



Évolution Gould biométricien

Jean Gayon

*Institut d'histoire et de philosophie des sciences et des techniques (Paris-1/CNRS), université-Paris-1–Panthéon-Sorbonne,
17, rue de la Sorbonne, 75231 Paris cedex 05, France*

Reçu le 15 juillet 2003 ; révisé et accepté le 8 septembre 2003

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

De 1965 à 1973, S.J. Gould a publié une dizaine d'articles sur l'allométrie. C'est sur ce sujet qu'il acquit sa réputation de scientifique, et qu'il prit conscience des conséquences des problèmes d'échelle sur l'évolution morphologique. Ces contributions sont d'abord envisagées du point de vue général de la notion d'allométrie, dont l'équation était connue depuis la fin du XIX^e siècle. Gould fut marqué par les débats sur la signification du coefficient b de l'équation $y = b x^k$, notamment les contributions théoriques et empiriques de Georges Teissier et du paléontologue Norman Newell (son directeur de thèse) sur ce sujet. Les travaux de Gould sur l'allométrie sont par ailleurs situés dans l'économie d'ensemble de son œuvre. Cinq points sont soulignés : enjeu théorique de l'allométrie du point de vue de la théorie de l'évolution, intérêt de Gould pour les méthodes quantitatives en paléontologie, talent pédagogique, valorisation de l'histoire des sciences dans des textes scientifiques, et critique des idéologies fondées sur l'emploi des statistiques. *Pour citer cet article : J. Gayon, C. R. Palevol 2 (2003).*

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Gould as a biometrician. Between 1965 and 1973, S.G. Gould published numerous papers on allometry, which established his scientific reputation. This topic allowed him to be aware of the consequences of problems of scale on morphologic evolution. *To cite this article: J. Gayon, C. R. Palevol 2 (2003).*

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : allométrie ; évolution ; hétérochronie ; histoire des sciences ; morphologie

Keywords: allometry; evolution; heterochrony; history of science; morphology

Abridged English version

Gould's first scientific paper, in 1965, was devoted to allometry, with special regard to the signification of b in $y = b x^k$. This paper concluded that b was not just an arbitrary constant, but had biological signification.

Before 1973 Gould published ten major articles on the subject of allometry [4–11]. A major statement in these papers was that the problem of allometry (especially the significance of the coefficient b) had to be connected with the problem of heterochrony.

The first part of this paper locates Gould's contribution in the context of the history of the notion of

Adresse e-mail : philosec@univ-paris1.fr (J. Gayon).

allometry (or relative growth). Although the name and the general concept of allometry were unknown, the power equation was discovered as early as in the 1890s in the case of the rel. Gould had a fairly good historical knowledge of this early history of allometry. However, he was particularly interested in the debates on the significance of b . His early papers provide the references of papers by Georges Teissier and Norman Newell (his tutor), where these two authors proposed to connect the problem of the significance of b with heterochrony.

The last part of the paper considers Gould's interest in allometry in the wider context of the general economy of his work. Five points are stressed: (1) the theoretical importance of allometry in the general perspective of evolution (allometry is a constraint that canalizes evolution through natural selection); (2) the interest of Gould for quantitative methods in paleontology; (3) his pedagogical talent, already visible in the first articles on allometry; (4) the association of scientific inquiry with the history of science; and (5) the statistical and biometrical competence of Gould when he criticized the ideological use of statistical methods in problems such as IQ, racial difference and mental handicap (*Mismeasure of Man*).

1. Les travaux de Gould sur l'allométrie : aperçu général

Dans l'œuvre monumentale et variée de Stephen Jay Gould, la question de l'allométrie occupe une place particulière. C'est en effet sur elle que le naturaliste réalisa ses premiers travaux scientifiques. Né en 1941, Gould soutint sa thèse de doctorat à l'université Columbia de New York en 1967. Dès janvier 1965, il avait publié avec un jeune collègue de l'université de Columbia, John F. White, un article sur l'interprétation de l'équation allométrique [27]. Cet article ne comportant aucune donnée empirique portait sur une question délicate, discutée depuis la fin du XIX^e siècle : la signification du coefficient « b » dans l'équation $y = b x^k$. Gould n'a guère cité ce texte dans ses écrits ultérieurs. Il a cependant plusieurs caractères remarquables. (1) Il porte sur un problème de méthodologie statistique, traité dans le meilleur style classique des travaux méthodologiques de biométrie : White et Gould s'interrogent sur la signification d'un paramètre en fonction des classes de données mesurées. Ils se demandent, en

