

CAD

Note de lecture. L'allométrie : étude des variations de forme liées à la taille chez un individu, une espèce ou plusieurs espèces

Les cahiers de l'analyse des données, tome 3, n° 3 (1978), p. 371-376

http://www.numdam.org/item?id=CAD_1978__3_3_371_0

© Les cahiers de l'analyse des données, Dunod, 1978, tous droits réservés.

L'accès aux archives de la revue « Les cahiers de l'analyse des données » implique l'accord avec les conditions générales d'utilisation (<http://www.numdam.org/conditions>). Toute utilisation commerciale ou impression systématique est constitutive d'une infraction pénale. Toute copie ou impression de ce fichier doit contenir la présente mention de copyright.

NUMDAM

Article numérisé dans le cadre du programme
Numérisation de documents anciens mathématiques

<http://www.numdam.org/>

NOTE DE LECTURE

L'ALLOMÉTRIE :

Étude des variations de forme liées à la taille
chez un individu, une espèce ou plusieurs espèces

[ALLOMÉTRIE]

par J.-P. Benzécri (1)

Par allométrie, on entend ici l'étude générale des liens entre la forme et la taille, que celle-ci soit considérée dans sa variation ontogénique, intraspécifique, interspécifique ou phylogénique. Sur l'allométrie, la thèse de V. Eisenmann consacrée à la crâniométrie des équidés vivants et fossiles (cf V. Eisenmann et J.C. Turlot ; Cah. Vol III n° 2, pp 179-201) a rappelé notre attention. Les notes qui suivent témoignent de la complexité des variations allométriques : leur étude détaillée requerrait l'analyse de grands ensembles de données, dont la collecte reste à faire !

1 Variation intraspécifique et variation interspécifique

L. Lapique ; Le poids du cerveau et l'intelligence ; in *Traité de Psychologie* par G. Dumas et coll ; Tome I ; ch. II ; pp 73-93 ; Alcan, Paris, 1923.

Le rapport du poids du cerveau au poids total du corps pose un problème d'allométrie dont l'importance est essentielle non seulement pour la psychologie, mais pour la biométrie en général : la forme du crâne est en effet dominée par le volume et la loge cérébrale, la structure de l'appareil masticatoire, et (en troisième lieu, croyons-nous) le système optique. Le travail de L. Lapique nous intéresse en ce qu'il montre très clairement la différence entre variations intraspécifiques et variations interspécifiques : de ce point de vue, les recherches faites depuis un demi-siècle ont pu ajouter des nuances au tableau non le simplifier ! Re-lisons donc L. Lapique.

"L'encéphale d'une souris pèse 40 centigrammes, celui d'un hippopotame, 600 grammes. Lequel de ces deux animaux doit être considéré comme le mieux doué en organes nerveux ? Lequel possède relativement le plus d'encéphale ? *Relativement*, car on ne peut évidemment pas négliger la différence de grandeur des corps. Mais comment faut-il calculer cette relation ?... Cuvier calculait simplement le rapport entre le poids de l'encéphale et le poids du corps ; c'est ce qu'on a appelé... le poids relatif de l'encéphale. Un tel calcul accordé toujours aux petits animaux une valeur plus élevée qu'à leurs congénères de plus grande taille. Prenons, par exemple, la famille des Félins, dont les diverses espèces, avec des tailles très différentes, sont si semblables entre elles. Un Lion pesant 119 kilos présente un encéphale de 219 grammes ; le poids relatif (de Cuvier) est 1/546. Un Puma de 44 kilos, avec un encéphale de 133 grammes, donne 1/320. Un chat de 3 Kg., 300, avec un encéphale de 31 grammes, donne 1/106. Dès lors, quelle conclusion tirer de rapprochements souvent discutés tels que celui-ci : le poids relatif de l'homme est 1/46, celui de la souris 1/49 ? Simplement que la relation est mal posée. Il y a d'autres fonctions algébriques que la proportionnalité à la puissance 1...."

