

UNIVERSITE DE POITIERS

U.E.R. SCIENCES FONDAMENTALES ET APPLIQUÉES

---

# THESE

Présentée pour obtenir le grade de  
Docteur de 3ème cycle d'Ecophysiologie Comparée de la Reproduction  
Animale.

---

Par

SERGE BOUGRIER

---

"Contribution à l'étude de la variabilité phénotypique et génétique  
des Crustacés Isopodes (*Idotea balthica* Pallas et *Metoponorthus*  
*pruinosis* Brandt) et Pénéides (*Penaeus japonicus* Bate).

---

Soutenue le 23 Avril 1981 devant la Commission d'examen

Président : M. LEGRAND, J.J.  
Examineurs : M. CHEVASSUS, B.  
Mme LAUBIER-BONICHON, A.  
M. MOCQUARD, J.P.

## A V A N T - P R O P O S

Les travaux, mentionnés dans ce mémoire, ont été effectués au laboratoire de Biologie Animale, "Physiologie et Génétique des Crustacés", de l'Université de Poitiers.

Nous avons entrepris dans une première partie la comparaison morphologique de trois populations (une togolaise et deux françaises), dont nous mettons en doute l'appartenance à la même espèce Metoponorthus pruinosus. En effet des essais de croisements (JUCHAULT et KOUIGAN, communications personnelles) entre diverses populations africaines d'une part et françaises d'autre part ne fournissent aucune descendance, bien que dans certains il y ait accouplement. Le but de notre étude est donc de mettre en évidence les différences statistiquement significatives, qui peuvent exister entre les individus des deux continents.

Les seconde et troisième parties ont été effectuées dans le cadre d'un contrat C.N.E.X.O. - I.N.R.A. - Université de Poitiers, afin d'étudier les problèmes posés par la gestion génétique d'élevage de grande importance de Crustacés. La seconde partie de ce mémoire est une étude quantitative du développement de Penaeus japonicus afin de mettre en évidence la variabilité des caractères de cette espèce. Quant à la troisième partie, elle consiste à analyser la variabilité génétique de populations naturelles, et plus particulièrement la part sélectionnable de cette variabilité. En raison de contraintes techniques inhérentes aux Pénéides, cette étude a été entreprise sur l'Isopode Valvifère Idotea balthica.

Mais avant d'exposer les résultats, je dois m'acquitter d'un devoir bien agréable.

Mes remerciements vont tout d'abord à Monsieur le Professeur J.J. LEGRAND, de l'Université de Poitiers, qui m'a accueilli dans son laboratoire, et après m'avoir suggéré le sujet de ce mémoire n'a jamais cessé de s'intéresser à mon travail, et de me prodiguer ses conseils et ses encouragements.



*J'exprime ma profonde gratitude à Monsieur B. CHEVASSUS, chargé de recherches à l'I.N.R.A., qui après avoir bien voulu s'intéresser à mon travail en m'initiant aux techniques de génétique quantitative, accepte aujourd'hui de faire partie de mon jury. Qu'il me soit permis de joindre à cet hommage, mes remerciements à Messieurs GALLAIS et VINCOURT de Lusignan qui m'ont fait profiter de leurs connaissances en génétique.*

*Madame A. LAUBIER-BONICHON, chargée de recherches au C.N.R.S., m'a fait part de ses connaissances des Pénéides dont elle est spécialiste, et m'a fourni des animaux de son élevage. Qu'elle trouve ici l'expression de ma profonde reconnaissance d'accepter de juger mon travail.*

*C'est une grande chance pour moi d'avoir effectué mes recherches sous la direction de Monsieur J.P. MOCQUARD, Maître-Assistant à l'Université de Poitiers. Qu'il considère mon travail comme un modeste hommage à celui qui a su patiemment m'initier aux techniques biostatistiques et de programmation.*

*Je ne saurais oublier Messieurs SIREDEY, VASSEUR et Madame SIRIEIX, du Centre d'Information et de Calcul de l'Université de Poitiers, ainsi que Madame LESQUOY, de l'Université de Paris-Sud centre d'Orsay, qui, par leur aide précieuse, m'ont formé aux techniques de programmation et d'analyse de données.*

*Mes vifs remerciements vont à Madame le Professeur LEGRAND-HAMELIN E., pour m'avoir fourni des animaux de son élevage, tout en m'enseignant leurs caractéristiques biologiques et génétiques.*

*Je n'aurais sans doute pas pu mener à bien mes travaux sans l'aide amicale de tous les membres du personnel scientifique et technique du Laboratoire de Biologie Animale de l'Université de Poitiers. Qu'ils me pardonnent de ne tous les citer, je me limiterai à Mademoiselle SOUTY C., pour sa collaboration inestimable au cours de l'étude génétique de l'Idotée, Madame NASREDDINE L., pour le soin de la dactylographie, et Messieurs ARTAULT J.C., BEAUVAIS T. et COÛTE R. pour la finition de ce mémoire.*

\*\*\*\*\*



S O M M A I R E



AVANT-PROPOS

	p.
CHAPITRE I MATÉRIELS ET MÉTHODES EXPÉRIMENTALES .....	1
I - MATÉRIELS .....	2
A) SYSTEMATIQUE .....	2
B) PROVENANCE .....	2
C) DESCRIPTION SOMMAIRE .....	3
1) Péracarides-Isopodes .....	3
(a) <i>Idotea balthica basteri</i> , AUDOUIN (1827) .....	3
(b) <i>Metoponorthus (Metoponorthus) pruinosus</i> , BRANDT (1833) .....	4
2) Eucarides-Pénéides .....	5
D) ELEVAGE .....	5
1) <i>Idotea</i> .....	5
2) <i>Metoponorthus</i> .....	6
3) <i>Penaeus</i> .....	6
II - MÉTHODES EXPÉRIMENTALES .....	6
A) <i>Idotea</i> .....	6
B) <i>Metoponorthus</i> .....	7
C) <i>Penaeus</i> .....	8
III - MOYENS DE MESURES .....	8
A) PESEES .....	8
B) MESURES LINEAIRES .....	9
IV - MOYENS DE CALCUL .....	9
 CHAPITRE II COMPARAISON MORPHOLOGIQUE DE TROIS POPULATIONS DE <i>METOPONORTHUS PRUINOSUS</i> .....	11
I - MÉTHODES ET TECHNIQUES .....	12
A) PROTOCOLE EXPERIMENTAL .....	12
1) Etablissement des classes d'individus .....	12
2) Mesures .....	12
(a) Caractères somatiques .....	12
(b) Antenne .....	13
(c) Péréiopodes .....	13
(d) Pléopodes .....	13
(e) Appareil copulateur .....	14
(f) Telson .....	14

B) METHODES STATISTIQUES .....	14
1) Introduction et Historique .....	14
2) Principes .....	17
(a) Analyse bivariate: La croissance relative et les allométries .....	17
(b) Les analyses bivariates .....	19
α) L'analyse factorielle linéaire .....	19
β) L'analyse discriminante (= Analyse canonique discriminante) .....	20
γ) L'analyse en coordonnées principales .....	21
3) Techniques .....	21
(a) L'allométrie .....	21
(b) L'analyse factorielle linéaire .....	22
α) Technique classique .....	22
β) Modification de la technique classique .....	24
(c) L'analyse discriminante .....	25
(d) L'analyse en coordonnées principales .....	28
4) Signification biologique .....	28
(a) L'allométrie .....	28
(b) L'analyse factorielle linéaire .....	30
(c) L'analyse discriminante .....	31
(d) L'analyse en coordonnées principales .....	31
<b>II - RÉSULTATS .....</b>	<b>32</b>
A) LA CROISSANCE RELATIVE .....	32
1) Introduction .....	32
2) Croissance relative en fonction de la masse .....	33
(a) Etude descriptive .....	33
α) Caractères somatiques .....	33
β) Antenne .....	33
γ) Péréiopodes .....	34
δ) Pléopodes .....	34
ε) Appareil copulateur .....	34
ζ) Telson .....	35
(b) Etude des gradients de croissance .....	36
α) Antenne .....	36
β) Péréiopodes .....	36
γ) Pléopodes .....	37