particulier, s'il existe une relation cachée entre les paramètres b et k de la relation d'allométrie. (2) Pour traiter ce problème, les auteurs prennent en compte plusieurs champs d'application de la notion de croissance relative : allométrie ontogénétique, allométrie intraspécifique, allométrie interspécifique, allométrie phylogénétique. (3) La conclusion principale de l'article est que le coefficient allométrique a une signification biologique : il permet de comparer des morphologies à des échelles de taille très différentes. Il s'agit là d'un problème délicat, sur lequel Gould est sans cesse revenu par la suite dans ses réflexions sur l'aspect morphologique de l'évolution. (4) La bibliographie de l'article de 1965 mentionne deux articles historiquement significatifs, l'un de Georges Teissier [26], l'autre de Norman Newell [23]. Ces deux articles avaient un point commun : ils proposaient d'expliquer la variation du paramètre b dans des lignées par un phénomène d'hétérochronie.

Quelques mois après ce premier article en collaboration, en décembre 1965, Gould adressait un grand article de synthèse à *Biological Reviews* sur les rapports entre allométrie et taille dans l'ontogénie et la phylogénie. Ce texte de plus de cinquante pages [5], publié par un étudiant de vingt-quatre ans (qui n'avait pas encore rédigé sa thèse), constitue l'un des exposés les plus complets et les plus clairs du problème de l'allométrie dans son ensemble. Il pose en toute généralité la question théorique du rapport entre les différentes modalités de l'allométrie ; il articule ce problème avec celui de l'hétérochronie ; il se termine enfin en indiquant que l'étude de l'évolution morphologique s'oriente désormais vers des outils d'analyse plus puissants que l'équation allométrique, qui consistent en fait à la généraliser (par ex. : systèmes d'équations allométriques, analyse multivariée). Cette revue préfigurait le travail que Gould a réalisé sur *Poecilozonites* pour sa thèse de doctorat, publié en 1969.

Au total, Gould a publié entre 1965 et 1975 une bonne dizaine de titres sur l'allométrie [4–12, 15, 27]. Comme le montrent la plupart des titres, l'enjeu théorique principal est celui des conséquences des problèmes d'échelle sur l'évolution morphologique. Après 1975, Gould a cessé de publier des articles scientifiques spécifiquement consacrés à l'allométrie. Il s'est contenté, de manière répétée, et jusque dans son dernier livre (*The Structure of Evolutionary Theory*) [14]

de situer l'importance du problème dans sa vision générale de l'évolution.

Après ce panorama descriptif, nous situerons maintenant les travaux de Gould sur l'allométrie dans le contexte de l'histoire générale de l'allométrie, puis dans l'économie de la pensée de Gould.

2. Contexte 1 : histoire générale du problème de l'allométrie

La question de la croissance relative fut d'abord soulevée au XIX^e siècle. Dans le sillage de Cuvier, de nombreux naturalistes ont remarqué que, chez des espèces de mammifères données, la taille relative du

cerveau décroissait avec la taille du corps. Ce phénomène s'observe lorsque l'on compare des espèces apparentées, mais aussi entre individus d'une même espèce, et enfin dans l'ontogénie individuelle. À la fin du XIX^e siècle, un auteur de langue allemande, Snell [24], un naturaliste hollandais, Dubois [1], et le physiologiste français Lamicque [21–22], proposèrent une expression quantitative du problème, dans les différents cas que l'on vient de mentionner. La formule fut ensuite étendue à d'autres organes, notamment le cœur, ainsi que Gould – excellent historiographe de la chose – l'a fait remarquer (Klatt [20], référencé dans Gould [6]). Dans tous les cas, la formule était explicitement une loi de puissance, rigoureusement identique, aux

