

Sommaire de la section

Modèles allométriques utilisés et méthodes statistiques

LES MODELES ALLOMETRIQUES	2
MODELE ALLOMETRIQUE SIMPLE	2
MODELES ALLOMETRIQUES POLYPHASIQUES	3
MODELES ALLOMETRIQUES COMPLEXES	3
METHODES STATISTIQUES	4
PREMIERE PHASE	4
<i>Etude préliminaire : données groupées</i>	4
SECONDE PHASE	5
<i>Données non groupées : les trajectoires</i>	5
TROISIEME PHASE	6
<i>Test F de comparaison des courbes</i>	6

Modèles allométriques utilisés et méthodes statistiques

Les modèles allométriques

A l'origine, l'allométrie était définie comme l'étude des changements de forme en fonction des changements de taille et faisait intervenir des variables morphométriques. Aujourd'hui, dans un sens plus large, l'allométrie intègre des caractères non morphométriques susceptibles de varier en fonction de la taille. Ces derniers peuvent appartenir à différents secteurs biologiques (anatomie, physiologie, comportement etc...). Le terme allométrie englobe trois types de relations qui se distinguent par leur niveau de variabilité (Cock 1966 ; Gould 1966 ; Klingenberg et Zimmermann 1992) :

- L'**allométrie statique**, liée aux *variations individuelles*, concerne des individus d'une même population appartenant à un groupe d'âge donné.

- L'**allométrie ontogénétique**, liée aux *variations dues à la croissance*, concerne des individus d'une même population appartenant à tous les groupes d'âge.

- L'**allométrie interspécifique**, liée aux *variations phylogénétiques*, concerne des espèces appartenant à un même groupe systématique (famille, ordre) et non plus des individus.

Modèle allométrique simple

En herpétologie, le modèle allométrique simple est le plus couramment utilisé pour décrire les trajectoires ontogénétiques. Le modèle allométrique simple, ou fonction puissance, est généralement attribué à Huxley (1924). Cependant, dans son historique du concept d'allométrie, Gayon (2000) cite plusieurs auteurs l'ayant utilisé entre 1897 et 1924. Enfin, Gould (1971) attribue la paternité du modèle allométrique simple à Snell (1891).

Son expression mathématique est :

$$y = a \cdot x^k$$

x et y sont deux variables qui évoluent en fonction du temps t , a est une constante nommée

constante d'allométrie et k une constante nommée exposant d'allométrie. D'un point de vue mathématique, a correspond à la valeur de y quand $x = 1$ (White et Gould, 1965) ; k correspond au rapport entre les taux de croissance relatifs des variables x et y par rapport au temps t .

La formule allométrique simple présente la particularité d'être linéarisée par double transformation logarithmique (Fig. 1). On la nomme : allométrie loglinéaire simple ou ALS.

$$\ln(y) = \ln(a) + k \cdot \ln(x)$$

En dérivant chaque membre de cette expression on obtient la forme différentielle de la fonction allométrique simple par rapport au temps t :

$$\frac{dy}{y \cdot dt} = k \cdot \frac{dx}{x \cdot dt}$$

Cette forme différentielle montre que dans le cas particulier du modèle allométrique simple, k est une constante qui exprime le rapport entre les taux de croissance relatifs des variables y et x par rapport au temps t , soit :

$$k = \frac{dy}{y \cdot dt} / \frac{dx}{x \cdot dt}$$

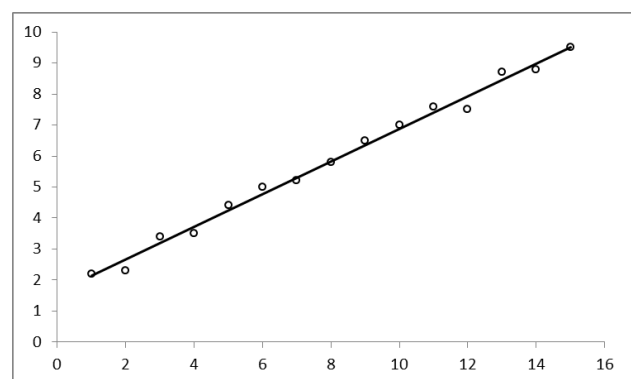


Fig. 1 : modèle allométrique simple après double transformation logarithmique (modèle loglinéaire simple). Données fictives.

