REVUE DE STATISTIQUE APPLIQUÉE

ANDRÉ MAYRAT

Allométrie et taxinomie

Revue de statistique appliquée, tome 18, nº 4 (1970), p. 47-58
<http://www.numdam.org/item?id=RSA_1970__18_4_47_0>

© Société française de statistique, 1970, tous droits réservés.

L'accès aux archives de la revue « Revue de statistique appliquée » (http://www.sfds.asso.fr/publicat/rsa.htm) 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/

ALLOMÉTRIE ET TAXINOMIE

par André MAYRAT

Ecole Normale Supérieure
Laboratoire de Zoologie

En systématique et taxinomie il existe à côté de méthodes récentes nécessitant le recours à un ordinateur des techniques plus simples, telles que l'allométrie, qui gardent leur intérêt pratique et dont l'étude théorique est loin d'être achevée. L'emploi des relations d'allométrie pour rapprocher ou distinguer les espèces ne nécessite qu'un équipement de bureau ordinaire (machine à calculer). On peut même se contenter, sur le terrain ou pour une première approximation, de reporter les couples de mesures (points individuels) sur un papier quadrillé bilogarithmique : la construction du graphique de dispersion est d'ailleurs une étape préliminaire indispensable, qui permet de préciser les problèmes biologiques soulevés, de voir comment les points doivent être regroupés, de décider si des calculs sont nécessaires, et lesquels.

D'autre part les droites d'allométrie fournissent des renseignements précieux, en ce sens qu'elles donnent une description dynamique et non pas statique de l'espèce, qu'elles décrivent celle-ci tout au long de sa croissance, et pas seulement sa forme pour une taille donnée. Il est à souhaiter que la taxinomie numérique fasse bientôt appel à des caractères quantitatifs tels le taux d'allométrie, et ne se limite pas à l'emploi de caractères qualitatifs avec simple alternative, tels que les "appendice robuste ou grêle", "extrémité pointue ou non" trouvés dans le travail de Stephenson (1968) : leur appréciation est par trop subjective...

LES TROIS TYPES DE DROITES D'AJUSTEMENT

Si nous nous limitons à l'étude de la croissance au cours d'une phase et pour un couple de caractères, les points représentatifs (x , y) fournis par les logarithmes des mesures des individus se disposent suivant un nuage plus ou moins allongé. Diverses droites d'ajustement ont été proposées comme axe d'un tel nuage. Toutes passent par le centre de gravité et sont donc de la forme $\hat{y} - \bar{y} = a(x - \bar{x})$ (1). La droite de régression de y en x, la plus

---

(1) Rappelons les notations : $\bar{x}$ et $\bar{y}$ sont les moyennes des x et des y, s_x et s_y leurs écarts-types, r le coefficient de corrélation. Le signe $\hat{y}$ (y estimé, y ajusté) désigne la valeur tirée de l'équation d'allométrie, par opposition à la valeur mesurée, y.

connue, est obtenue en minimisant la somme des carrés des écarts des points réels à la droite, ces écarts étant mesurés parallèlement à l'axe des y : $\Sigma (\hat{y} - y)^2$ est minimum. La pente de la droite de régression est $r.s_y/s_x$[1] . L'axe majeur est l'axe géométrique de l'ellipse, obtenu en minimisant la somme des carrés des distances orthogonales des points à la droite. Enfin l'axe majeur réduit est obtenu en minimisant la somme des produits des écarts mesurés selon l'un et l'autre axe de coordonnées, $\Sigma (\hat{x} - x) (\hat{y} - y)$; il est donc défini par une covariance minima. Sa pente, s_y/s_x, ne dépend pas du coefficient de corrélation. L'interprétation graphique de ces trois axes, rappelée par Teissier (1948), permet de mieux comprendre leur valeur pratique : si l'on construit, parallèlement aux axes de coordonnées, le rectangle circonscrit à une ellipse d'égale dispersion du nuage de points, l'axe majeur réduit passe par les angles de ce rectangle alors que la droite de régression de y en x passe par les points de tangence aux côtés verticaux du rectangle (horizontaux pour la régression de x en y) (fig. 1).