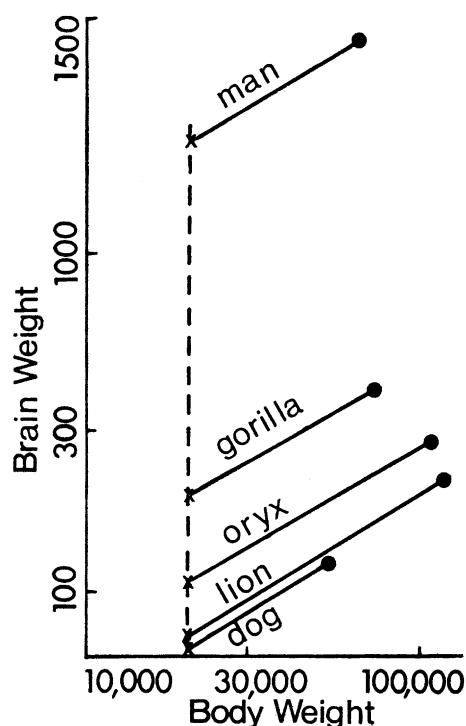


Fig. 1. Représentation graphique, par Gould ([8] : 114) de la méthode utilisée par Dubois [1] pour mesurer le « degré de céphalisation ». En abscisse : poids du corps ; en ordonnée : poids du cerveau. Échelle logarithmique dans les deux cas. Les points (extrémité des lignes) représentent la moyenne des mesures pour des adultes d'une espèce donnée. Les lignes parallèles sont obtenues en admettant que le coefficient de relation (exposant de la loi de puissance) est constant. La valeur du « degré de céphalisation » (c dans $\log e = r \log s + \log c$) détermine l'écart entre les lignes parallèles. Dans la série choisie par Dubois, cette valeur est censée doubler d'une espèce à l'autre. Dubois ne donnait aucun diagramme, mais ses données et l'interprétation mathématique qu'il en donnait dans le texte supportent sans ambiguïté l'interprétation graphique de Gould. Fig. 1. Graphic representation by Gould ([8]: 114) of Dubois's method [1] for measuring the 'degree of cephalization'. Abscissa represents the body weight in grams, ordinate is brain weight in grams (logarithmic scale in both cases). Each point represents the mean of several adult animals in a given species. Parallel lines are obtained under the supposition that the relation coefficient is constant (0.56 for Dubois). The value of the 'degree of cephalization' (c in $\log e = r \log s + \log c$) determines the distance between the parallel lines. For Dubois, this value was supposed to double from one species to another in the series that he chose. Dubois provided no diagram, but his data and his mathematical interpretation sustained unambiguously Gould's graphic interpretation.

symboles près, à l'équation que Julian Huxley [8,17], puis Georges Teissier [25] ont proposée comme loi phénoménologique s'appliquant à un très large spectre de phénomènes de croissance relative (de parties d'organismes ou de cellules, mais aussi d'index biochimiques), considérés dans l'individu aussi bien que dans des comparaisons intraspécifiques ou interspécifiques. En 1936, Huxley et Teissier se sont accordés dans une publication commune pour nommer « allométrie » ce phénomène, et pour en fixer le vocabulaire et les conventions de description quantitative (Huxley et Teissier [18, 19] ; sur l'ensemble de cette histoire, voir Gayon [3]).

Si l'on contemple rétrospectivement la littérature sur la croissance relative de la fin du XIX^e siècle aux années 1960, on peut formuler deux remarques générales.

En premier lieu, l'allométrie, bien que sa notion générale ait été élaborée par deux acteurs majeurs de la « Synthèse moderne », Huxley et Teissier, a longtemps constitué pour l'évolutionnisme darwinien une difficulté importante. En effet, le phénomène de croissance relative a pour effet que, lorsqu'une espèce change de taille, les proportions des parties et donc de la forme de l'organisme sont altérées. De ce point de vue, le phénomène paraissait non adaptatif. Dans les années 1940 et 1950, cependant, certains paléontologues se sont efforcés de concilier l'allométrie avec des modes de pensée adaptationnistes. L'un des acteurs majeurs fut en la circonstance le paléontologue Norman Newell. Dans le sillage de Simpson, celui-ci s'efforça de montrer, sur des cas précis, que les relations allométriques interspécifiques avaient parfois une signification adaptative (par exemple le raccourcissement et l'épaississement relatif des os des pattes chez les grands tétrapodes), ce qui conduit à dire que le coefficient de croissance différentielle (k) est soumis à l'action de la sélection naturelle. Il existe d'autres manières de ramener l'allométrie dans le champ de la sélection naturelle. Simpson et Newell en ont exploré certaines, d'autres ont été proposées depuis (comme par exemple l'idée que la croissance allométrique est parfois une cible pour la sélection, dans la mesure où elle est liée à une adaptation différentielle des jeunes et des adultes).