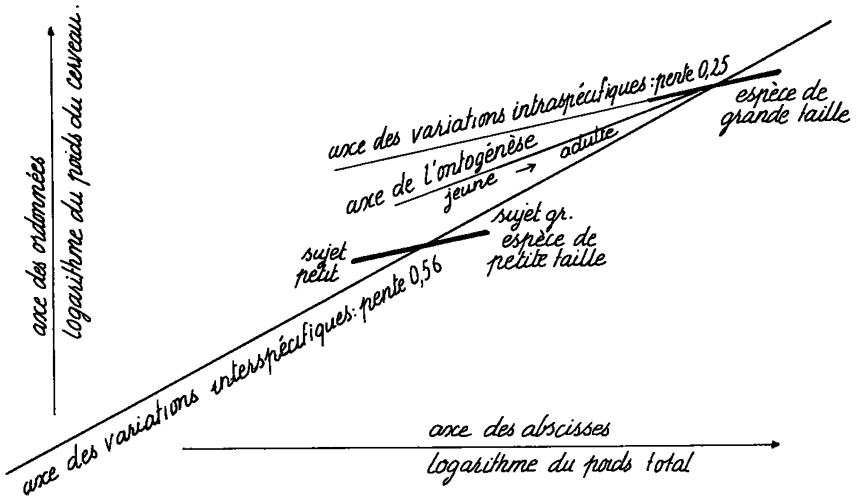
L'usage des coordonnées logarithmiques suggère en effet d'autres relations, présentées par Lapique et schématisées sur la figure. Notons P le poids du corps et E le poids de l'encéphale : au sein d'une espèce donnée on a la relation approximative suivante (où KS désigne une constante caractéristique de l'espèce) :

$$\text{Log } E = 0,25 \text{ Log } P + \text{Log } KS \quad ; \quad E = KS(P^{0,25}) \quad ;$$

les points (Log E, Log P) représentatifs des divers individus adultes

(1) Professeur de statistique. Université Pierre et Marie Curie. Paris.

d'une même espèce s'alignent à peu près sur un segment de pente 0,25. Un individu situé au dessus de ce segment moyen, c'est-à-dire un individu pour lequel le rapport $E/(P^{0,25})$ est supérieur à la moyenne KS, caractéristique de son espèce, doit être considéré comme supérieurement doué en matière cérébrale. Toutefois d'une part, le coefficient 0,25 n'a qu'une valeur indicative ; d'autre part chez l'homme le rapport $E/(P^{0,25})$ peut varier grandement sans qu'une valeur exceptionnellement élevée de E ait le toujours avec des facilités mentales remarquables.



Variations relatives du poids du cerveau et du poids total pour des individus appartenant à des espèces dont les facultés cérébrales sont équivalentes

Mais un fait est hors de contexte : les variations entre espèces ne suivent pas du tout la même loi que les variations entre individus d'une même espèce. Notons PS, ES le poids moyen du corps et de l'encéphale pour une espèce ; et considérons un ensemble d'espèces qui diffèrent quant à la taille mais dont les facultés cérébrales semblent équivalentes ; par exemple les félidés proposés par Lapicque. Alors on a approximativement :

$$\text{Log ES} = 0,56 \text{ Log PS} + \text{Log KF} ; \text{ES} = \text{KF} (\text{PS}^{0,56}) ;$$

formule où KF est une constante caractéristique de la famille d'espèces considérée. De là on induit que le rapport $\text{ES}/(\text{PS}^{0,56})$ peut servir à estimer (en première approximation cela va sans dire ; cf § 3) le niveau des facultés cérébrales d'une espèce [tandis que relativement à la moyenne de son espèce un individu serait, on l'a dit, noté par le rapport

$((E/(P^{0,25}))/\text{KS}) = ((E/\text{ES})/((P/\text{PS})^{0,25}))$]. Eugène Dubois (de La Haye) qui dans un mémoire fondamental (1896) a posé la formule de la variation interspécifique du poids de l'encéphale, appelle 0,56 l'exposant de relation ; et il appelle indice de céphalisation le quotient $\text{ES}/(\text{PS}^{0,56})$: si les masses sont exprimées en grammes, cet indice vaut 2,8 pour l'homme ; 0,7 pour le chimpanzé ; 0,07 pour la souris...

