De la croissance relative à l'allométrie (1918-1936)

Jean GAYON (*)

Persée BY: creative commons

RÉSUMÉ. — En 1936, Julian Huxley et Georges Teissier ont introduit le terme « allométrie » comme désignation conventionnelle des phénomènes de croissance différentielle d'organes, dans la mesure où ils tombent sous une loi de forme mathématique spécifiée. Dès les années 1920, les deux naturalistes avaient montré de manière indépendante que ces phénomènes se conforment le plus souvent à une loi de forme $y = bx^k$ (x, y : mesures des deux caractères considérés ; k : taux de croissance relative, ou « coefficient d'allométrie » ; b : constante). En fait, cette « loi », et la gamme des phénomènes qui lui sont associés, avaient déjà été établies par plusieurs auteurs, dans des contextes disciplinaires variés. Eugène Dubois et Louis Lapicque avaient montré dès les années 1890 que le rapport entre taille du cerveau et taille du corps chez les Mammifères obéit à une loi de puissance, qui se vérifie dans le cas de comparaisons interspécifiques aussi bien qu'intraspécifiques. Dans les années 1910-1920, Albert Pézard et Christian Champy ont par ailleurs établi sur des bases expérimentales sérieuses le phénomène de croissance relative au niveau du développement individuel, dans le cas des caractères sexuels secondaires. Notre communication analyse ces diverses lignes de recherche, les contributions propres de Julian Huxley et Georges Teissier, les conditions dans lesquelles ces deux auteurs ont dégagé une terminologie commune, et la signification de leur querelle de priorité.

MOTS-CLÉS. — Allométrie ; croissance relative ; développement ; biométrie.

SUMMARY. — Julian Huxley and Georges Teissier coined the term « allometry » in 1936. In a joint paper, these authors agreed to use this term in order to avoid confusion in the study of relative growth. Huxley is often said to have discovered in 1924 the law of constant differential growth $y = bx^k$ *(x : size of organ ; y : body size ; k : rate of relative growth ; b : a constant). A few years later, Teissier claimed to have independently made the discovery. In fact, a similar law had been already formulated earlier by several authors, under different names, in various disciplinary contexts. In the 1890s, Eugène Dubois and Louis Lapicque used a power law and loga-*

(*) Jean Gayon, REHSEIS (Recherches en épistémologie et histoire des sciences exactes et des institutions scientifiques), Université Paris 7 et CNRS, 37, rue Jacob, 75006 Paris ; e-mail : gayon@paris7.jussieu.fr.

rithmic coordinates for describing the relationship between brain size and body size in mammals, both from an intraspecific and an interspecific point of view. Later on, in the 1910s and early 1920s, Albert Pézard's and Christian Champy's work on sexual characters provided decisive experimental evidence in favour of a law of relative growth in individual development. This paper examines : 1° these early works on relative growth ; 2° Huxley's and Teissier's respective contributions ; 3° Teissier's and Huxley's joint paper of 1936 ; 4° the import of the quarrel of priority.

KEYWORDS. — *Allometry ; relative growth ; development ; biometry.*

Le mot « allométrie » fut créé en 1936. Dans un article commun, publié simultanément en anglais et en français, Julian Huxley et Georges Teissier proposèrent d'utiliser ce néologisme pour clarifier la terminologie de la croissance relative (1). L'émergence du mot concluait un cheminement de découverte complexe. Plusieurs savants ont prétendu avoir découvert le phénomène de l'allométrie (Christian Champy, Julian Huxley, Georges Teissier) ; d'autres sont parfois évoqués comme l'ayant découvert antérieurement (Eugène Dubois, Louis Lapicque, Adolf Rörig, Albert Pézard, en particulier). La querelle de priorité est cependant sans espoir. Certains acteurs ont joué un rôle majeur dans le processus de découverte. Mais aucun individu n'a découvert l'ensemble des éléments constitutifs du concept d'allométrie. L'allométrie désigne une loi quantitative de la croissance relative, de forme $y = bx^k$. Une telle loi implique l'existence d'un rapport constant entre le taux de croissance de la taille y d'un certain organe et le taux de croissance de la taille globale x de l'organisme auquel il appartient (nous reviendrons plus loin sur le sens des constantes). Les caractères sexuels secondaires constituent un exemple classique d'un tel taux de croissance différentielle. Les bois des cerfs croissent plus rapidement que l'animal pris comme un tout. Dans les années 1920-1930, cette loi de croissance relative s'est révélée être un phénomène très général, qui s'appliquait à un nombre considérable de caractères et d'organismes.

Julian Huxley s'est vu traditionnellement attribuer la découverte, en 1924, de l'aspect proprement quantitatif de la loi de croissance relative (une loi exponentielle). Mais ce n'est que partiellement vrai. La forme mathématique de la loi avait déjà été

(1) Julian S. Huxley and Georges Teissier, Terminology of relative growth, *Nature*, 137 (1936), 780-781 ; Id., Terminologie et notation dans la description de la croissance relative, *Comptes rendus des séances de la Société de biologie*, 121 (1936), 934-937.

appliquée aux mammifères une trentaine d'années auparavant. La tradition qui fait de Huxley le commencement absolu de l'histoire de l'allométrie n'est donc pas satisfaisante. La découverte de l'allométrie a été à cheval sur plusieurs domaines disciplinaires, que l'on examinera ici en détail. Par ailleurs, la querelle de priorité fait partie du processus même de découverte. C'est Teissier, dernier acteur à intervenir, qui a indiqué que la loi de Huxley rappelait les études de Dubois et Lapicque, dans les années 1890-1900, sur le rapport logarithmique entre taille du cerveau et taille globale des mammifères. Aussi ce point, bien que chronologiquement premier, ne sera-t-il examiné qu'au terme de notre étude.

ALBERT PÉZARD

Né en 1875, Albert Pézard est mort en 1927. Il n'a jamais prétendu avoir joué un rôle majeur dans l'histoire de la croissance relative, car il a disparu trop tôt. Toutefois ce rôle fut considérable. Pézard était un physiologiste qui travaillait sur la physiologie des caractères sexuels secondaires chez les oiseaux. La contribution majeure de Pézard réside dans sa thèse de doctorat, quasiment achevée avant la Première Guerre mondiale, mais soutenue et publiée après, en raison de sa mobilisation dans l'armée française. Cette thèse est célèbre, car c'est la première étude qui ait donné un sens quantitatif précis aux observations assez nombreuses qui avaient été faites, depuis les années 1900, sur la croissance relative plus rapide des caractères sexuels secondaires dans des groupes comme les crustacés, les insectes, les cervidés (2).

Pézard s'y intéresse au déterminisme physiologique des caractères sexuels secondaires chez les oiseaux (3). Dès 1912, il avait montré que chez le coq ce déterminisme n'est pas simple : la castration arrête le développement de certains caractères, en particulier la crête. Mais elle ne les affecte pas tous : la croissance des

(2) J. Huxley récapitule ces observations précoces dans : The variation in the width of the abdomen in immature fiddler crabs considered in relation to its relative growth-rate, *The American Naturalist*, 58 (1924), 468-475.

(3) Albert Pézard, Le conditionnement physiologique des caractères sexuels secondaires chez les oiseaux, *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 52 (1918), 1-176.

