

Évolution du cerveau, miniaturisation et stratégies écologiques chez les primates

Emmanuel P. GILISSEN

Résumé

L'augmentation de la taille du cerveau constitue une caractéristique essentielle de l'évolution humaine et ne semble pas avoir de parallèle parmi les autres primates. Est-il toutefois possible d'aborder ce fait dans une perspective comparative et de l'insérer dans un cadre primatologique ? Nous verrons dans cet exposé que l'analyse de paramètres écophysologiques comme l'espace vital, le régime alimentaire et d'autres, liés à la reproduction, permettent d'expliquer dans une large mesure les variations de taille cérébrale chez les primates. Ces paramètres sont essentiels pour comprendre les conditions de l'expansion de la taille cérébrale dans la lignée humaine.

Mots-clés : cerveau, primates, hominisation, écologie, gestation, miniaturisation.

Abstract

Brain size increase is a landmark of human evolution and is not paralleled among non-human primates. Hence, is it still possible to consider this feature in a broad comparative context, from the viewpoint of the primatologist? We will here demonstrate that analysis of ecophysiological parameters such as home range size, diet, and of reproductive parameters, largely explains brain size variation among primates. These parameters are paramount to understand the biological correlates of brain size increase in the human lineage as well.

Keywords: brain, primates, hominisation, ecology, gestation length, miniaturisation.

1. INTRODUCTION

Si l'encéphalisation de l'homme est exceptionnelle par rapport à la moyenne des Primates, celle des primates non-humains n'en présente pas moins des variations notables.

Un groupement des taxons d'Insectivores et de Primates d'après les dimensions des structures cérébrales (Bauchot, 1982) montre la prépondérance des affinités taxonomiques. Des adaptations écologiques différentes peuvent toutefois se traduire par des différences dans la taille relative du cerveau et de ses constituants, et ce même entre espèces étroitement apparentées. L'homme se caractérise par une encéphalisation qui le situe tout à fait à part de l'ensemble des primates et constitue, avec *Cebus* sp. et *Miopithecus talapoin*, un groupe très encéphalisé (Gilissen, 2003).

Récemment (Gilissen, 2003), nous avons tenté d'expliquer pourquoi un primate comme *Cebus* ne pouvait atteindre le niveau d'encéphalisation (ou taille cérébrale relative) de l'homme actuel. Ici, nous analysons, à partir de données de la littérature, quelques facteurs qui sont liés à l'augmentation du cerveau chez les primates en général, homme inclu. Après un exposé du matériel utilisé et des méthodes de l'allométrie, nous aborderons l'étude des cas possible où l'augmentation apparente de poids cérébral est due en fait à une diminution du poids corporel

(miniaturisation). Nous passerons ensuite en revue quelques paramètres écophysologiques dans leur relation avec la taille cérébrale. Ce travail constitue une partie d'une thèse de doctorat soutenue en 1992 à l'Université de Paris VI (Gilissen, 1993).

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. Sources de données concernant le poids cérébral

La principale source de données pondérales et volumétriques sur le cerveau et ses principaux constituants est le travail de Stephan *et al.* (1981) [mesures de 42 structures cérébrales chez 28 insectivores et 48 primates et opérées sur 165 spécimens au total]. Ces auteurs n'ont pu examiner habituellement qu'un ou deux, mais parfois jusqu'à six individus par espèce. D'autres travaux concernant diverses régions cérébrales ont été publiés après 1981 par ces auteurs (série des « Comparison of Brain Structure Volumes in Insectivora and Primates » I–IX, dans *Journal für Hirnforschung*).

2.2. Méthodes d'analyse des relations pondérales entre le poids corporel, le poids cérébral et ses constituants

L'étude pondérale d'une structure biologique (par exemple une structure cérébrale) ne

peut se faire en valeur absolue mais doit être faite en fonction de sa taille relative, c'est-à-dire par rapport à l'organe qui éventuellement l'inclut (dans ce cas le cerveau) et/ou par rapport au poids corporel. L'étude de la taille relative ne peut se baser sur les pourcentages. En effet, ces derniers ne suivent pas une distribution normale (Smith, 1984) et ne permettent pas d'étudier la relation d'allométrie qui peut exister entre deux structures. Par exemple, le pourcentage d'une structure cérébrale par rapport au reste du cerveau peut être d'autant plus grand que le cerveau est petit tout simplement parce que cette structure entretient une relation d'allométrie négative avec le cerveau. Dans le cas d'une allométrie positive, le pourcentage d'une structure donnée sera d'autant plus grand que le cerveau est grand. Les pourcentages ne sont donc utiles que lorsque la relation est isométrique.

Un exemple classique d'allométrie négative est offert par le rapport de la taille cérébrale à la taille corporelle. La proportion du poids du cerveau par rapport au poids du corps est plus importante chez *Saimiri* que chez l'homme car le poids du cerveau augmente moins vite que le poids du corps. Ainsi, la pente de la droite de régression qui caractérise la relation entre les logarithmes de ces deux variables est inférieure à 1 (allométrie négative). On observerait un effet inverse si la relation était une allométrie positive et les proportions ne changeraient pas si la relation était isométrique.

Il est donc indispensable de recourir à une méthode tenant compte des diverses allométries qui peuvent exister entre les structures biologiques, l'organe qui éventuellement les inclut et le poids corporel. Ainsi, l'étude des relations entre structures cérébrales, poids cérébral et poids corporel tire un grand profit de l'emploi du calcul des régressions. C'est cette approche que nous avons utilisée. Elle permet de mettre en évidence les relations d'allométrie. L'analyse des relations entre poids cérébral ou encéphalique P_e et poids corporel ou somatique P_s correspond à l'équation :

$$P_e = k P_s^\alpha$$

Cette fonction est une parabole. On la transforme en relation linéaire si l'on utilise les

logarithmes¹ :

$$\log P_e = \log k + \alpha \log P_s$$

Cette parabole et sa transformation logarithmique constituent la technique standard utilisée pour l'étude de l'encéphalisation (Stephan *et al.*, 1988; Bauchot, 1989). En mettant en relation des logarithmes, on transforme une relation exponentielle en relation linéaire mais de plus, les logarithmes présentent en principe une distribution normale (Teissier, 1948; Holloway, 1978; Hofman, 1982; Martin, 1983), en effet, «... on est conduit à interpréter la variabilité d'une population adulte par l'interférence d'innombrables actions élémentaires dont chacune augmente ou diminue d'un pourcentage très minime la taille de l'individu sur lequel elle s'exerce. Admettre qu'il en est ainsi revient à dire que la distribution des logarithmes des tailles doit être normale» (Teissier, 1948).

Pour chaque structure cérébrale, les données sont signalées par un nom d'espèce. Il est cependant bien connu que l'exposant allométrique varie en fonction du niveau taxonomique choisi (Bauchot, 1978; Gould, 1975). De nouvelles approches, comme l'analyse des contrastes indépendants, ont récemment été développées pour pallier la proximité phylogénétique des espèces présentes dans l'échantillonnage, et qui pourrait biaiser l'analyse des relations fonctionnelles entre deux variables par inertie phylétique. Ces approches et les problèmes qui leur sont liés ont été revus par Martin *et al.* (2005).

Nous avons ici travaillé avec un niveau taxonomique constant, en utilisant les moyennes des données correspondant aux différents genres de Cercopithecoidea, d'Ateloidea et d'Hominoidea. Nous ne pouvons donc discuter ici le problème de la variation intragénérique (Ross, 1991).

Pour chaque structure étudiée sur une série de primates, nous avons d'abord déterminé de manière empirique² l'exposant allométrique (pente α) et le coefficient allométrique ($\log k$)

¹ L'éventail des poids corporels des primates ne nécessite pas l'usage d'une correction du poids corporel par la tangente hyperbolique (Bauchot, 1978). La transformation logarithmique soulève toutefois certains problèmes. L'état de cette question a été récemment revu par Smith (1993).

² La procédure étant empirique, toute hypothèse émise à partir des résultats d'une telle procédure doit être testée par d'autres approches avant que les corrélations observées puissent être considérées comme l'expression de relations causales (Martin, 1983).

de la droite de régression^{3,4}. Ceci nous permet de juger du type de relation (isométrique ou allométrique, allométrie positive ou négative) et/ou de la présence de grades différents. Nous avons ensuite dans certains cas étudié les espèces s'écartant significativement de la droite de régression et présentant de ce fait une taille relative (quantifiée par une valeur résiduelle) plus petite ou plus grande qu'attendu, ce qui peut traduire une adaptation particulière (Martin, 1983; Smith, 1984). L'extraction des résidus⁵ d'une régression est une méthode classique pour étudier la taille relative d'une structure (Falk, 1980). On peut facilement analyser ces résidus par les méthodes statistiques classiques comme l'analyse de la variance (Holloway, 1981). Cette méthode évite le choix d'une pente théorique et diffère donc de la méthode du « quotient d'encéphalisation » (Jerison, 1973)⁶ comme de

³ Les régressions ou ajustements ont été calculées par la méthode des moindres carrés (régression simple) et par la méthode de l'axe majeur réduit. Lorsque nous parlons de régression de manière générale sans préciser la méthode utilisée, c'est au sens d'ajustement linéaire ou de « *line-fitting* ».

⁴ Avant de fournir une équation allométrique, nous signalerons bien sûr toujours les variables utilisées. La première citée correspond à y et la seconde à x . On lira donc « régression de telle structure (c'est-à-dire y) sur telle autre (c'est-à-dire x) ».

⁵ Afin d'éviter de manipuler des résidus négatifs, nous avons dans tous les cas additionné une unité aux valeurs résiduelles, ce qui fait que, dans ce travail, les résidus plus grands qu'attendus ont une valeur supérieure à un et les résidus plus petits qu'attendus une valeur inférieure à un.

⁶ Le quotient d'encéphalisation

$$EQ = \frac{E_r}{E_d}$$

est un indice de taille cérébrale relative qui exprime chez les mammifères le rapport entre le poids réel du cerveau E_r et le poids du cerveau E_d déduit du poids corporel P avec la formule

$$E_d = 0,12 \times P^{0,67}$$

Ce quotient indique donc le rapport entre la taille cérébrale réelle d'une espèce donnée et la taille cérébrale attendue pour un hypothétique mammifère placentaire « moyen » de même taille corporelle. La pente théorique entre poids du cerveau et poids corporel, calculée chez les mammifères placentaires en général, est donc fixée à 2/3. Or cette valeur a été mise en doute par Martin (1981a) qui obtient une pente de 3/4 sur un large échantillonnage de mammifères. Ainsi, Eisenberg (1981) a redéfini le quotient d'encéphalisation sur base de la formule

$$E_d = 0,05 \times P^{0,74}$$

De toute manière, la pente entre poids cérébral et poids corporel que nous observons chez les primates à partir des données de Stephan *et al.* (1981) est $\alpha = 0,826$ (axe majeur réduit). Pour éviter tout problème de choix de pente, nous travaillerons donc avec les résidus calculés dans chaque cas à partir de la pente empirique d'une relation donnée.

celle de l'« indice de progression » (Bauchot & Stephan, 1969; Stephan *et al.*, 1970; Stephan, 1972)⁷.

2.3. Méthode de régression (ajustement) utilisée : l'axe majeur réduit

Parmi les trois méthodes de régression — régression simple, axe majeur et axe majeur réduit — (Sokal & Rohlf, 1981), l'usage de l'axe majeur réduit a été conseillé par plusieurs auteurs (Gould, 1973, 1975; Bauchot, 1978; Hofman, 1982; Aiello, 1992). Si l'on obtient des pentes différentes pour les régressions calculées avec les trois méthodes, c'est que celles-ci réagissent différemment au coefficient de corrélation et au rapport entre les variances des variables y et x (S_y^2/S_x^2). Or, par rapport à la régression simple et à l'axe majeur, l'axe majeur réduit est la seule méthode qui soit indépendante du coefficient de corrélation. De plus, l'axe majeur réduit ne pose aucun problème de variation suivant l'échelle choisie pour l'analyse.

⁷ L'indice de progression PI, parfois également appelé indice d'encéphalisation, est conceptuellement proche du quotient d'encéphalisation de Jerison et se réfère à la définition du concept d'insectivores « de base ». En effet, les Primates et certains autres ordres de mammifères trouvent vraisemblablement leur origine chez les Insectivores primitifs. Ainsi, les représentants des Insectivores actuels considérés comme les plus archaïques sont utilisés comme groupe de référence (Stephan & Andy, 1964; Stephan, 1967; Bauchot & Stephan, 1964, 1969). Ces auteurs distinguent ensuite quatre grades définissant le rapport entre taille cérébrale et poids corporel : les insectivores de base, les insectivores avancés, les prosimiens et les simiens. Ces grades se caractérisent donc par une droite d'exposant allométrique α à peu près semblable ($\alpha = 0,68$ en moyenne, avec un écart de 0,62–0,75) mais de coefficient allométrique $\log k$ différent. Ce groupement en insectivores de base et en insectivores avancés n'a pas de statut taxonomique; il est uniquement basé sur le degré de conservation de caractères cérébraux archaïques. Il en est de même d'ailleurs pour les groupes prosimiens et simiens. Le PI permet d'estimer combien de fois le cerveau ou une structure cérébrale donnée est plus grande qu'attendu chez une espèce de primate ou d'insectivore comparé à ce que serait sa taille chez un insectivore de base hypothétique de même taille corporelle que l'espèce en question. Pour le calcul des tailles relatives des structures cérébrales, il est possible de recourir à l'indice isopondéral i , qui est donné par la formule :

$$i = 100 \frac{k}{k_0}, \text{ avec } k = \frac{V}{P^\alpha} \text{ et } k_0 = \frac{V_0}{P_0^\alpha},$$

où V est le volume de l'unité encéphalique et P le poids somatique de l'espèce étudiée; V_0 et P_0 sont les valeurs moyennes de ces mêmes données numériques. α est la pente de la relation. En général, une pente fixe est utilisée pour le calcul de l'ensemble des indices intracérébraux (Bauchot, 1979).