Relevons un détail qui préoccupe les contemporains de Lapicque. Sur un diagramme tel que celui figuré ici, l'ensemble des hommes (sexe masculin) et l'ensemble des femmes (sexe féminin) dessinent deux segments parallèles de pente $\approx 0,25$, dont les centres sont séparés par un segment de pente $\approx 0,56$, comme s'il s'agissait de deux espèces différentes également données en moyenne. D'autres formules autoriseraient d'autres conclusions.

2 *Ontogénèse et phylogénèse* : A propos des équidés, V. Eisenmann nous a obligeamment soumis les textes suivants :

R. Cumming Robb : *Two modes of evolution in the horse ; in Proceedings of the sixth international congress of genetics* ; pp 166-168 ; (1932) ;

R. Cumming Robb : *A study of mutations in evolution. I Evolution in the equine skull ; II Ontogeny in the equine skull ; in Journal of genetics* ; vol 31 ; pp 39-46 ; & 47-52 ; (1935).

E.C. Reeve & P.D.F. Murray : *Evolution in the Horse's Skull ; in Nature* n° 3805 ; pp 402-403 (Oct 1942).

Au nom de Ernst Haeckel est attachée la formule ou *loi* suivante : L'ontogénèse répète la phylogénèse. La loi a le mérite de graver dans l'esprit des remarques telles que la suivante : dans un stade de sa vie foetale le mammifère a un système circulatoire qui comme celui d'un poisson comporte de multiples arcs branchiaux. Mais il est impossible d'étiqueter e.g. les stades de la vie intra-utérine de l'homme par des noms d'espèces inférieures que l'embryon ou le foetus égalerait puis dépasserait l'une après l'autre. Cependant en étudiant la forme du crâne des équidés, caractérisée par une prépondérance de la région préoptique (de l'oeil à l'extrémité du museau) sur le reste du crâne, prépondérance qui va croissant des fossiles les plus anciens aux espèces modernes et aussi du foetus à l'âge adulte, R.C. Robb (1932) croit pouvoir noter que " L'équilibre des dimensions du crâne dans l'embryon du cheval actuel est identique à ce qu'on observe dans l'évolution des équidés. Par exemple la tête d'un foetus de 5 mois est proportionnée comme celle de *Echippus* [le plus ancien fossile rangé parmi les équidés] ; à 10 mois comme celle de *Merychippus* avec un rapport préorbital de 1,3 [rapport de la partie préoptique au reste du crâne] ; à la naissance comme *Phohippus* avec 1,5 ; à un an comme *Equus scotti* à 1,6. L'ontogénèse met donc en jeu un mécanisme dont les étapes successives sont celles de l'évolution de l'espèce".

Robb (1935) illustre et précise ses remarques par des graphiques portant en abscisse la longueur totale du crâne ; et en ordonnée la longueur préoptique (museau). Reeve et Murray (1942), reprennent et complètent ces données, et les présentent en coordonnées logarithmiques : du coup, une cassure apparaît sur la courbe phylogénétique (succession des espèces) : R. & M. la mettent en rapport avec un changement de type des dents ; selon eux les espèces nouvelles aux dents hypsodontes ont très tôt une ébauche faciale d'une taille nettement plus grande, dont la croissance relativement au reste du crâne s'effectue ensuite normalement.

Robb (1932;1935) avait lui-même souligné sur l'exemple de la patte des équidés que la réduction brusque des doigts 2 et 4 est incompatible avec la formule : "l'ontogénèse repète la phylogénèse". Mais du point de vue de la génétique, il lui paraît essentiel d'affirmer que l'individu (ou l'espèce) doit être caractérisé non par sa forme (entendue comme le système des rapports de ses parties deux à deux) mais par une relation fonctionnelle entre la forme et la taille (celle-ci déterminant celle-là parce que les diverses parties à partir d'ébauches initiales déterminées, se développent chacune avec un taux de croissance qui lui est propre). Ainsi un changement simple portant sur un seul paramètre - la taille - peut se manifester comme un remodelage général des formes (hypertélie).