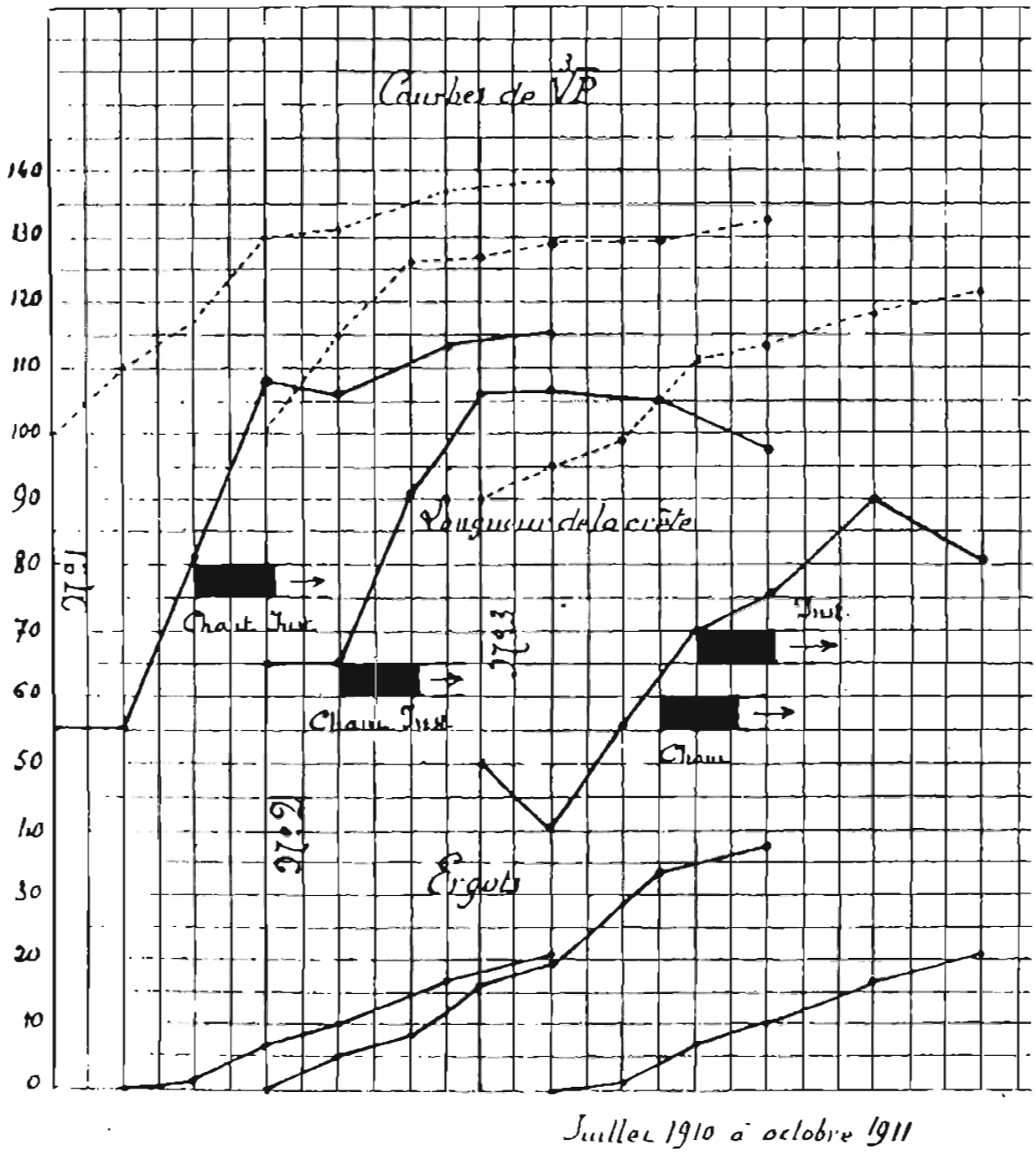

Fig. 1. — *En abscisse les temps, en ordonnée la longueur des ergots, celle de la crête, et la valeur* $\sqrt[3]{P}$ *(racine cubique du poids). Ces mesures sont effectuées sur trois coqs différents.* (Pézard, *op. cit.* in n. 3, 25.)

ergots ne dépend pas des testicules ; elle est en revanche déclenchée chez les femelles par l'ablation des ovaires (4). Dans sa thèse de 1918, Pézard ne se contente pas de mettre en évidence l'existence de tels déterminismes, mais montre par d'élégants graphiques que le rythme de croissance de certains caractères sexuels secondaires est en discordance avec le rythme général de croissance du corps. La figure 1 (page précédente) reproduit l'un des très nombreux graphiques qui jalonnent l'étude de 1918. Trois taux de croissance y sont représentés en fonction du temps : croissance générale du corps mesurée par la racine cubique du poids d'un animal ($\sqrt[3]{P}$) (courbes en pointillé) ; croissance de la crête ; croissance des ergots. L'expérience porte sur trois animaux individuels, ce qui fait au total neuf courbes. Pour chacun des coqs est aussi représenté le moment d'apparition du chant mâle. Ces courbes montrent une évidente « discordance » entre la croissance générale du corps et celle de la crête, les ergots suivant pour leur part le développement général de l'organisme. Ce graphique est en fait le premier présenté par Pézard, et est accompagné du commentaire suivant : « On pourrait donner le nom de *croissance isogonique* à la croissance qui suit la marche générale de l'organisme et de *croissance hétérogonique* à la croissance spéciale ou conditionnée (5). » L'expression « croissance hétérogonique », néologisme de Pézard, a été utilisée jusqu'à l'introduction en 1935 du terme « allométrie », en particulier dans la littérature anglaise.

Pézard donne des courbes semblables pour des animaux castrés. La différence est frappante : la crête croît plus lentement que le reste du corps. Une autre courbe remarquable montre l'évolution du *rapport* entre crête et taille générale du corps ($\sqrt[3]{P}$), chez deux animaux, l'un non castré, l'autre castré (fig. 2, page suivante). Cette figure montre clairement que ce rapport augmente dans la période de maturation sexuelle chez l'animal non castré. La notion de taux de croissance différentielle est ici clairement représentée.

C'était là un remarquable travail expérimental, qui a influencé de nombreux biologistes dans plusieurs domaines : physiologie du sexe bien sûr, mais aussi embryologie, endocrinologie et biométrie.

(4) Albert Pézard, Sur la détermination des caractères sexuels secondaires chez les Gallinacés, *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences*, 153 (1912), 1027-1029 ; Id., Sur la détermination des caractères sexuels secondaires chez les Gallinacés : greffe de testicule et castration post-pubérale, *Comptes rendus hebdo...*, 154 (1912), 1183-1186.

(5) Pézard, *op. cit.* in n. 3, 23 (italiques de l'auteur).

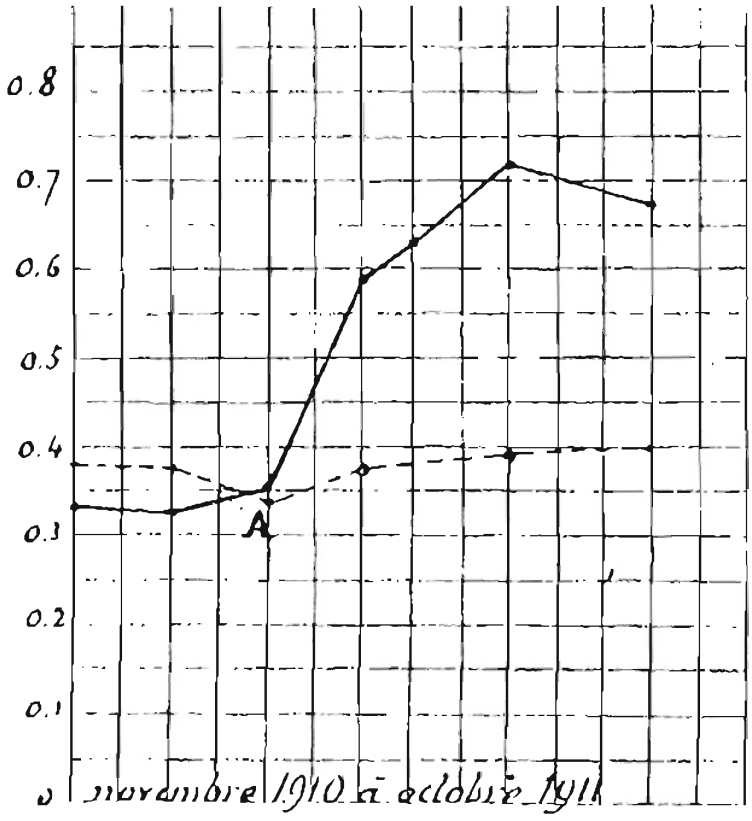

Fig. 2. — *Rapport de la longueur de la crête à la longueur théorique du corps chez deux coqs, non castré et castré.*
(Pézard, *op. cit.* in n. 3, 38.)

Pézard a introduit le premier terme technique appliqué à la croissance relative (croissance hétérogonique), et il a aussi le premier indiqué que la variable pertinente pour étudier ce phénomène n'était pas le temps, mais la taille du corps. Ses graphiques efficaces ont beaucoup contribué à la reconnaissance du phénomène.