En second lieu, depuis la fin du XIX^e siècle, la signification du coefficient b dans l'équation $y = b x^k$ avait fait l'objet d'un débat continu et à fort potentiel symbolique. Jusqu'aux années 1920, la question était

discutée du seul point de vue du rapport « cérébro-somatique » (rapport du poids du cerveau à la taille du corps chez les mammifères), la loi de puissance prenant la forme $e = c s^r$ (e : poids de l'encéphale ; c : coefficient de céphalisation ; s : taille du corps [*soma*] ; r : coefficient de « relation » [1]). L'enjeu était tout simplement la place de l'homme dans la nature. Dubois soutenait que l'exposant r de la loi de puissance était à peu près constant pour l'ensemble des mammifères. Obtenue par des comparaisons d'espèces étroitement apparentées, ce coefficient avait pour valeur moyenne 0,55. En revanche, le coefficient de céphalisation c variait d'espèce à espèce : sa croissance dans la « série » des mammifères, des rongeurs à l'homme, illustre une « loi de progrès ». Dubois comprenait au demeurant très bien l'outil mathématique qu'il utilisait. Il explique dans le fameux texte de 1897, que la loi de puissance peut être aussi bien exprimée en termes logarithmiques. Si les deux variables e et s sont exprimées de manière logarithmique, l'équation devient $\log e = r \log s + \log c$ (en fait Dubois arrive à la loi de puissance en partant de l'expression logarithmique). Dans ces conditions, la croissance de la taille relative du cerveau *entre* des espèces éloignées (selon Dubois) comme le chien, le gorille, l'homme, est représentée par une série de droites parallèles dont l'éloignement est déterminé par la variation du coefficient de céphalisation c . Entre espèces proches (c'est-à-dire au sein d'une même famille zoologique), le coefficient c est constant, et donc les espèces sont sur la même droite, la taille relative du cerveau diminuant avec la taille. Mais d'un groupe zoologique à l'autre (c'est-à-dire en montant dans la série évolutive), c augmente. Dubois pensait que cet accroissement du coefficient de céphalisation avait résulté de sauts évolutifs au cours desquels le nombre des neurones du cerveau aurait, à plusieurs reprises, doublé. Dans un tel contexte scientifique et idéologique, le facteur multiplicatif de l'équation de croissance relative (c chez les anthropologues de la fin du XIX^e et du début du XX^e siècle, b dans le symbolisme ultérieur de l'équation générale d'allométrie de Huxley–Teissier) avait une signification théorique majeure. Gould a été extrêmement sensible à cette discussion. Dans l'un de ses articles [8], il donne une représentation graphique de l'interprétation de la croissance du coefficient de céphalisation par Dubois, ce que ne faisait pas celui-ci, se contentant d'un exposé verbal passablement laborieux (Fig. 1).

Lorsque Julian Huxley reprit (sans le dire) en 1924 l'équation de Snell-Dubois pour formuler le problème général de la croissance relative, il affirma que le coefficient multiplicateur (b dans le nouveau symbolisme $y = b x^k$) n'avait aucune signification biologique, dans quelque contexte que ce soit. Pour Huxley, comme pour la majeure partie des auteurs qui ont suivi, b est une constante arbitraire. C'est la valeur de y lorsque $x = 1$, et ceci dépend entièrement de l'unité de mesure choisie, donc de l'observateur. Puisque cette unité peut être choisie de telle manière que la relation allométrique n'existe pas pour une valeur donnée de la taille x , le paramètre b n'a aucune signification biologique.