Ce sont donc les équations calculées par l'axe majeur réduit que nous utiliserons ici. Nous présenterons toutefois également pour information les équations calculées par régression simple. La différence qui peut exister entre les équations calculées par les deux méthodes est fonction de la corrélation entre les deux variables. En effet la pente de la régression par l'axe majeur réduit se calcule par la formule suivante :

$$\alpha_{\text{axe majeur réduit}} = \frac{\alpha_{\text{régression simple}}}{r_{\text{régression simple}}}$$

3. AUGMENTATION DE TAILLE CÉRÉBRALE PAR DIMINUTION DU POIDS CORPOREL : LA QUESTION DE LA MINIATURISATION

Avant d'aborder les facteurs qui concourent à l'augmentation du cerveau chez les primates, il nous faut envisager la possibilité selon laquelle une taille cérébrale relative importante résulterait non pas d'une augmentation absolue de poids cérébral mais bien d'une diminution de poids corporel. Il s'agit de la miniaturisation⁸.

La miniaturisation représente un phénomène qui peut toucher une espèce, ou même un groupe systématique entier. Le concept de miniaturisation ou réduction de taille corporelle a été utilisé par Bauchot & Stephan (1969) pour rendre compte du degré d'encéphalisation important de *Miopithecus talapoin* : « Nous introduisons ici le terme de miniaturisation, pour rendre compte de la tendance évolutive, relativement rare, par laquelle une lignée diminue de taille dans son adaptation à un mode de vie particulier. À la suite de cette évolution, l'encéphale apparaît avec une taille relative accrue, non seulement en pourcentage du poids somatique, mais également dans les relations allométriques interspécifiques. Il est probable que, dans ce cas de miniaturisation, l'encéphale diminue de volume en suivant le coefficient de régression intraspécifique, voisin de 0,23. Cette régression a été étudiée chez les formes naines du chien domestique; sans doute s'applique-t-elle également aux espèces naines, comme le Talapoin. » Gould (1975) précise que la pente de régression intraspécifique, plus faible que la pente interspécifique, varie entre 0,2 et 0,4 (voir à ce

propos Martin & Harvey, 1985). « Il en résulte que ces formes miniaturisées apparaissent, dans le calcul de leur indice d'encéphalisation, aussi favorisées que le sont les juvéniles d'une espèce quand on les compare aux adultes. Cette dernière comparaison montre qu'on ne saurait tirer argument de la plus forte valeur des indices d'encéphalisation ainsi atteints pour en déduire que ces espèces ont atteint un niveau d'évolution encéphalique supérieur. Une telle miniaturisation est présente, selon toute vraisemblance, chez *Miopithecus talapoin*, si bien qu'on ne peut plus rien déduire de précis de la haute valeur de son indice d'encéphalisation » (Bauchot & Stephan, 1969). La figure 1 illustre ce phénomène.

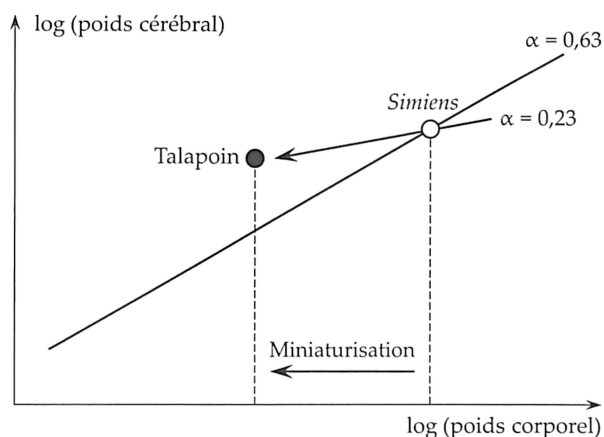


Fig. 1 — Cette figure représente le schéma hypothétique de la miniaturisation de *Miopithecus talapoin*. À partir d'une espèce de niveau d'encéphalisation moyen (point blanc sur la ligne), l'évolution intraspécifique (pente de la droite de régression 0,23) conduit à une espèce (point noir : talapoin) plus encéphalisée que les espèces voisines de même taille corporelle. On pensait en 1969 que la pente de la droite de régression interspécifique tracée pour les *Simiens* était de 0,63, on sait maintenant qu'elle est plus élevée et atteint 0,75 (Martin, 1981), ce qui ne change toutefois rien au raisonnement exposé (adaptée de Bauchot & Stephan, 1969).

Pour Shea (1983b, 1992), la diminution de l'encéphale suivant le coefficient de régression intraspécifique signifie en fait une réduction de la croissance postnatale au cours de l'évolution d'une espèce. Par ailleurs, d'autres caractères, comme le faible dimorphisme sexuel, la morphologie craniofaciale décrite comme celle d'un « *neotenus baboon* » par Napier & Napier (1967) et le poids corporel important du nouveau-né comparé à celui de la mère (Rowell, 1977; Shea, 1983b) permettent d'étayer l'hypothèse de cette probable miniaturisation de *Miopithecus talapoin*. L'encéphalisation du singe capucin (genre *Cebus*) par contre ne semble pas être liée à un phénomène de miniaturisation (Gilissen, 1993).

⁸ La miniaturisation a été récemment abordée de manière générale par Deaner & Nunn (1999) en utilisant la méthode des contrastes indépendants.

Qu'en est-il de l'encéphalisation de *Cebus* et de Talapoin ? La régression du poids du cerveau sur le poids du corps d'après les données de Stephan *et al.* (1981) donne une valeur résiduelle de 1,188 pour Talapoin et de 1,122 pour *Cebus* sp. La différence est donc de 0,066, ce qui correspond à 5,88 % de la valeur résiduelle de *Cebus* et à 5,55 % de la valeur résiduelle de Talapoin. Cette différence, inférieure à 12 %, peut être due à l'échantillon (Haug, 1987).

Si un phénomène de miniaturisation conduit à un haut degré d'encéphalisation — le phénomène inverse —, si on peut l'observer, devrait nous montrer des primates peu encéphalisés. On suppose ainsi que le gorille est un de ces « géants » (Gould, 1975), issu d'un singe, par exemple une sorte de chimpanzé, qui aurait continué sa croissance (Shea, 1983a,b). Les variations de poids corporel seraient causées par des modifications endocriniennes et constitueraient la principale cause de variation de taille corporelle intraspécifique (Deacon, 1990b). Si le gorille est effectivement un primate « gigantesque », cela ne veut pas dire qu'il est simplement une forme géante du chimpanzé actuel (Berge & Penin, 2004; Cobb & O'Higgins, 2004).

L'hypothèse de Bauchot & Stephan (1969) implique que la relation entre poids cérébral et poids corporel sera caractérisée par des pentes différentes suivant le niveau taxonomique choisi

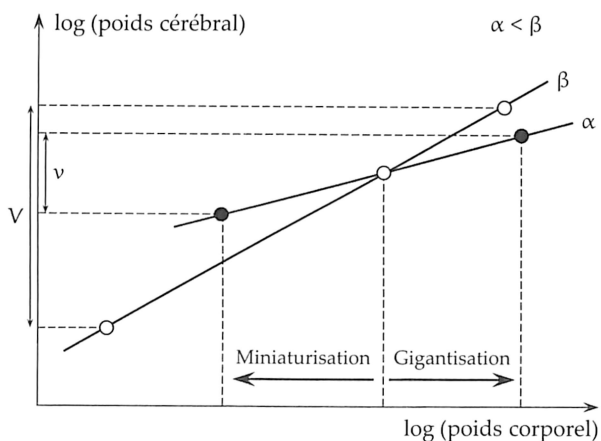


Fig. 2 — Cette figure résume les concepts qui ont été évoqués à partir de l'hypothèse de la miniaturisation de Bauchot & Stephan (1969). À partir d'une espèce de niveau d'encéphalisation moyen (point blanc), l'évolution intraspécifique (pente α) conduit à une espèce plus encéphalisée (miniaturisation) ou moins encéphalisée (gigantisation) [points noirs]. L'exposant allométrique α augmente et devient β si le niveau taxonomique choisi pour l'analyse augmente. La variance du poids cérébral est faible entre espèces proches (v), elle augmente si l'on compare des espèces moins apparentées (V). La variance du poids corporel est dans les deux cas différente de la variance du poids cérébral.

pour l'analyse. L'exposant allométrique augmente en effet si l'on effectue des analyses successives à des niveaux taxonomiques de rang de plus en plus élevé. À l'inverse, on obtient les exposants allométriques les plus faibles lorsque l'analyse est effectuée entre des spécimens adultes d'une même espèce (allométrie intraspécifique) (Bauchot, 1978; Gould, 1975; Martin, 1981a, 1983; Martin & Harvey, 1985; Pagel & Harvey, 1988, 1989; Deacon, 1990a). La figure 2 synthétise les différents concepts dont il a été question ici.

4. LA TAILLE CÉRÉBRALE ET L'ESPACE VITAL

L'étude de l'augmentation de la taille cérébrale se base sur un postulat : un cerveau plus important est un cerveau plus performant. Parmi les facteurs qui conditionnent de manière générale l'encéphalisation chez les primates, le régime alimentaire constitue un élément de première importance. D'autres paramètres pourraient être envisagés. Sacher (1975) a par exemple mis en évidence une relation entre longévité maximale et taille cérébrale chez les mammifères. Cette relation est plus étroite que celle entre longévité maximale et poids corporel.

4.1. À quoi sert un gros cerveau ?

L'augmentation de volume cérébral permet des performances cognitives plus élaborées, une plus grande flexibilité écologique — singe capucin —, et s'accompagne d'une recherche plus élaborée des ressources alimentaires — primates frugivores par rapport aux espèces plus folivores — (Clutton-Brock & Harvey, 1980; Milton, 1988; Seyfarth & Cheney, 2002).

Ainsi, pour Jerison (1988), la fonction fondamentale de l'augmentation du cerveau chez les vertébrés est essentiellement l'analyse ou la cartographie de l'environnement extérieur (*mapping of external reality*). Une encéphalisation élevée serait également liée au maintien de groupes sociaux aux structures complexes, ce qui est en général le cas chez les primates (Byrne & Whiten, 1988; Dunbar, 1988, 1992).

Il est clair que ces énoncés peuvent être retournés et que l'on pourra expliquer l'émergence d'un cerveau de plus en plus important par l'apparition de structures sociales de plus en plus complexes. On parlera ici de corrélation. Il

serait vain de chercher à distinguer la cause et l'effet.

4.2. Comment fabriquer un gros cerveau ?

Une place essentielle doit être accordée à l'apport énergétique. Il semble en effet que la relation entre poids cérébral et poids corporel soit avant tout soumise à des contraintes énergétiques. Cette conception s'oppose à une vue géométrique des rapports entre poids cérébral et poids corporel, vue qui prévalait naguère.

Il a en effet été longtemps admis que le poids cérébral augmentait avec la surface corporelle, c'est-à-dire avec la puissance $2/3$ du poids corporel (Jerison, 1973). Cette conception a mené Falk & Waide (1982) à émettre l'hypothèse d'un lien entre taille cérébrale et forme du corps, cette dernière s'illustrant entre autres par la longueur des membres. À volume égal, les espèces à surface corporelle et donc à niveau d'encéphalisation importants se caractériseraient par de plus longs appendices (oreilles, membres) que les autres espèces.

Sur un échantillon de 309 espèces de mammifères placentaires appartenant à 13 ordres différents, Martin (1981a) a pu toutefois préciser que la pente de la droite définissant la relation entre poids cérébral et poids corporel présentait la valeur $3/4$ (détermination empirique, $r = 0,96$, intervalles de confiance à 95 % pour $0,73 \leq \alpha \leq 0,78$). Or, le métabolisme basal augmente également à la puissance $3/4$ du poids corporel. L'hypothèse d'un rapport entre métabolisme basal et taille cérébrale via la taille corporelle chez les mammifères semble donc plus plausible qu'un rapport entre taille cérébrale et surface corporelle. Les conclusions des travaux de Bauchot (1978) et de Eisenberg & Wilson (1978) vont également dans ce sens.

D'autres facteurs interviennent également à ce niveau car la taille cérébrale correspond à différents grades suivant les groupes de mammifères, et ce phénomène ne trouve pas son corollaire dans la variation du métabolisme basal. Jerison (1988) a par ailleurs émis l'hypothèse qu'une pente de $3/4$ définissant la relation entre poids cérébral et poids corporel ne contredit pas l'idée d'un rapport entre cerveau et surface du corps si l'on prend en compte l'épaisseur du néocortex.

Quoiqu'il en soit, l'idée d'un rapport entre métabolisme basal et taille cérébrale pose comme point de départ les conditions requises

pour développer un volume cérébral important. Martin (1984) exprime ce point de vue de la manière suivante : « *instead of postulating that mammals with "high-energy strategies" need larger brains in order to locate their food in the environment (e.g. because it is patchy and unpredictable in distribution), one might simply propose that such mammals can afford larger brains because of the higher level of metabolic turn-over in pregnant females.* »

4.3. Le métabolisme basal comme facteur déterminant

Armstrong (1985) pousse jusqu'à l'extrême ce rôle accordé au métabolisme basal en avançant l'idée que « *when body size is adjusted for its rate of oxygen turnover, monkeys and prosimians have equivalent relative brain sizes.* »

En effet, par rapport au poids corporel, les Strepsirhiniens ont de manière générale un métabolisme basal moins élevé que les Haplorhiniens (Ross, 1992). Le cerveau plus important des Haplorhiniens trouverait avant tout son support dans leur métabolisme basal plus élevé (Armstrong, 1985). Il y aurait donc un lien direct entre métabolisme et taille cérébrale (Armstrong, 1985, 1990).

La relation entre les valeurs relatives du métabolisme basal et du poids cérébral n'apporte toutefois pas d'explication satisfaisante. Comme l'exprime justement Cartmill (1990) : « *to say that "super-high human brain/body ratios appear to be supported by a higher proportion of the body's energetics being used by the brain than in other mammals," whereas apparently similar brain/body ratios in porpoises really "overlap those of anthropoids ... after accounting for their high basal metabolic rate" (Armstrong, 1985), is a maneuver that a lizard might with equal justice use to prove that mammals don't really have bigger brains than reptiles, but only higher metabolic rates.* »

Pour en revenir aux Primates, l'homme, avec un métabolisme basal relatif (par rapport au poids corporel) identique à celui de *Pan*, a un cerveau environ trois fois plus gros que ce dernier. Il est donc clair que d'autres facteurs que la seule valeur du métabolisme basal interviennent pour déterminer la taille cérébrale.