Figure 1 - Schéma montrant, par rapport à une ellipse d'égale dispersion, la position des diverses droites d'ajustement possibles. AM : axe majeur ; AMR : axe majeur réduit ; R : droite de régression de y en x et R' : de x en y ; $(\bar{x}, \bar{y})$: centre de gravité.

La droite de régression, bien connue (et souvent la seule connue), ne convient absolument pas pour décrire une croissance. Sa théorie suppose que y dépend de x sans réciprocité, ce qui n'est pas le cas : quel que soit le caractère de référence x choisi, taille ou autre, les corrélations qui existent

dans tout organisme ne permettent pas de penser que la croissance de y soit sans répercussion sur celle de x. Une droite de régression de x en y, tout aussi justifiée, a une pente différente, et ceci d'autant plus que le nuage est plus arrondi, que le coefficient de corrélation r est plus faible. Les droites de régression ne fournissent en fait que le moyen de retrouver la valeur la plus probable de y pour un x donné, ou vice-versa, mais elles ne peuvent donner que des renseignements erronés sur la relation fonctionnelle entre x et y. D'ailleurs les droites de régression ne donnent pas un résultat fidèle : Si on coupe en deux un nuage de dispersion, par exemple par une parallèle à l'axe des y, les deux nuages en résultant auront un coefficient de corrélation moins élevé et leurs axes une pente plus faible ; de plus les pentes des deux axes différeront d'autant plus que les deux nuages seront de tailles plus inégales, et la différence peut être statistiquement significative sans avoir aucune réalité biologique. Une telle erreur a été faite dans des cas concrets, par exemple par Kuyten (1964) à propos des Lucanes mâles : pour certains couples de caractères le nuage d'allométrie de stade des adultes s'infléchit nettement pour les plus grands individus, et l'on doit calculer un segment d'allométrie distinct pour eux. Mais si l'on tient compte de cette distinction et qu'on calcule séparément les droites d'allométrie pour le couple élytre-tibia mésothoracique, on obtient deux droites significativement différentes, alors que le nuage de points admet de toute évidence un axe unique.

La théorie des axes majeur et majeur réduit fait jouer un rôle symétrique aux deux variables. Dans presque tous les cas rencontrés en biologie, ils sont très voisins l'un de l'autre. Mais l'axe majeur réduit est préférable pour deux raisons, la première étant, comme l'a fait remarquer Teissier (1948), qu'on peut donner une justification physiologique et pas seulement statique à son emploi.

D'autre part l'axe majeur présente plusieurs inconvénients sur le plan pratique. Il pourrait même dépendre des unités de mesure employées, mais ce défaut disparaît avec les coordonnées logarithmiques. Par contre l'obtention de sa pente nécessite la résolution d'équations du second degré, et les calculs deviennent fastidieux quand il s'agit de comparer des droites. Pour avoir l'équation complète de l'axe majeur réduit, il suffit au contraire de connaître les éléments de base de tout calcul biométrique, les moyennes et les écarts-types. Et sa formule se généralise sans calculs supplémentaires à autant de caractères qu'on le désire :

$$\frac{\hat{x} - \bar{x}}{s_x} = \frac{\hat{y} - \bar{y}}{s_y} = \frac{\hat{z} - \bar{z}}{s_z} = \ldots\ldots$$

COMPARAISON DES DROITES D'AJUSTEMENT

On sait depuis Reeve (1940) comparer deux (ou m) droites de régression. La méthode, une généralisation à deux dimensions des méthodes de comparaison des moyennes, est en résumé la suivante :

- Premier temps : Pour voir s'il y a des différences significatives entre les pentes, on calcule une pente commune en additionnant les sommes des carrés des écarts, on fait également la somme des produits des écarts, puis on compare les variances autour des droites "séparées" et des parallèles. Plus exactement on fait le test F de Snedecor pour les variances inter- et

intra-groupes, c'est-à-dire pour la somme des dispersions (mesurées parallèlement à l'axe des y) autour des droites séparées (N -2m degrés de liberté) et pour la différence entre celle-ci et la somme des dispersions liées aux parallèles (m-1 degrés de liberté).