En 1936, Georges Teissier, coinventeur de l'équation moderne et du terme d'allométrie, s'est opposé à cette interprétation. Ceci apparaît d'abord à l'occasion d'une petite différence de rédaction dans les versions française et anglaise de l'article d'harmonisation terminologique publié conjointement par Huxley et Teissier en 1936 [18, 19] ; pour une analyse détaillée, voir Gayon [2]). La divergence éclate cependant dans toute sa portée théorique dans un article publié spécifiquement par Teissier en 1936 [26], où celui-ci proposa, pour la première fois, d'interpréter le coefficient b à la lumière de l'hétérochronie. Comparant deux variétés locales de homard, et la rupture de pente qui intervient à un moment dans la croissance relative de la pince, Teissier montre que la différence de forme des deux variétés s'explique en combinant les notions d'allométrie et d'hétérochronie (dans l'une des deux variétés, le démarrage de la croissance allométrique est plus précoce ; les deux courbes de croissance sont parallèles, mais l'une est décalée par rapport à l'autre, la seule différence étant dans le coefficient b . Voir Fig. 2). Ce texte de Teissier est cité par Gould dès sa première étude sur l'allométrie, et dans la plupart des suivants.

Gould a très probablement connu ce texte par l'intermédiaire de son directeur de thèse, Norman Newell, qui le citait dans un remarquable article de 1949 [23] consacré à une étude biométrique de l'évolution de la suture dans certaines lignées d'ammonites du Paléozoïque. S'inspirant explicitement de Teissier, qui avait fourni un cas exemplaire montrant le lien entre allométrie et hétérochronie, Newell s'efforçait de montrer que l'évolution de la suture pouvait s'interpréter en combinant des phénomènes d'allométrie et d'hétérochronie : par exemple, dans une lignée donnée, la modification de forme s'explique par l'allométrie. Par modification

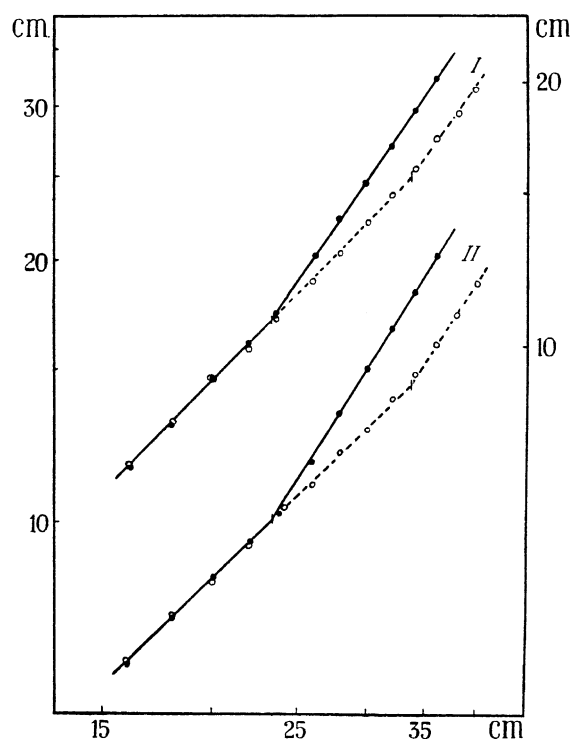


Fig. 2. Teissier [26] : 631. Taille de deux pinces (désignées I et II) en fonction de la taille du corps dans deux races locales de *Homarus americanus*. Pour chaque pince, la ligne en pointillé représente le développement retardé dans l'une des deux races locales.

Fig. 2. Teissier [26] : 631. Size of two chelae (named I and II) as a function of the body size in two local races of *Homarus americanus* (logarithmic scale). For each chela, the dotted line represents the delayed development of one of the local race.

du coefficient b , on passe à une autre droite d'allométrie, parallèle mais décalée (Fig. 3). Newell invoque un phénomène d'hétérochronie, mais sans donner de preuve. L'article de Newell, comme celui de Teissier, est cité par Gould dès sa première étude sur l'allométrie.