3) Croissance relative en fonction de longueurs- références locales .....	38
4) Conclusion .....	38
B) ETUDE DES FACTEURS .....	39
1) Introduction .....	39
2) Etude de l'antenne .....	39
(a) Définition des gradients .....	40
(b) Populations femelles .....	40
(c) Populations mâles .....	40
3) Etude des péréiopodes .....	41
4) Etude des pléopodes .....	41
(a) Définition des gradients .....	41
(b) Populations femelles .....	41
(c) Populations mâles .....	42
5) Etude de l'appareil copulateur .....	42
6) Conclusion .....	43
C) DISCRIMINATION DES TROIS POPULATIONS .....	44
1) Introduction .....	44
2) Analyse en coordonnées principales .....	44
3) Analyse discriminante .....	45
(a) Etude globale .....	45
(b) Etude de l'antenne .....	46
(c) Etude des péréiopodes .....	46
(d) Etude des pléopodes .....	46
(e) Etude de l'appareil copulateur .....	46
4) Analyse factorielle linéaire des trois populations .....	47
5) Conclusion .....	48
III - CONCLUSION GÉNÉRALE SUR LES DIFFÉRENCES ENTRE LES TROIS POPULATIONS .....	49

CHAPITRE III	ÉTUDE DE LA DESCRIPTION QUANTITATIVE DU DÉVELOPPEMENT DE <i>PENAEUS JAPONICUS</i> .....	52
I	- MÉTHODES EXPÉRIMENTALES .....	53
II	- MÉTHODES STATISTIQUES .....	53
A)	TEST DE NORMALITE .....	54
B)	COEFFICIENTS DE PEARSON .....	54

<b>III</b> - RÉSULTATS .....	55
A) INTRODUCTION .....	55
B) ANALYSE DES PRELEVEMENTS INTENSIFS .....	56
1) Distribution des caractères .....	56
2) Relation allométrique entre la masse et la longueur céphalothoracique .....	57
C) ANALYSE DES 19 PRELEVEMENTS .....	57
1) Croissance relative .....	57
2) Analyse discriminante .....	58
<b>IV</b> - CONCLUSION .....	60

CHAPITRE **IV** ANALYSE GÉNÉTIQUE DE LA VARIATION DE QUELQUES  
CARACTÈRES QUANTITATIFS CHEZ *IDOTEA*  
*BALTHICA BASTERI* .....

<b>I</b> - PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL .....	63
A) PLAN DE CROISEMENT .....	63
B) UTILISATION DES DESCENDANTS .....	63
C) DEFINITION DES CARACTERES .....	65
<b>II</b> - ÉTUDE DE LA VARIABILITÉ PHÉNOTYPIQUE DES CARACTÈRES .....	65
A) COEFFICIENT DE VARIATION .....	65
B) DISTRIBUTION DES CARACTERES .....	66
C) HOMOGENEITE DES BACS .....	67
<b>III</b> - ANALYSE DES VARIATIONS INTERCROISEMENTS .....	69
A) MODELE FACTORIEL .....	69
B) MODELE DIALLELE .....	71
1) Modèle de FALCONER (1974) .....	71
2) Résultats .....	74
<b>IV</b> - ESTIMATION DE LA DÉPRESSION DE CONSANGUINITÉ .....	76
<b>V</b> - CONCLUSION .....	77

CONCLUSION GÉNÉRALE .....	80
---------------------------	----

ANNEXES

BIBLIOGRAPHIE



C H A P I T R E I

---

MATÉRIELS ET MÉTHODES EXPÉRIMENTALES.

## I - MATÉRIELS.

### A) SYSTEMATIQUE.

Les trois espèces étudiées appartiennent à la sous-classe des Malacostracés (Crustacés supérieurs).

Super-Ordre	Péracarides	Peracarides	Eucarides
Ordre	Isopodes	Isopodes	Décapodes
Sous-Ordre	Valvifères	Oniscoïdes	Pénéides
Famille	Idoteidæ	Porcellionidæ	Penæidæ
Genre	<i>Idotea</i>	<i>Metoponorthus</i>	<i>Penæus</i>
Sous-genre		<i>Metoponorthus</i>	
Espèce	<i>balthica</i>	<i>pruinus</i>	<i>japonicus</i>
Sous-espèce	<i>basteri</i>		

La systématique étant une discipline qui remet souvent en question les acquis, nous allons apporter deux remarques :

Il existe une incertitude dans la systématique de *Metoponorthus*. En effet nous avons adopté la nomenclature de VANDEL (1962) : *Metoponorthus (Metoponorthus) pruinus* (BRANDT, 1833), alors que des auteurs dans des articles plus récents, tels SCHMALFUSS (1972), FERRARA et TAITI (1979), parlent de *Porcellionides pruinus* (BRANDT, 1833) et donnent en synonymie *Metoponorthus pruinus* (BUDDE-LUND, 1879).

Mme M. DE SAINT-LAURENT (VIème réunion des Carcinologistes de langue française, 4-9 Septembre 1978, Nabeul, Tunisie) sépare les Pénéides des Natantia.

### B) PROVENANCE.

Les Idotées proviennent des élevages du laboratoire. Elles nous ont été fournies par Mme le Professeur LEGRAND-HAMELIN. Les individus utilisés correspondent à une descendance  $F_2$  obtenue par inbreeding (croisements frère x soeur) à partir de 8 femelles gravides récoltées à Marseille dans "l'Anse du Prophète" en 1978.

Les trois populations de *Metoponorthus* ont été prélevées à Lomé (TOGO) par Mr. S. KOUIGAN en 1975, à Saint-Cyran du Jambot (INDRE) par



Mr. J.P. CHATAIGNER en 1976 et nous avons récolté la population de Châtellerault (VIENNE) en 1977.

Les Pénéides nous ont été fournis par Mme LAUBIER-BONICHON. Ces individus sont les descendants de post-larves importées du Japon et élevées au C.O.B. (Centre Océanologique de Bretagne, C.N.E.X.O.).

### C) DESCRIPTION SOMMAIRE.

#### 1) Péracarides-Isopodes.

Chez tous les Péracarides, la femelle possède une poche incubatrice (marsupium) se trouvant dans la région thoracique. Cette poche est comprise entre la face ventrale et les oostégites, qui sont des processus lamelleux de certains ou de tous les périopodes. Les oeufs se développent dans cette poche, et les individus n'éclosent qu'à un stade tardif du développement.

Les Isopodes sont des animaux aplatis dorso-ventralement, dont un seul somite thoracique est uni au céphalon. Les somites abdominaux sont plus ou moins fusionnés. Les yeux sont sessiles.

La seconde, voire également la première paire de pléopodes est transformée en appareil copulateur chez le mâle.

#### (a) *Idotea balthica basteri*, AUDOUIN (1827).

Chez les Valvifères un sillon céphalique postérieur témoigne de la soudure du premier segment thoracique avec le céphalon.