Il y avait cependant une limite importante au travail de Pézard. En dépit de ses mesures précises et de ses courbes, il n'offrait aucune hypothèse sur la forme algébrique possible de sa loi de croissance hétérogonique. Mais il est probable qu'il eût souhaité en donner une, car il donne une « loi numérique » pour un autre phénomène, en quelque sorte physiologiquement symétrique, celui de la régression de la crête après ablation des testicules chez des animaux adultes. La figure 3 montre cet essai de quantification. L'on voit que la crête diminue rapidement de taille après la castration, mais aussi que la vitesse de cette régression diminue

avec le temps. Ce graphique suggérait à Pézard une loi parabolique de forme :

$$L = l + 1/2\, c\, (\theta - t)^2$$

avec :

L : longueur de la crête au temps t après castration ;
l : longueur de la crête à la fin du phénomène de régression ;
θ : durée de la régression ;
c : constante.

Une telle loi donne la régression de l'organe considéré en fonction du temps, non en fonction de la taille du corps. Par conséquent, même si cette « courbe de régression » peut paraître proche de l'inverse d'une moderne courbe de croissance – idée que Champy attribue à Pézard mais qui ne se trouve pas dans la monographie de 1918 (6) –, elle n'est pas comparable à l'idée moderne de croissance différentielle, qui privilégie comme paramètre de référence pertinent, non le temps, mais la taille du corps.

Christian Champy

Champy est un physiologiste de formation médicale, qui a eu dans l'entre-deux-guerres un certain rayonnement, en particulier dans le cadre de la Société de biologie. Ses travaux principaux ont porté sur l'histologie, la culture de tissus, la physiologie du sexe et les hormones (7). En 1924, dans un livre intitulé *Sexualité et hormones*, il introduisit l'expression de « croissance dysharmonique » pour désigner un phénomène extrêmement général qu'il prétendit avoir établi : le phénomène de l'accroissement continu de la taille relative des organes sexuels secondaires en fonction de la taille du corps (8). Le livre de 1924 contenait une série impressionnante de

(6) Christian Champy, La Croissance dysharmonique des caractères sexuels accessoires, *Archives des sciences naturelles – Zoologie*, 12 (1929), 193-244.

(7) Id., *Exposé des titres et travaux scientifiques de M. Christian Champy 1906-1922*, (Paris : Doin, 1922), 84 p. Voir aussi : Id., *Résumé des principales recherches 1906-1952*, document ronéotypé (Muséum national d'histoire naturelle de Paris, 1952), 10 p.

(8) Id., *Sexualité et hormones* (Paris : Doin, 1924) ; Id., La croissance dysharmonique des caractères sexuels accessoires, *Archives des sciences naturelles – Zoologie*, 12 (1929), 193-244.

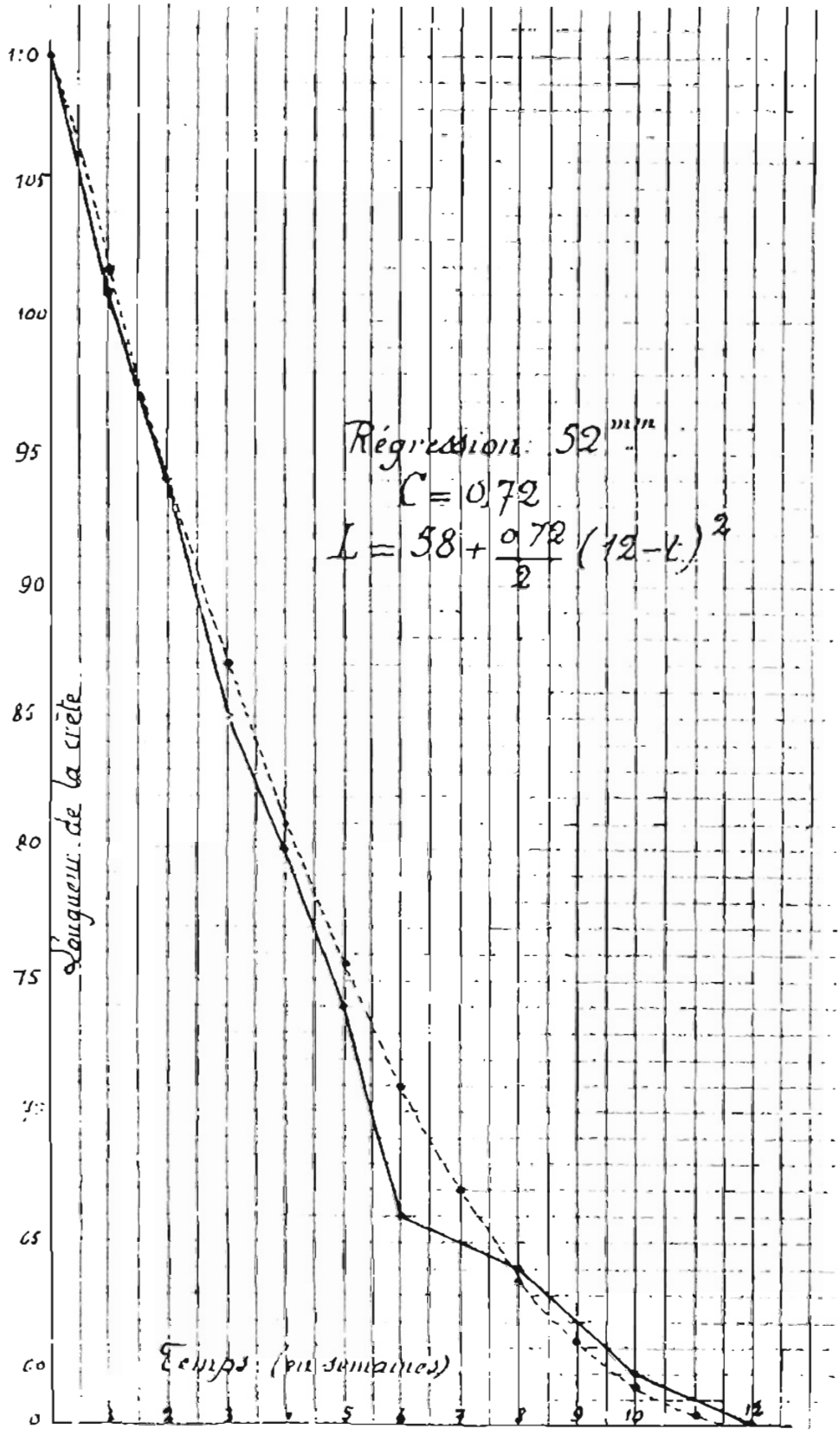

Fig. 3. — *Courbe de régression de la crête chez un castrat.* (Pézard, *op. cit.* in n. 3, 76.)

photographies illustrant ce phénomène, en particulier chez les insectes. Champy croyait que la croissance différentielle était un phénomène quasi exclusivement limité aux caractères sexuels secondaires. Il expliquait ce phénomène par l'hypothèse d'une hormone sexuelle agissant spécifiquement sur certaines parties du corps. Il pensait en fait que le mécanisme responsable de la croissance différentielle était semblable à celui qui, dans certains groupes animaux, induit les changements majeurs intervenant lors de la métamorphose. Selon lui, certaines parties du corps sont sensibles à une hormone définie (par ex. thyroïdienne), qui induit un accroissement du taux de division mitotique des cellules (9). D'après ses mesures, le coefficient mitotique (nombre de mitoses pour 1 000 noyaux) augmentait de manière linéaire avec le temps dans les tissus soumis à l'action d'une hormone de croissance. Cette accélération de la multiplication cellulaire avait elle-même pour effet global une croissance de l'organe selon une loi du carré (une loi parabolique).

Dans son livre de 1924, Champy se réfère explicitement à Pézard. Il signale la loi empirique de régression de la crête chez les animaux adultes castrés, et affirme que le processus de croissance « hétérogonique » (ou « dysharmonique ») suit une loi de même forme algébrique (10) :

$$V = at^2,$$

où V est une mesure du caractère sexuel secondaire, t la taille du corps, et a une constante. Champy expose un cas concret. La figure 4 montre la « dysharmonie de croissance » affectant les cornes chez les *Dynastes* mâles (scarabées géants).