4.4. Le métabolisme basal et la durée de la gestation comme facteurs déterminants

Sur base du métabolisme basal comme facteur déterminant général, Martin (1981a, 1983) a envisagé l'encéphalisation comme fonction de l'alimentation dont dispose la mère qui doit fournir, par la gestation et puis la lactation, une énergie suffisante à son petit pour que celui-ci développe à son tour un cerveau important.

Dans cette perspective, il est donc possible que deux mammifères de même poids corporel et de même métabolisme basal donnent naissance à des nouveaux-nés dont les tailles cérébrales seraient sensiblement différentes si les périodes de gestation varient significativement. Ceci nous amène à la distinction fondamentale qui peut être faite chez les mammifères entre nouveaux-nés nidicoles « inertes » et nidifuges « actifs ». Les nidicoles passent un temps relativement prolongé dans un nid, qui peut être une poche maternelle, comme chez le kangourou, et sont caractérisés par un état de développement assez peu avancé : leurs yeux et oreilles sont fermés, leur encéphale est encore peu développé, les poils sont encore absents, leurs capacités thermorégulatrices sont limitées, etc. De plus, ils naissent dans des portées nombreuses. À l'opposé, les nidifuges naissent habituellement seuls, normalement sans besoin d'un nid, à un état de développement assez avancé : yeux et oreilles ouverts, encéphale développé, poils déjà présents, capacités thermorégulatrices développées.

Bien qu'il y ait quelques cas intermédiaires, ces deux types d'état à la naissance sont nettement distincts. Ainsi les primates, les artiodactyles, les périssodactyles, les cétacés et les éléphants se caractérisent par une progéniture nidifuge, tandis que chez les marsupiaux, les insectivores et les carnivores, celle-ci est nettement

nidicole. Seuls les rongeurs et les lagomorphes présentent des espèces nidifuges et nidicoles (Portmann, 1941, 1962, 1972 ; Martin, 1984).

Plus encore, le cerveau semble être un organe de toute première importance lorsque l'on considère les liens entre le fœtus et la mère chez les mammifères placentaires. En effet, Sacher & Staffeldt (1974) ont mis en évidence une relation plus étroite entre période de gestation et taille cérébrale du nouveau-né qu'entre période de gestation et taille corporelle totale du nouveau-né. Ainsi, « *it may be suggested as a general principle that increase in brain size to a maximal permissible level is favoured in all mammals, but that metabolic constraints combined with key reproductive parameters (especially gestation period) essentially define the level attainable* » (Martin, 1984). Dans le même sens, Holloway (1988) parle de la relation entre apport énergétique et taille cérébrale non pas en terme de loi, mais bien en terme de contrainte qui laisse place à la variation interspécifique.

Un exemple précis permet de rendre compte de l'intérêt de ce point de vue. Jungers & Olson (1985) ont constaté que les Lorisinæ (*Loris tardigradus*, *Nycticebus coucang*, *Arctocebus calabarensis*, *Perodicticus potto*) possèdent une taille cérébrale relative supérieure à celle des Galaginæ (genre *Galago*, duquel on extrait parfois les genres *Galagoides* et *Otolemur*). Le régime alimentaire préférentiel des Lorisinæ est composé d'insectes et de fruits, nourriture riche et dispersée (Charles-Dominique, 1977), ce qui ne diffère pas sensiblement de celui des Galaginæ (Clutton-Brock & Harvey, 1977 ; Pitchford, 1986).

Nous verrons plus loin que le régime alimentaire préférentiel est un paramètre important pour comprendre les modalités de l'encéphalisation. Le régime alimentaire est à peu près semblable chez les Lorisinæ et les Galaginæ, ainsi que le montre le tableau 1.

	Régime	Habitat
Galaginæ		
<i>Galago alleni</i>	frugivore	semi-terrestre
<i>Galago crassicaudatus</i>	frugivore	arboricole
<i>Galago demidovii</i>	insectivore	arboricole
<i>Galago senegalensis</i>	insectivore et gommivore	arboricole
Lorisinæ		
<i>Arctocebus calabarensis</i>	insectivore	arboricole
<i>Loris tardigradus</i>	insectivore	arboricole
<i>Perodicticus potto</i>	frugivore	arboricole

Tabl. 1

Les facteurs responsables de la différence que présentent leurs tailles cérébrales relatives sont à chercher ailleurs que dans le régime alimentaire préférentiel.

Pour Jungers & Olson (1985), l'encéphalisation des Lorisinae et la valeur relative de leur métabolisme semblent dissociées. De fait, en comparaison avec le niveau moyen des mammifères, ils présentent des tailles cérébrales relatives importantes mais sont caractérisés par un niveau de métabolisme basal relativement bas (Dobler, 1982; Rasmussen & Izard, 1988).

Toutefois, si l'on compare les gestations, on constate que celles-ci durent de 110 à 135 jours chez les Galaginae contre 134 à 193 chez les Lorisinae, ces derniers étant en moyenne plus lourds (données du Professeur R. D. Martin, Zürich). La durée de gestation est en effet fonction du poids corporel. Sur un échantillon de 71 espèces de primates, l'équation de la régression opérée entre ces deux variables est la suivante :

$$y = 0,124 x + 1,783,$$

corrélation $r = 0,74$ (régression simple)

$$y = 0,167 x + 1,637 \quad (\text{axe majeur réduit})$$

Cette relation est très significative ($p \ll 0,01$, 1 way ANOVA, DF = 70). Cependant, la durée relative (par rapport au poids corporel) de la gestation des Lorisinae est significativement plus élevée que celle des Galaginae ($p < 0,01$, 1 Factor ANOVA, DF = 9, test de Fisher et test de Scheffe significatifs à 95 %). Ainsi, on peut vraisemblablement invoquer la durée de gestation comme facteur déterminant l'importante encéphalisation des Lorisinae par rapport aux Galaginae.

De manière générale, les Primates naissent avec de gros cerveaux car leur progéniture est nidifuge plutôt que nidicole. Jusqu'à un certain point, la très forte encéphalisation de *Homo sapiens* peut être attribuée à cet héritage primatologique, mais d'autres particularités sont à noter (Martin, 1983), à savoir :

1. la taille du cerveau de l'homme adulte est beaucoup plus élevée par rapport au poids corporel qu'elle ne l'est chez les autres Primates;
2. le développement rapide à la fois du cerveau et du corps durant la vie embryonnaire a pour effet une taille cérébrale et corporelle fort importante à la naissance, comparé aux grands singes;

3. le taux élevé de croissance cérébrale postnatale prolonge pour au moins un an encore après la naissance une relation quasi-embryonnaire entre le cerveau et l'ensemble du corps. L'homme possède donc ce que l'on peut appeler une progéniture « secondairement nidicole ».

On rencontre en effet une certaine variation chez les Primates dans le rapport entre la croissance embryonnaire du cerveau et sa croissance postnatale. On observe en général une relation inversement proportionnelle entre les deux phénomènes : les espèces dont le cerveau présente une importante croissance embryonnaire se caractérisent par une croissance cérébrale postnatale réduite.

Toutefois, si nous observons la situation chez l'homme, nous constatons que c'est lui qui possède la croissance cérébrale postnatale la plus importante et que, par ailleurs, sa croissance cérébrale embryonnaire est plus élevée qu'attendue. De ce point de vue, il n'est dépassé que par trois espèces de Primates : *Callithrix jacchus*, *Macaca nemestrina* et *Macaca mulatta*. Mais contrairement à lui, ces trois espèces présentent une croissance cérébrale postnatale assez faible. Ainsi, « *this enhancement of postnatal brain growth is doubtless attributable largely or exclusively to the special extension of foetal brain:body relationships through the first year of postnatal life* » (Martin, 1983).

Cependant, malgré le fait que le nouveau-né possède un métabolisme proportionnellement élevé par rapport à celui de l'adulte, le métabolisme de la mère reste encore beaucoup plus important que le sien. On peut donc supposer que, d'un point de vue énergétique, il est plus efficace pour la croissance cérébrale de se faire durant la période de gestation. La croissance cérébrale postnatale exige en effet que le nouveau-né puise l'énergie requise dans le lait maternel, ce qui peut être moins efficace. En ce sens, le cerveau et le reste du corps de l'embryon humain se développent beaucoup plus vite que chez les grands singes pour une période de gestation à peine plus longue. Toutefois, la croissance cérébrale postnatale de l'homme reste très importante. Cette croissance, fondée sur une prolongation des relations de type embryonnaire entre le cerveau et le reste du corps durant la première année après la naissance, constitue vraisemblablement une stratégie visant à pallier les contraintes imposées à la taille cérébrale

du nouveau-né par le bassin maternel (Martin, 1983).

On peut en effet observer l'importance du développement cérébral embryonnaire chez un autre mammifère fortement encéphalisé mais dont le bassin, rudimentaire, ne paraît pas susceptible d'imposer des limites à la taille cérébrale du nouveau-né. *Tursiops truncatus*, cétacé odontocète proche du dauphin commun, a un poids corporel adulte d'environ 155 kg et une période de gestation d'environ 11 mois. Le nouveau-né pèse 20 kg avec un cerveau de 770 g, qui atteindra 1600 g à l'âge adulte (Sacher & Staffeldt, 1974). La croissance cérébrale postnatale est relativement faible, tandis que la taille cérébrale à la naissance est beaucoup plus élevée que ce à quoi l'on pourrait s'attendre.

Ainsi, en l'absence de contraintes dues aux dimensions du bassin maternel, c'est la croissance cérébrale embryonnaire plutôt que postnatale qui permet à *Tursiops truncatus* d'atteindre sa taille cérébrale à l'âge adulte. On peut donc raisonnablement penser que chez l'homme, les contraintes dues au bassin maternel exigent une croissance cérébrale postnatale élevée, faisant ainsi de l'homme un «nidicole» secondaire (Portmann, 1941, 1962, 1972; Jordaan, 1976; Gould, 1977; Leutenegger, 1982). Il a été démontré à ce propos que le lait maternel humain diffère beaucoup du lait de la vache, autre animal nidifuge mais dont le nouveau-né connaît une croissance cérébrale postnatale ordinaire (Gaull, 1979; Gaull *et al.*, 1982).

Tout ceci nous permet de résumer le jeu des influences respectives dans le diagramme de la figure 3.

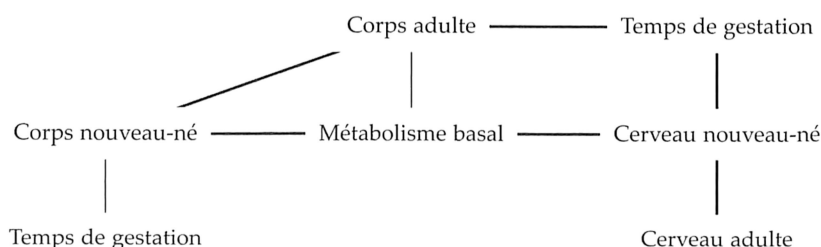


Fig. 3 — Représentation des paramètres essentiels dont l'interaction règle la taille cérébrale adulte (cerveau adulte). Les traits gras mettent en évidence le modèle selon lequel les capacités énergétiques du corps maternel (corps adulte), sur base du métabolisme basal et via la gestation puis l'allaitement, permettent au nourrisson de développer un poids cérébral donné, qui après croissance deviendra le poids cérébral adulte (d'après Martin, 1990b et communication personnelle). Ce jeu d'influences s'illustre par l'excellente corrélation ($r = 0,988$) entre le poids du cerveau de l'adulte et le poids du corps du nouveau-né (Lynch *et al.*, 1983).

4.5. Le pourquoi et le comment

Pourquoi certaines espèces, comme l'homme, ont-elles développé un cerveau nettement plus important que les autres ?

Ce thème nous amène à évoquer l'éternel problème du pourquoi et du comment. Le *comment* est traité par Martin (1983, voir ci-dessus) : «one might therefore ask how, in energetic terms, human beings can support such an exceptionally large brain and how, in the course of human evolution, additional energy was made progressively available to meet the needs of an ever-increasing brain size»⁹. Les primates consacrent cependant de 9 à 20 % de leur énergie au cerveau alors que les mammifères euthériens en général lui en consacrent 5 % (Harvey & Krebs, 1990). Un cerveau comme celui de l'homme, qui ne représente que 2 % du poids corporel, absorbe environ 20 % de l'énergie métabolique totale disponible pour rester en vie (Lazorthes *et al.*, 1961). Plus encore, chez le nouveau-né humain, le cerveau consomme 50 à 60 % de l'énergie disponible (R.D. Martin, communication personnelle). Il demeure donc à savoir *pourquoi* une espèce en est venue à accorder autant d'énergie à un seul organe, ce qui nous ramène à tenir compte des facteurs (comme les performances cognitives) qui émergent avec l'augmentation du cerveau et permettent l'élaboration d'un comportement suffisamment complexe pour assurer l'accès aux ressources nécessaires à l'entretien de cet organe si coûteux.

À ce propos, il est évident que l'apport d'énergie dû à la qualité de la nourriture joue un rôle de premier plan et il est vraisemblable

⁹ C'est nous qui soulignons.

que *Cebus* présente de ce point de vue un parallélisme avec l'homme.

L'augmentation de la taille cérébrale chez *Homo* mais aussi chez *Cebus* semble avant tout liée à la qualité de l'apport énergétique permis par une nourriture riche et facilement assimilable grâce aux adaptations spéciales du tractus digestif (Martin, 1990a). Ceci permet de tenter une synthèse de quelques facteurs qui sont vraisemblablement à la base du processus d'encéphalisation. L'espace vital peut être choisi comme point de départ. En effet, il constitue un caractère quantifiable fondamental de l'environnement d'un primate, c'est-à-dire du contexte d'où il puise ses ressources.

Après avoir défini ce que nous entendons par « espace vital », nous exposerons brièvement les modalités grâce auxquelles celui-ci peut être considéré comme un facteur de structuration du comportement des primates. Ensuite, nous mettrons à l'étude les relations espace vital/poids corporel en passant par les catégories alimentaires, puis espace vital/poids cérébral, en utilisant leurs valeurs relatives par rapport au poids corporel. Enfin, nous signalerons en appendice un paramètre lié à l'espace vital : la distance parcourue quotidiennement.