Quant au poids du cerveau et du corps, la paléontologie ne dispose que d'estimations approchées : e.g. par le volume intérieur de la capsule crânienne. Pour l'ontogénèse, les traités d'anatomie humaine nous permettent de compléter la figure issue du chapitre de Lapique en donnant à la ligne de croissance individuelle une pente intermédiaire entre celles des variations intraspécifiques et interspécifiques. Il est curieux de noter que si la phylogénèse suivait la pente de l'ontogénèse (telle que nous avons figuré celle-ci) une évolution accompagnée de croissance dans la taille produirait des espèces de moins en moins douées cérébralement (puisque à compétence cérébrale égale les variations interspécifiques sont caractérisées par une pente de 0,56 plus forte que celle de l'ontogénèse). Il est juste de répéter que si formules et graphiques

offrent matière à d'intéressantes réflexions, elles ne peuvent servir à rien démontrer.

3 Allométrie et analyse dimensionnelle

A. Foch : Introduction à la mécanique des fluides ; A. Colin éd.

L. de Bonis, M. O. Lebeaux, A. de Ricqlès : Etude des répartitions des types de tissus osseux chez les vertébrés tétrapodes par l'analyse des correspondances ; C.R. Acad. Sc. Paris ; t. 274, pp 3084-3087 ; (1972).

La variation de la forme en fonction de la taille, ou ce qui revient au même, les variations simultanées des diverses dimensions peuvent être décrites approximativement par des relations linéaires entre les logarithmes (cf §1) ; et ces relations (cf *supra* §2 et *infra* §4) peuvent résulter du jeu indépendant de taux de croissance différents affectant les diverses parties. On peut se demander si de telles variations dans les proportions ne sont pas requises pour que l'animal soit apte à la vie.

En 1885 Manouvrier, cherchant une loi liant le poids de l'encéphale à celui du corps faisait - nous citons Lopicque - "un effort d'autant plus intéressant qu'il est fondé sur une hypothèse fonctionnelle... la masse de l'encéphale est composée d'une somme de deux parties l'une i consacrée à l'exercice de l'intelligence, l'autre m consacrée à l'innervation du corps et proportionnelle au poids de celui-ci... On a donc l'encéphale $e = i + m$; ce que Lopicque corrige aussitôt en $e = i + km$." Mais on peut se demander si la grandeur corporelle à faire entrer en ligne de compte est bien le poids. Ne serait-ce pas plutôt la surface ? La surface croissant comme la puissance $2/3$ du volume, donc du poids, il en résulte un coefficient de pente 0,66 assez voisin du coefficient interspécifique (0,56) que suggèrent les données réelles. Divers auteurs (Lopicque cite Brandt, Bischoff, Fürbringer, Snell et Dubois) ont proposé de cette proportionnalité à la surface des justifications diverses : selon Lopicque "la considération des surfaces sensorielles ou motrices paraît bien la vraie base du raisonnement". On nous permettra toutefois de remarquer ici que dans le cerveau, il correspond aux *surfaces sensorielles ou motrices* du corps des aires corticales de projection, des représentations bidimensionnelles. A supposer que la densité des récepteurs périphériques soit la même à la surface des animaux quelle que soit la taille de ceux-ci (cette hypothèse est d'ailleurs injustifiée ! mais elle est implicite dans le raisonnement des auteurs cités) on aurait donc tout simplement proportionnalité (linéaire) entre la surface du cerveau et celle du corps ; donc proportionnalité aussi entre les volumes et les poids. En tout cas, un problème essentiel est ici posé sinon résolu : il faut tenter de faire dans le poids du cerveau la part de ce qui revient aux diverses fonctions : projections sensorielles ou motrices ; coordination des activités conscientes ; gestion de la vie végétative. Au siècle de l'Informatique peser un cerveau pour en jauger les facultés semble aussi absurde que de vendre pêle-mêle au poids, des unités centrales, des dérouleurs de bandes, des perforatrices et des imprimantes ! Une dissection du cerveau pourrait fournir un vecteur de description donnant les poids des différentes parties que l'anatomie fonctionnelle permet de distinguer ; en disséquant des spécimens de diverses tailles pris dans plusieurs espèces on aurait un tableau de données dont l'analyse serait sans doute instructive.