La relation entre les variables x et y est dite isométrique quand x et y évoluent sans change-

ment de proportion. La constante k se nomme alors constante d'isométrie que nous symbolisons par k_i . Si k est inférieure à k_i , autrement dit : si par rapport au temps t , le taux de croissance relatif de y est inférieur à celui de x , on parle d'allométrie négative. Dans le cas contraire on parle d'allométrie positive.

De nombreuses études, en particulier chez les poissons (Strauss, 1992, 1995 ; Bervian et al, 2006) et les mammifères (Laird, 1965 ; Dawood et al, 1988 ; Jolicoeur et Pirlot, 1988 ; Cabana et al, 1990), ont montré que le modèle allométrique simple n'était pas toujours le mieux adapté pour décrire une trajectoire ontogénétique. Ils vont jusqu'à considérer que le modèle allométrique simple est plus une exception qu'une règle.

Plusieurs autres modèles peuvent se présenter.

Modèles allométriques polyphasiques

Dans certains cas, après double transformation logarithmique, la trajectoire ontogénétique présente non pas une mais plusieurs phases loglinéaires (Fig. 2). On la nomme : allométrie loglinéaire polyphasique ou ALP.

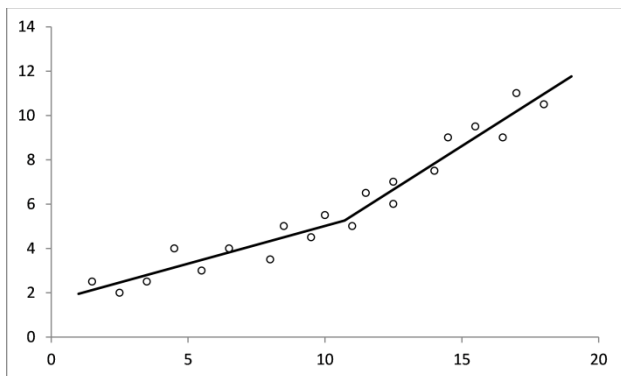


Fig. 2 : Modèle allométrique loglinéaire avec deux phases (biphase). Les phases sont séparées par un point de rupture à environ 11 sur l'axe des abscisses. Données fictives.

A chaque phase correspond une valeur particulière de a et de k . La relation allométrique entre les deux variables peut alors s'écrire soit :

- sous la forme d'une fonction continue par morceaux :

$$\ln(y) = \begin{cases} \ln(a_1) + k_1 \cdot \ln(x) & \text{si } \ln(x) < \theta_1 \\ \ln(a_2) + k_2 \cdot \ln(x) & \text{si } \theta_1 \leq \ln(x) < \theta_2 \\ \dots & \dots \\ \ln(a_n) + k_n \ln(x) & \text{si } \theta_{n-1} \leq \ln(x) \end{cases}$$

où $\theta_{n-1,n}$ représente l'abscisse du point de rupture entre la phase $n-1$ et la phase n .

- sous la forme d'une fonction continue faisant intervenir des fonctions de commutation :

$$\ln(y) = [\ln(a_1) + k_1 \cdot \ln(x)] \cdot f_{12} + [\ln(a_2) + k_1 \cdot \ln(x)] \cdot (1 - f_{12}) \cdot f_{23} + \dots + [\ln(a_{n-1}) + k_{n-1} \cdot \ln(x)] \cdot (1 - f_{(n-2)(n-1)}) \cdot f_{(n-1)n} + [\ln(a_n) + k_n \cdot \ln(x)] \cdot (1 - f_{(n-1)n})$$

$[\ln(a_n) + k_n \cdot \ln(x)]$ sont les n fonctions loglinéaires simples correspondant aux n phases composant la trajectoire ; $f_{(n-1)n}$ est une fonction de commutation reliant la phase $n-1$ à la phase n .

Modèles allométriques complexes

Si, après double transformation logarithmique, la relation entre les variables $\ln(x)$ et $\ln(y)$ n'est ni une droite, ni une succession de droites, on est alors en présence d'une allométrie complexe (Fig. 3). Dans ce cas particulier, k n'est pas une constante mais une fonction de x .