4.6. L'espace vital : définition

L'espace vital (*home range*) est l'aire totale utilisée par une population pour la recherche des ressources. Ainsi, Clutton-Brock & Harvey (1977) parlent également de « *feeding territory* ». Cette mesure de surface ne tient pas compte de l'utilisation, très variable suivant les espèces, des trois dimensions de l'espace. Ainsi, un singe arboricole comme *Alouatta* restera essentiellement dans la même strate tandis que *Cebus*, arboricole également, utilise pour ainsi dire toutes les strates de la végétation (Fragaszy *et al.*, 1990).

Il faut distinguer l'espace vital du territoire (*territory*) qui correspond à totalité ou partie de cet espace vital et qui est défendu par un individu ou un groupe (Jolly, 1985). Les Primates peuvent ou non avoir un comportement territorial, mais tous ont des espaces vitaux qu'il est possible de quantifier. Ceux-ci peuvent se recouvrir en partie, qu'il s'agisse de primates de la même espèce (espèces à comportement non territorial) ou d'espèces différentes.

D'après les données de Clutton-Brock & Harvey (1977) et de Pitchford (1986), l'espace vital varie d'au moins 0,2 hectare (*Lepilemur*

mustelinus et *Microcebus murinus*) à 5 200 hectares (*Erythrocebus patas*). De plus, les espèces étudiées présentent un éventail de poids corporel qui varie de 64,7 g (*Galago demidovii*) à 118 kg (*Gorilla gorilla*).

4.7. L'espace vital comme cadre où se structure l'ensemble du comportement

La gestion de l'espace vital est essentiellement liée à l'obtention de la nourriture (Vedder, 1984). Par ailleurs, les données de la paléontologie nous enseignent que « les primates hominoïdes ont toujours été plus ou moins inféodés à un milieu forestier. Seul, l'homme est une primate ubiquiste qui peuple des milieux très chauds, humides ou secs à très froids, humides ou secs. Les hominidés se sont petit à petit trouvés confrontés à un environnement de plus en plus ouvert (Coppens, 1983). Les fructifications et autres ressources alimentaires se trouvaient dispersées. Le déplacement qui pouvait être réalisé directement d'arbre en arbre en milieu forestier devait alors s'effectuer par le sol d'arbre à arbre (Senut, 1991).

L'espace vital peut dès lors être mis en rapport avec les fonctions cognitives. C'est ainsi que Jerison (1976, 1988) aborde la question de l'origine du langage comme une adaptation basée sur une organisation très avancée des informations provenant des modalités sensorielles et permettant une cartographie élaborée de l'environnement.

Dans le cas des prédateurs, l'espace est un paramètre fondamental car ils doivent le connaître de manière à obtenir un nombre suffisant de proies. Les loups sont un type de prédateur agissant en groupe et chez qui la connaissance de l'espace vital, due au marquage olfactif, est très performante. Chez les primates anthropoïdes, la cartographie de l'environnement sera essentiellement liée à la vision et à l'audition plutôt qu'à l'olfaction.

Ainsi, si les premiers hominidés ont été des prédateurs sociaux présentant une analogie avec le modèle des loups, leur espace vital a dû très tôt être sensiblement plus grand que celui des autres primates. Il leur a donc fallu maîtriser cet espace en élaborant un système de « cartographie » suffisamment élaboré, de manière à être capable de s'y déplacer efficacement et en toute sûreté.

Quoiqu'il en soit, les modes d'approvisionnement chez les primates, de même que ceux qui ont été étudiés chez d'autres animaux comme

les fourmis, les écureuils ou les étourneaux impliquent tous, vraisemblablement à des degrés divers et suivant différentes modalités, un processus sous-jacent commun : la mémoire spatiale (Desportes, 1992). Celle-ci est encore trop mal connue pour qu'il nous soit possible de comprendre le substrat cérébral des modes d'utilisation de l'espace vital.

À l'opposé de nombre d'aspects du comportement, l'espace vital, facilement quantifiable, constitue un cadre général qui sous-tend l'ensemble du comportement et est donc particulièrement adapté à une étude comparative. Il se présente comme un chiffre « résumant » les paramètres écologiques et comportementaux d'une espèce donnée. Ceci justifie sa mise en rapport avec la taille cérébrale, facteur qui permet une première estimation de ce que seront les capacités cognitives de cette espèce (Jerison, 1973).

4.8. L'espace vital dépend du poids corporel

Pour la mesure de l'espace vital, nous avons eu recours aux données de Pitchford (1986).

La dimension de l'espace vital (*home range size*, HRS) augmente avec le poids du corps [$p \ll 0,01$, $n = 42$, $DF = 41$] (Clutton-Brock & Harvey, 1977, 1980; Martin, 1981a; Ford & Davis, 1992) et donc avec le poids du cerveau puisque ce dernier augmente aussi avec le poids corporel suivant une excellente corrélation. Martin (1984) présente une revue des travaux sur la relation entre espace vital et poids corporel. La relation d'allométrie qui caractérise le rapport entre ces deux variables est très positive, $\alpha = 1,66$ (axe majeur réduit), corrélation $r = 0,77$ ($p < 0,01$). Ces chiffres concordent avec ceux de Pitchford (1986) qui a utilisé la méthode de l'axe majeur. Nous avons donc utilisé les résidus de la régression (méthode de l'axe majeur réduit) de l'espace vital sur le poids corporel dans les analyses qui suivent.

Il est à noter que les espèces folivores, frugivores et insectivores représentent des grades différents. Pour un poids corporel donné, l'espace vital d'une espèce frugivore sera plus important que celui d'une espèce folivore (Martin, 1981a, 1984).

4.9. Remarques sur les catégories alimentaires

Nous venons de parler de régimes alimentaires, il est donc utile de préciser ce que nous entendons par là. Comme les catégories locomotrices, la pertinence des catégories alimentaires peut être mise en doute, car il faudrait créer une catégorie pour chaque espèce de primate.

Les espèces étudiées ont été rassemblées en trois grands groupes suivant ce qui apparaît être leur préférence alimentaire : folivores, frugivores et insectivores. Le fait que les espèces de primates peuvent être réparties entre ces trois grands groupes ressort des analyses de Clutton-Brock & Harvey (1977) et de Pitchford (1986). Nous avons repris les données de ces auteurs en signalant toutefois deux espèces gommivores (*Galago senegalensis* et *Cebuella pygmaea*). La gommivorie (consommation de résine) peut en effet, comme la folivorie chez les colobes, impliquer des modifications du système digestif (Ferrari & Martins, 1992).

Nous n'avons pas distingué ici la consommation de fleurs de celle de feuilles. Ces deux catégories d'aliments sont rassemblés ici sous la rubrique « folivore ». De même, hormis le signalement de deux gommivores, nous n'avons pas inclus dans l'analyse les particularités alimentaires qui pourraient caractériser une espèce. En fonction de l'environnement, ces particularités peuvent en effet varier considérablement au sein de la même espèce. Pour illustrer ceci, nous avons repris les données présentées par Dunbar (1988) sur le pourcentage de tubercules et de fruits consommés par *Papio ursinus* en Afrique du Sud dans deux localités différentes :

	Fruits (%)	Racines (%)
Cape Point	42,0	16,0
Drakensberg	2,5	53,4

Tabl. 2

Les *Papio ursinus* du Drakensberg peuvent effectivement être qualifiés de « tuberculivores » mais pas ceux de Cape Point. La distinction de catégories alimentaires, comme celle de catégories locomotrices, dépend du degré de résolution de l'analyse. Ce degré de résolution dépend à son tour des paramètres que l'on prend en considération. C'est en fonction de ces derniers que l'on peut juger si les catégories utilisées se justifient ou non.

4.10. Analyse du rapport entre taille relative de l'espace vital et taille cérébrale relative

Ces deux variables étant fonction du poids corporel, nous avons donc utilisé les résidus (valeurs relatives) d'une régression de la valeur de l'espace vital sur le poids corporel y et du poids cérébral sur le poids corporel x (résidus obtenus par la méthode de l'axe majeur réduit). L'analyse de la variance (1 way ANOVA) opérée sur la mise en rapport de ses deux séries de résidus (fig. 4) se révèle significative ($p < 0,01$). L'équation est la suivante :

$$y = 2,638x - 1,552,$$

corrélation $r = 0,552$ (régression simple)

$$y = 4,776x - 3,712 \quad (\text{axe majeur réduit})$$

Nous ne détaillerons ici que l'analyse de la variance. Si on opère cette analyse sur les deux séries de résidus mais en traitant à part les espèces préférentiellement frugivores, insectivores et folivores, la relation cesse d'être significative. C'est donc la présence simultanée d'espèces caractérisées par des régimes alimentaires préférentiels différents qui rend la relation significative. Les chiffres du tableau 3 illustrent cette analyse.

La taille cérébrale relative et la dimension relative de l'espace vital sont donc effectivement fonctions l'une de l'autre, mais par le truchement du régime alimentaire. En valeurs relatives, la dimension de l'espace vital et la taille cérébrale des primates plus frugivores et/ou plus insectivores sont supérieures à celles des primates plus folivores (cf. Clutton-Brock &

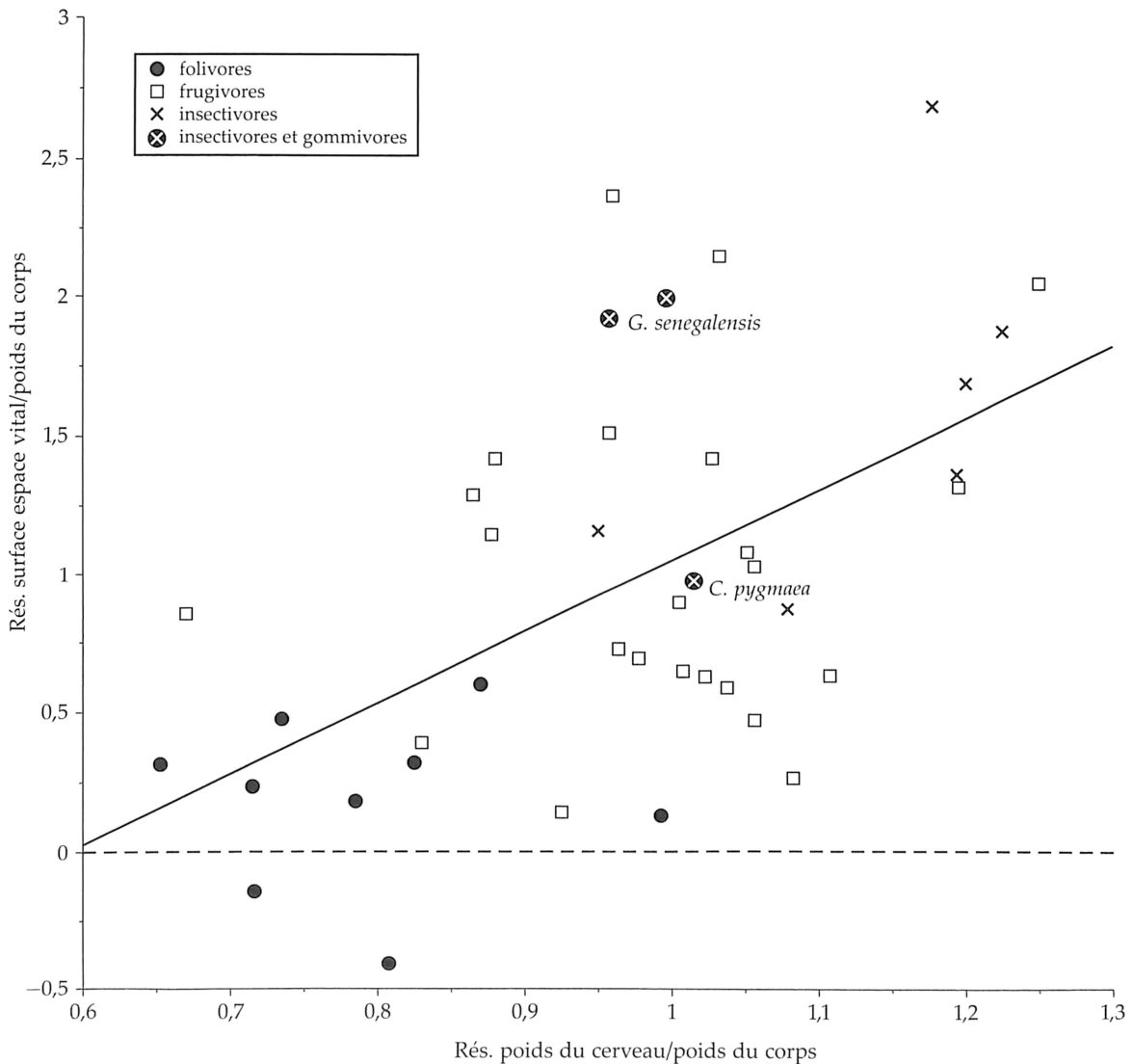


Fig. 4 — Relation entre grandeur relative de l'espace vital et taille cérébrale relative chez les primates. Les régimes alimentaires sont illustrés.

Régime alimentaire	Probabilité	N
Ensemble des espèces	$p \ll 0,01$	41
frugivores	$p \gg 0,05$	23
folivores	$p \gg 0,05$	9
insectivores	$p \gg 0,05$	9
frugivores + insectivores	$p > 0,05$	32

Tabl. 3

Harvey, 1980). Les espèces gommivores que nous avons inclus (*Galago senegalensis* et *Cebuella pygmaea*) présentent également pour ces deux variables des valeurs plus importantes que celles des espèces plus nettement folivores et se situent parmi les frugivores.

La distinction des régimes alimentaires en trois grandes catégories (frugivorie, insectivorie

et folivorie) apparaît donc pertinente pour notre approche car elle permet d'expliquer la relation entre valeurs relatives de l'espace vital et taille cérébrale (fig. 4).