(9) Id., *L'Action de l'extrait thyroïdien sur la multiplication cellulaire : Caractère électif de cette action*, (Paris : Doin, 1922), 58 p. – aussi publié comme article dans *Archives de morphologie générale et expérimentale*, 1 (1922).

10. Comme nous l'avons déjà indiqué, Pézard ne dit rien de tel dans sa thèse de 1918. Mais il est possible qu'il l'ait déclaré oralement, car plusieurs auteurs lui ont attribué l'idée (outre Champy, voir par ex. Julian Huxley, *Problems of relative growth* (New York : Lincoln Mac Veagh – The Dial Press, 1924), 177-178). Dès 1922, Champy écrit que son propre travail sur l'hormone thyroïdienne converge avec celui de Pézard sur les caractères sexuels secondaires : « Remarquons enfin le fait que l'accélération de vitesse imprimée par une hormone est constante et se traduirait, si l'on considérait le chemin parcouru, c'est-à-dire le volume de tissu obtenu, par une courbe parabolique. Or c'est précisément une telle courbe qu'on a obtenue en étudiant la croissance d'organes sous l'influence d'une hormone par des mesures de volume (Pézard : crête de coq). La concordance de la méthode cytologique avec la méthode macroscopique est d'autant plus remarquable ici qu'elle n'a été constatée qu'*a posteriori*. » (Champy, *op. cit.* in n. 7, 150-151.)

La date de parution du livre de Champy mérite attention. Cet ouvrage est paru en 1924, peu avant l'article fameux où Julian Huxley a proposé sa propre loi de croissance différentielle, qui n'est en réalité qu'une généralisation de la loi de Champy, puisqu'elle est de forme $y = bx^k$. En fait, l'article de Huxley de décembre 1924 cite à la fois Pézard (1918) et Champy (1924) (11). Plus tard, en 1931, Teissier fit remarquer que la loi de Champy était une bonne approximation dans le cas des insectes sur lesquels il avait travaillé. Dans le cas de *Dynastes*, la loi de puissance est en fait une loi parabolique.

Ainsi Champy est-il arrivé en 1924 tout près du concept définitif de taux de croissance différentiel constant. Même si ses réflexions ultérieures sur le sujet ont été passablement décevantes, on comprend que Huxley se soit référé souvent à ses travaux en soulignant leur apport majeur. La pleine maturité du concept de taux constant de croissance différentielle exigeait cependant que deux étapes nouvelles fussent franchies. Il fallait trouver une formule algébrique plus générale et, corrélativement, comprendre qu'elle s'appliquait à une gamme de caractères beaucoup plus étendue que les caractères sexuels secondaires. Huxley a joué le rôle principal dans la découverte de cette formule en 1924. L'extension de la loi à d'innombrables cas de croissance relative a été le fait d'un grand nombre de savants de la fin des années 1920.

JULIAN HUXLEY

Julian Huxley (1887-1975) est connu principalement pour son livre, *Evolution : The modern synthesis* (1942), et pour avoir ainsi donné son nom de baptême à la théorie contemporaine dominante de l'évolution. Cependant, son travail scientifique majeur a porté sur la croissance relative. Étudiant à Oxford, Huxley avait eu pour tuteur Geoffrey Smith, l'un des rares biologistes à avoir travaillé sur la croissance relative avant la Première Guerre mondiale. Rien d'étonnant à ce que les premiers travaux importants du jeune

(11) Julian Huxley, Constant differential growth-ratios and their significance, *Nature*, 114 (1924), 895-896 ; Pézard, *op. cit.* in n. 3 et Champy (1924), *op. cit.* in n. 8.

Julian aient porté sur l'embryologie expérimentale, avec un intérêt particulier pour les hormones et la différenciation sexuelle (12). Cette culture biologique particulière, ainsi que son admiration précoce pour l'ouvrage de D'Arcy Thompson sur la croissance et la forme (13), expliquent l'intérêt qu'il a vite manifesté pour les publications de Pézard et de Champy sur la croissance relative des organes sexuels secondaires.

Le premier article de Huxley sur la croissance relative est paru en 1924 dans *American Naturalist*, sous le titre « Sur la variation de la largeur de l'abdomen chez des crabes juvéniles, considérée dans son rapport au taux de croissance relatif » (14). Cet article est antérieur à un autre article, paru la même année dans *Nature*, et connu comme le premier dans lequel ait été donnée l'équation canonique de la croissance différentielle. Dans ce premier article de 1924, Huxley essaie de trancher une question soulevée un an plus tôt par Thomas Hunt Morgan sur la variation de la largeur de l'abdomen chez certains spécimens femelles du crabe enragé (*Uca pugnax* ; en anglais *fiddler crab*) (15). Intrigué par la largeur exceptionnelle de l'abdomen de certains individus, Morgan se demandait si ce caractère résultait d'une constitution génétique particulière ou d'une loi de croissance commune s'appliquant à tous les crabes. Huxley aborde le problème sous l'angle spécifique de la loi de croissance, et utilise pour la première fois la terminologie, proposée par Pézard, de croissance « isogonique » et « hétérogonique ». L'article expose une méthode graphique simple pour détecter la croissance hétérogonique : « La meilleure méthode pour détecter et analyser le taux de croissance hétérogonique consiste à porter sur un graphique la taille en pourcentage de la partie en question en fonction de la taille absolue d'une dimension représentant le corps entier (16). »

(12) John Randal Baker, *Julian Huxley : Homme de science et citoyen du monde 1887-1975* (Paris : UNESCO, 1978), 184 p.

(13) D'Arcy Wentworth Thompson, *On growth and form* (Cambridge Univ. Press, 1917), 793 p.

(14) Julian Huxley, The variation in the width of the abdomen in immature fiddler crabs considered in relation to its relative growth-rate, *The American Naturalist*, 58 (1924), 468-475.

(15) Thomas Hunt Morgan, Further evidence on variation in the width of abdomen in immature fiddler-crabs, *The American Naturalist*, 57 (1923), 274.

(16) « *The best method of detecting and analyzing heterogonic growth-rate is by plotting the percentage size of the part in question against the absolute size of some dimension of the whole body.* » (Huxley, *op. cit.* in n. 14, 475.)

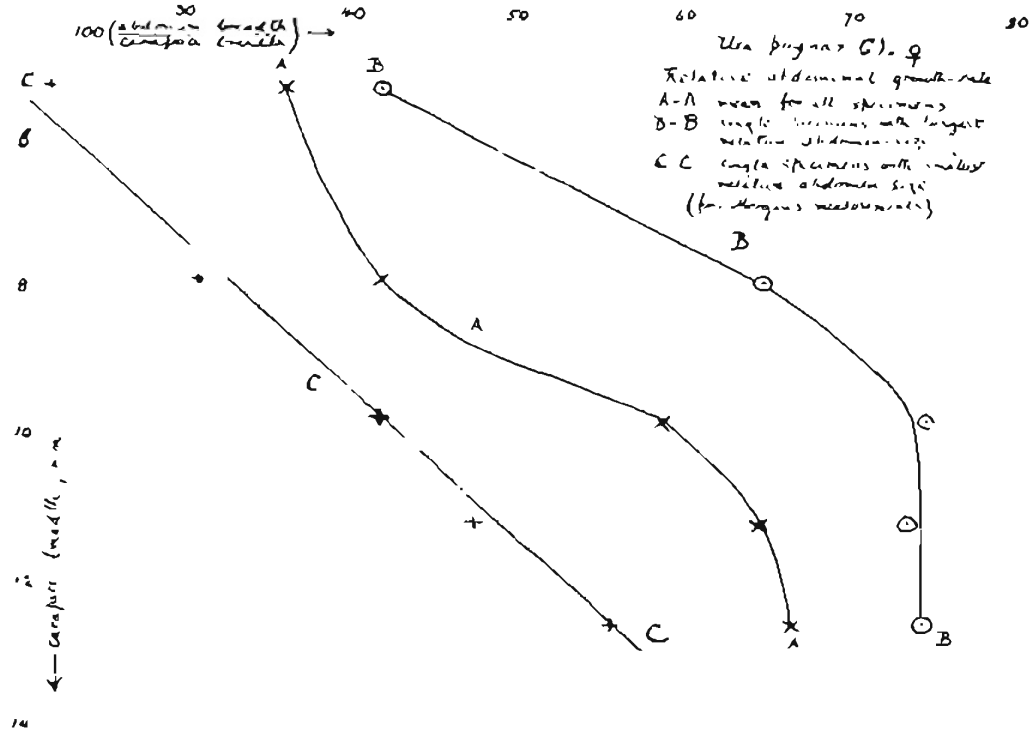

Fig. 4. — *Diagramme représentant le rapport largeur de l'abdomen / largeur de la carapace en fonction de la largeur de la carapace, dans plusieurs séries de spécimens (A, B, C) du crustacé* Uca pugnax.