- Deuxième temps : Si les pentes ne sont pas significativement différentes, on teste la différence de position entre les parallèles, en comparant ces parallèles à une droite unique (1).

Cette méthode donne parfois des résultats absurdes sur le plan biologique, bien qu'irréprochables du point de vue mathématique. La faute en revient aux droites de régression (Mayrat, 1959).

La méthode de Reeve peut s'appliquer sans difficulté aux axes majeurs, puisque ceux-ci sont définis comme les droites de régression par une variance minimale. Mais les calculs sont fastidieux pour qui n'a pas accès facilement à un service de calcul. Or la comparaison des droites d'ajustement est un problème qui se pose fréquemment en biologie, et par lequel on peut attirer les chercheurs vers l'emploi de la biométrie, mais à condition de leur proposer des méthodes simples pour ne pas les rebuter au départ.

Quant aux axes majeurs réduits, ils sont malheureusement définis par une covariance minimale, et il ne semble pas possible de leur appliquer la méthode de Reeve, la théorie de la comparaison des covariances n'ayant pas été faite, à ma connaissance du moins. Toutefois, sur un plan pratique et dans le cas des problèmes biologiques, la méthode transposée aux covariances et l'usage des tables de F donnent des résultats parfaitement logiques et peut donc être recommandée (Mayrat, 1967).

Le problème reste à résoudre sur le plan théorique. Je serais extrêmement heureux d'avoir des renseignements sur les méthodes de comparaison des covariances (somme des produits des écarts sur nombre de degrés de liberté) : l'emploi des tables de F est-il justifié, ou bien d'autres tables peuvent-elles être calculées ?

SIGNIFICATION BIOLOGIQUE DES RESULTATS

Les droites d'allométrie sont le plus souvent mises sous la forme $y = ax + b$. La pente a ne dépend pas des unités de mesure, mais il n'en est pas de même pour b, l'indice d'origine, qui n'a guère de signification biologique.

Dans une allométrie de croissance le taux a est une constante caractéristique de l'espèce et de la phase du développement (2). Les changements

---

(1) Ce deuxième temps est l'équivalent de la méthode connue sous le nom impropre d'analyse de covariance, décrite par exemple dans le traité de L. Lison (1958). Cette analyse suppose donc, sans doute souvent à tort, qu'il y a parallélisme.

(2) Les cas où le taux d'allométrie de croissance dépend du milieu (Mollusques, Daphnies) seront laissés de côté. Notons simplement que les explications physiologiques de la loi d'allométrie données par Teissier laissent place à l'existence de tels cas.

de phase se marquent par la modification d'un certain nombre de taux d'allométrie, et se produisent, soit à l'entrée en action de glandes endocrines (phases sexuelles par exemple), soit lors de remaniements globaux, encore mal connus, des rapports entre organes ("changements de propriétés des tissus" de Teissier). La constance du taux d'allométrie de croissance ne peut évidemment être observée que si le taux a été calculé correctement, et des variations pseudo-significatives peuvent résulter de l'emploi des droites de régression, ou d'un amalgame entre points de deux phases. Quant à l'allométrie de taille, la constance de son taux n'est qu'approximative, car sa réalisation dépend dans une certaine mesure de la croissance absolue, et elle est par là sous l'influence des conditions extérieures.

Classiquement, on admettait plus ou moins implicitement que l'indice d'origine était aussi une constante spécifique. En réalité la constatation des variations de b (Mayrat, 1967) permet d'expliquer de nombreux phénomènes, les plus simples étant résumés sur le schéma théorique suivant (fig. 2). Il correspond, pour la commodité de l'exposé, à un Arthropode où le nombre des stades par phase est fixe et où les taux d'accroissement à la mue (taux de croissance absolue) sont rigoureusement constants à l'intérieur d'une phase pour chaque individu.

Figure 2A - Exemple théorique montrant le rôle joué dans la dispersion des points représentatifs par la modification du taux d'allométrie et les variations de la taille au moment d'un changement de phase. □ , ● , ∇ : points représentatifs des stades successifs de trois individus ayant aux phases 1 et 3 des taux de croissance absolue différents. En pointillé : les allométries de stade, en trait plein les allométries de croissance. - 2B et 2C : deux diagrammes de dispersion réels.