L'abdomen comprend deux segments libres et un pléotelson résultant de la fusion des quatre segments abdominaux et du telson ; la fusion du troisième segment n'est qu'incomplète.

Les pléopodes de la sixième paire, ou uropodes, très développés et repliés sous le pléotelson, forment des valves qui protègent les autres pléopodes.

Chez les représentants de la famille des *Idoteidae*, le marsupium est permanent alors que chez la plupart des autres Isopodes, c'est une formation temporaire.

*Idotea balthica* présente un polychromatisme. A l'exception d'un gène *pseudolineata* et des gènes responsables du phénotype sauvage *uniformis*, les colorations sont liés aux gènes hétérosomiques. TINTUTIER-HAMELIN (1963) distingue deux types de mutations de couleur : l'un représenté par les mutants

*flavafusca*, *albafusca* et *maculata* déterminés par des gènes strictement liés aux gènes hétérosomiques. Le second type comprend les mutants *lineata* et *bilineata* dont la réalisation, dépendant de gènes partiellement liés aux gènes hétérosomiques, s'effectue chez les femelles.

TINTURIER-HAMELIN (1963) a donné la diagnose du genre *Idotea* et la description de l'espèce *balthica* (Pallas). Celle-ci comprend quatre sous-espèces différentes occupant des aires géographiques bien délimitées :

<i>I. b. balthica</i> DAHL	Baltique
<i>I. b. tricuspidata</i> DESMARET	Atlantique et Manche
<i>I. b. basteri</i> AUDOUIN	Méditerranée
<i>I. b. stagna</i> TINTURIER-HAMELIN	Eaux saumâtres des étangs du Roussillon

Nous avons étudié *I. b. basteri* qui présente un pléotelson très caractéristique par rapport aux autres sous-espèces. En effet, sa largeur ne décroît que très faiblement de l'avant jusqu'à l'articulation des deux valves. De plus sa partie distale est tridentée avec la pointe médiane ne dépassant que légèrement les pointes latérales.

(b) *Metoponorthus (Metoponorthus) pruinus*, BRANDT (1833).

*Metoponorthus* fait partie des Oniscoïdes (Crustacés terrestres) supérieurs puisque la taille est réduite, la respiration de type aérien se fait par des pseudotrachées, les articles du flagelle antennaire sont peu nombreux, l'apophyse génitale est unique mais les canaux déférents restent séparés, les appendices copulateurs sont formés par les endopodites des deux premières paires de pléopodes (VANDEL 1943, 1962).

La ligne frontale du céphalon ne forme pas de lobe médian (*Metoponorthus* en grec signifie front droit). Les lobes frontaux, bien que petits, sont nettement individualisés et légèrement saillants vers l'avant.

L'extrémité des articles antennaires présente une tâche blanche.

Les péréionites sont dépourvus d'impressions transversales, mais sont recouverts de granulations plates disposées en lignes transversales, plus ou moins régulières. Ils sont pourvus d'une pruinosité déterminée par l'imbrication d'écailles, formations sphériques ou ovoïdes provenant de la décomposition périphériques des écailles, disposées régulièrement en cercles



ou en ellipses.

Le pléon est en retrait sur le péréion.

## 2) Eucarides-Pénéides.

Les Eucarides sont des Malacostracés dont tous les tergites thoraciques sont incorporés à la carapace.

Les yeux sont pédonculés et mobiles.

Chez les Pénéides, il n'y a pas de poche incubatrice, mais un thélycum destiné à recevoir les spermatophores émis par le pétasma du mâle. Il n'y a pas incubation, mais les oeufs sont émis en même temps que le sperme. Les Pénéides sont ainsi les seuls Décapodes à éclore au premier stade du développement larvaire, à savoir le stade Nauplius. Les individus subissent ainsi trois métamorphoses pour acquérir leur morphologie adulte.

Le rostre de *Penaeus japonicus*, BATE (1881) est bien développé et possède huit à dix dents sur le bord dorsal, et une ou deux dents sur la face ventrale. De plus, il est flanqué de chaque côté d'un profond sillon longitudinal limité postérieurement par une carène.

La cuticule est lisse.

Les trois premières paires de pattes thoraciques sont terminées par une pince, les deux dernières par une griffe.

Le telson présente trois paires de dents sur les bords de la moitié postérieure.

## D) ELEVAGE.

### 1) Idotea.

Les animaux sont élevés dans des cristallisoirs de 500 cm<sup>3</sup> remplis aux deux tiers d'eau de mer. La nourriture se compose de fragments de *Fucus vesiculosus*, de fragments d'entéromorphe et d'une feuille d'orme séchée puis ramollie pendant trois jours, et dénervurée pour limiter l'invasion bactérienne.

L'eau de mer est renouvelée tous les trois ou quatre jours pour obtenir une bonne oxygénation et supprimer la pollution due aux excréments.

La température de la salle est maintenue à 20°C et la photopériode à 18h d'éclairement.

Le nombre d'individus par bac varie de deux à huit selon la taille des animaux, ce que nous préciserons au Chapitre IV.

## 2) Metoponorthus.

Chaque population est maintenue dans des bacs en plastique (45 x 40 x 13 cm) pouvant contenir jusqu'à trois cents individus. Le fond est garni de terre recouverte d'une mince couche de tourbe. Puis on dispose une couche de feuilles mortes de marronnier ayant subi un début de fermentation. Ces fragments fournissent la nourriture principale et assurent une protection contre la dessiccation et la lumière. Un complément nutritionnel est fourni sous forme de fragments de salade et de rondelles de carotte.

Les bacs ne sont pas nettoyés puisque les déjections favorisent l'équilibre du milieu, et que la coprophagie est nécessaire à une croissance normale (MOCQUARD, 1968b).

Les populations de Lomé et de Saint-Cyran sont placées dans une salle à température moyenne (15°C) et à photophase naturelle, tandis que la population châtelleraudaise (après plusieurs échecs dans ces conditions) a été placée dans une salle à 25°C et 18h d'éclairement.

## 3) Penaeus.

Les conditions d'élevage faisant l'objet d'un brevet déposé conjointement par le C.N.E.X.O. et le C.N.R.S., nous ne reprendrons pas la description faite par LAUBIER-BONICHON et LAUBIER (1976), LAUBIER-BONICHON (1978) et CAHU (1979).

Nous préciserons cependant que la fratrie a été élevée à 20°C et sous une photopériode de 12h d'éclairement.

## II - MÉTHODES EXPÉRIMENTALES.

### A) IDOTEA.

Le problème posé est celui de l'application des méthodes de sélection aux Crustacés d'élevage. Cette espèce a été choisie comme modèle du fait qu'elle présente un cycle rapide (femelles pubères à l'âge de deux mois)



et qu'elle est susceptible d'être maintenue en élevage à assez haute densité. De plus, elle présente des caractéristiques génétiques intéressantes comme la présence de gènes de couleur marqueurs du sexe.

Nous avons choisi huit souches, sept d'entre elles correspondent à des individus ayant un gène *albafusca* permettant de reconnaître le sexe dès la naissance, la huitième souche porte les gènes de couleur *lineata* et *bilineata* permettant de reconnaître le sexe dès la seconde semaine.

Nous avons prélevé une portée pour chaque souche à la même époque afin d'obtenir des géniteurs à peu près de même âge.

La description du plan de croisement, de l'utilisation des descendants et la description des huit mesures somatiques seront faites au Chapitre IV.

#### B) METOPONORTHUS.

L'étude entreprise sur cette espèce ubiquiste est une comparaison morphologique de trois populations - puisque son unité spécifique peut être mise en doute -.