La même relation entre valeurs relatives de l'espace vital et de la taille cérébrale peut être réétudiée avec pour paramètre qualitatif non plus le régime alimentaire mais bien l'habitat : arboricole et (semi-)terrestrialité (fig. 5). Il est clair que ce paramètre ne peut expliquer ce qui rend la relation significative, les distributions des espèces arboricoles et (semi-)terrestres sont en effet semblables sur notre échantillon. Seul nous intéresse donc ici le régime alimentaire préférentiel.

Ces résultats, faisant appel à une large perspective comparative, mettent l'accent sur

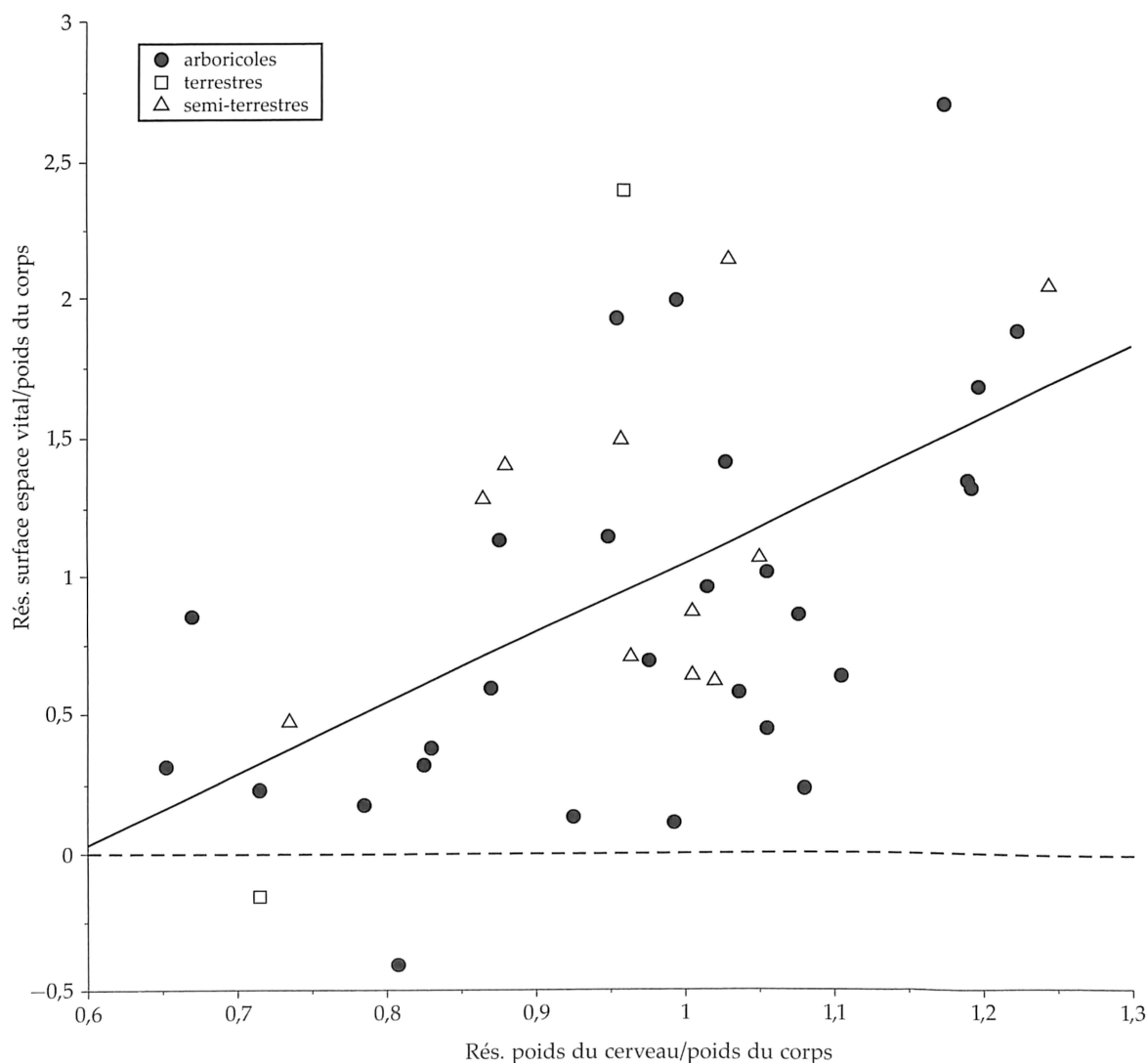


Fig. 5 — Relation entre grandeur relative de l'espace vital et taille cérébrale relative chez les primates. Les modes de locomotion (arboricole ou terrestre) sont illustrés.

l'approche qui accorde une importance particulière à la source d'énergie (par exemple, les fruits) comme moyen d'augmenter la taille du cerveau. Cette vue a été développée par Martin (1990a) puis plus largement par Aiello & Wheeler (1995) [*expensive-tissue hypothesis*]. Un régime alimentaire de qualité élevée permet une réduction de la masse du tractus digestif qui, à l'instar du cerveau, est grand consommateur d'énergie. Un tractus digestif de dimensions réduites est ainsi corrélé à une augmentation de la masse cérébrale (Martin, 1990a; Aiello & Wheeler, 1995; Fish & Lockwood, 2003). À ce propos, la taille cérébrale relativement faible des colobes, primates spécialisés dans la folivorie, par rapport à celle des autres singes de l'Ancien Monde ressortait clairement de la revue de Martin (1984). Cet auteur insistait aussi sur l'encéphalisation significativement plus importante des espèces frugivores, insectivores, granivores ou généralistes par rapport aux espèces folivores. Il est intéressant de savoir à ce propos que les premiers hominidés étaient vraisemblablement préférentiellement frugivores. Les feuilles sont en effet un aliment moins énergétique que les fruits et de plus, elles contiennent en général des toxines (quoique les colobes possèdent un système digestif tout à fait spécialisé à la digestion des feuilles). Les fruits contiennent des graines et, pour autant qu'ils soient charnus, constituent un aliment de choix, facilement digestible pour les animaux qui s'en nourriront et qui, leur digestion une fois achevée, s'en iront semer plus loin les graines ainsi absorbées. Nous pouvons donc dire que plus le fruit est nourrissant, plus il est énergétique, plus l'animal pourra aller en déposer loin les graines. Ainsi les primates, comme bien d'autres animaux d'ailleurs, participent du même coup à la colonisation de l'espace disponible par la plante.

La distinction de l'apport énergétique des fruits par rapport aux feuilles se perçoit aussi par les stratégies dont font preuve les primates pour les consommer à différents moments de la journée.

Les études de Chapman & Chapman (1991) suggèrent qu'*Ateles geoffroyi* structure son itinéraire quotidien pour consommer des feuilles avant un repos, soit au milieu de la journée soit en fin d'après-midi, et à proximité du site de repos (sans qu'il s'agisse du repos nocturne). *Ateles geoffroyi* évite ainsi d'effectuer un trop grand trajet l'estomac rempli d'une nourriture moins énergétique et plus difficile à digérer que

les fruits. Il diminue également ainsi le coût du trajet et la possibilité de trouver en cours de trajet une nourriture de meilleure qualité qui ne pourrait plus être exploitée à ce moment.

Par ailleurs, une étude des données de la littérature consacrée à d'autres primates (*Galago*, *Callicebus*, *Saimiri*, *Cebus*, *Colobus*, *Cercocebus*, *Hylobates*, *Pongo*, *Pan*) a permis à Chapman & Chapman (1991) de généraliser leurs observations. On constate en effet que nombre d'espèces montrent une variation du type de nourriture consommé en fonction du moment de la journée. Les fruits sont très communément consommés tôt le matin. Il est probable que les animaux choisissent ce moment pour consommer une nourriture riche et facilement digestible afin de restaurer la perte nocturne d'énergie. Une autre caractéristique est la consommation de fruits tard dans la journée, souvent juste avant de rejoindre le site du repos nocturne. Il est concevable que cette stratégie permette de constituer une réserve énergétique pour la nuit.

Les variations de stratégie temporelle de consommation de nourriture sont toutefois notables entre les différentes espèces de primates et exigent de nouvelles recherches de terrains. Quoiqu'il en soit, il est clair que les primates montrent des stratégies d'exploitation réparties sur une journée en fonction de la partie de la plante consommée.

4.11. *Ateles* et *Alouatta*

La nature des aliments exploités influence donc directement l'encéphalisation et également la dimension de l'espace vital.

Un exemple bien contrasté de variation des valeurs relatives de la taille cérébrale et de l'espace vital dans leurs rapports avec la frugivorie et la folivorie est le cas des genres *Ateles* et *Alouatta*. La taille cérébrale relative (résidus) d'*Alouatta* — 0,834 — équivaut à 76 % de celle d'*Ateles* — 1,093 — (Stephan *et al.*, 1981). Il n'existe pas chez les singes sud-américains d'espèces entièrement frugivores ou entièrement folivores (comme les colobes en Afrique), *Alouatta* est toutefois très nettement plus consommateur de feuilles qu'*Ateles* (Fleagle & Mittermeier, 1980; Milton, 1988; Martin, 1990b).

Les fruits étant moins abondants sur les arbres que les feuilles, un singe préférentiellement frugivore comme *Ateles* devra fréquenter

de nombreux arbres et aura donc un territoire vital plus étendu que celui d'*Alouatta*. De manière générale, les groupes constitués par les représentants d'une espèce frugivore sont nettement plus importants et se caractérisent par une organisation sociale plus complexe avec scission en sous-groupes et fusion suivant les circonstances. Ces sous-groupes se constituent pour favoriser la dispersion des individus. En effet, la rareté ou l'abondance relative des fruits suivant l'époque de l'année et suivant les endroits conduit à un haut degré de compétition pour la nourriture entre les femelles d'un même groupe. Ce facteur écologique aurait été déterminant pour l'élaboration d'un mode d'organisation sociale favorisant la fusion ou la scission des groupes. On constate de ce point de vue un parallélisme entre *Ateles paniscus* et *Pan troglodytes* (MacFarland Symington, 1990). L'étendue du territoire vital et la dispersion des individus en sous-groupes a pour conséquence une mise en condition plus favorable des jeunes individus à l'exercice de la recherche de la nourriture. Ainsi, comparé à celui d'*Alouatta*, le comportement maternel d'*Ateles* est plus complexe et laisse une part plus importante aux initiatives du petit (Milton, 1988).

En fait, la comparaison de l'anatomie de ces deux primates permet de rendre assez convenablement compte d'une exploitation différente du milieu. *Alouatta* est nettement quadrupède alors qu'*Ateles* présente un éventail d'options locomotrices qui se traduisent sur son squelette. On observe chez *Ateles* une omoplate proche de celle du Chimpanzé, qui permet des mouvements dans les positions les plus diverses alors que celle d'*Alouatta* est « papiöide ». La tête humérale d'*Ateles*, quoiqu'orientée vers l'arrière (comme chez *Alouatta*), ce qui est plutôt un signe de quadrupédie, est ronde, tandis que celle d'*Alouatta* est oblongue, les mouvements du bras sont donc plus limités chez ce dernier. Ces deux animaux possèdent toutefois un olécrâne développé, ce qui traduit chez chacun d'eux une adaptation à la quadrupédie arboricole (mais ce ne sont bien sûr pas là les seuls caractères). Signalons enfin qu'*Ateles* a des membres proportionnellement plus longs qu'*Alouatta*, ce qui traduit également des facultés locomotrices plus étendues (Grand, 1968; Mendel, 1976; Mittermeier, 1978; Senut, 1978; Fleagle & Mittermeier, 1980; Schön Ybarra, 1984; Schön Ybarra & Schön, 1987).

Ateles possède ainsi un registre locomoteur associé à des caractéristiques anatomiques qui

lui permettent de gérer au mieux son espace vital en fonction de l'énergie que nécessite son encéphalisation.

De manière générale, la répartition des fruits est, dans l'espace et dans le temps, moins prévisible que celle des feuilles (Clutton-Brock & Harvey, 1977, 1980; Milton, 1988). La consommation préférentielle de fruits induit donc l'obligation de posséder un plus large espace vital. Par ailleurs, la taille cérébrale relativement importante des espèces frugivores par rapport aux folivores permet vraisemblablement une augmentation des capacités intégratives et mnémoniques nécessaires à la gestion de cet espace et est, d'un autre côté, favorisée par la consommation de fruits. Nous n'envisagerons donc pas ici la question de l'antériorité de la qualité de l'apport énergétique ou de l'augmentation du cerveau, ces deux facteurs fonctionnent de manière conjointe (corrélation).

4.12. La taille cérébrale d'*Alouatta*, *Brachyteles*, *Ateles* et de quelques autres primates

Après *Alouatta*, le singe du Nouveau Monde le plus folivore est *Brachyteles arachnoides* (Milton, 1984; Mendes, 1989). Il est donc intéressant d'y consacrer quelques lignes dans le cadre de ces réflexions sur l'encéphalisation et le régime alimentaire. Nous ne disposons hélas pas de données sur l'espace vital de cette dernière espèce.

D'après Strier (1991) qui a étudié un groupe de *Brachyteles* durant 14 mois dans la province du Minas Gerais (Brésil), *Brachyteles arachnoides* consacre 51 % du temps de recherche de nourriture et d'alimentation aux feuilles contre 32 % aux fruits (pourcentages mesurés sur une année). Pour leur poids corporel, ils consacrent une plus grande proportion de temps qu'attendu aux fruits en comparaison d'*Alouatta*, qui lui est sympatrique. Ce dernier consacre en effet aux feuilles 71 % du temps de recherche de nourriture et d'alimentation (Mendes, 1989).

Bien que les différences intraspécifiques dans la taille des groupes et le temps consacré à l'alimentation puissent être importantes chez *Brachyteles arachnoides*, ces deux paramètres diffèrent sensiblement de ce que l'on observe chez *Alouatta* et peut s'expliquer, comme par rapport à *Ateles*, en termes de comportement locomoteur.

En comparaison au quadrupède arboricole qu'est *Alouatta*, une suspension est préférentiellement pratiquée par *Ateles* et *Brachyteles* (Senut, 1989). Bien que la suspension soit un mode locomoteur plus rapide que la quadrupédie, elle est également plus coûteuse sur le plan énergétique (Parsons & Taylor, 1977). Cant (1986) a ainsi interprété la suspension d'*Ateles* comme une adaptation qui permet à ce primate de se déplacer rapidement entre des zones largement éloignées les unes des autres et où il lui est possible de trouver des fruits, tandis que la teneur énergétique élevée de ces fruits compensent la consommation énergétique due à la suspension.