Soient donc trois individus semblables au départ d'une première phase et ayant des taux de croissance absolue un peu différents. Les points de stade sont tous disposés sur une même droite d'allométrie de croissance,

mais pour chaque stade successif les points des trois individus s'espacent sur un segment de plus en plus long de cette droite. Si le premier changement de phase coïncide avec une mue, cas fréquent, et s'accompagne d'une forte modification du taux d'allométrie, les droites de croissance individuelle pour la seconde phase formeront un faisceau de parallèles : pente constante par hypothèse, et points de départ différents. Si lors de cette seconde phase les taux de croissance absolue deviennent les mêmes pour les trois individus (la sensibilité de ces taux aux conditions externes peut changer avec la phase), les points des trois individus s'aligneront à chaque stade sur un segment parallèle à la droite de la première phase, distinct des droites de croissance de la seconde phase (1). Avec des individus nombreux et légèrement différents au départ, les points formeront des nuages de stade plus ou moins individualisés, d'axes parallèles au nuage de la première phase (2). Les calculs menés sur ces nuages de stade de la seconde phase donneront les pentes des allométries de stade, correspondantes égales à celle de l'allométrie de croissance (et des allométries de stade confondues avec elle) de la première phase, mais ne pourront fournir de renseignements sur l'allométrie de croissance de la seconde. Cet exemple montre bien la différence, souvent difficile à saisir, entre allométrie de croissance et allométrie de stade (de taille), mais ne met en évidence qu'un des mécanismes possibles pour la réalisation d'une allométrie de taille.

Avec des taux de croissance absolue plus irréguliers, une dispersion plus grande autour de la droite représentative de la première phase, une modification moins marquée du taux d'allométrie de croissance lors du changement de phase, les nuages de stade tendront à se confondre en un nuage de phase unique. Les différences plus ou moins grandes entre les taux des deux allométries et l'importance des variations de la place du changement de phase ne se traduiront que par une dispersion plus ou moins forte autour de l'axe du nuage. C'est le cas par exemple pour les *Orchestia* de Mme Charniaux-Cotton, où l'étude de populations d'origines différentes met bien en évidence, non pas les allométries de taille car les taux de croissance absolue sont trop irréguliers, mais le rôle joué dans l'augmentation de la dispersion à la phase "intermédiaire" par le déplacement de la taille où se fait le changement de phase, sous l'influence du milieu et sans doute aussi de facteurs génétiques.

Si la longueur de la phase est grande par rapport à la dispersion, le calcul mené sur un nuage allongé donnera évidemment une bonne approximation du taux de croissance relative puisque l'axe du nuage sera très proche de la droite de croissance de l'individu moyen. Mais supposons la phase réduite à un seul stade : le nuage est un nuage d'allométrie de taille et le calcul ne peut fournir que le taux de celle-ci, il ne peut donner aucune indication sur l'allométrie de croissance. Dans les cas intermédiaires (phases courtes et "larges") où allométries de stade et de croissance sont mêlées, le cal-

---

(1) Avec des taux de croissance absolue augmentant du premier au troisième individu, comme dans la première phase, on aura également des segments de stade, mais leur pente augmentera au cours des stades successifs, et tendra à se rapprocher de celle de l'allométrie de croissance.

(2) Ce cas est réalisé chez les Jaera étudiés par Bocquet

cul quelqu'il soit ne peut séparer les deux, et il ne fournit qu'une valeur intermédiaire entre les taux d'allométrie de croissance et de taille (fig. 3). De telles valeurs ne seront guère utilisables pour comparer les espèces entre elles...