Les individus de Lomé et de Saint-Cyran ont été prélevés dans les élevages du laboratoire au mois de Novembre 1977. Quant aux individus de Châtellerauld, ils ont été sélectionnés dans des prélèvements mensuels effectués pour l'étude d'une population naturelle. Si un grand nombre d'individus ont été prélevés en Septembre, Octobre et Novembre 1978, les derniers l'ont été en Avril 1979. Ainsi la population

Châtelleraudaise diffère des deux autres par le fait que les individus ont été prélevés dans le milieu naturel durant plusieurs mois, au lieu des bacs d'élevage et durant un mois.

Afin d'obtenir le maximum d'informations au prix d'un minimum de mesures, il est nécessaire d'avoir une répartition homogène des individus le long d'une échelle des tailles. Il faut donc répartir les individus utilisés en fonction de la grandeur-référence de l'analyse de croissance relative (Chapitre II). Le choix de celle-ci est toujours controversée ; TEISSIER (1960) conseille de ne pas utiliser un seul caractère, mais un "caractère synthétique" correspondant à l'ensemble des mesures effectuées sur un individu moyen. Cependant, tout comme PAVESE (1979), nous avons choisi la masse puisque c'est le caractère mesurable avec le plus de précision sur l'animal vivant. De plus, elle a l'avantage de représenter la croissance globale du corps de l'animal.

L'établissement des classes d'individus et la description des trente

sept mesures sont exposés au Chapitre II.

C) PENAEUS.

Le but de cette étude est de décrire quantitativement le développement de cette espèce, afin de répondre aux questions que l'on peut se poser au sujet d'éventuelles sélections à opérer sur cet animal.

Des jeunes issus d'une même portée (8 Octobre 1978) ont été élevés ensemble au C.O.B.

Lorsque les animaux ont atteint le stade post-larve, des prélèvements d'une centaine d'individus fixés nous ont été adressés d'abord toutes les semaines, puis tous les quinze jours, enfin tous les mois.

Par ailleurs, nous avons effectué à Brest deux prélèvements d'effectif plus important (450 individus) les 24 Janvier et 14 Avril 1979. La masse de chaque individu a été notée avant fixation.

Nous avons ainsi obtenu 21 prélèvements à analyser (19 adressés + 2 effectués). Ce nombre a été réduit à 19 puisque :

- le septième prélèvement ne comportait que deux femelles.
- les individus du premier prélèvement intensif, fixés dans du formol trop fortement salé, n'ont pu être mesurés, puisqu'à l'exception de la longueur céphalothoracique, les repères des caractères n'étaient pas visibles.

La définition des huit caractères mesurés sera donnée au Chapitre III.

### III - MOYENS DE MESURES.

A) PESEES.

Les pesées d'*Idotea* et de *Metoponorthus* ont été effectuées à l'aide d'une balance METTLER B 6 qui permet de mesurer le milligramme et d'estimer, grâce à un vernier, 0,05 mg. La masse de l'animal est déterminée par double pesée dans un flacon de 6 g, ce qui permet de dépasser la portée minimale de l'appareil (200 mg). L'erreur absolue maximale est de 0,1 mg ce qui fait une erreur relative de  $10 \cdot 10^{-3}$  pour *Idotea* et de  $12,5 \cdot 10^{-3}$  pour *Metoponorthus*, dans les cas les plus défavorables.

Les pesées de *Penaeus* ont été effectuées par simple pesée sur la balance METTLER P 153 N du C.O.B. qui permet de mesurer le milligramme.



L'erreur absolue étant de 2 mg, l'erreur relative, dans le cas le plus défavorable, est de  $20.10^{-3}$ .

B) MESURES LINEAIRES.

Les mesures ont été effectuées à l'aide d'un micromètre monté dans un oculaire n° 8 de microscope Stiasnie et dans un oculaire n° 25 d'une loupe binoculaire Zeiss. De plus, pour les derniers prélèvements de *Pencæus*, nous avons ajouté une lentille à l'objectif de la loupe permettant de diviser le grossissement environ par 2.

L'étalonnage nous a fourni les valeurs suivantes pour une division oculaire.

Microscope Stiasnie :

Obj. 1 : 17,4  $\mu$ m

Obj. 3 : 10,6  $\mu$ m

Loupe binoculaire Zeiss :

Obj. 2,5 : 0,385 mm

Obj. 1,6 : 0,628 mm

Obj. 1 : 1,020 mm

Obj. 0,6 : 1,612 mm

*avec la lentille additionnelle :*

Obj. 1 : 2,19 mm

Obj. 0,6 : 3,461 mm

La précision d'une mesure est de l'ordre de  $3.10^{-2}$

IV - MOYENS DE CALCUL.

Les données se rapportant à *Metoponorthus* et à *Pencæus* ont subi une transformation logarithmique "normalisante", comme le préconisent GUILLAUME, THIBAUD et TEISSIER (1963). Les logarithmes employés sont les logarithmes népériens.

Les calculs ont été effectués sur le micro-ordinateur de 48 K de mémoire utilisable Apple II (Apple Computer Incorporated, U.S.A.) du Laboratoire de Biologie Animale de Poitiers. Les données et programmes sont conservés sur disquettes de 118 K de capacité.

Certains calculs ont été effectués sur le calculateur Programma P602 associé à son unité à bande magnétique M.L.U. 600 Olivetti du Laboratoire de Biologie Animale de Poitiers, d'autres sur l'ordinateur I.R.I.S. 45 (C.I.I.-

Honeywell-Bull) du Centre d'Informatique et de Calcul de l'Université de Poitiers.

Nous avons adapté, avec l'aide de Mr. J.P. MOCQUARD, les programmes à ces divers appareils.

\*

\*

\*



## CHAPITRE II

---

COMPARAISON MORPHOLOGIQUE DE TROIS POPULATIONS DE  
*METOPONORTHUS PRUINOSUS*.

## I - MÉTHODES ET TECHNIQUES.

### A) PROTOCOLE EXPERIMENTAL.

#### 1) Etablissement des classes d'individus.

Nous avons établi dix classes de douze individus (six femelles et six mâles) en fonction de la masse. L'intervalle d'une classe est le dixième de la différence des logarithmes népériens des masses extrêmes (Tableau II-1). Nous avons dû prendre une origine commune pour les trois populations. Dans la lignée châtelleraudaise, les individus sont sexuellement différenciés à 0,5 mg. Pour une telle masse, les individus des autres populations sont encore indifférenciés. De plus, le prélèvement de certains appendices se trouvant être difficile, l'origine a été ramenée à 0,8 mg, masse pour laquelle seuls les individus de Lomé sont sexuellement indifférenciés (la différenciation se faisant vers 1,2 mg). C'est pourquoi la première classe togolaise ne comporte que six individus indifférenciés que nous avons considérés comme femelles.

Afin d'obtenir des mesures homogènes, nous avons écarté les femelles gravides et les individus possédant des appendices en régénération.

#### 2) Mesures.

Les animaux ont été fixés et conservés pendant quelques jours dans de l'alcool à 70°. Les appendices et le telson ont été montés entre lame et lamelle dans de la gélatine glycérinée de KAISER. Ces préparations ont été ensuite lutées par trois couches de vernis à ongle incolore.

Les données pour les organes ou appendices pairs correspondent à la moyenne des deux mesures.

La plupart de celles-ci étant inférieures au millimètre, nous avons choisi le micromètre comme unité de mesure afin de ne pas utiliser des logarithmes négatifs. Par conséquent, nous avons choisi le microgramme comme unité de masse afin d'obtenir une uniformisation des dimensions.