Nous retenons de cette histoire que Gould, élève de Newell, s'est trouvé plongé comme étudiant dans l'un des rares contextes de recherche où des synthétistes, en l'occurrence des paléontologues directement influencés par Simpson, se sont efforcés de prendre en charge l'aspect morphologique de l'évolution, le concept d'allométrie étant en l'occurrence l'outil privilégié. D'une certaine manière, on peut dire que le travail précoce de Gould sur l'allométrie a été l'aboutissement de 70 années de recherches sur le rapport entre croissance relative et évolution. Il ne fait aucun doute

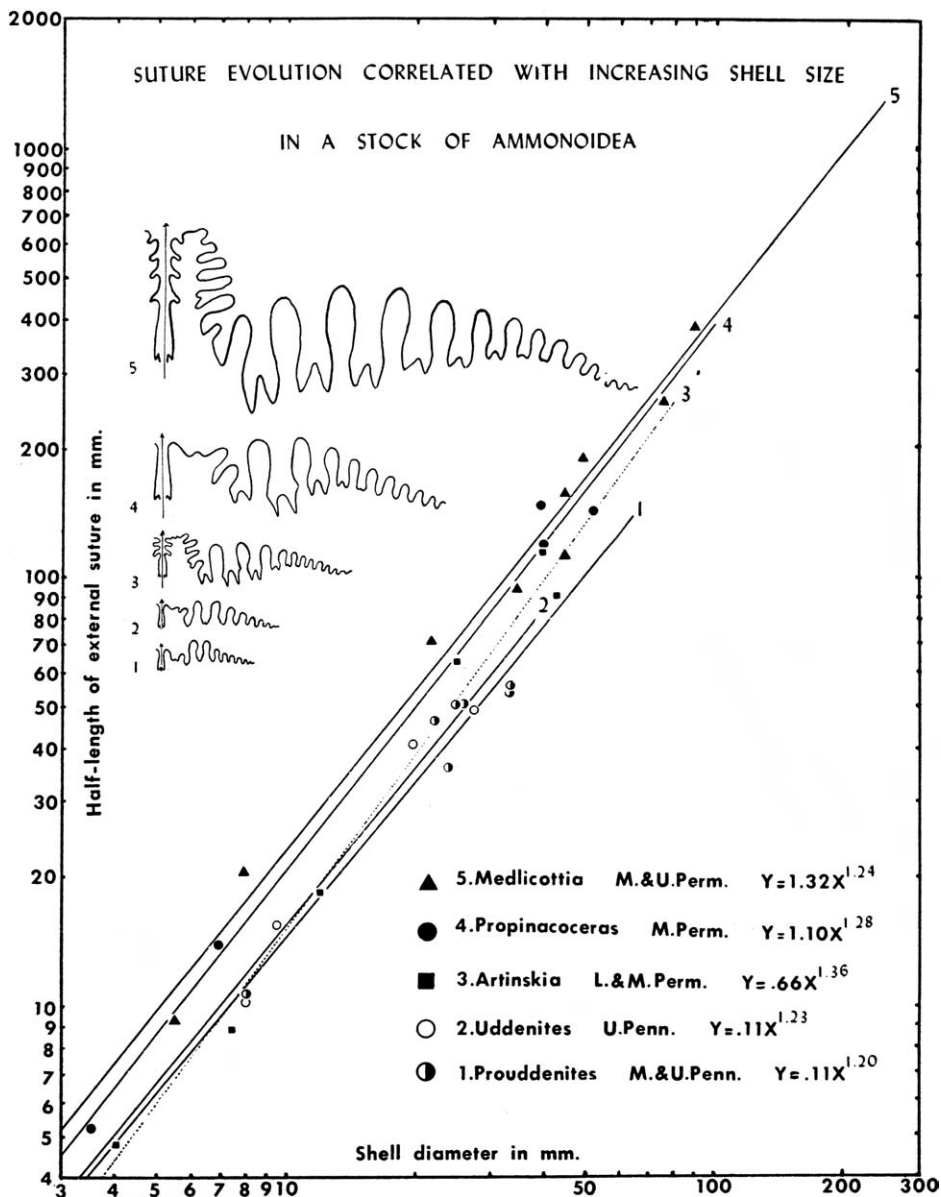


Fig. 3. Newell [23]. Tendances allomorphes dans les sutures d'Ammonites du Paléozoïque tardif. Newell rapporte la demi-longueur de la suture externe (ordonnées) à la taille de la coquille (diameter). Coordonnées logarithmiques.