En ce qui concerne le deuxième paramètre de l'équation d'allométrie, l'exemple théorique de la figure 2 suffit à lui seul à montrer que ce qui compte, ce n'est pas l'indice d'origine rapporté à une valeur $x = 0$ arbitraire, mais le point de départ de la phase (le point moyen pour l'espèce). Il est hors de doute que des variations harmonieuses de la taille moyenne du changement de phase sont à l'origine de bien des cas d'allométrie phylétique, en particulier lorsque le taux de celle-ci diffère notablement de celui commun aux allométries de croissance (Mayrat, 1966). L'importance de la taille de départ de la phase se traduit aussi par l'existence des balancements entre organes : quand tel organe est plus grand que la moyenne pour une taille donnée, tel autre organe sera plus petit que le moyenne (fig. 4) ; un tel phénomène, qui n'est qu'en apparence contradictoire avec l'allométrie (Mayrat, 1965), conduit facilement à la séparation d'espèces. Mais les changements de phase, en particulier quand il correspondent à des "changements de propriété des tissus", peuvent aussi se traduire à l'inverse par une diminution de la dispersion. Il est possible que, dans ce cas, la place du changement de phase varie quelque peu avec les organes à l'intérieur d'un même individu, ce qui permet de les rapprocher de l'équilibre entre organes qui définit l'espèce.

L'étude des changements de phase est un domaine de recherches plein de promesses, aussi bien pour le physiologiste que pour le biométricien. Le refus d'accepter la notion de phase, qui n'a pas encore totalement disparu, explique le retard pris dans ce domaine.

RESUMÉ

La valeur biologique des paramètres tirés de l'étude des diagrammes de croissance relative est discutée, en vue de leur emploi éventuel en taxinomie numérique. Les méthodes de calcul et de comparaison des trois types de droites qui peuvent être ajustées aux nuages d'allométrie sont passés en revue. L'emploi des droites de régression est à proscrire, les axes majeurs réduits sont préférables aux axes majeurs, mais la théorie mathématique de leur comparaison reste à compléter.

Dans la seconde partie il est montré que le taux d'allométrie calculé ne fournit pas toujours une bonne approximation du taux de croissance relative, ceci par suite des interférences entre allométries de taille et de croissance. L'attention est d'autre part attirée sur l'importance, au niveau de l'espèce comme de la lignée, des variations de place des changements de phase.

Figure 3 - Schéma montrant en trait plein les trois nuages de stade successifs d'une phase, et en tirets le nuage qui correspondra aux calculs pour l'ensemble de la phase. L'axe de ce dernier, G, ne coïncidera pas avec l'axe de croissance de l'individu moyen, I, qui passe par les centre de gravité, 1, 2, 3 des nuages de stade.

Figure 4A - Schéma d'un cas de balancement entre deux organes, y_1 et y_2, pour deux individus a et b ayant changé de phase à des tailles différentes.

Figure 4B - Deux individus de même taille d'*Idotea viridis*, ayant des formes très différentes parce que l'un a changé de phase beaucoup plus tôt que l'autre.

BIBLIOGRAPHIE

KUYTEN P.J., 1964 - Allometrie und Variabilität bei Lucanus mearesi Hope (Coleopt., Lamellicornia) - Z. Morph. Ökol. *Tiere*, 54, (2), 141-201

MAYRAT A., 1959 - Nouvelle méthode pour l'étude comparée d'une croissance relative dans deux échantillons. Application à la carapace de Penaeus kerathurus (Fårskal) - *Bull. Inst. franç. Afr. noire, A*, 21, (1) 21-59.

id., 1965 - La loi d'allométrie et les allométries - C. R. Soc. Biol., Paris, 159, (3), 544-548

id., 1966 - Les variations des taux d'allométrie et des indices d'origine dans une série, et leurs relations supposées - C. R. Soc. Biol., Paris, 160, (3), 470-473.

id., 1967 - Croissance et développement chez les Crustacés. Leur étude biométrique (avec quelques remarques sur les Insectes) - Mém. Inst. fondam. Afr. noire, 77, 499-648

REEVE E. C. R., 1940 - Relative growth in the snout of anteaters. A study in the application of quantitative methods to systematics - *Proc. zool. Soc. Lond., A.* 110, (1-2), 47-80

STEPHENSON W. et al., 1968 - Numerical approaches to the relationships of certain american swimming crabs (Crustacea : Portunidae) - Proc. U. S. nat. Mus., 124, (3645), 1-25

TEISSIER G., 1948 - La relation d'allométrie : sa signification statistique et biologique - Biometrics, 4, (1), 14-53

DISCUSSION

Remarque de Monsieur LOCQUIN

On peut sur le diagramme d'allométrie calculer l'ordre associé au système vivant considéré, même s'il s'agit d'un organe ou d'un caractère.