##### (a) Caractères somatiques

- . Masse M
- . Longueur du corps  $T_C$
- . Largeur du corps  $L_C$



La longueur du corps  $T_C$  est mesurée entre le front et la pointe telsonale de l'animal.

La largeur est mesurée au niveau du péréionite 4, qui est le segment le plus large de l'animal.

(b) Antenne

Le premier article de la hampe n'a pas été mesuré puisque lors de son prélèvement, et principalement pour les individus des petites classes, il se trouvait souvent écrasé entre les pinces.

. Longueur des articles de la hampe  $H_2, H_3, H_4, H_5$   
(Figure II-2)

. Longueur des articles du fouet  $F_1, F_2$

(c) Péréiopodes

Nous n'avons retenu que les articles des pattes extrêmes (1 et 7), ainsi que la patte 3 dont la mesure du basipodite a souvent été utilisée comme référence dans la biométrie des Crustacés (CHARNIAUX-COTTON, 1957 ; PRUNUS, 1963, 1968a, 1968b ; MOCQUARD, 1971).

Nous n'avons pas mesuré le dactylopodite puisqu'il est souvent usé ou cassé.

	Basis	Ischion	Méros	Carpos	Propodos	
Péréiopode 1 Longueur	$B_1$	$I_1$	$M_1$	$C_1$	$P_1$	(Figure II-3)
Péréiopode 2 Longueur	$B_3$	$I_3$	$M_3$	$C_3$	$P_3$	
Péréiopode 7 Longueur	$B_7$	$I_7$	$M_7$	$C_7$	$P_7$	
Largeur		$I_{L7}$				

(d) Pléopodes

Nous avons mesuré la longueur des exopodites des six pléopodes ainsi que l'endopodite de l'uropode.

Longueur  $EX_1, EX_2, \dots, EX_6, EN_6$  (Figures II-4 et II-5)

(e) Appareil copulateur

C'est un ensemble hétérogène par ses origines. Il comprend des pièces qui ne se développent que chez les mâles : les endopodites des deux premières paires de pléopodes et l'apophyse génitale qui n'est pas un appendice segmentaire. Cependant on peut y associer les exopodites des deux premières paires de pléopodes bien qu'ils existent chez les femelles.

L'étude de cet appareil porte donc sur cinq caractères.

- . Longueur de l'apophyse génitale APG
- . Longueur des endopodites EN<sub>1</sub> , EN<sub>2</sub> (figure II-6 et II-7)
- . Longueur des exopodites définis ci-dessus

(f) Telson

Nous avons pratiqué deux mesures sur cet organe puisque des observations préliminaires semblaient montrer des différences morphologiques entre les populations.

- . Largeur du telson (= longueur de la fente cloacale) Te
- . Longueur du telson Tel

B) METHODES STATISTIQUES.

1) Introduction et Historique.

Notre étude de comparaison morphologique comporte quatre types de méthodes : l'une bivariante (allométrie) et trois multivariées (analyse en coordonnées principales, analyse factorielle linéaire et analyse discriminante).

Nous avons débuté notre étude par une analyse de la croissance relative puisque TEISSIER (1960) préconise l'usage de cette méthode pour la comparaison de formes locales ou de races. Il nous semble inutile de dresser une liste complète des travaux, nous renvoyons à MAYRAT (1964) qui cite les principaux. Nous ne citerons que certains exemples, par ordre systématique, illustrant l'aspect de l'allométrie qui nous intéresse : la comparaison morphologique des Isopodes.

L'étude biométrique du pléotelson d'*Idotea balthica* permet à TINTURIER-HAMELIN (1963) de confirmer sa diagnose subs spécifique établie d'un point de vue qualitatif. L'espèce *balthica* européenne se trouve ainsi composée de quatre sous-espèces interfécondes que nous avons définies au chapitre I.



CHARFI-CHEIKHROUHA (1980), étudiant *Idotea chelipes* de Tunisie et reprenant les travaux de HOWES (1939) en Grande-Bretagne et de MATSAKIS (1956) en France sur *I. viridis* (synonyme d' *I. chelipes*), montre des variations biométriques importantes entre les populations de ces trois pays. Ces différences apportent un argument supplémentaire pour considérer cette espèce comme polymorphe.

BOCQUET et PRUNUS (1967) montrent des différences biométriques importantes entre les populations allemande (Kiel) et normande (Luc-sur-Mer) de *Jaera (albifrons) syei*, dont les garnitures chromosomiques sont différentes. Les animaux ayant été élevés dans les mêmes conditions, les différences observées traduisent l'existence d'états génétiques différents résultant de l'isolement géographique de ces populations. L'extension de cette étude à des populations atlantiques (PRUNUS, 1968a) confirme cette opinion.

MATSAKIS (1955), étudiant la croissance post-embryonnaire de six espèces d'Oniscoïdes afin d'établir leur profil de croissance par l'intermédiaire des gradients, montre les caractéristiques générales du développement de tous les Oniscoïdes. Poursuivant son étude (MATSAKIS, 1962), il montre les affinités des divers groupes d'Oniscoïdes entre eux et leur relation avec les Valvifères et les Flabellifères.

INAGAKI et BERREUR-BONNENFANT (1972), étudiant la sénescence des mâles de deux populations (l'une normande, l'autre bretonne) de *Ligia oceanica* par la croissance relative de l'appendix masculina, montrent la précocité de la population de Roscoff par rapport à celle de Luc-sur-Mer, précocité due, semble-t-il, à la longueur de la période de reproduction.

CARUSO et COSTA (1974), étudiant deux populations d'*Armadillidium pelagicum* insulaires (Linosa et Lampedusa) montrent que ces deux populations subissent un début de spéciation due à une tendance au nanisme des individus de Linosa, ce qui semble assez général pour des populations vivant sur de petites îles.

PAVESE (1979), abordant l'étude de la reproduction de deux populations d'*Armadillidium vulgare* (l'une algérienne, l'autre française), montre que les différences de taille et de masse pubérales, entre les individus des deux populations, ne peuvent s'expliquer que par l'action de facteurs génétiques propres à chaque population. Ces différences sont certainement dues à l'isolement géographique des populations souches.

La croissance relative qu'INAGAKI (1960, 1965a, 1965b) nomme "biométrie bivariate", ne considère que la relation entre un couple de caractères. L'évolution de la forme de l'organisme est décrite grâce à plusieurs relations de ce genre. Mais les coefficients définis par l'allométrie varient régulièrement d'une partie à une autre de l'animal. Les variations de ces coefficients déterminent des gradients longitudinaux et transversaux. La composition de ces deux types de gradients constitue un plan de croissance. L'existence de ce plan conduit à envisager une méthode, l'analyse factorielle linéaire, qui permet de traiter simultanément les variations des caractères mesurés.

L'étude des facteurs de croissance par l'analyse factorielle linéaire (variante de l'analyse en composantes principales) chez les Crustacés a été entreprise par TEISSIER dès 1938 sur *Maia squinado*. Mais ce n'est que depuis la mise au point de moyens de calcul puissants (ordinateurs) que ces facteurs ont été analysés. Cette méthode permet, à MOCQUARD (1971) et BONNET et DALENS (1976), de montrer une des caractéristiques des Isopodes Oniscoïdes, à savoir la très grande importance du premier facteur appelé facteur général de croissance ( $F, G, C,$ ). Ce premier facteur, représentant la quasi totalité de la variabilité totale des caractères, montre la relative homogénéité de la croissance des caractères de ce groupe. Du fait de cette grande importance, les facteurs suivants n'expliquent qu'une part infime de la variabilité. Cependant, BONNET et DALENS (1976) montrent que le second facteur représente un gradient sexuel. MOCQUARD (1971) assimile ce second facteur au "gradient de type" défini par INAGAKI chez *Ligia oceanica*. Ce second facteur, au niveau des péréiopodes, présente une variation des coefficients de régression de l'avant vers l'arrière du corps. Ce gradient de type se modifie à la puberté mais de manière différente dans les deux sexes.