Fig. 3. Newell [23]. Allomorphic trends in late sutures of Late Paleozoic Ammonoids. Half-length of external suture (mm) is plotted against the shell diameter (mm). Logarithmic scale.

selon nous qu'il a mis un point final à la conciliation de ce phénomène délicat avec la Synthèse moderne. De ce point de vue, les travaux du jeune Gould sur l'allométrie en font d'une certaine manière le symbole de l'intégration de l'évolution morphologique dans le paradigme de la synthèse. Nous remarquons aussi que de

ces premiers travaux de Gould se dégage une image caractéristique du genre d'expertise évolutionniste qui était la sienne. Ce fut d'abord un biométricien, dans la grande tradition des Weldon, Huxley, Teissier, Simpson. Par ailleurs, c'est dans le cadre de ces travaux biométriques, qu'il a d'abord exploré le problème cen-

tral qui a occupé sa réflexion évolutionniste ultérieure : celui du rapport entre la forme, la taille et la temporalité du développement.

3. Contexte 2 : place de l'allométrie dans l'économie générale de l'œuvre de Stephen Jay Gould

Par-delà le merveilleux talent encyclopédique de Stephen Jay Gould, nous croyons pouvoir dire que l'étude des problèmes de l'allométrie a joué un rôle heuristique important dans la dynamique de développement de la pensée de Stephen Jay Gould. Ce rôle peut être résumé en cinq propositions.

1. L'étude de l'allométrie a d'abord joué un rôle dans la pensée de Gould comme théoricien de l'évolution. Dans son ultime ouvrage, *The Structure of Evolutionary Theory* [14], Gould s'est clairement exprimé sur ce point. L'allométrie et l'hétérochronie, y explique-t-il, sont importantes pour l'évolution en tant que deux modes majeurs du rapport entre développement et évolution. L'allométrie est une contrainte qui canalise l'évolution par sélection naturelle pour des raisons qui tiennent aux rapports entre forme et taille. L'hétérochronie affecte le rythme de l'évolution. L'une et l'autre sont à la fois des limites à l'adaptationnisme darwinien, et des moyens au service de la sélection naturelle, à une échelle de description autre que celle du gène.
2. Les textes précoces de Gould sont des textes de biométricien. Il n'est pas indifférent que l'un des plus brillants théoriciens de la biologie évolutive du vingtième siècle ait d'abord été formé à des méthodes qui furent aussi celles des pionniers du darwinisme mathématisé du XIX^e et du XX^e siècle.
3. Ces textes précoces, y compris ceux antérieurs à la soutenance de thèse, montrent un fantastique talent de catégorisation, qui est aussi un talent de pédagogue. Ces textes, en particulier la revue de 1966 parue dans *Biological Reviews*, demeurent des textes de référence pour qui veut aujourd'hui travailler sur les relations d'allométrie.
4. Les mêmes textes montrent aussi, dès la fin 1965, un jeune biologiste exceptionnellement averti de l'histoire des sciences, et n'hésitant pas à réaliser

de ce point de vue des mises au point totalement originales à partir de sources primaires. Presque tous les textes de Gould sur l'allométrie s'accompagnent d'une reconstitution historique d'une exceptionnelle précision, intéressante par elle-même autant que par les effets scientifiques qu'elle engendre. Il n'y a donc pas « plusieurs Gould », l'un savant, l'autre vulgarisateur et historiographe. Dès le départ, et à vrai dire dans les textes techniques qui ont fait sa notoriété, ces genres sont inextricablement mêlés.

5. La formation biométrique et statisticienne initiale de Gould permet de comprendre la compétence avec laquelle il s'est engagé ensuite dans la critique de certains usages et dévoiements idéologiques de l'outil statistique, notamment lorsqu'il a critiqué son usage dans des questions comme celles des bases génétiques du QI, des différences raciales, et de la déficience mentale [13].

