W., 1947. — Brain weight and body weight in man: their antecedents in growth and evolution. *Ann. New York Acad. Sc.*, 46, pp. 993-1122.
- CRILE, C. et QUIRING, D.P., 1940. — A record of the body weight and certain organ and gland weight of 3690 animals. *Ohio J. Sc.*, 40, pp. 219-259.
- DIAGNE, M., CALOIANU-JORDACHEL, M., RIDET, J.-M. et BAUCHOT, R., 1976. — L'encéphale des Chondrostéens : morphologie et analyse quantitative. 2^e Congrès Européen des Ichthyologistes - Paris 8-14 sept. 1976. Résumé n° 81.
- GEIGER, W. von, 1956. — Quantitative Untersuchungen über das Gehirn der Knochenfische, mit besonderer Berücksichtigung seines relativen Wachstums. 1^o partie : *Acta Anat.*, 26, pp. 121-163; 2^o partie : *Acta Anat.*, 27, pp. 324-350.
- HATAI, S., 1918. — The brain weight in relation to the body length and also the partition of non-protein nitrogen, in the brain of the gray snapper (*Neomacris griseus*). *Proc. Nat. Acad. Sc. USA*, 4, pp. 19-21.
- LAPICQUE, L., 1908. — Tableau général des poids somatiques et encéphaliques dans les espèces animales. *Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris*, 8, pp. 248-262.
- PACKARD, A., 1972. — Cephalopods and Fish: the limits of convergence. *Biol. Rev.*, 47, pp. 241-307.
- PAULIAN, R., 1933. — Sur la croissance de l'encéphale des Téléostéens. *C. R. Soc. Biol.*, 113 (2), pp. 656-658.
- PLATEL, R., 1972. — Les relations pondérales encéphalo-somatiques chez les Reptiles Sauriens. *C.B. Acad. Sc. Paris, série D*, 274, pp. 2181-2184.
- PLATEL, H., 1974. — Poids encéphalique et indice d'encéphalisation chez les Reptiles Sauriens. *Zool. Anz.*, 192, 5/6, pp. 332-382.
- PLATEL, R., 1975 a. — Nouvelles données sur l'encéphalisation des Reptiles Squamates. *Zeit. f. syst. Zool. u. Evolutionsforsch.*, 13, pp. 161-184.
- PLATEL, R., 1975 b. — Encéphalisation et sexe chez les Reptiles Squamates. *Bull. Soc. Zool. France*, 100, 4, pp. 621-631.
- PLATEL, R., 1976. — L'encéphale des Reptiles Squamates : Analyse volumétrique de ses principales subdivisions. *Thèse Doctorat ès Sciences, Université Paris 7* (1 fascicule photocopié texte 250 pages ; 1 fascicule photocopié figures et tableaux).
- PLATEL, R., BAUCHOT, R. et DELFINI, C., 1972. — Les relations pondérales encéphalo-somatiques chez *Gallus domesticus* L. (Galliformes, Phasianidae). Analyse au cours de l'incubation et de la période postnatale. *Z. wiss. Zool.*, 185, pp. 88-104.
- REMPE, U., 1970. — Zur Berechnung von interindividuellen, intersubspezifischen und interspezifischen Allometriefüssen; dargestellt am Beispiel von Arten aus der Gattung Mustela.

- RIDET, J.-M., 1975. — Etude quantitative de l'organisation et de la variabilité intraspécifique des principales subdivisions encéphaliques chez deux Poissons Téléostéens : *Labrus bergylta* Ascanius, 1767 et *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 340, Zool. 242, pp. 1369-1389.
- RIDET, J.-M., BAUCHOT, H. et DIAGNE, M., 1976. — L'encéphale de la loche d'étang, *Misgurnus fossilis* (L.), 1758 (poissons, téléostéens, Cobitidae). Un exemple de dimorphisme sexuel. *Acta anat.*, 95, pp. 169-181.
- RIDET, J.-M., DIAGNE, M., BAUCHOT, R. et PLATEL, R., 1974. — Etude quantitative intraspécifique des principales subdivisions encéphaliques de la Truite Arc-en-ciel, *Salmo gairdneri* Richardson (Pisces, Teleostei, Salmonidae). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 224, Zool. 152, pp. 673-703.
- BIDET, J.-M., GUÉZÉ, p., PLATEL, R. et BAUCHOT, R., 1975. — L'allométrie pondérale encéphalo-somatique chez les Poissons Téléostéens des côtes réunionnaises. *C.B. Acad. Sc. Paris, série D*, 280, pp. 109-112.
- SASAKI, K., 1926. — On a formula for determining the weight of the brain of *Carassius auratus* from the weight and the length of the entire body, taking into consideration the regular seasonal changes in the relative weight and the difference in sex. *Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ.*, 4^e série, 1, pp. 239-260.
- SNELL, O., 1892. — Die Abhängigkeit des Hirngewichtes von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten. *Ark. Psychiatrie Nervenkr.*, 23, pp. 436-446.
- THIBEAU, M., 1975. — L'allométrie pondérale encéphalosomatique chez les Urodèles. II. Relations interspécifiques. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 297, Zool. 207, pp. 483-502.