L'utilisation de l'analyse discriminante permet de mettre en évidence les variations intraspécifiques en recherchant de nouvelles variables dites canoniques. Le diagramme obtenu à partir de ces variables traduit visuellement les distances spatiales qui séparent, à un moment donné, les différentes populations en cours d'évolution.

Les études de discrimination de populations d'Isopodes sont récentes et encore peu nombreuses.

PRUNUS et LEFEBVRE (1971) étudiant le complexe *Jaera* confirment les variations intra-spécifiques soupçonnées antérieurement par des analyses dites classiques. De plus, ils montrent que le diagramme tridimensionnel permet de visualiser les distances spatiales qui séparent les différentes populations étudiées.



CHARDY (1972) met en évidence la discrimination biométrique de trois prélèvements méditerranéens de *Janirella bonnierii* due, semble-t-il, à leur isolement géographique.

BONNET et DALENS (1976) étudiant trois populations (une italienne et deux grecques) de *Chaetophiloscia sicula* montrent que la différenciation sexuelle varie d'une population à l'autre par son intensité et par les caractères qu'elle intéresse.

Mais pour les deux derniers travaux cités, la conclusion est que les populations étudiées ne peuvent constituer des sous-espèces ou des races particulières.

L'analyse en coordonnées principales, montrant dans un espace multidimensionnel, non plus les populations mais les observations les unes par rapport aux autres, permet à CARIOU (1977), étudiant les distances génétiques de dix-sept populations de *Jaera* appartenant à cinq espèces du complexe *albifrons*, de montrer la position différente de ces cinq espèces dans le plan des deux premières coordonnées principales et de rapprocher les *ischiosetosa* et *albifrons* d'une part, les *posthirsuta*, *praehirsuta* et *forsmani* d'autre part.

## 2) Principes.

Nous avons acquis les renseignements nécessaires dans les manuels ou documents de LAMOTTE (1957), LISON (1958), VESSEREAU (1960), MATHER (1965), BLISS (1967, 1970), LEFORT (1967), TOMASSONE (1974a, 1974b, 1975) et LEFEBVRE (1980).

Les diverses méthodes que nous avons utilisées nécessitent une homogénéité de la variance de l'erreur-intragroupe, c'est-à-dire que les effets des traitements soient additifs. Or LISON (1958) rappelle que la croissance biologique est de type multiplicatif. La transformation logarithmique des données permet de retrouver un phénomène additif (TEISSIER, 1960).

### (a) Analyse bivariate : La croissance relative et les allométries.

Depuis les travaux de HUXLEY et TEISSIER, on représente le rapport des dimensions de deux caractères par la loi d'allométrie s'exprimant conformément à la terminologie de ces auteurs (1936) sous la forme :

$$Y = Bx^{\alpha}$$

où  $Y$  est la mesure de l'organe étudié

$X$  est la mesure de l'organe - référence  
 $B$  et  $\alpha$  sont deux constantes

C'est une fonction puissance qui, en coordonnées logarithmiques, devient :

$$\text{LOG } Y = \alpha \text{ LOG } X + \text{LOG } B$$

ou, en représentant les logarithmes des variables par des minuscules

$$y = \alpha x + b$$

La courbe représentative est alors une droite de pente  $\alpha$ . L'indice origine,  $b$ , représente la valeur de  $y$  pour  $x = 1$ , donc  $x = 0$ ,

La croissance de l'organe peut-être plus ou moins rapide que celle de l'organe - référence. La relation fondamentale est alors l'expression d'une "allométrie simple" (HUXLEY et TEISSIER, 1936). Celle-ci est majorante ("positive" pour les auteurs cités) si la pente  $\alpha$  est supérieure à l'unité, minorante ("négative") si elle est comprise entre 0 et 1. Dans le cas  $\alpha = 1$ , les tailles des deux organes restent proportionnelles, on dit alors qu'il y a isométrie. Enfin, on parle d'énantiométrie lorsque l'organe décroît tandis que l'organe - référence croît ( $\alpha < 0$ ) ; c'est le cas exceptionnel rencontré dans l'étude des variants sexuels d'*Orchestia gammarellus* (CHARNIAUX-COTTON, 1957).

Cependant, il n'existe pas une seule forme de relation allométrique mais trois types définis par MAYRAT (1964), en mettant à part l'allométrie allomorphe décrivant des relations à l'intérieur d'un phyllum (MAYRAT, 1970).

\* l'allométrie de croissance n'intéresse qu'un seul individu aux divers stades successifs de son développement. Elle est peu utilisée puisqu'il faut répéter des mesures souvent traumatisantes à chaque stade du développement.

\* l'allométrie de stade (ou de taille) envisage l'étude d'une série d'individus au même stade. Elle est généralement peu utilisée puisqu'elle nécessite l'existence de stades bien définis et reconnaissables avec une grande précision.

\* l'allométrie globale concerne une population d'individus à tous les stades du développement. C'est cette allométrie que nous avons examinée. Son étude est facilement réalisable, mais nécessite un nombre élevé d'individus. Cependant les données sont plus dispersées que dans les deux cas précédents



ce qui peut, parfois, être gênant pour l'interprétation.

La loi d'allométrie traduit la modalité de la croissance moyenne, les écarts individuels, qui se produisent de part et d'autre de cette loi moyenne, peuvent être considérés comme fortuits (TEISSIER, 1937).

Mais rares sont les animaux présentant une croissance décrite par une seule relation allométrique. En général la croissance présente plusieurs relations séparées par des points critiques (TEISSIER, 1934), pouvant être des points anguleux ou des discontinuités.

(b) Les analyses multivariates.

Les analyses uni- ou bivariates sont de plus en plus considérées comme des analyses préliminaires pour les études morphologiques. En effet, depuis quelques années les grosses unités de calcul s'étant multipliées, la tendance est de concentrer les informations sous des formes matricielles.

o) L'analyse factorielle linéaire. (*2 Analyse en composantes principales*)

Nous nous sommes inspirés du manuel "L'analyse factorielle et ses applications", Colloque international du C.N.R.S. (1955).

L'analyse factorielle n'est pas à proprement parler une méthode statistique puisqu'à partir d'un ensemble de mesures, on crée un modèle pouvant expliquer les liaisons entre les variations des grandeurs par l'intervention de facteurs influençant plus ou moins chaque caractère. On cherche donc une représentation la plus complète possible des lois régissant la forme des individus et leur évolution (dans le cas de la croissance relative) sans introduire obligatoirement, à la différence des méthodes statistiques, une perturbation expérimentale (MOCQUARD, 1971).

Cette méthode fut créée par SPEARMAN (1904) pour les psychologues, mais l'idée était contenue dans la décomposition des coefficients de corrélation en coefficients de corrélation partiels de PEARSON (1901) (Cf. l'historique de l'analyse factorielle, BURT, 1955).

Le principe était de réunir par une relation simple la note obtenue à un test ( $X$ ) avec un facteur ( $G$ ) représentant l'intelligence.

$$X = A G + E$$

On doit noter l'analogie avec l'allométrie, mais ici la grandeur - référence est synthétique.