Questions de Monsieur SCHWARTZ

1/ Dans votre graphique les sujets se différencient par le point de départ de leur 2ème étape, mais ont une droite confondue pour leur 1ère étape. Il y a, bien sûr, une variabilité aussi pour la 1ère droite d'un sujet à l'autre ?

Réponse :

1) Ce n'est évidemment que pour faciliter l'exposé que je suis parti de trois individus confondus. Il existe toujours une dispersion entièrement au hasard, inséparable des phénomènes vitaux. Mais dans certains cas la dispersion augmente beaucoup, au point que des tenants de l'allométrie ont pu déclarer qu'elle n'y jouait plus. Mon schéma permet d'expliquer cet accroissement de la dispersion et de ramener sa composante "au hasard" dans des limites normales. En étudiant plusieurs caractères : y_1, y_2, y_3, les écarts

d'un individu par rapport à l'individu moyen de même taille x présenteront de fortes corrélations entre eux s'ils sont dus pour l'essentiel aux déplacements de la taille de changement de phase.

2/ Vous nous avez donné une explication de la différence de formes de deux sujets par le fait qu'ils ont des droites, pour leur 2ème étape, avec point de départ différent. Mais, même lors de la 1ère étape supposée représentée par une même droite pour deux sujets, leur forme peut être différente par le seul fait que la droite d'allométrie n'a pas pour pente 1. La différence de forme entre individus que vous signalez est au fond particulièrement frappante parce qu'elle a lieu à taille égale (si la taille est le caractère pris en abscisse).

Réponse :

2) Teissier admettait la constance de b, et celle de la forme pour une taille donnée (sauf en cas de "discontinuité"). Cette hypothèse simplificatrice, qui a favorisé le développement de l'allométrie, est vérifiée avec une approximation suffisante dans la plupart des cas. En admettant maintenant que la place du changement de phase, et donc b, pouvaient varier, j'ai pu expliquer des exceptions apparentes à la loi d'allométrie comme celle que vous avez noté, intégrer les discontinuités dans le schéma général de la croissance allométrique (elles sont dues à des phases très courtes), et mettre en évidence un mécanisme de l'évolution négligé jusqu'ici.

Questions de Monsieur LEFEBVRE

1/ les liaisons linéaires entre variables existent parfois entre les volumes bruts et non leurs logarithmes.

1) Lorsque le taux d'allométrie ne s'écarte pas fortement de l'unité et que la phase n'est pas très longue, une relation linéaire s'ajuste aussi bien aux données en coordonnées arithmétiques que logarithmiques, et c'est pour des raisons physiologiques que les logarithmes doivent être préférés : la croissance est multiplicative et non additive, le passage de 10 à 11 cm n'est pas comparable à celui de 1 à 2 cm. Mais je suppose que vous voulez parler de cas où l'axe du nuage est plus linéaire en coordonnées arithmétiques que logarithmiques. Je ne sais pas s'il en existe réellement chez les Vertébrés : aucun des articles où sont employées les coordonnées arithmétiques, et que je n'ai encore pu que parcourir rapidement, n'emporte d'emblée la conviction de la supériorité de celles-ci. Par contre chez les Arthropodes, où j'ai examiné à fond tous les travaux en faveur de cette hypothèse, je n'ai pu en retenir aucun. Au cours de la seconde Réunion des Carcinologistes de langue française (Aussois, Octobre 1970), J.-P. Mocquard a exposé, pour la première fois chez les Arthropodes, un cas de croissance relative ou, indiscutablement, des coordonnées semi-logarithmiques permettaient mieux d'aligner les points que les coordonnées bilogarithmiques. Il s'agit de la croissance relative de caractères sexuels primaires (organes copulateurs) chez des Isopodes. L'allométrie supposant, selon l'interprétation physiologique de Teissier, que les caractères comparés sont soumis (à des degrés plus ou moins forts) aux mêmes facteurs de croissance, il n'y a rien d'étonnant à ce qu'elle ne soit pas respectée dans ce cas. Les coordonnées arithmétiques sont parfois employées seules, sans véritable comparaison avec les logarithmiques. Dans certains cas, il s'agit d'allométrie phylétique, pour laquelle les relations du type $y = ax + b$ en logarithmes sont

un fait d'observation courante, sans plus, et n'ont jamais été érigées en règle. D'autres cas enfin relèvent de la maladresse ou de la partialité, en liaison souvent avec le refus de la notion de phase : la gamme des tailles étudiées est volontairement limitée, ou bien un choix "judicieux" est fait parmi les couples de caractères...