On peut avancer l'idée que la suspension de *Brachyteles* se présente comme une adaptation comparable à celle d'*Ateles*. Grâce à ce mode locomoteur, *Brachyteles* est également capable de bien exploiter les fruits, nourriture plus riche mais aussi plus dispersée. Il est cependant plus frugivore qu'attendu pour son poids corporel. Ceci compense la consommation énergétique due à la suspension durant les trajets et réduit le temps consacré à l'alimentation (Strier, 1987). *Ateles geoffroyi* est effectivement en moyenne nettement moins lourd — 7576 g — que *Brachyteles arachnoides* — 13 000 g — (Coimbra-Filho & Mittermeier, 1981; Pitchford, 1986). Ceci peut jusqu'à un certain point expliquer qu'avec un mode de vie à peu près semblable, *Brachyteles arachnoides* consomme malgré tout plus d'énergie pour ses déplacements.

Ateles geoffroyi reste cependant significativement plus frugivore. Cette espèce peut consacrer jusqu'à 80 % du temps de recherche de nourriture et d'alimentation aux feuilles durant les périodes où les fruits sont rares, mais les fruits remplacent les feuilles lorsqu'ils redeviennent disponibles (Chapman, 1987, 1988). *Brachyteles* par contre continue de consommer abondance de feuilles même durant ces périodes où une nourriture plus riche est disponible. Il est possible que les feuilles fournissent à *Brachyteles* une nourriture en quantité suffisante selon les exigences de leur grande taille corporelle (Gaulin, 1979). Ainsi, son poids empêche *Brachyteles* de se spécialiser dans la frugivorie, même lorsque les fruits sont abondants (Strier, 1991).

Il est toutefois clair qu'un net contraste existe entre les genres *Ateles*, *Lagothrix* et *Brachyteles* d'une part et *Alouatta*, d'autre part. Les trois premiers, par la consommation de fruits, la locomotion par suspension, l'espace vital et l'organisation sociale très fluide axée sur la

fusion et la scission des groupes s'opposent au genre *Alouatta*, surtout folivore, plus lent dans ses déplacements, principalement quadrupède arboricole, possédant un espace vital plus restreint et une organisation sociale moins fluide. Ainsi, la folivorie de *Brachyteles*, par rapport à celle d'*Alouatta*, serait à interpréter comme une adaptation secondaire (Strier, 1992).

La question est alors de savoir si la taille cérébrale relative de *Brachyteles arachnoides* est proche d'*Ateles* ou si ce genre, plus lourd et plus folivore, demeure, comme on pourrait s'y attendre, moins encéphalisé, et si tel est le cas, dans quelle mesure par rapport à *Ateles* et *Alouatta*.

Nous ne disposons pas de données sur le poids cérébral de *Brachyteles arachnoides*. Il nous a par contre été possible de mesurer la capacité crânienne de 9 spécimens à l'*Anthropologisches Institut und Museum der Universität Zürich* (sexes inconnus et présentant des dommages dans la région occipitale). Nous avons également pris les capacités crâniennes de 33 autres espèces de primates de l'Ancien et du Nouveau Monde. Les poids corporels utilisés proviennent de la série de données du Professeur R.D. Martin (*Field Museum*, Chicago). L'équation de la droite de régression entre capacité crânienne et poids corporel est la suivante :

$$y = 0,561 x - 0,238,$$

corrélation $r = 0,905$ (régression simple)

$$y = 0,631 x - 0,462 \quad (\text{axe majeur réduit})$$

L'ANOVA (1 way analysis of variance) est très significative : $p \ll 0,01$, il y a un rapport très significatif entre les deux variables.

Nous avons extrait les résidus de la régression (axe majeur réduit) de la capacité crânienne sur le poids corporel afin d'obtenir des valeurs de taille cérébrale relative à partir de la capacité crânienne, seul paramètre disponible pour l'étude de l'encéphalisation de *Brachyteles*. Nous avons réparti ces valeurs entre 16 groupes (DF = 15) définis de la manière suivante :

1. *Alouatta* (*Alouatta palliata* et *seniculus*);
2. *Ateles geoffroyi*;
3. *Brachyteles arachnoides*;
4. *Lagothrix lagotricha*;
5. *Cebus* (*Cebus albifrons*, *apella*, *capucinus* et *nigrivittatus*);
6. *Saimiri* (*Saimiri oerstedii* et *sciureus*);
7. *Aotus trivirgatus*;
8. *Cacajao rubicundus*;
9. *Chiropotes satanas*;

10. *Pithecia pithecia*;
11. Singes de l'Ancien Monde, ce groupe comprend les taxons suivants : *Cercocebus albigena*, *Cercocebus torquatus*, *Cercopithecus aethiops*, *Cercopithecus ascanius*, *Cercopithecus mitis*, *Erythrocebus patas*, *Macaca fascicularis*, *Macaca mulatta*, *Nasalis larvatus*, *Pygathrix nemaeus*, *Theropithecus gelada*;
12. *Miopithecus talapoin*;
13. *Papio* (*Papio cynocephalus*, *hamadryas* et *anubis*);
14. *Colobus* (*Colobus badius* et *polykomos*);
15. *Hylobates lar*;
16. *Pan troglodytes*.

Le groupe «Singes de l'Ancien Monde» ne comprend pas d'espèces présentant une encéphalisation remarquable. Il se justifie dans notre perspective qui est d'estimer l'encéphalisation de *Brachyteles arachnoides* par rapport aux autres singes du Nouveau Monde, spécialement *Ateles* et *Alouatta*, et par rapport aux singes de l'Ancien Monde en général.

L'ANOVA (1 Factor analysis of variance) entre les groupes est très significative : $p \ll 0,01$. Les groupes présentent donc des différences de taille cérébrale relative qu'il convient d'analyser.

Alouatta se différencie significativement de tous les autres groupes sauf de *Aotus* et *Colobus* (test de Fisher significatif à 95%). Ces trois groupes se caractérisent en effet par leur faible encéphalisation. *Ateles* ne se différencie pas de *Brachyteles* ni des groupes bien encéphalisés que sont *Cebus* et *M. talapoin* mais se différencie bien sûr significativement de *Colobus* et *Aotus*. *Brachyteles* par contre se différencie significativement de *Cebus* et de *M. talapoin* mais pas de *Colobus* ni de *Aotus*.

Ainsi, *Brachyteles arachnoides*, le plus folivore des singes du Nouveau Monde après *Alouatta*, se différencie significativement de ce dernier mais présente une encéphalisation moindre qu'*Ateles*. Ces constatations entrent parfaitement dans le cadre établi par les analyses de Strier (1987, 1991) et dans celui de nos précédentes analyses sur les rapports entre encéphalisation et régime alimentaire.

4.13. La distance parcourue quotidiennement, fonction apparente du poids corporel

Ce paramètre fondamental est également un facteur quantifiable en rapport avec la gestion de l'espace vital. La distance parcourue par

jour (*day range length*) par un groupe pour la recherche de la nourriture n'augmente toutefois pas significativement avec le poids corporel. D'après l'échantillonnage de Clutton-Brock & Harvey (1977), la distance parcourue par jour varie de moins de 100 m (*Callicebus moloch*) à plus de 10 km (*Papio hamadryas*).

Les primates terrestres parcourent quotidiennement une distance plus élevée que les primates arboricoles, et ce indépendamment du poids corporel. Les espèces terrestres sont toutefois en moyenne de taille corporelle plus importante que les espèces arboricoles d'où l'existence d'une relation apparente entre le poids corporel et la distance parcourue par jour si l'on considère toutes les espèces ensemble (Martin, 1981b). D'après les données de Clutton-Brock & Harvey (1977) et de Pitchford (1986), cette relation est en effet significative (probabilité $p < 0,05$, $n = 38$, $DF = 37$). De toute manière, une fois le registre de base établi, à savoir arboricole ou terrestriale, cette distance quotidienne reste en moyenne constante. Par exemple, les primates arboricoles, quel que soit leur poids corporel parcourent en moyenne une distance quotidienne de l'ordre du kilomètre (Martin, 1981b) — moyenne exacte de 1066 m d'après les données de Pitchford (1986). Ainsi, la distance parcourue par jour ne montre pas de corrélation avec le poids corporel chez les singes du Nouveau Monde, et varie de 0,25 à 2 km (Ford & Davis, 1992).

Il n'est pas absolument sûr que la distance parcourue par jour n'augmente pas faiblement avec le poids corporel chez les primates terrestres (Martin, 1981b). Ainsi, sur un échantillon de 17 espèces terrestres et semi-terrestres, l'analyse de la variance de la relation entre distance parcourue par jour et poids corporel montre une probabilité significative : $p < 0,05$ ($DF = 16$). Si le gorille est présent dans l'échantillon, elle donne : $p > 0,05$ ($DF = 17$). La solution de ce problème requiert de nouvelles données.

La distance parcourue par jour dépend de l'apport énergétique permis par l'alimentation. Parmi d'autres facteurs, le rythme cardiaque et de façon générale l'ensemble des facteurs physiologiques qui lui sont liés définissent vraisemblablement la distance parcourue par jour (Lipp, communication personnelle). Ces facteurs, et d'autres encore comme la qualité de la vision stéréoscopique ou de la sensibilité olfactive, interviennent certainement non seulement dans la définition de la distance parcourue par jour

mais aussi dans celle de la dimension de l'espace vital.

5. UN PARALLÉLISME POSSIBLE ENTRE *CEBUS*, *HOMO* ET *DAUBENTONIA*

Que pouvons nous dire alors de *Cebus*, le primate le plus encéphalisé après l'homme avec *Miopithecus talapoin*, mais vraisemblablement sans qu'une miniaturisation n'en soit la cause (Gilissen, 1993)?

Cebus présente fort probablement un mode d'encéphalisation qui se rapproche davantage de celui de l'homme. Ceci est à rapprocher des facultés qu'ont ces deux primates d'absorber et d'utiliser de manière optimale une nourriture riche en énergie (Martin, 1983, 1990a). *Cebus*, le singe capucin ou sapajou, est un genre composé de quatre espèces (*Cebus apella*, *C. albifrons*, *C. capucinus*, *C. olivaceus*) et offre parmi les autres singes d'Amérique du Sud l'image d'un succès biologique certain. *Cebus* ou des singes ressemblant à *Cebus* ont connu une longue évolution au cœur du Nouveau Monde. Les capucins s'adaptent à une grande variété de types forestiers et on peut les rencontrer, comme en Colombie, aussi bien au niveau de la mer qu'à une altitude de 2700 m. Enfin, ils paraissent pleins de ressources face aux dégâts que produit l'activité humaine sur leurs habitats. Ces caractères reflètent leur souplesse d'adaptation; « *the success enjoyed by capuchins ... derives in part from the fact that, like humans, they are highly opportunistic generalists* » (Fragaszy et al., 1990).

Les ressources énergétiques fournies par la mère à l'embryon durant la gestation puis au nouveau né au moyen de la lactation sont un facteur essentiel qui permet au cerveau de parfaire son développement (Martin, 1983). L'encéphalisation élevée de certaines espèces, actuelles et fossiles, est donc étroitement liée à la qualité énergétique du régime alimentaire maternel durant le développement cérébral de l'enfant. Chez les hominidés, l'expansion du cerveau a commencé avec les australopithèques graciles et c'est sans doute à ce moment que les stratégies d'accès à une nourriture riche en énergie ont pris place (Martin, 1990a). Ce point de vue est essentiel dans toute discussion sur les facteurs écologiques qui ont présidé à l'évolution humaine. Étant donné les difficultés d'obtenir des informations directes

sur l'alimentation de nos ancêtres, et comme les conditions « naturelles » d'alimentation sont également fort difficiles à observer sur l'homme contemporain, on tire le plus grand profit de la comparaison avec les Primates actuels (Martin, 1990a).

À ce propos, il est un dernier point que nous voudrions soulever. La nourriture préférentiellement absorbée module la structure des organes digestifs. Une approche intéressante est donc d'étudier la taille relative (par rapport au poids du corps) des quatre parties du tractus digestif : l'estomac, l'intestin grêle, le caecum et le colon (Chivers & Hladik, 1980). On constate ainsi que les animaux herbivores présentent une augmentation relative des parties du tractus digestif qui servent à la fermentation (estomac ou caecum et colon), tandis que chez les carnivores, on observe une réduction généralisée de toutes les parties du tractus.

Une analyse semblable montre que l'homme se caractérise par une taille relative réduite de toutes les parties de son tractus digestif, essentiellement du caecum. Cette constitution se retrouve, en plus prononcé encore, chez le singe capucin (Martin et al., 1985; MacLarnon et al., 1986a, 1986b). De ce point de vue, l'homme et le singe capucin font partie d'un ensemble qui comprend seulement des mammifères carnivores (ordre Carnivora et Pinnipedia : phoques et otaries) bien que deux prosimiens montrent une légère tendance à la même spécialisation (Martin, 1990a).

La place de l'homme et du singe capucin parmi les carnivores ne signifie pas nécessairement que ceux-ci soient adaptés à un régime carné. Robinson (1986) a observé que 35% de ce que consomme *Cebus nigrivittatus* consiste en proies animales de diverses sortes (essentiellement des insectes). Toutefois, 58% de l'alimentation de cette espèce est d'origine végétale. On s'accorde donc pour décrire le singe capucin comme essentiellement frugivore. Robinson (1986) qualifie même *Cebus nigrivittatus* de « *ripe-fruit specialist* ». Il met ainsi l'accent sur la prédilection de cette espèce pour les fruits mûrs, les fruits encore verts étant plus difficiles à digérer et ayant une teneur énergétique plus faible. Par ailleurs, *Cebus capucinus* serait plutôt frugivore tandis que *Cebus apella* et *Cebus albifrons* seraient plutôt insectivores (Coimbra-Filho & Mittermeier, 1981).