Dans le cas de SPEARMAN, la matrice des intercorrélations présentait une "structure hiérarchique" (FAVERGE, 1962) puisque tout ensemble de deux

lignes ou de deux colonnes de cette matrice est formé d'éléments proportionnels. Cette structure hiérarchique n'étant que très rarement observée, il a été ajouté des facteurs secondaires, définis comme étant sans corrélation ni entre eux ni avec le facteur général, permettant d'expliquer les écarts à cette structure. La relation devient :

$$X = AG + A_1G_1 + A_2G_2 + \dots + A_NG_N + E$$

Dans le cas de la biométrie, le facteur général est interprété comme un facteur général de croissance et les facteurs secondaires comme des facteurs locaux indiquant l'indépendance de l'organe par rapport à la direction générale de la croissance.

β) L'analyse discriminante (= Analyse canonique discriminante)

Dans la littérature, sous le terme d'analyse canonique, on rencontre deux procédés qui ont des domaines d'applications différents : l'analyse des corrélations canoniques et l'analyse canonique discriminante (LEFEBVRE, 1967). C'est cette dernière qui s'applique au problème que nous avons à traiter.

Les méthodes statistiques classiques (analyse de covariance, méthode de REEVE...) ne permettent que la comparaison globale de tous les groupes. Comme nous l'exposons dans la partie "Signification biologique", JOLICOEUR (1963) montre que l'on peut évaluer les coefficients  $\alpha$  avec une analyse en composantes principales, mais en aucun cas on ne peut effectuer leur comparaison statistique. Donc si aucune méthode mathématique, actuellement connue, ne permet la comparaison multiple des coefficients d'allométrie, l'analyse discriminante permet de comparer plusieurs groupes en cours d'évolution, en abandonnant l'aspect allométrique pour établir les distances spatiales séparant les groupes étudiés (PRUNUS et LEFEBVRE, 1971).

Il semble que l'on doive cette méthode à RAO (1952), mais ce n'est que depuis JOLICOEUR (1959) puis SEAL (1964) que les bases en sont bien établies. Cette étude, situant la représentation de plusieurs groupes dans un espace multidimensionnel, peut-être considérée comme le prolongement des fonctions discriminantes (cf. Annexe III) développées par FISHER (1936). En effet, le but de cette analyse discriminante est de remplacer les moyennes des mesures par des combinaisons linéaires de celles-ci, les variables canoniques. Ces dernières sont indépendantes entre elles et rendent maximum le rapport entre les variances inter- et intrapopulations. Etant en nombre plus réduit que celui des caractères, elles permettent une représenta-



tion géométrique plus simple des différences entre populations, sans perte sensible d'information.

L'analyse discriminante permet donc de souligner les différences statistiquement significatives entre les populations, mais également d'évaluer le pouvoir discriminant des caractères étudiés.

### γ) L'analyse en coordonnées principales.

Cette technique proposée par GOWER (1966a, 1966b) consiste à remplacer les mesures des observations (individus) par des combinaisons linéaires de celles-ci, les coordonnées principales. Ces dernières sont indépendantes et rendent maximum la variance inter-individus. Les coordonnées principales caractérisant une observation, la variance intra-individu est de ce fait nulle, rendant ainsi impossible le test de la distance entre les individus.

Cette technique permet donc de situer dans un espace de dimension réduite les individus les uns par rapport aux autres, et non les centres des populations comme le fait l'analyse discriminante.

Cependant le nombre d'observations (354 individus et 34 caractères) entraînant l'utilisation de matrices de dimensions trop importantes pour la capacité du micro-ordinateur APPLE II et de l'ordinateur I.R.I.S. 45, nous avons effectué cette analyse sur les individus moyens des populations.

## 3) Techniques.

### (a) L'allométrie.

Les coefficients  $\alpha$  et  $b$  peuvent être assimilés aux paramètres de la droite de régression de  $y$  en  $x$ . La méthode des "moindres-carrés" donne classiquement la meilleure estimation de ces coefficients (BOCQUET, 1953). La seconde méthode utilisable est celle de l'axe majeur réduit proposée par TEISSIER (1948) et rappelée par MAYRAT (1964, 1965). Celle-ci estime la pente par le rapport des écarts-types des variables. La troisième méthode est celle de l'axe majeur, peu utilisée par les auteurs du fait que l'estimation de la pente est donnée par une équation du second degré. Cependant cette méthode n'est ni plus ni moins qu'une analyse factorielle linéaire bivariée. Nous n'avons pas utilisé ces deux dernières méthodes puisqu'il ne semble pas exister, à l'heure actuelle, de méthode statistique complète permettant de comparer plusieurs droites ainsi définies.

La comparaison des coefficients des droites de régression peut se faire par le test  $t$  de Student ou par la méthode de REEVE (1940). C'est cette

dernière, décrite plus complètement par BLISS (1970), que nous avons utilisée puisqu'elle permet de comparer  $K$  droites ( $K \geq 2$ ) contrairement au  $t$  de Student qui ne compare que  $K = 2$  droites.

Chaque groupe étant caractérisé par deux paramètres, la comparaison comporte deux temps. Le premier consiste à comparer les pentes. Si les coefficients diffèrent significativement, les droites sont concourantes, l'analyse s'arrête là. Si la différence est non significative, le second temps consiste à comparer les indices origines. Si ceux-ci sont significativement différents, les pentes sont considérées comme parallèles, il existe une différence intergroupe, sinon les droites sont considérées comme confondues et l'on peut admettre la même loi de variation pour tous les groupes.

Ces techniques allométriques étant suffisamment classiques, nous n'indiquons pas les formulations.

(b) L'analyse factorielle linéaire.

α) Technique classique.

Nous avons utilisé la méthode de PONTIER (1964) (qu'il appelle d'ailleurs "Analyse factorielle Log-linéaire") qui est une variante de l'analyse en composantes principales d'HOTELLING (1933). Elle en diffère par le fait que PONTIER interprète les axes principaux comme les axes de l'ellipsoïde centré d'inertie alors que pour HOTELLING ce sont les axes de l'ellipsoïde d'égale densité. Ainsi, contrairement à la méthode d'HOTELLING, elle peut s'appliquer à des variables à distribution non normale.

Le principe de cette méthode est :

- \* Rechercher les éléments propres de la matrice des variances - covariances.
- \* Prendre comme coefficients liant les facteurs communs aux variables, les composantes des vecteurs propres.
- \* Eliminer, parmi ces facteurs, ceux qui sont jugés comme ayant peu d'influence par une discussion sur les variances de ces facteurs.

Comme MOCQUARD (1971), nous avons utilisé la matrice des variations - covariations qui semble plus précise que celle des variances-covariances puisqu'elle ne subit pas la division par  $N - 1$  (les éléments propres sont simplement  $(N - 1)$  fois supérieurs).

Nous commençons par calculer le vecteur moyen ( $m$ ) des caractères et la matrice des variations - covariations ( $S$ ) dont on tire la diagonale



fournissant ainsi le vecteur des variations (s).

$$m_i = SX_i / N \qquad SX = \sum_{i=1}^N X_i \quad N ; \text{ effectif}$$

$$S_{ij} = \sum_{k=1}^N (X_k - \bar{X}_i) (X_k - \bar{X}_j)$$

$$s_i = \sum_{k=1}^N (X_k - \bar{X}_i)^2$$

La matrice S étant carrée, symétrique et définie positive, nous avons utilisé la méthode des rotations de JACOBI pour extraire les éléments propres.