Appliquée aux données de Morgan, cette procédure consiste à représenter le rapport largeur de l'abdomen/largeur de la carapace *(Abd/Car)* en fonction de la variation de la largeur de la carapace *(Car)*. Si le rapport *Abd/Car* ne varie pas quand *Car* varie, le caractère est isogonique. S'il varie, cela signifie que le taux de croissance de l'abdomen varie : le caractère est hétérogonique. À l'aide d'un graphique tracé à la main (fig. 4), Huxley montre que ce critère permet de distinguer deux classes de crabes dans l'ensemble étudié par Morgan. Les courbes situées à gauche et à droite représentent la croissance relative de l'abdomen dans ces deux classes de crabes. La courbe de gauche montre une croissance typiquement hétérogonique : *Abd/Car* varie de manière continue. La courbe de droite révèle une classe de crabes chez lesquels la croissance est d'abord hétérogonique, puis isogonique. La courbe du milieu

résulte d'une moyenne établie sur l'ensemble des spécimens, et n'a pas de signification propre du point de vue de la croissance des individus.

Toutefois, l'article paru dans *The American Naturalist* ne disait rien sur la loi de croissance hétérogonique. C'est là l'objet du second article de 1924, publié quelques mois plus tard dans *Nature* (17). Il s'agit d'une courte note, à peine plus d'une page, mais certainement l'article scientifique le plus célèbre de Huxley. Celui-ci y établit la loi de croissance des pinces d'*Uca pugnax* (le même crabe que celui étudié dans l'article précédent). Chez les femelles, la taille relative des pinces (par rapport à celle du corps) demeure la même tout au long de la vie. Chez les mâles, la taille relative des pinces change. Huxley observe que si la variation de la taille de l'organe en fonction de la taille du corps est représentée en coordonnées logarithmiques, on obtient une ligne droite ($\log y = k \log x + \log b$). Cela suggère une loi de croissance de forme :

$$y = bx^k,$$

avec

y : taille de l'organe montrant une croissance différentielle ;
x : taille du corps ;
k : taux constant de croissance différentielle ;
b : constante (index d'origine).

Huxley souligne l'aspect théorique important de cette loi. Ce qui est constant (k), ce n'est pas un rapport entre deux tailles, mais un rapport entre deux taux de croissance. De là la notion de « taux constant de croissance différentielle » *(constant differential growth-ratio)*, introduite dans cet article, et essentielle à ce qu'on appellera plus tard l'allométrie. Comme Huxley aimait à le dire, bien que la forme ne soit pas constante, le changement de forme peut être rendu par une loi constante. Le biologiste précisait par ailleurs que si la constance du taux différentiel de croissance n'était pas établie, il valait mieux continuer à utiliser l'expression plus générale de croissance *hétérogonique*. Huxley fait aussi une allusion implicite à Champy, d'ailleurs mentionnée dans la courte bibliographie de l'article : « Ceci serait biologiquement expliqué si le taux de divi-

(17) Huxley, *op. cit.* in n. 11.

sion cellulaire était plus grand dans la grande pince que dans le reste du corps. »

Puisqu'elle peut aussi bien être représentée comme un rapport entre des logarithmes, la loi de Huxley fournit une méthode simple de détection de la croissance relative. Une croissance isogonique sera reconnue par une droite de pente 0,5 (car, mathématiquement parlant, la croissance isogonique est un cas particulier de la loi exponentielle). Pour toute autre pente, la croissance est hétérogonique. S'il y a une rupture dans la pente, cela signifie que le taux de croissance différentielle change. Il y a là un outil intéressant pour l'étude des périodes critiques du développement.

Huxley pensait avoir découvert une loi biologique empirique majeure. Comme il le reconnaissait, la base physique de cette loi était mystérieuse. Cette loi n'était pas prédictive, comme le sont les lois de Mendel, mais son application à beaucoup de caractères dans de nombreux groupes animaux et végétaux en faisait une généralisation biologique de premier plan. De fait, la formule de Huxley fut vite vérifiée sur de très nombreux cas. Une véritable industrie de la croissance différentielle se mit à fleurir à la fin des années 1920. Elle consistait en général à présenter la croissance relative d'un caractère en coordonnées logarithmiques. En 1932, s'appuyant sur cette littérature qu'il avait en partie suscitée, Huxley publia un livre de synthèse sur la croissance relative *(Problems of relative growth)*, qui eut un retentissement considérable et qui est encore communément cité dans les travaux contemporains sur l'allométrie comme origine de cette notion. Nous nous tournerons maintenant vers Teissier, dont la démarche révèle d'autres aspects de l'histoire des conceptions de la croissance relative, et qui a joué un rôle dans l'adoption du terme moderne d'*allométrie*.

Georges Teissier

Teissier (1900-1972) était de quinze ans plus jeune que Huxley. Entré à l'École normale supérieure en 1919, avec une bonne formation initiale en mathématiques et en physique (comme tous les normaliens recrutés dans la filière scientifique à cette époque), il s'est tourné vers la biologie, développant dès le début des travaux dans

deux champs : systématique des cnidaires et biométrie. Ce n'est qu'après sa thèse de sciences (1931), qui portait précisément sur la biométrie de la croissance, qu'il a commencé à développer, en collaboration avec Philippe L'Héritier, un troisième axe de recherches, la génétique expérimentale des populations.

En 1924, année où Huxley découvre sa loi d'hétérogonie, Teissier n'a que 24 ans, et n'a encore effectué ni publié aucun travail de nature biométrique. Dans sa thèse de 1931, intitulée « Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des insectes », et entièrement consacrée à des questions de nature biométrique, Teissier déclare qu'il est parvenu de manière indépendante à la loi exponentielle de la croissance relative. Cela ne semble pas très plausible à première vue. Néanmoins, même si la confidence autobiographique de Teissier n'était pas totalement fiable, l'itinéraire de recherche qui a été le sien, et en particulier le rôle qu'y a joué la reconstruction rétrospective d'un épisode d'histoire des sciences, a un intérêt intrinsèque, et rend secondaire la question de l'indépendance de la découverte.

La première note de Teissier sur la croissance relative, qui fut aussi sa première contribution à la biométrie, date de 1926 (18). Cet article, intitulé « Sur la biométrie de l'œil composé des insectes », porte sur le rapport entre la taille des ommatidies (c'est-à-dire les unités anatomiques élémentaires de l'œil composé des insectes) et la taille globale du corps chez divers insectes (19). L'article montre que dans une même espèce, et parfois dans un même genre, « la surface de chacune des facettes s et le nombre total de celles-ci n croissent comme la longueur de l'insecte (20) ». Une formule algébrique est fournie, qui relie linéairement la surface et le nombre des ommatidies à la taille des insectes. Mais Teissier raisonne sur la valeur absolue de la taille des ommatidies. Dans sa thèse (21), revenant sur les mêmes données, il insistera sur la nécessité de comparer, non la valeur absolue de la taille des ommatidies, mais leur valeur relative par rapport à la taille du corps. Ceci montre qu'en 1926 il ne connaît pas la méthode de Huxley (non cité dans

(18) Georges Teissier, Sur la biométrie de l'œil composé des insectes, *Bulletin de la Société zoologique de France*, 51 (1926), 501-505.

(19) *Blatta orientalis*, *Notonecta glauca*, *Lucanus cervus*, *Tenebrio molitor*.

(20) Teissier, *op. cit.* in n. 18, 504.