Plusieurs modèles peuvent être utilisés pour décrire ce type de trajectoire (pour plus de détails voir Strauss, 1993). Pour ma part, j'utilise le modèle employé par Bervian et al. (2006) en y apportant quelques modifications. Ce modèle est dérivé du modèle allométrique simple :

$$y = a \cdot x^k$$

dans lequel l'exposant d'allométrie k est remplacé par une fonction $k(x)$:

$$y = a \cdot x^{k(x)}$$

Après double transformation logarithmique, ce modèle devient :

$$\ln(y) = \ln(a) + k(x) \cdot \ln(x)$$

Deux étapes sont nécessaires pour déterminer le modèle complexe : la détermination de la constante $\ln(a)$ et celle de la fonction $k(x)$.

Bervian et al. (2006) utilisent la valeur de $\ln(a)$ obtenue lors de l'application du modèle allométrique loglinéaire simple. Je considère que si le modèle simple n'est pas validé, ses paramètres ne peuvent être utilisés.

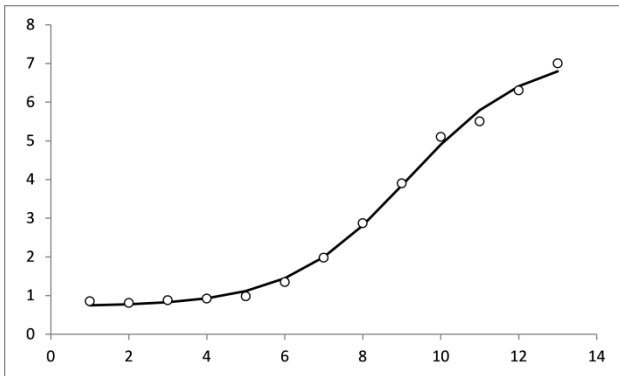


Fig. 3 : Modèle allométrique complexe (après double transformation logarithmique la trajectoire demeure curviligne). Données fictives.

Concernant $k(x)$, les auteurs utilisent une fonction polynomiale de degré 3 tout en reconnaissant que les paramètres de cette fonction sont difficilement interprétables d'un point de vue biologique (Gould, 1966). C'est donc sur ces deux points que porteront mes modifications (voir : modèles complexes).

Méthodes statistiques

Le modèle allométrique simple (MAS) étant le plus utilisé pour décrire les trajectoires ontogénétiques chez les serpents, la première étape consistera à tester sa validité.

Première phase

Etude préliminaire : données groupées

J'ai réalisé une étude préliminaire sur les données groupées en classes de taille. Elle est simple, rapide et permet de visualiser l'allure des trajectoires. Le nombre de classe est choisi en tenant compte de deux critères antagonistes : dans chaque classe les données doivent être suffisamment nombreuses afin de réduire l'erreur standard des moyennes et le nombre de classe doit être suffisamment important pour permettre d'évaluer la trajectoire ontogénétique.

Le choix étant fait, les moyennes LC (longueur corps : du museau au cloaque) et LQ (longueur queue) sont déterminées pour chaque classe puis ln-transformées. Les points représentant les couples de valeur $[\ln(LC) ; \ln(LQ)]$ sont placés sur un graphique et le modèle loglinéaire simple est appliqué aux données :

$$\ln(LQ) = \ln(a) + k \cdot \ln(LC)$$

Lorsqu'un modèle est appliqué à un nuage de points, il est important de ne pas se contenter d'une appréciation visuelle de son ajustement. Un modèle peut être ajusté aux données sans pour autant être valide. On doit poursuivre l'étude en faisant ce que tous les manuels préconisent : un examen des résidus. C'est la méthode que j'utiliserai et développerai dans la seconde partie consacrée aux données non-groupées. Concernant l'étude préliminaire, j'emploie une autre méthode qui présente bien des avantages.