Références

- [1] E. Dubois, Sur le rapport de l'encéphale avec la grandeur du corps chez les Mammifères, Bull. Soc. Anthropol. Paris, 4^e série 8 (1897) 337–374.
- [2] J. Gayon, De la croissance relative à l'allométrie (1918–1936), Aspects du développement dans la biologie du XX^e siècle (n^o spécial), Revue d'histoire des sciences 53 (2000) 475–498.
- [3] J. Gayon, History of the concept of allometry, Am. Zool. 40 (2000) 748–758.
- [4] S.J. Gould, Allometry in Pleistocene land snails from Bermuda: the influence of size upon shape, J. Paleontol. 40 (1966) 1131–1141.
- [5] S.J. Gould, Allometry and size in ontogeny and phylogeny, Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 41 (1966) 587–640.
- [6] S.J. Gould, An evolutionary microcosm: Pleistocene and recent history of the land snail *P. (Poecilozonites)* in Bermuda, Bull. Mus. Comp. Zool. 138 (1969) 407–532.
- [7] S.J. Gould, Evolutionary patterns in pelycosaurian reptiles: a factor analytic study, Evolution 21 (1971) 385–401.
- [8] S.J. Gould, Geometric similarity in allometric growth: a contribution to the problem of scaling in the evolution of size, Am. Nat. 105 (1971) 113–136.
- [9] S.J. Gould, Allometric fallacies and the evolution *Grypaea*: a new interpretation based on White's criterion of geometric similarity, Evol. Biol. 6 (1972) 91–118.
- [10] S.J. Gould, The origin and function of 'bizarre structures': antler size and skull size in the Irish elk, *Megaloceros Gaiganteus*, Evolution 28 (1973) 191–220.
- [11] S.J. Gould, The spaceous horns: The life and death of the Irish Elk, Natural History (March, 1973).

- [12] S.J. Gould, Allometry in Primates, with emphasis on scaling and the evolution of brain, in: F.S. Szalay (Ed.), *Approaches to Primate Paleobiology, Contributions to Primatology*, vol. 5, Basel, Karger, 1975, pp. 244–292.
- [13] S.J. Gould, *La mal-mesure de l'homme : l'intelligence sous la toise des savants*, Ramsey, Paris, 1983.
- [14] S.J. Gould, *The Structure of Evolutionary Theory*, The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA, 2002.
- [15] S.J. Gould, J. Littlejohn, Factor analysis of caseid pelycosaurs, *J. Paleontol.* 47 (1973) 886–891.
- [16] J. Huxley, Constant Differential Growth-Ratios and their Significance, *Nature* 114 (1924) 895–896.
- [17] J.S. Huxley, *Problems of Relative Growth*, Lincoln Mac Veagh, The Dial Press, New York, 1932.
- [18] J.S. Huxley, G. Teissier, Terminology of Relative Growth, *Nature* 137 (1936) 780–781.
- [19] J.S. Huxley, G. Teissier, Terminologie et notation dans la description de la croissance relative, *Comptes rendus des séances de la société de biologie* 121 (1936) 934–937.
- [20] B. Klatt, Zur Methodik vergleichender metrischer Untersuchungen, besonders des Herzgewichtes, *Biol. Zbl.* 9 (1919) 406–420.
- [21] L. Lamicque, Sur la relation du poids de l'encéphale aux poids du corps, *Comptes rendus des séances de la société de biologie*, 10^e série 5 (1898) 62–63.
- [22] L. Lamicque, Tableau général des poids somatiques et encéphaliques dans les espèces animales, *Bull. Soc. Anthropol.*, 5^e série, Paris 9 (1907) 248–269.
- [23] N. Newell, Phyletic increase size, an important trend illustrated by fossil invertebrates, *Evolution* 3 (1949) 103–124.
- [24] O. Snell, Die Abhängigkeit des Hirngewichtes von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten, *Arch. Psychiat. Nervkrankh.* 23 (1891) 436–446.
- [25] G. Teissier, Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des insectes, *Travaux de la station biologique de Roscoff* 9 (1931) 29–238.
- [26] G. Teissier, Croissance comparée des formes locales d'une même espèce, *Mém. Mus. R. Hist. Nat. Belg.* 2^e série 3 (1936) 627–634.
- [27] J.F. White, S.J. Gould, Interpretation of the coefficient in the allometric growth, *The American Naturalist* 99 (904) (1965) 5–18.