Cette analyse ne nous fournit pas d'indications directes sur l'alimentation des ancêtres de

l'homme, mais suggère que l'évolution humaine a dû opter assez tôt pour un régime alimentaire dans lequel les composants aisément digestibles et hautement énergétiques occupaient une place prépondérante par rapport à celui de la plupart des autres Primates (Martin, 1990a).

La convergence des tailles relatives des éléments du tractus digestif de l'homme et du singe capucin s'associe à une autre similitude liée à la nature du régime alimentaire. Il s'agit de l'épaisseur de l'émail des molaires. Ce caractère est très variable et nous le citons plutôt pour mémoire. Il semble que les molaires des hominidés possédaient une épaisse couche d'émail (Kay, 1981; Martin, 1985). Kay (1981) a observé que l'émail le plus épais chez les Primates non humains se trouvait chez *Cebus apella*. Kay (1981) interpréta ce fait comme une adaptation commune du singe capucin et des hominidés à la consommation de noix, mais cette idée fut mise en doute par Teaford & Walker (1984) dans une étude sur l'usure des molaires. Il est cependant significatif que la possession d'une épaisse couche d'émail chez *Homo* et chez *Cebus*, chose inhabituelle chez les primates, soit une condition certainement dérivée qui rapproche encore ces deux genres du point de vue de l'exploitation des ressources alimentaires (Martin, 1990a).

De manière plus générale, l'évolution parallèle de certains caractères de la denture et de la mâchoire chez les singes du Nouveau et de l'Ancien Monde et spécialement une spécialisation pour l'absorption de nourriture contenue dans une enveloppe dure chez les Ceboidea arboricoles comme *Cebus apella* et *Callicebus* indique que les hominidés ont également pu acquérir une telle spécialisation dans un habitat arboricole avant de devenir terrestres (Kinzey, 1974, 1986).

La situation de *Daubentonia madagascariensis* est également fort illustrative. *Daubentonia* est fort encéphalisé par rapport aux autres Strepsirhiniens et la possibilité d'une miniaturisation a également été envisagée (Bauchot, 1982; Stephan & Andy, 1970; Stephan, 1972, Stephan *et al.*, 1988). L'ancêtre présumé, *Daubentonia robusta*, du Quaternaire de Madagascar, n'est toutefois que légèrement plus grand que *Daubentonia madagascariensis* (C. Berge, communication personnelle). De toute manière, on pourrait également évoquer l'inverse : *D. robusta* serait une forme géante et *D. madagascariensis* une forme de taille moyenne, les prosimiens géants du Quaternaire

étant un fait classique à Madagascar. Le problème est actuellement insoluble (Shea, 1983b).

Quoiqu'il en soit, une analyse effectuée par l'auteur (Gilissen, 1993) révèle que *D. madagascariensis* n'apparaît pas comme une forme miniaturisée. C'est vraisemblablement l'apport très énergétique de la nourriture que constituent les larves d'insectes vivant sous l'écorce des arbres ainsi que l'amande des fruits à exocarpe dur, plutôt qu'une miniaturisation, qui a permis à *Daubentonia* d'élaborer un cerveau important.

L'accès à ces ressources alimentaires énergétiques lui est permis par l'allongement de son doigt médian qui lui permet de chercher les larves sous l'écorce des arbres et par sa denture très spécialisée, grâce à laquelle il peut briser sans mal les exocarpes des fruits. *Daubentonia* est un Strepsirhinien ayant en effet développé une spécialisation et un contrôle indépendant des doigts, cette spécialisation du doigt médian contraste avec les quatre autres qui ont conservé l'architecture de doigts préhenseurs. Ceci permet d'effectuer des manipulations complexes de prédation et un éventail de gestes effectués avec l'avant-bras que l'on ne retrouve nulle part ailleurs (Rose, 1973; Walker, 1974; Zanetti, 1990; Milliken *et al.*, 1991). Par ailleurs, *Daubentonia* porte des griffes, contrairement aux autres Strepsirhiniens. Ces griffes lui permettent d'extraire les larves d'insectes cachées sous l'écorce des arbres.

6. CONCLUSION

Ainsi, il est possible de constater entre *Cebus*, les primates frugivores en général, l'homme primitif et *Daubentonia* un point commun essentiel, à savoir l'accès à une nourriture riche en énergie, et ce nonobstant une intégration des données de l'environnement qui réponde pour chacun de ces primates à des caractéristiques écologiques bien distinctes.

Bien que de récentes recherches ont largement approfondi l'étude des relations entre poids cérébral et paramètres écopysiologiques (Deaner *et al.*, 2000, 2003), nos résultats permettent de conclure, lorsque la miniaturisation n'est pas en jeu, à la vraisemblance de l'apport énergétique de la nourriture comme facteur fondamental pour augmenter la taille du cerveau.

Remerciements

Notre gratitude va à nos promoteurs, Brigitte Senut et Robert D. Martin, pour leur aide tout au long de notre travail de doctorat.

Bibliographie

- AIELLO L. C., 1992. Allometry and the analysis of size and shape in human evolution. *Journal of Human Evolution*, **22** : 127–147.
- AIELLO L. C. & WHEELER P., 1995. The expensive-tissue hypothesis: The brain and the digestive system in human and primate evolution. *Current Anthropology*, **36** : 199–221.
- ARMSTRONG E., 1985. Allometric considerations of the adult mammalian brain, with special emphasis on Primates. In : W.L. Jungers (ed.), *Size and Scaling in Primate Biology*. Plenum Press, New York : 115–146.
- ARMSTRONG E., 1990. Evolution of the brain. In : G. Paxinos (ed.), *The Human Nervous System*. Academic Press, New York : 1–16.
- BAUCHOT R., 1978. Encephalization in vertebrates: A new mode of calculation for allometry coefficients and isoponderal indices. *Brain Behavior and Evolution*, **15** : 1–18.
- BAUCHOT R., 1979. Indices encéphaliques et distances interspécifiques chez les Insectivores et les Primates. I. Encéphale et télencéphale. *Mammalia*, **43** (2) : 173–189.
- BAUCHOT R., 1982. Brain Organization and Taxonomic Relationships in Insectivora and Primates. In : E. Armstrong & D. Falk (eds.), *Primate Brain Evolution: Methods and Concepts*. Plenum Press, New York : 163–175.
- BAUCHOT R., 1989. L'encéphalisation de Cuvier à Lapicque : « Du facteur psychique à l'indice d'encéphalisation ». *Revue des Questions Scientifiques*, **160** (1) : 21–42.
- BAUCHOT R. & STEPHAN H., 1964. Le poids encéphalique chez les insectivores malgaches. *Acta Zoologica*, **45** : 63–75.
- BAUCHOT R. & STEPHAN H., 1969. Encéphalisation et niveau évolutif chez les Simiens. *Mammalia*, **33** : 225–275.
- BERGE C. & PENIN X., 2004. Ontogenetic allometry, heterochrony, and interspecific differences in the skull of african apes, using tridimensional procrustes analysis. *American Journal of Physical Anthropology*, **124** : 124–138.
- BYRNE R. & WHITEN A. (eds.), 1988. *Machiavelian Intelligence. Social Experience and the Evolution of Intellect in Monkeys, Apes, and Humans*. Clarendon Press, Oxford.
- CANT J.G.H., 1986. Locomotion and feeding postures of spider and howling monkeys: Field study and evolutionary interpretation. *Folia Primatologica*, **46** : 1–14.
- CARTMILL M., 1990. Human uniqueness and theoretical content in paleoanthropology. *International Journal of Primatology*, **11** (3) : 173–192.
- CHAPMAN C. A., 1987. Flexibility in the diets of three species of Costa Rican primates. *Folia Primatologica*, **49** : 90–105.
- CHAPMAN C. A., 1988. Patterns of foraging and range use by three species of Neotropical primates. *Primates*, **29** : 177–194.
- CHAPMAN C. A. & CHAPMAN L. J., 1991. The foraging itinerary of spider monkeys: When to eat leaves? *Folia Primatologica*, **56** : 162–166.
- CHARLES-DOMINIQUE P., 1977. *Ecology and Behaviour of Nocturnal Primates*. Columbia University Press, New York.
- CHIVERS D. J. & HLADIK C. M., 1980. Morphology of the gastrointestinal tract in primates: Comparison with other mammals in relation to diet. *Journal of Morphology*, **166** : 337–386.
- CLUTTON-BROCK T.H. & HARVEY P.H., 1977. Species differences in feeding and ranging behaviour in primates. In : T.H. Clutton-Brock (ed.), *Primate Ecology: Studies of Feeding and Ranging Behaviour in Lemurs, Monkeys and Apes*. Academic Press, London : 557–584.
- CLUTTON-BROCK T.H. & HARVEY P.H., 1980. Primates, brains and ecology. *Journal of Zoology London*, **190** : 309–323.
- COBB S.N. & O'HIGGINS P., 2004. Hominins Do Not Share a Common Postnatal Facial Ontogenetic Shape Trajectory. *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)*, **302B** : 302–321.
- COIMBRA-FILHO A.F. & MITTERMEIER R. A., 1981. *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*, Vol. 1. Academia Brasileira de Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

- COPPENS Y., 1983. Les plus anciens fossiles d'Hominidés. *Recent Advances in Evolution of Primates, Pontificiae academiae scientiarum scripta varia* : 1–9.
- DEACON T.W., 1990a. Fallacies of progression in theories of brain-size evolution. *International Journal of Primatology*, **11** (3) : 193–236.
- DEACON T.W., 1990b. Problems of ontogeny and phylogeny in brain size evolution. *International Journal of Primatology*, **11** (3) : 237–282.
- DEANER R.O. & NUNN C.L., 1999. How quickly do brains catch up with bodies? A comparative method for detecting evolutionary lag. *Proceedings. Royal Society London*, **B 266** : 687–694.
- DEANER R.O., NUNN C.L. & VAN SCHAIK C.P., 2000. Comparative tests of primate cognition: different scaling methods produce different results. *Brain Behavior and Evolution*, **55** : 44–52.
- DEANER R.O., BARTON R.A. & VAN SCHAIK C.P., 2003. Primate brains and life histories: Renewing the connection. In : P.M. Kappeler & M.E. Pereira (eds.), *Primate Life Histories and Socioecology*. The University of Chicago Press, Chicago : 233–265.
- DESPORTES J.P., 1992. Se nourrir au moindre coût. *La Recherche*, **23** (240) : 250–251.
- DOBLER H.J., 1982. Temperaturregulation und Sauerstoffverbrauch beim Senegal- und Zwerggalago. *Bonn. Zoologische Beiträge*, **33** : 33–59.
- DUNBAR R.I.M., 1988. *Primate Social Systems*. Croom Helm, London & Sydney.
- DUNBAR R.I.M., 1992. Behavioural ecology of the extinct papionines. *Journal of Human Evolution*, **22** : 407–421.
- EISENBERG J.F., 1981. *The Mammalian Radiations: An Analysis of Trends in Evolution, Adaptation and Behaviour*. Athlone Press, London.
- EISENBERG J.F. & WILSON D.E., 1978. Relative brain size and feeding strategies in the Chiroptera. *Evolution*, **32** (4) : 740–751.
- FALK D., 1980. Comparative study of the endocranial casts of New and Old World monkeys. In : R.L. Ciochon & A.B. Chiarelli (eds.), *Evolutionary Biology of the New World Monkeys and the Continental Drift*. Plenum Press, New York : 275–292.
- FALK D. & WAIDE R., 1982. Allometry: body shape as a key factor in brain evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, **57** : 186.
- FERRARI S.F. & MARTINS E.S., 1992. Gum-mivory and gut morphology in two sympatric callitrichids (*Callithrix emiliae* and *Saguinus fuscicollis weddelli*) from Western Brazilian Amazonia. *American Journal of Physical Anthropology*, **88** : 97–103.
- FISH J.L. & LOCKWOOD C.A., 2003. Dietary constraints on encephalization in primates. *American Journal of Physical Anthropology*, **120** : 171–181.
- FLEAGLE J.G. & MITTERMEIER R.A., 1980. Locomotor behavior, body size, and comparative ecology of seven surinam monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, **52** : 301–314.
- FORD S.M. & DAVIS L.C., 1992. Systematics and body size: Implications for feeding adaptations in New World monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, **88** (4) : 415–468.
- FRAGASZY D., VISALBERGHI E. & ROBINSON J.G., 1990. Variability and adaptability in the genus *Cebus*. *Folia Primatologica*, **54** (3–4) : 114–118.
- GAULIN S.J.C., 1979. A Jarman/Bell model of primate feeding niches. *Human Ecology*, **7** : 1–20.
- GAULL G.E., 1979. What is Biochemically Special about Human Milk. In : D. Raphael (ed.), *Breastfeeding and Food Policy in a Hungry World*. Plenum Press, New York : 217–227.
- GAULL G.E. & JENSEN R.G., 1982. Human milk as food. In : A. Milunsky, E.A. Friedman & L. Gluck (eds.), *Advances in Perinatal Medicine*, Vol. 2. Plenum Press, New York : 47–120.
- GILISSEN E., 1993. La cérébralisation chez les singes du Nouveau Monde et spécialement le genre *Cebus* : un modèle pour l'homini-sation? Thèse de Doctorat de l'Université Paris 6. *Mémoire Sciences de la Terre Université Pierre et Marie Curie*, **9311** : 1–240
- GILISSEN E., 2003. Scaling of the primate brain: implications of body size. *Anthropologica et Præhistorica*, **114** : 11–17.