(21) Georges Teissier, Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des insectes, *Travaux de la station zoologique de Roscoff*, fasc. 9 (1931), 95-101, 108-117.

la bibliographie). Toutefois, la fin de l'article comporte deux déclarations programmatiques qui méritent d'être relevées. D'une part « il conviendra de rapprocher ce phénomène de ceux qu'a observé *(sic)* Lapicque chez les Vertébrés et qu'il a traduit *(sic)* par des relations entre le diamètre de l'œil et le poids du corps ou entre le nombre des fibres nerveuses sensitives et le poids du corps (22) ». D'autre part, « il faudra [...] rapprocher ces faits des *dysharmonies* connues depuis longtemps et bien étudiées par Champy que l'on observe si fréquemment chez les Insectes (23) ». Ces deux suggestions indiquent dans quel contexte intellectuel Teissier s'est lancé dans l'étude de la croissance relative. D'une part Lapicque, cité pour une étude de 1923 (24) sur un matériau anatomiquement proche de celui étudié par Teissier, mais sans mention explicite de la notion de croissance hétérogonique. D'autre part Champy, mentionné pour ses travaux sur la dysharmonie de croissance ; Teissier cite dans sa bibliographie le livre *Sexualité et hormones,* de 1924.

En 1928-1929, Teissier publie plusieurs textes sur la croissance relative, qu'il désigne systématiquement par l'expression de Champy, la « dysharmonie de croissance ». Ces textes permettent de dégager un scénario plausible de la « découverte » indépendante par Teissier d'une loi analogue à celle de Huxley, et de la tactique utilisée par lui pour neutraliser l'antériorité de Huxley. Le premier texte paraît en juin 1928 dans les *Comptes rendus de la Société de biologie.* Il porte sur les dysharmonies de croissance chez les Insectes. Dès le premier paragraphe, Teissier introduit une loi de puissance dont la forme est exactement la même que celle de la loi de Huxley, aux symboles près :

> « Les dysharmonies portant sur divers organes que j'ai observées dans un certain nombre d'espèces, se sont toutes trouvées obéir à des lois de la forme : (I) $y = Kx^{\alpha}$, y étant la longueur (ou la masse) de l'organe dysharmonique et x étant la longueur (ou la masse) d'un organe croissant proportionnellement au corps tout entier. On sait d'ailleurs que de telles lois se vérifient dans des cas très divers (25). »

(22) Teissier, *op. cit.* in n. 18, 505.

(23) *Ibid.*, (italiques de l'auteur).

(24) Louis Lapicque et A. Giroud, En fonction de la taille de l'animal, le nombre des neurones sensitifs varie moins vite que celui des neurones moteurs, *Comptes rendus des séances de la Société de biologie,* 89 (1923), 539-540.

(25) Georges Teissier, Sur les dysharmonies de croissance chez les Insectes, *Comptes rendus des séances de la Société de biologie,* 99 (1928), 297.

Dans cette citation, on remarque que Teissier ne dit pas avoir découvert la formule, mais seulement « observé » qu'elle se vérifie dans tous les cas de dysharmonie de croissance qu'il a étudiés chez les Insectes. La suite de l'article donne une liste d'exemples (croissance relative de la tête, des ommatidies, des ganglions nerveux). À l'occasion de l'un des exemples, Teissier évoque Huxley, référence discrète mais intéressante, car c'est la première du genre :

« Chez *Lucanus cervus L.* mâle, qui est un exemple classique, j'ai vérifié sur un lot d'une quarantaine d'individus, dont les poids varient de 0,8 à 3,5 g *(sic)* environ, les résultats de Champy et ceux de Huxley relatifs aux mandibules. La formule (I) s'applique bien avec $\alpha = 2$, les variables étant le poids sec des mandibules d'une part et le poids des élytres d'autre part (26). »

Huxley est en quelque sorte ici noyé dans la littérature « classique » où se trouve utilisée la loi $y = Kx^{\alpha}$. Teissier évite de lui en attribuer la paternité, mais ce texte montre qu'en 1928 il a pleinement connaissance, et de Huxley, et de la formule proposée par celui-ci en 1924. Le dernier paragraphe du texte, consacré à l'exemple particulier du système nerveux, est aussi instructif :

« Cette dysharmonie du système nerveux... semble par conséquent générale. On remarquera la valeur du coefficient α qui est assez proche de celle qu'ont mise en évidence Dubois, puis Lapicque, dans la comparaison des encéphales de Mammifères d'espèces différentes (27). »

Cette déclaration laisse présager la voie de reconstruction rétrospective dans laquelle va bientôt s'engager Teissier, à savoir attribuer à Dubois et Lapicque l'authentique paternité de la loi de dysharmonie. Lapicque était déjà mentionné en 1926 pour un article de 1923. La nouvelle référence à Dubois et Lapicque nous renvoie à des travaux connus de la fin du XIXe siècle (cf. *infra*), dont Teissier ne donne pas les dates dans sa note.

Dans toutes les notes qui suivent, la référence à la loi de puissance devient systématique. Elle est d'abord appliquée à la croissance relative d'un autre caractère des Insectes, le poids du squelette chitineux (28). Puis elle est vérifiée sur divers caractères d'un

(26) *Ibid.*

(27) *Ibid.*, 298.

(28) Georges Teissier, Sur la croissance pondérale du squelette chitineux chez les Insectes, *Comptes rendus des séances de la Société de biologie*, 99 (1928), 299-300.

autre groupe d'Arthropodes, les Crustacés (29). À cette occasion, Teissier renouvelle ses allusions aux études de Dubois et Lapicque sur la taille relative des encéphales de Mammifères :

« Signalons enfin, sans y insister, la presque identité de notre coefficient a relatif aux Brachyures et du coefficient analogue mis en évidence dans la comparaison des encéphales de Mammifères adultes d'espèces différentes, mais voisines (Dubois, Lapicque) ; il ne faut sans doute pas voir autre chose dans cette identité qu'une coïncidence, le coefficient caractéristique de la croissance de l'encéphale des Batraciens étant, en effet, nettement plus petit (30). »

Le schéma du précurseur n'est pas encore totalement en place, mais on le voit pointer. Notons la prudence de Teissier : il est bien conscient que les travaux de Dubois et Lapicque enveloppent des comparaisons interspécifiques. Celles-ci ne sont pas de même ordre que les comparaisons intraspécifiques, ou les observations portant sur la croissance d'un unique individu ; or le concept classique de croissance relative n'a en toute rigueur de signification que pour ces deux genres de données. Notons par ailleurs que l'article de 1928 ne comporte aucune référence à Huxley, dont les Crustacés étaient pourtant le matériel de prédilection.

Enfin, en avril 1929 paraît une note sur les « Dysharmonies biochimiques dans la croissance larvaire de *Tenebrio molitor L.* ». Teissier y étend le champ des lois de forme $y = Kx^a$:

« Dans de précédentes communications, j'ai montré combien la loi de dysharmonie $y = Kx^a$ traduisait commodément la relation existant entre la croissance de certains organes y et celle du corps entier x. Mes nouvelles recherches me permettent maintenant d'étendre cette loi à la croissance d'un certain nombre de constituants importants, ce qui nous autorisera dorénavant à parler des dysharmonies chimiques au même titre que des dysharmonies morphologiques (31). »

Ce texte ne comporte aucune référence bibliographique. Il témoigne de l'investissement, talentueux au demeurant, de Teissier dans ce que nous avons appelé plus haut l'industrie de la croissance différentielle développée dans la fin des années 1920 dans le sillage de Huxley.

Dans sa thèse de 1931, Teissier a éprouvé le besoin de consacrer

(29) Georges Teissier, Sur quelques dysharmonies de croissance des Crustacés brachyures, *Comptes rendus des séances de la Société de biologie*, 149 (1928), 1934-1935.

(30) *Ibid.*

(31) Georges Teissier, Dysharmonies biochimiques dans la croissance larvaire de *Tenebrio molitor* L., *Comptes rendus des séances de la Société de biologie*, 100 (1929), 1171-1173.

un paragraphe entier à l'histoire des travaux sur la croissance relative (32). La discussion est passablement embrouillée d'un point de vue chronologique, car Teissier récuse précisément le point de vue chronologique, et souligne la multiplicité des problèmes et des méthodes qui ont conduit aux formules de type « $y = Kx^a$ ». Une lecture attentive montre pourtant que Huxley est bien, selon Teissier, le premier à avoir appliqué une formule de ce type à la croissance « hétérogonique » d'un organe particulier (la pince du crabe *Uca pugnax*) (33), et à l'avoir ensuite étendue « à des cas très divers (34) ». Notons au passage que Teissier évite soigneusement d'utiliser les symboles de constantes propres à Huxley ($y = bx^k$), mais ce point n'a pas grande importance.