Elle consiste à diviser chaque membre de la relation

$$LQ = a \cdot LC^k$$

par LC^{k_i} , k_i étant l'exposant d'isométrie. La longueur de la queue et la longueur du corps étant exprimées en unité de longueur, l'exposant d'isométrie est égal à 1. L'expression devient alors :

$$LQ/LC = a \cdot LC^{k-1}$$

Après une double transformation logarithmique on obtient une nouvelle équation loglinéaire :

$$\ln(LQ/LC) = \ln(a) + (k - 1) \cdot \ln(LC)$$

Les points représentant les couples de valeurs $[\ln(LC) ; \ln(LQ/LC)]$ sont reportés sur un graphique et ce nouveau modèle loglinéaire simple est appliqué aux données. Deux cas peuvent alors se présenter.

Soit le modèle allométrique loglinéaire simple est valide et on obtiendra :

- une fonction constante en cas d'isométrie [$k = 1$ donc $\ln(y/x) = \ln(a)$]
- une droite à pente ascendante en cas d'allométrie positive ($k > 1$)
- une droite à pente descendante en cas d'allométrie négative ($k < 1$)

Soit le modèle allométrique loglinéaire simple n'est pas valide et on obtiendra :

- une ligne brisée avec deux segments ou plus (modèle loglinéaire polyphasique)
- une fonction curviligne (modèle complexe : k est alors une fonction de x)

Cette méthode alternative de contrôle de la validité d'un modèle présente d'autres avantages :

- elle permet en cas de non-validité de définir le modèle le mieux adapté aux données (polyphasique ou complexe)
- elle fournit les paramètres initiaux qui seront utilisés lors de la détermination du meilleur modèle sur les données non groupées.

Seconde phase

Données non groupées : les trajectoires

J'ai utilisé la même méthode qu'avec les données non groupées.

Test de validité du modèle ALS - J'applique le modèle ALS aux couples de valeurs $[\ln(LC); \ln(LQ)]$ et teste sa validité par l'examen des résidus. Sur un graphique, les résidus sont reportés en ordonnée et les valeurs de la variable indépendante $\ln(LC)$ en abscisse. L'indépendance des résidus est attestée par l'absence de structure particulière, leur répartition doit être aléatoire de part et d'autre de la ligne horizontale : $y = 0$. Pour confirmation, un modèle polynomial de degrés 2 ou 3 est appliqué au nuage de points $[\ln(LC); \text{résidus}]$. Si le coefficient de corrélation R est significatif, j'en conclus que les résidus ne sont pas répartis aléatoirement et le modèle est rejeté. Sinon le modèle est accepté. En cas de rejet, les modèles allométrique loglinéaire polyphasique (ALP) et complexe (AC) sont testés.

Test de validité du modèle ALP - Les résultats obtenus lors de l'étude préliminaire permettent de définir le nombre de phases. Au cours de cette étude, seuls les modèles biphasique

$$\ln(CQ) = [\ln(a_1) + k_1 \cdot \ln(LC)] \cdot f_{12} + [\ln(a_2) + k_2 \cdot \ln(LC)] \cdot [1 - f_{12}]$$

et triphasique

$$\ln(LQ) = [\ln(a_1) + k_1 \cdot \ln(LC)] \cdot f_{12} + [\ln(a_2) + k_2 \cdot \ln(LC)] \cdot (1 - f_{12}) \cdot f_{23} + [\ln(a_3) + k_3 \cdot \ln(LC)] \cdot (1 - f_{23})$$

ont été utilisés

A l'instar de Bervian et al. (2006), j'utilise, comme fonction de commutation, la fonction logistique d'équation :

$$f_{(n-1)n}(x) = \frac{1}{1 + \exp\{\theta \cdot [\ln(LC) - \ln(LC_{(n-1)n})]\}}$$

θ est un paramètre qui définit la rapidité de passage d'une phase à l'autre et $\ln(LC_{(n-1)n})$ la

valeur de la variable indépendante au niveau de laquelle s'effectue le passage de la phase $(n-1)$ à la phase n (avec $n \geq 2$)

Le modèle étant ajusté, sa validité est testée de la même manière que pour le modèle ALS.