Lopicque lui-même présente à ce propos des réflexions très fines qu'on regrette parfois de ne pas trouver chez des auteurs contemporains. Nous nous bornerons à citer deux faits dont l'importance n'a jamais été perdue de vue dans les travaux ultérieurs. Premièrement : toutes choses étant égales d'ailleurs, les mammifères aquatiques ont un cerveau qui peut être deux fois plus lourd que celui des mammifères terrestres, la différence majeure étant le poids de la substance blanche, i.e. des gaines de myéline des cylindres-axe des neurones. Deuxièmement : dans le poids du cerveau, une part importante revient à l'appareil optique dont le développement a été parfois mesuré par un *coefficient oculaire*, quotient du diamètre de l'oeil par la racine huitième du poids du corps.

Tels quels, les exposants des formules de la biométrie nous rappellent l'analyse dimensionnelle, familière aux physiciens et aux ingénieurs. Partons d'exemples suggestifs : pour réaliser à l'échelle 100 un appareil déterminé, il ne suffit pas de multiplier par 100 toutes les dimensions linéaires, il faut aussi que les caractéristiques physiques où intervient la dimension spatiale soient convenablement modifiées : une mouche peut marcher au plafond parce que les forces de contact (proportionnelles aux surfaces) l'emportent pour elle sur le poids (proportionnel au volume) ; à l'échelle 100, il faudrait pour marcher au plafond des tensions de surface énormes collant l'animal ; mais alors pour vaincre ces tensions une élasticité de fibres musculaires inconnue ; et pour supporter ces tensions une charpente que les matériels usuels ne permettent pas de réaliser... Prenons l'exemple plus modeste d'une poutre faite d'un matériel déterminé : en multipliant par k toutes les dimensions linéaires ; on multiplie le volume par k^3 ; donc par k^4 les moments auxquels la poutre est soumise de par son propre poids ; cependant à des déformations homothétiques la poutre de par son élasticité répond des forces dont les moments croissent en k^3 ; la résistance croît moins vite que les contraintes ! L'ouvrage élémentaire cité de A. Foch donne des exemples de calculs d'aile, d'hélice, de turbine. Du point de vue de l'Ingénieur il est certain qu'une variation de taille ne peut se faire par simple homothétie des dimensions spatiales ; il faut adapter la forme ; il peut être indispensable de recourir à de nouvelles matières ; et finalement à des innovations de structure.

La biomathématique n'est sans doute pas prête à mettre en rapport les lois de la croissance allométrique avec des contraintes mécaniques, énergétiques ou cybernétiques (charpente, moteur, cerveau...). Toutefois la note citée de L. de B. et coll., montre dans la structure des os (décrite d'après la présence ou l'absence sur une coupe de diverses formes de tissus osseux) des variations systématiques qu'on peut relier à d'autres contraintes. Une opposition majeure apparaît entre le tissu lamellaire simple, et l'os formé de tissus fibro-lamellaires complexes ou fortement remaniés (systèmes de Havers). Cette opposition est à la fois associée à la taille et à l'activité métabolique des animaux : l'os complexe allant généralement avec une forte taille ; et un métabolisme actif (qu'on mettra en rapport avec la riche vascularisation de l'os remanié). Les auteurs tirent de cette analyse une suggestion : par la structure de leurs os, de grands reptiles fossiles (les Dinosauriens et les Ptérosauriens) ressemblent aux espèces à métabolisme actif : ces reptiles étaient donc peut-être des homéothermes (animaux à sang chaud). Nous ferons une autre remarque : l'os complexe ou remanié a vraisemblablement des caractéristiques mécaniques supérieures, indispensables si l'animal est grand ou a une activité musculaire intense ; de ce point de vue, un des résultats surprenants de l'analyse factorielle, la place (à côté des grands animaux) des lagomorphes (lapins, lièvres) très éloignés des rongeurs (rats etc..) auxquels on les compare d'ordinaire, s'expliquerait par les contraintes violentes auxquelles sont soumis les membres des lièvres sauteurs et coureurs.