La priorité franche de Huxley, ou de tout autre auteur, est cependant contestée au nom de l'argument historique suivant :

« La formule de dysharmonie $y = Kx^a$, qui, nous venons de le voir, s'emploie de plus en plus dans l'étude de la croissance, a été proposée, il y a longtemps déjà, comme solution d'un problème qui, depuis Cuvier, avait préoccupé plusieurs anatomistes. En 1897, Dubois, cherchant la relation existant entre le poids de l'encéphale d'un Mammifère et celui de son corps, compara des espèces voisines du point de vue systématique et de forme analogue, mais de taille différente. Il put montrer que, dans ces conditions, le poids de l'encéphale était proportionnel à la puissance 0,56 du poids du corps, la constante de proportionnalité dépendant du corps étudié. Les chiffres qui justifiaient son affirmation, assez probants du reste, étaient malheureusement peu nombreux. En 1898, Lapicque reprit à son tour la question et, ayant rassemblé de très nombreuses données numériques, établit de façon définitive le bien-fondé des conceptions de Dubois. Il montra en outre que dans une espèce où l'étude peut présenter des tailles très différentes, le poids de l'encéphale croît seulement comme la puissance 0,28 du poids du corps (35). »

Nous avons vérifié les sources de Teissier. Depuis 1897, date d'une communication du médecin hollandais Eugène Dubois dans le bulletin de la Société anthropologique de Paris, il a existé une tradition continue d'étude du rapport entre poids de l'encéphale et poids du corps chez les Mammifères, fondée sur l'utilisation de coordonnées logarithmiques. La figure 5 reproduit un graphique de Lapicque publié en 1910, caractéristique d'une littérature bien

(32) Georges Teissier, Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des insectes, *Travaux de la station zoologique de Roscoff*, fasc. 9 (1931), 88-93.

(33) *Ibid.*, 91.

(34) *Ibid.*, 92.

(35) *Ibid.*

	Poids du corps.	Poids de l'encéph.	Diamètre oculaire.
A. Souris, *Mus musculus* L.	14,7	0,39	2,5
B. Mulot, *Mus sylvaticus* L.	21,6	0,59	3,5
C. Campagnol, *Microtus agrestis* L.	30	0,43	3,0
D. Lerot, *Eliomys quercinus* L.	44	1,25	5,0
E. Gerboise, *Dipus hirtipes* Licht.	73	1,85	7,8
F. Rat noir, *Mus rattus* L.	118	1,82	6,7
G. Ecureuil, *Sciurus vulgaris* L.	287	5,81	10
H. Rat brun, *Mus norvegicus* Erxl.	370	2,30	5,5
I. Cobaye, *Cavia porcellus* L.	675	4,54	10
J. Lapin, *Oryctolagus cuniculus* (*ferus*)	1440	10,4	17,5
K. Marmotte, *Arctomys marmotta* L.	3000	12	16
L. Mara, *Dolichotis patagonica* Shaw.	6760	31,8	27

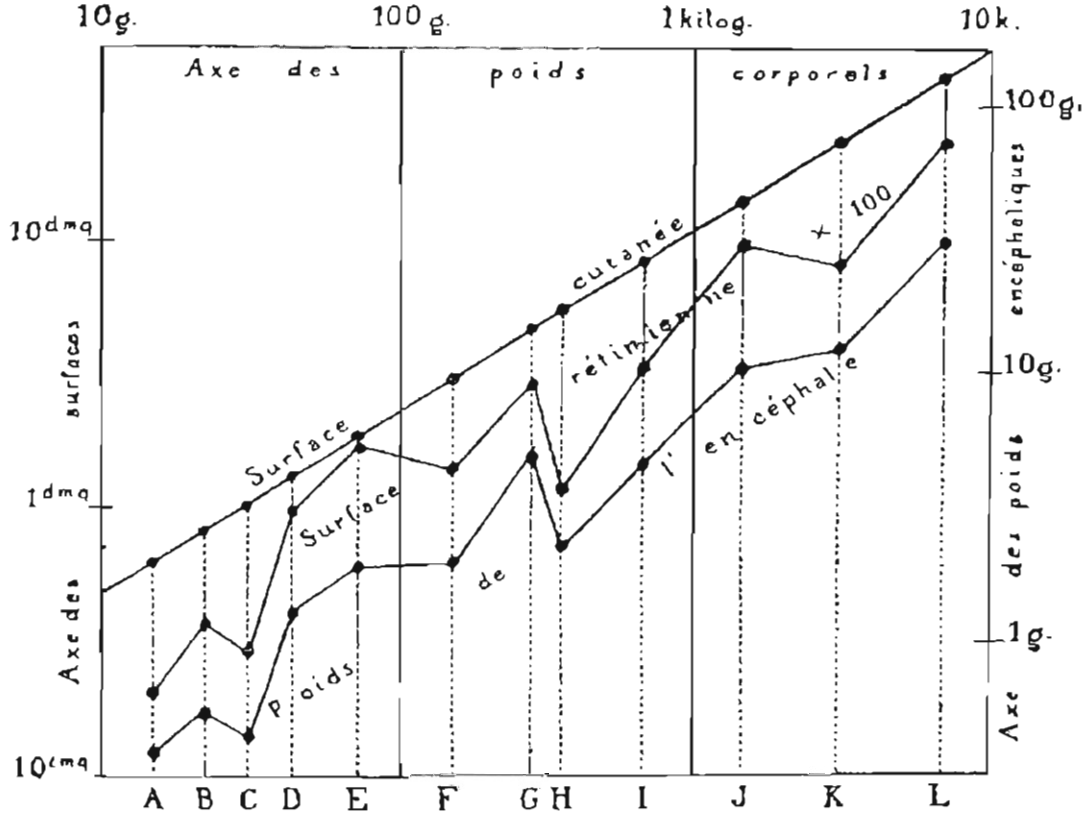

Fig. 5. — *Représentation en coordonnées logarithmiques de la variation de divers paramètres en fonction du poids corporel dans diverses espèces de Mammifères.*
(Lapicque (1910), *op. cit.* in n. 36, 1395.)

connue des lecteurs francophones du début du XXe siècle (36). Cette littérature ne portait pas à proprement parler sur le problème de la croissance. Mais elle s'en est approchée, lorsque Lapicque a appliqué l'usage des coordonnées logarithmiques à l'étude comparative du poids relatif de l'encéphale chez des individus de même espèce (37). Huxley connaissait-il Dubois et Lapicque lorsqu'il a proposé sa formule de croissance différentielle en 1924 ? Nous n'avons pas d'information sur ce sujet. Toutefois, le livre de 1932, *Problems of relative growth*, donne dans sa bibliographie trois titres de Dubois et deux de Lapicque. C'est au moins l'indice que la ligne d'influence pointée par Teissier n'est pas absurde. Ce n'est pas pour autant dire que le concept de croissance différentielle était là dès la fin du XIXe siècle. C'est plutôt reconnaître, comme nous l'avons indiqué au début de cette étude, que l'histoire de ce concept est complexe, et qu'il est assez vain de vouloir lui assigner une date de naissance dépourvue d'ambiguïté.

La note commune de Huxley et Teissier sur l'allométrie (1936)

En 1935, Huxley et Teissier décidèrent de s'accorder sur une terminologie commune de la croissance relative. Durant quelques mois, ils échangèrent une correspondance, que nous avons pu consulter grâce à l'obligeance de Michel Veuille, directeur d'un laboratoire parisien de génétique des populations qui a recueilli une partie des archives de Teissier (38). Les deux biologistes y discutent de la désignation, du vocabulaire et de la notation symbolique de la loi de croissance relative. Il en résulta une note cosignée, publiée simulta-

(36) Eugène Dubois, Sur le rapport du poids de l'encéphale avec la grandeur du corps chez les Mammifères, *Bulletin de la Société d'anthropologie de Paris*, 8 [4e sér.] (1897), 337 ; Louis Lapicque, Sur la relation du poids de l'encéphale au poids du corps, *Comptes rendus des séances de la Société de biologie*, 10e sér., 5 (1898), 62-63 ; Id., Relation du poids encéphalique à la grandeur rétinienne dans quelques ordres de Mammifères, *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences*, 151 (1910), 1393-1396.