Recherche d'un modèle AC - Je rappelle que la formule générale du modèle complexe recherché est issue de celle du modèle allométrique simple

$$y = a \cdot x^k$$

dans lequel l'exposant d'allométrie k est remplacé par une fonction $k(x)$:

$$y = a \cdot x^{k(x)}$$

Après double transformation logarithmique, ce modèle devient :

$$\ln(y) = \ln(a) + k(x) \cdot \ln(x)$$

Le modèle AC doit respecter certaines contraintes notamment le passage par l'origine et les paramètres de la fonction $k(x)$ doivent être aisément interprétable d'un point de vue biologique

Détermination de $\ln(a)$.

La constante a correspond à la valeur de LQ quand LC est égale à 1 (White and Gould, 1965) donc elle correspond également à la valeur de LQ/LC quand LC est égale à 1. En utilisant les paramètres de l'étude préliminaire comme paramètres initiaux, on détermine la relation liant $\ln(LQ/LC)$ à $\ln(LC)$. La validité de cette relation est testée par l'examen des résidus. Enfin, la valeur de $\ln(a)$ pour $LC = 1$ est déterminée.

Détermination de $k(x)$.

La valeur $\ln(a)$ étant définie, on peut, pour chaque couple, déterminer la valeur k selon la formule :

$$k = \frac{\ln(LQ) - \ln(a)}{\ln(LC)}$$

La dernière étape consiste à déterminer une fonction rendant compte de la relation entre $\ln(LC)$ et k . Bervian et al. (2006) utilisent une fonction polynomiale dont les paramètres sont difficilement interprétables d'un point de vue biologique. Il faut donc trouver une fonction validée par l'examen des résidus telle que la signification biologique de ses paramètres soit évidente.

Troisième phase

Test F de comparaison des courbes

Le nombre de paramètres varie en fonction du modèle testé. Le nombre de paramètres détermine aussi le nombre de degré de liberté (ddl).

Le modèle loglinéaire simple possède deux paramètres [$\ln(a)$ et k]. Un modèle loglinéaire polyphasique comprenant n phases possèdera $(3n - 1)$ paramètres : 2 paramètres par phase plus $(n - 1)$ pour les abscisses des points de rupture. Un modèle triphasique aura ainsi 8 paramètres. Le nombre de paramètres d'un modèle complexe dépend du nombre de paramètres de la fonction $k(x)$ auquel il faut rajouter la tante $\ln(a)$.

Les modèles ALP et AC ayant un nombre de paramètres supérieur à celui du modèle ALS, un test F de comparaison de courbes doit être effectué afin de déterminer si, compte-tenu de l'augmentation du nombre de paramètres, la baisse de la SCR (somme des carrés résiduels) est significative.

$$F = \frac{(SCR_A - SCR_B)/(ddl_A - ddl_B)}{SCR_B/ddl_B}$$

A est le modèle à nombre inférieur de paramètres et B le modèle à nombre supérieur de paramètres. SCR et ddl sont respectivement les sommes des carrés résiduelles et les degrés de liberté.

Pour résumer :

- Il est nécessaire de tester la validité (et non pas seulement le bon ajustement) du modèle simple. C'est la première phase.
- En cas de non-validation, les deux autres modèles (polyphasique et complexe) doivent être testés. C'est la deuxième phase.
- Comme nous venons de le voir, les modèles polyphasique et complexe ont plus de paramètres que le modèle simple, d'où la nécessité de faire comparer les modèles à l'aide d'un test F. C'est la troisième phase.

En poursuivant cette logique, un test F de comparaison de modèle devrait être réalisé afin de départager les modèles polyphasique et complexe, surtout si les deux sont valides. Ce n'est pas le cas et ceci pour différentes raisons.

- Laird (1965) signale, à juste titre, qu'un modèle allométrique polyphasique n'est que

l'expression simplifiée, sans réelle signification biologique, d'un modèle allométrique complexe. Pour cette raison, ce dernier doit être privilégié

- Cependant, il peut être utile, au cours de l'étude, de comparer les pentes correspondant à diverses portions de trajectoires : comparaisons intra ou interspécifiques

Les trajectoires ontogénétiques ont été étudiées selon la même méthode pour *H. Viridiflavus* (mâles et femelles), *N. Maura* (mâles et femelles), et *A. Anoscopus* (mâles et femelles).