4 Facteurs de formes liés à la taille

L. Bellier : Le genre *Cricetomys* in : *L'Analyse des Données* TI C n° 7 § 5 (DUNOD 1973 ; 1975).

Appelons *taux de croissance relatif* d'une grandeur $\sigma(t)$, fonction du temps t , la dérivée logarithmique : $d\sigma(t)/(\sigma(t)dt)$; une hypothèse simple sur la croissance (ontogénèse) des individus consiste à supposer que le *profil* des taux de croissance relatifs reste constant au cours du temps : par exemple il y a un rapport constant entre le taux de croissance relatif de l'humérus et celui du tibia ; etc. Autrement dit, si l'on représente un état (à l'instant t) de la croissance d'un individu par un point dont les coordonnées sont les logarithmes d'un certain nombre de mesures prises entre des repères osseux, ce point (au cours du temps) varie sur une droite, dont la direction moyenne peut en première approximation être considérée comme une caractéristique de l'espèce. Moyennant cette

dernière hypothèse, il est possible de calculer les dimensions qui seraient celles d'un individu mesuré à un stade donné de sa croissance (pratiquement le stade auquel l'animal a été pris et tué!) si cet individu avait atteint une taille prise pour niveau de référence. L. Bellier a ainsi transformé les données relatives à 96 crânes de rongeurs, pour obtenir ce qu'il appelle un tableau transformé suivant les lois de l'allométrie. Il est instructif de comparer les résultats de l'analyse du tableau transformé à ceux du tableau brut.

Le tableau brut, soumis à l'a. des corr., fournit un premier facteur prépondérant qui est un facteur de forme lié à la taille (et à l'âge). Sur le tableau transformé ce premier facteur ne disparaît pas, mais il passe au deuxième rang : ce qui signifie que l'opposition entre forme juvénile et forme adulte (ceux-ci ayant un museau plus allongé ; ceux-là un crâne plus globuleux, en rapport avec la croissance précoce de la loge encéphalique ; etc.) est une opposition de forme qui se manifeste aussi entre sujets extrapolés (transformés) pour avoir taille égale. Disons pour faire image, qu'il y a des adultes à faciès enfantin !

L'intérêt des recherches de L. Bellier est selon nous d'atteindre la variation ontogénétique de la forme, et de mettre cette variation (inscrite sur le 1^o axe de l'analyse du tableau brut) en rapport avec la variabilité intraspécifique (analyse du tableau transformé ; ou si la richesse de l'échantillon le permet, analyse d'un tableau ne comportant que des adultes tous de même taille). Aussi longtemps qu'on se borne à considérer deux mesures (e.g. § 1 le poids de l'encéphale et le poids du corps ; ou § 2 la longueur du crâne et celle du museau) il est facile d'entrevoir des relations séduisantes, de proposer des hypothèses ou des formules ; qui toutefois ne résistent pas à l'exploration d'autres données. Mais une forme n'est pas un rapport unique, c'est un système de rapports dont seule une analyse multidimensionnelle permet de suivre la variation comme on suit le mouvement d'un point unique.

Il reste à rappeler en conclusion ce qu'on annonçait dès l'introduction de cette note : une confrontation s'impose entre variations ontogénique, intraspécifique, interspécifique et phylogénique. L'exemple passionnant du cerveau enseigne que ces variations ne se font pas au même taux ; l'analyse citée ici de L. Bellier, suggère pourtant qu'elles se font à peu près suivant les mêmes axes ; et les réflexions (trop hâtives sans doute) de Robb sur le crâne des équidés montrent comment le jeu d'un petit nombre de paramètres peut engendrer un polymorphisme frappant ; qui répond au fond à des contraintes technologiques analogues à celles qu'étudient les ingénieurs (§ 3). Mais enseignements, suggestions, exemples et analogies ne suffisent pas : pour aboutir à des conclusions précises et solides, il faut des données. Nous pensons que les micromammifères (actuels, non fossiles) fournissent seuls au prix d'un travail réalisable des données assez abondantes (cf les recherches de L. Bellier et B. Abi Boutros sur les crocidures ; Cah. Vol II n^o 4) : en particulier des microchiroptères (petites chauves-souris) prélevées dans plusieurs espèces voisines, offriraient croyons-nous une riche matière à l'étude de la variabilité des formes. Armé d'un ordinateur, le statisticien est prêt à accueillir, les plus amples récoltes du biométricien !