2/ Le problème du test, posé pour les axes majeurs réduits, a reçu une solution dans le cas des axes principaux, proposés par TEISSIER (1955 : Allométrie de taille et variabilité chez *Mala squinado* - *Arch. Zool. exp. gén.*, 92, 221-264) : cf. SEAL, The hypothesis of parallelism of two first principal axes - 1966, Biométrie-Praximétrie 7 (3), 173-176.

2) Seal se limite à la comparaison des pentes, alors que l'étude des différences de position est tout aussi importante. D'autre part ces comparaisons ne portent pas sur des axes majeurs réduits, car les droites sont obtenues par analyse factorielle, en ne gardant que le terme principal. Il s'agit d'une méthode réservée à des chercheurs pourvus d'une solide culture mathématique et de moyens de calcul "lourds" : la proposer comme méthode de routine ne me semble pas de nature à répandre largement l'usage de la biométrie, à la "démocratiser".

Question de Monsieur DIDRY

Les difficultés rencontrées pour observer l'alignement des points sont peut être dues à la nécessité de supposer une éventuelle relation entre la grandeur y et la grandeur x. Dans le cas des relations dose-effet il faut en effet rechercher une régression entre le log de la dose et le probit du pourcentage d'activité.

Réponse : Les deux cas sont très différents. La méthode des probits a pour but de transformer les données afin de pouvoir vérifier l'alignement des points représentatifs, alors que le problème qui se pose ici est d'expliquer la dispersion existant tout autour, de part et d'autre, d'une droite représentative bien visible. Votre remarque me fait cependant penser à signaler une méthode fautive pour l'étude de la croissance relative, celle des "y moyennés" : c'est la méthode qui consiste à rassembler les points mesurés par classes des valeurs de x et à remplacer dans chacune de ces classes l'ensemble des points mesurés par le point moyen : l'information contenue dans les mesures risque d'être complètement dénaturée par cette méthode si elle est employée sans beaucoup de précautions.

Question de Monsieur LELLOUCH

Les points portés sur un graphique sont ils relatifs à un même individu suivi au cours du temps, ou à des individus d'âges différents ?

Peut-on admettre que les axes majeurs des éllipses déterminés sous ces 2 types de conditions sont les mêmes ?

Réponse : Pour des raisons pratiques les mesures portent le plus souvent sur de nombreux individus de tailles les plus variées possibles, chacun n'étant mesuré en général qu'une fois. Dans mon exposé, je me suis plutôt placé dans ce cas, que l'on peut qualifier d'allométrie globale, puisque allométries de taille et de croissance s'y mélangent. Mais j'ai montré qu'une observation rigoureuse de la loi d'allométrie pour les croissances individuelles

(linéarité et constance de la pente) pouvait entrainer des exceptions apparentes à l'allométrie en allométrie globale. J'ai montré également que la croissance de l'individu moyen n'est pas toujours représentée par la moyenne des croissances individuelles, que l'allométrie globale ne permet pas, dans les cas difficiles (phases courtes à forte dispersion), d'atteindre les taux réels de la croissance relative. Il devient alors nécessaire de suivre les croissances individuelles, mais encore faut-il pouvoir éviter que l'élevage et les mesures perturbent cette croissance. Chez les Arthropodes la croissance discontinue devient alors une gêne : le nombre de mesures, limité par celui des mues, est insuffisant pour l'étude des phases courtes et des changements de phase. Chez les Arthropodes, en définitive, les croissances individuelles n'ont pu être suivies au delà de deux-trois stades que chez des Insectes, et se limitent alors à une seule phase.