- GOULD S.J., 1973. Positive allometry of antlers in the "Irish elk", *Megaloceros giganteus*. *Nature*, **244** : 375–376.
- GOULD S.J., 1975. Allometry in Primates, with Emphasis on Scaling and the Evolution of the Brain. In : F. Szalay (ed.), *Approaches to Primate Paleobiology, Contribution to Primatology*, Vol. 5. Karger, Basel : 244–292.
- GOULD S.J., 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- GRAND T.I., 1968. The functional anatomy of the lower limb of the howler monkey (*Alouatta caraya*). *American Journal of Physical Anthropology*, **28** : 163–182.
- HARVEY P.H. & KREBS J.R., 1990. Comparing brains. *Science*, **249** : 140–146.
- HAUG H., 1987. Brain sizes, surfaces, and neuronal sizes of the cortex cerebri: A stereological investigation of man and his variability and a comparison with some mammals (Primates, Whales, Marsupials, Insectivores, and an Elephant). *American Journal of Anatomy*, **180** : 126–142.
- HOFMAN M. A., 1982. Encephalization in mammals in relation to the size of the cerebral cortex. *Brain Behavior and Evolution*, **20** : 84–96.
- HOLLOWAY R.L., 1978. The relevance of endocast for studying primate brain evolution. In : C.R. Noback (ed.), *Sensory Systems of Primates*. Plenum Press, New York : 181–200.
- HOLLOWAY R.L., 1981. Exploring the dorsal surface of hominoid brain endocasts by stereoplotter and discriminant analysis. *Philosophical Transaction of the Royal Society London*, **B 292** : 155–166.
- HOLLOWAY R.L., 1988. Brain. In : I. Tattersall, E. Delson & J. Van Couvering (eds.), *Encyclopedia of Human Evolution and Prehistory*. Garland publishing, New York : 98–105.
- JERISON H.J., 1973. *Evolution of the Brain and Intelligence*. Academic Press, New York.
- JERISON H.J., 1976. The paleoneurology of language. In : H.B. Steklis, S.R. Harnad & J. Lancaster (eds.), *Origins and Evolution of Language and Speech*. New York Academy of Sciences, New York : 914.
- JERISON H.J., 1988. The evolutionary biology of intelligence. Afterthoughts. In : H.J. Jerison & I. Jerison (eds.), *Intelligence and Evolutionary Biology*. Springer Verlag, Berlin : 447–466.
- JOLLY A., 1985. *The Evolution of Primate Behavior*. The MacMillan Company, New York.
- JORDAAN H. V. F., 1976. New Born: Adult Brain Ratios in Hominid Evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, **44** : 271–278.
- JUNGERS W.L. & OLSON T.R., 1985. Relative brain size in galagos and lorises. *Fortschritt in Zoologie*, **30** : 537–540.
- KAY R.F., 1981. The nut-crackers. A new theory of the adaptations of the Ramapithecinae. *American Journal of Physical Anthropology*, **55** : 141–151.
- KINZEY W.G., 1974. Ceboid models for the evolution of hominoid dentition. *Journal of Human Evolution*, **3** : 193–203.
- KINZEY W.G., 1986. New World primate field studies: What's in it for Anthropology? *Annual Review of Anthropology*, **15** : 121–148.
- LAZORTHES G., 1961. *Vascularisation et circulation cérébrales*. Masson, Paris.
- LEUTENEGGER W., 1982. Encephalization and obstetrics in primates with particular reference to human evolution. In : E. Armstrong & D. Falk (eds.), *Primate Brain Evolution: Methods and Concepts*. Plenum Press, New York : 85–95.
- LYNCH G. & HECHTEL S., 1983. Neonate size and evolution of brain size in the anthropoid primates. *Journal of Human Evolution*, **12** : 519–522.
- MACFARLAND SYMINGTON M., 1990. Fission-fusion social organization in *Ateles* and *Pan*. *International Journal of Primatology*, **11** (1) : 47–61.
- MACLARNON A.M., CHIVERS D.J. & MARTIN R.D., 1986a. Gastrointestinal allometry in primates and other mammals including new species. In : J.G. Else & P.C. Lee (eds.), *Primate Ecology and Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge : 75–85.
- MACLARNON A.M., MARTIN R.D., CHIVERS D.J. & HLADIK C.M., 1986b. Some Aspects of gastrointestinal allometry in primates and other mammals. In : M. Sakka (éd.), *Définition et origines de l'homme*. Paris, CNRS : 293–302.

- MARTIN R.D., 1981a. Relative brain size and basal metabolic rate in terrestrial vertebrates. *Nature*, **293** : 57–60.
- MARTIN R.D., 1981b. Field studies of primate behaviour. In : E. H. Ashton & R. L. Holmes (eds.), *Perspectives in Primate Biology*. Academic Press, London : 287–336.
- MARTIN R.D., 1983. *Human Brain Evolution in an Ecological Context*. Fifty-Second James Arthur Lecture on the Evolution of the Human Brain, American Museum of Natural History, New York.
- MARTIN R.D., 1984. Body size, brain size and feeding strategies. In : D. J. Chivers, B. A. Wood & A. Bilsborough (eds.), *Food Acquisition and Processing in Primates*. Plenum Press, New York : 73–103.
- MARTIN R.D., 1990a. Evolution of the brain in early hominids. *Ossa*, **14** : 49–62.
- MARTIN R.D., 1990b. *Primate Origins and Evolution*. Chapman & Hall, London.
- MARTIN R.D., CHIVERS D.J., MACLARNON A. & HLADIK C.M., 1985. Gastrointestinal allometry in primates and other mammals. In : W. L. Jungers (ed.), *Size and Scaling in Primate Biology*. Plenum Press, New York : 61–89.
- MARTIN R.D. & HARVEY P.H., 1985. Brain size allometry: Ontogeny and phylogeny. In : W. L. Jungers (ed.), *Size and Scaling in Primate Biology*. Plenum Press, New York : 147–173.
- MARTIN R.D., GENOUD M. & HEMELRIJK C. K., 2005. Problems of allometric scaling analysis: examples from mammalian reproductive biology. *Journal of Experimental Biology*, **208** : 1731–1747.
- MENDEL F., 1976. Postural and locomotor behavior of *Alouatta palliata* on various substrates. *Folia Primatologica*, **26** : 36–53.
- MENDES S. L., 1989. Estudo ecológico de *Alouatta fusca* (Primates: Cebidae) na Estação Biológica de Caratinga, MG. *Revista Nordestina Biologia*, **6** : 71–104.
- MILLIKEN G. W., WARD J. P. & ERICKSON C. J., 1991. Independent digit control in foraging by the Aye-Aye (*Daubentonia madagascariensis*). *Folia Primatologica* **56** : 219–224.
- MILTON K., 1984. Habitat, diet, and activity patterns of free-ranging, woolly spider monkeys (*Brachyteles arachnoides* E. Geoffroy 1806). *International Journal of Primatology*, **5** : 491–514.
- MILTON K., 1988. Foraging behaviour and the evolution of primate intelligence. In : R. Byrne & A. Whiten (eds.), *Machiavellian Intelligence. Social Experience and the Evolution of Intellect in Monkeys, Apes, and Humans*. Clarendon Press, Oxford : 285–305.
- MITTERMEIER R. A., 1978. Locomotion and posture in *Ateles geoffroyi* and *Ateles paniscus*. *Folia Primatologica*, **30** : 161–193.
- NAPIER J. R. & NAPIER P. H., 1967. *A Handbook of Living Primates*. Academic Press, London.
- PAGEL M. D. & HARVEY P. H., 1988. The taxon-level problem in the evolution of mammalian brain size: facts and artifacts. *American Naturalist*, **132** (3) : 344–359.
- PAGEL M. D. & HARVEY P. H., 1989. Taxonomic differences in the scaling of brain on body weight among mammals. *Science*, **244** : 1589–1593.
- PARSONS P. E. & TAYLOR C. R., 1977. Energetics of brachiation versus walking: A comparison of a suspended and an inverted pendulum mechanism. *Physiological Zoology*, **50** : 182–188.
- PITCHFORD A. C. L., 1986. *The Scaling of Primate Ranging Parameters*. M. Sc. Thesis, University College, London.
- PORTMANN A., 1941. Die Tragzeiten der Primaten und die Dauer der Schwangerschaft beim Menschen: Ein Problem der vergleichenden Biologie. *Revue Suisse de Zoologie*, **48** : 511–518.
- PORTMANN A., 1962. Cerebralisation und Ontogenese. *Medizinische Grundlagenforschung*, **4** : 1–62.
- PORTMANN A., 1972. La cérébralisation des mammifères. In : P. P. Grassé (éd.), *Traité de zoologie*. Masson, Paris : 385–417.
- ROBINSON J. G., 1986. Seasonal variation in use of time and space by the wedge-capped capuchin monkey, *Cebus olivaceus*: Implications for foraging theory. *Smithsonian Contribution in Zoology*, **431** : 1–60.
- RASMUSSEN D. T. & IZARD M. K., 1988. Scaling of growth and life history traits relative to body size, brain size, and metabolic rate in lorises and galagos (Lorisidae, Primates). *American Journal of Physical Anthropology*, **75** : 357–367

- ROSE M. D., 1973. Quadrupedalism in Primates. *Primates*, **14** (4) : 337–357.
- ROSS C., 1991. Life history patterns of New World monkeys. *International Journal of Primatology*, **12** (5) : 481–502.
- ROSS C., 1992. Basal metabolic rate, body weight and diet in primates: An evaluation of the evidence. *Folia Primatologica*, **58** : 7–23.
- ROWELL T., 1977. Variation in age at puberty in monkeys. *Folia Primatologica*, **27** : 245–316.
- SACHER G. A., 1975. Maturation and longevity in relation to cranial capacity in hominid evolution. In : R. Tuttle (ed.), *Primate Functional Morphology and Evolution*. Mouton, The Hague : 417–441.
- SACHER G. A. & STAFFELDT E. F., 1974. Relation of gestation time to brain weight for placental mammals: implications for the theory of vertebrate growth. *American Naturalist*, **108** : 593–616.
- SCHÖN YBARRA M. A., 1984. Locomotion and postures of red howlers in a deciduous forest-savanna interface. *American Journal of Physical Anthropology*, **63** : 65–76.
- SCHÖN YBARRA M. A. & SCHÖN M. A. 3rd, 1987. Positional behavior and limb bone adaptations in red howling monkeys (*Alouatta seniculus*). *Folia Primatologica*, **49** : 70–89.
- SENUIT B., 1978. *Contribution à l'étude de l'humérus et de ses articulations chez les Hominidés du Plio-Pléistocène*. Thèse de Doctorat de 3^e cycle, Université de Paris VI.
- SENUIT B., 1989. *Le coude chez les primates hominoïdes. Anatomie, fonction et évolution*. CNRS, Paris.
- SENUIT B., 1991. Origine(s) de la bipédie humaine : approche paléontologique. In : Y. Coppens & B. Senut (éd.), *Origine(s) de la bipédie chez les hominidés*. CNRS, Paris : 245–257.
- SEYFARTH R. M. & CHENEY D. L., 2002. What are big brains for? *PNAS*, **99** : 4141–4142.
- SHEA B. T., 1983a. Allometry and heterochrony in the African apes. *American Journal of Physical Anthropology*, **62** : 275–289.
- SHEA B. T., 1983b. Phyletic size change and brain/body allometry: A consideration based on the African pongids and other primates. *International Journal of Primatology*, **4** (1) : 33–62.
- SHEA B. T., 1992. Ontogenetic scaling of skeletal proportions in the talapoin monkey. *American Journal of Physical Anthropology*, **23** : 283–307.
- SMITH R. J., 1984. Allometric scaling in comparative biology: Problems of concept and method. *American Journal of Physiology*, **246** : R152–R160.
- SMITH R. J., 1993. Logarithmic transformation bias in allometry. *American Journal of Physical Anthropology*, **90** : 215–228.
- STEPHAN H., 1967. Zur Entwicklungshöhe der Primaten nach Merkmalen des Gehirns. In : D. Starck, R. Schneider & H. J. Kuhn (eds.), *Neue Ergebnisse der Primatologie*. Fischer, Stuttgart : 108–119.
- STEPHAN H., 1972. Evolution of primate brains: A comparative anatomical investigation. In : R. Tuttle (ed.), *The Functional and Evolutionary biology of Primates*. Aldine-Atherton, Chicago : 155–174.
- STEPHAN H. & ANDY O. J., 1964. Quantitative comparisons of brain structures from insectivores to Primates. *American Zoologist*, **4** : 59–74.
- STEPHAN H. & ANDY O. J., 1970. The allocortex in primates. In : C. R. Noback & W. Montagna (eds.), *The Primate Brain*. Appleton Century Crofts, New York : 109–136.
- STEPHAN H., BAUCHOT R. & ANDY O. J., 1970. Data on size of the brain and of various brain parts in insectivores and primates. In : C. R. Noback & W. Montagna (eds.), *The Primate Brain*. Appleton Century Crofts, New York : 289–297.
- STEPHAN H., FRAHM H. D. & BARON G., 1981. New and revised data on volumes of brain structures in insectivores and primates. *Folia Primatologica*, **35** : 1–29.
- STEPHAN H., BARON G. & FRAHM H. D., 1988. Comparative size of brains and brain components. In : H. D. Steklis & J. Erwin (eds.), *Neurosciences, Comparative Primate Biology*. A. Liss, New York : 1–38.
- STRIER K. B., 1987. Activity budgets of woolly spider monkeys, or muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *American Journal of Primatology*, **13** : 385–395.

- STRIER K. B., 1991. New World primates, new frontiers: Insights from the woolly spider monkey, or muriqui (*Brachyteles arachnoides*). *International Journal of Primatology*, **11** (1) : 7-19.
- STRIER K. B., 1992. Atelinae adaptations: Behavioral strategies and ecological constraints. *American Journal of Physical Anthropology*, **88** (4) : 515-524.
- TEAFORD M. F. & WALKER A. C., 1984. Quantitative differences in dental microwear between primate species with different diets and a comment on the presumed diet of *Sivapithecus*. *American Journal of Physical Anthropology*, **64** : 191-200.
- TEISSIER G., 1948. La relation d'allométrie : sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, **4** : 14-48.
- VEDDER A. L., 1984. Movements patterns of a group of free-ranging mountain gorillas (*Gorilla gorilla beringei*) and their relation to food availability. *American Journal of Primatology*, **7** : 73-88.
- WALKER A., 1974. Locomotor adaptations in past and present prosimian primates. In : F. A. Jenkins (ed.), *Primate Locomotion*. Academic Press, New York : 349-381.
- ZANETTI D., 1990. *Funktionelle Morphologie des Elbogens bei den Primaten. Eine quantitative Untersuchung*. MSc. Thesis, Université de Zürich.

Adresse de l'auteur :

Emmanuel P. GILISSEN
Royal Museum for Central Africa
Department of African Zoology
Leuvensesteenweg, 13
3080 Tervuren
BELGIQUE
Emmanuel.Gilissen@africamuseum.be