(37) Id., Le poids encéphalique en fonction du poids corporel chez les individus d'une même espèce, *Bulletin de la Société d'anthropologie de Paris*, 8 [5e sér.] (1908), 313-345.

(38) Cette correspondance concerne la période 1935-1936. Elle est déposée au Laboratoire de génétique des populations (EPHE-CNRS), Université Paris-6 Pierre-et-Marie-Curie, 7, quai Saint-Bernard, 75252 Paris.

nément en 1936 en anglais, dans la revue *Nature*, et en français dans les *Comptes rendus des séances de la Société de biologie* (39).

Les deux auteurs décidèrent d'abandonner les deux termes les plus communément utilisés pour la désignation du phénomène. « Allométrie » vint ainsi remplacer « croissance hétérogonique » (Pézard, Huxley), et « dysharmonie de croissance » (Champy, Teissier). « Isométrie » remplaça « isogonie » et « harmonie ». L'on s'accorda aussi sur une notation symbolique standardisée. Ce fut celle de Huxley : $y = bx^a$.

La comparaison des versions anglaise et française du texte ne révèle pas de différences fondamentales entre les rédactions respectives de Huxley et de Teissier. Il y a cependant une différence méthodologiquement significative. Elle concerne la constante b. Pour Huxley, cette constante n'avait aucune signification biologique ; b était pour lui la valeur de x quand $y = 1$. Cette constante était donc arbitraire, et ne dépendait que de l'unité de mesure choisie. Teissier était en désaccord avec lui sur ce point. Pour lui, la constante b avait une signification biologique, qui apparaissait si l'on prêtait attention à l'aspect statistique des données. La version française du texte cosignée contient la phrase suivante, absente de la version anglaise : « Du point de vue statistique, il [le paramètre b] représente la valeur moyenne, pour tous les individus étudiés, du rapport de y à x ou « rapport caractéristique » (40). » Cette addition de Teissier se remarque d'autant plus que, pour le reste, les deux textes sont des traductions fidèles l'une de l'autre.

La correspondance entre les deux hommes montre que cette petite différence a quelque chose à voir avec la distinction que fait Teissier entre l' « allométrie de croissance » et l' « allométrie de taille ». La première s'applique à la croissance individuelle (changements de proportions au cours du développement) ; la seconde à des différences entre adultes de taille différente, au sein de la même espèce, ou dans des espèces voisines (différences dans les proportions d'adultes de taille différente). Teissier insista pour mentionner cette distinction, qui correspond à un aspect important de son œuvre de biométricien, et souhaitait aussi que l'on adopte une notation dif-

(39) Julian S. Huxley and Georges Teissier, Terminology of relative growth, *Nature* 137 (1936), 780-781 ; Id., Terminologie et notation dans la description de la croissance relative, *Comptes rendus des séances de la Société de biologie*, 121 (1936), 934-937.

(40) Teissier s'est expliqué en détail sur ce point dans : Les procédés d'étude de la croissance relative, *Bulletin de la Société zoologique de France*, 60 (1935), 295-307, spéc. 300-301.

férente pour les deux phénomènes. Huxley accepta de mentionner la distinction (41), mais il refusa d'introduire des symboles distincts.

Le problème n'était en fait pas nouveau. Dès 1898, lorsque Lapicque avait souligné l'intérêt d'utiliser des coordonnées logarithmiques pour décrire la relation entre taille du cerveau et taille du corps chez les Mammifères, il avait aussi mentionné un fait intéressant : pour un ensemble donné d'espèces, le taux de croissance différentiel n'est pas le même si on le calcule pour des individus à l'intérieur d'une espèce donnée ou pour des individus appartenant à des espèces différentes. Cette distinction a pris une importance considérable dans la théorie paléontologique contemporaine, en particulier à la faveur des travaux de Stephen Jay Gould. Nous ne traiterons pas ce point ici (42), car il déborde le problème et la période historique auxquels nous avons voulu limiter cette étude. Nous ne le mentionnons que parce qu'il confirme que l'histoire de l'allométrie ne se laisse pas écrire de manière linéaire. La différence entre allométrie de croissance et allométrie de taille, essentielle pour Teissier, secondaire pour Huxley, a son origine dans une littérature qui est précisément celle à laquelle Teissier s'est spontanément référé lorsque, étudiant, il a abordé le problème de la croissance relative.

Conclusion

Au début de cette étude, nous avons dit que, s'agissant de la découverte de l'allométrie, la querelle de priorité était vaine. Nous comprenons maintenant pourquoi. Champy a soutenu avoir découvert la loi de croissance dysharmonique. Mais la formule qu'il proposait (une loi parabolique) n'en était qu'un cas particulier. C'est

(41) Dans le texte cosigné, la distinction est signalée dans le paragraphe consacré à l'introduction du mot « allométrie » : « Un avantage du mot allométrie est qu'il s'applique aussi légitimement aux changements de proportions au cours du développement (« dysharmonies de croissance »), qu'aux différences dans les proportions d'adultes de taille différente, telles que celles que l'on observe chez les Insectes holométaboles (« dysharmonies de taille »). » La version anglaise correspond mot à mot à la version française. (Huxley, Teissier, *op. cit.* in n. 39.) Dans ses travaux ultérieurs, Teissier parlera d' « allométrie de croissance » et d' « allométrie de taille », plutôt que de « dysharmonies ».

(42) Pour un exposé sommaire de ce débat contemporain, voir Rudolf A. Raff et Thomas C. Kaufman, *Embryos, genes, and evolution*, 2e éd. (Bloomington and Indianapolis : Indian Univ. Press, 1991). Pour un exposé historique, voir Jean Gayon, History of allometry, à paraître dans *The American Zoologist*, 2000.

Huxley qui a élaboré le concept de « taux constant de croissance différentielle », qui implique que la croissance relative soit décrite par une loi de puissance. C'est aussi lui qui a d'emblée compris que cette loi empirique était d'une très grande généralité, quoiqu'il n'y ait pas de nécessité à ce qu'elle couvre tous les phénomènes de croissance relative. Toutefois, Teissier a justement rappelé que la formule de Huxley, qui va de pair en pratique avec l'usage de coordonnées logarithmiques, repose sur une méthode utilisée près de trente ans avant par Dubois et Lapicque, dans leurs travaux comparatifs sur la taille relative du cerveau et de divers paramètres relatifs au système nerveux chez les Mammifères. Ces travaux reposant la plupart du temps sur des comparaisons interspécifiques, ils ne portaient pas à proprement parler sur un phénomène de croissance individuelle. Dans certains cas, cependant, Lapicque a appliqué la méthode à des faits de variation intraspécifique, et l'on est alors très proche, d'un point de vue méthodique, du travail réalisé par Huxley sur *Uca pugnax* en 1924. Enfin, nous avons aussi mentionné le rôle stimulateur important joué par les travaux de Pézard sur la croissance des organes sexuels secondaires. Les graphiques de Pézard montraient de manière particulièrement efficace que le paramètre de référence pertinent dans la croissance relative n'est pas le temps, mais le rapport de taille entre un organe et le corps entier (ou quelque autre organe). Enfin, l'épisode de concurrence entre Huxley et Teissier ajoute à la complexité de l'histoire. Car dans le moment même où les deux auteurs adoptaient sous le nom d'*allométrie* une terminologie et une notation symbolique communes, ils reconnaissaient l'ambiguïté des phénomènes désignés par ce nom (allométrie de croissance et allométrie de taille), et par là même la pluralité des lignes de recherche qui ont mené au concept. Dans la biologie évolutive contemporaine, cette ambiguïté a pris une importance considérable, et invite, pour autant que le regard rétrospectif ait droit de cité en histoire des sciences, à relativiser davantage encore un récit linéaire de la découverte de l'allométrie.

Remerciements

Nous remercions Michel Veuille pour nous avoir fait connaître la correspondance entre Huxley et Teissier. Nous remercions aussi Christian Bange et Richard Burian pour leurs observations fécondes sur une version préliminaire de ce texte.