Elle donne simultanément tous les éléments propres. Son principe est que si l'on postmultiplie la matrice S par T<sub>0</sub>

$$T_0 = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 0 & \cos \theta & 0 & -\sin \theta & \dots & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 0 & \sin \theta & 0 & \cos \theta & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}$$

puis prémultiplie par sa transposée T<sub>0</sub><sup>'</sup>, le produit T<sub>0</sub><sup>'</sup> S T = S<sub>1</sub> est une matrice symétrique semblable à S puisque ses éléments propres sont les mêmes que ceux de S, θ est choisi à chaque itération de manière à annuler un terme extra-diagonal ainsi que son symétrique (avec la matrice T<sub>0</sub> ci-dessus on annulerait les termes S<sub>33</sub> et S<sub>35</sub>).

En annulant successivement tous les termes extra-diagonaux en n opérations de ce type, on obtient une matrice S<sub>n</sub> diagonale, dont les éléments sont les valeurs propres de S. De plus, les vecteurs propres sont les colonnes de



la matrice :

$$V' = T_0' T_1 T_2 \dots T_{N-1} T_N$$

Nous obtenons ainsi le vecteur des valeurs propres ( $\lambda$ ) et la matrice des vecteurs propres normalisés ( $V$ ) et, en tenant compte du vecteur des variations ( $s$ ), nous pouvons calculer la matrice des importances relatives des facteurs ( $Z$ ).

$$Z_{ij} = \frac{V_{ij}^2 \lambda_i}{s_i}$$

Puis, pour chaque individu  $X$ , nous calculons le vecteur des valeurs des facteurs ( $F$ ) pour cet individu (correspondant aux "composantes principales" pour TOMASSONE, 1975), dont les éléments correspondent aux coordonnées de cet individu par rapport aux nouveaux axes.

$$F X = \sum_{i=1}^K \sum_{j=1}^K (X - m_j) V_{ij} \quad K ; \text{ nombre de caractères}$$

L'ordinogramme en langage BASIC ("applesoft") est indiqué dans l'annexe I).

### β) Modification de la technique classique.

L'approche classique de l'analyse factorielle linéaire, ou de l'analyse en composantes principales, montre un facteur général de croissance très important chez les Oniscoïdes (MOCQUARD, 1971 ; BONNET et DALENS, 1976), reflétant ainsi la relative homogénéité des caractères étudiés chez ces animaux. Mais du fait de cette grande importance (de l'ordre de 99 % de la variation totale de chaque caractère), les facteurs, secondaires, suivants n'expliquant qu'une part infime de la variation globale, l'analyse devrait s'arrêter là. Cependant, si l'explication de la croissance par un seul facteur peut se concevoir mathématiquement, nous savons que biologiquement un organe est sous la dépendance de plusieurs facteurs et notamment de facteurs locaux de croissance (INAGAKI, 1965a ; MOCQUARD, 1971). Aussi avons-nous été amené à envisager l'analyse factorielle linéaire avec une approche originale (MOCQUARD, communication personnelle), permettant de mettre en valeur les facteurs secondaires tout en décomposant les effets du facteur général de

croissance.

La méthode classique ne tient pas compte des liaisons entre caractères connues *à priori*. Le principe de la méthode utilisée ici est de créer un modèle pouvant expliquer les liaisons entre les variations des grandeurs par l'intervention de facteurs influençant plus ou moins, non plus chaque caractère comme dans l'approche classique mais, des groupements de caractères. Ceci est obtenu en imposant une structure aux données par post-et prémultiplication de la matrice des variations-covariations par une matrice de transformation normalisée, et par multiplication du vecteur des moyennes par cette même matrice.

On note ainsi l'analogie avec les plans factoriels d'analyse de variance, qui décomposent les phénomènes étudiés en effets principaux et d'interaction, c'est pourquoi la composition de la matrice de transformation se fait à partir des coefficients factoriels orthogonaux. Cette transformation crée donc des combinaisons de caractères, que nous pouvons assimiler à des "gradients" exprimant la relation entre la croissance des caractères considérés.

Malheureusement cette approche, comme l'approche classique, ne permet que de décrire les effets des facteurs puisque, si l'on impose une structure aux données, rien ne prouve, comme le rappelle MOCQUARD (1971), que les facteurs extraits, non définis *à priori*, aient la même signification dans nos trois populations. Ceci est dû au fait que l'analyse factorielle linéaire, comme le dit PONTIER (1964), n'est applicable que dans un but descriptif.

Le fait important de ce changement de données est que les valeurs propres, c'est-à-dire l'importance globale des facteurs, ont la même valeur que dans l'approche classique. La variations des facteurs et la variation totale ne sont donc pas affectées par la transformation, seules les composantes des vecteurs propres diffèrent de celles de l'approche classique, permettant ainsi de montrer les effets des facteurs secondaires.

De plus, cette technique originale permet, comme nous le verrons plus loin, de montrer, et non plus de considérer, que le premier facteur est le facteur général de croissance et que certains facteurs secondaires sont bien des facteurs locaux de croissance.

### (c) L'analyse discriminante.

Cette analyse ne peut être appliquée, comme le rappelle LEFEBVRE (1980) que si le test d'homogénéité intrapopulation est vérifié :

Chaque population est définie par :



$P_i$  : matrice de dispersion

$V_i$  : matrice des variances-covariances

$\Delta(V_i)$  son déterminant

Les  $G$  populations réunies sont définies par :

$$P = \sum_{i=1}^G P_i$$

$$V = \frac{1}{N-G} P, \quad \Delta \text{ son déterminant}$$

L'homogénéité intra-population est testée par :

$$-2 \left[ 1 - \left( \sum_{i=1}^G \frac{1}{N_i - 1} - \frac{1}{N - G} \right) \left( \frac{2n^2 + 3n - 1}{6(n+1)(G-1)} \right) \right] \sum_{i=1}^G \log \pi \left( \frac{\Delta_i (N_i - 1)/2}{\Delta (N - G)/2} \right)$$

qui est approximativement un  $\chi^2$  avec  $(g - 1) n (n + 1)/2$  degrés de liberté.

où  $G$  est le nombre de groupes

$N_i$  est l'effectif du groupe  $i$

$N$  est l'effectif total

$n$  est le nombre de caractères

Schématiquement, et en notation matricielle, cette analyse se traduit par l'extraction des éléments propres de  $B = W^{-1} A$ , c'est-à-dire la recherche des solutions de  $W^{-1} A - \lambda I = 0$ .

où  $W$  est la matrice des variances-covariances intragroupes

$T$  est la matrice des variances-covariances totales

$A = T - W$  est la matrice des variances-covariances intergroupes

$I$  est la matrice unité

$\lambda$  est le vecteur des valeurs propres

afin d'obtenir :

$$C = V. M$$

où

C est la matrice des variables canoniques

V est la matrice des vecteurs propres discriminants standardisés

M est la matrice des vecteurs moyens.

LEFEBVRE (1980) rappelle que :

$$- \left( \sum_{i=1}^G N_i - 1 - \frac{G+n}{2} \right) \text{Log} \frac{\Delta(W)}{\Delta(T)}$$

est approximativement un  $\chi^2$  avec  $(G-1)$  degrés de liberté qui indique si les points moyens des populations peuvent être globalement considérés comme distincts.

De la matrice  $B = W^{-1} A$  on doit extraire les éléments propres. Cette matrice étant carrée, définie positive mais non obligatoirement symétrique, la méthode de JACOBI n'est pas applicable, c'est pourquoi nous avons utilisé la méthode des puissances dont le principe est exposé ci-dessous.

Pour extraire la première valeur propre et le vecteur propre associé, on pose  $B_1 = B$  et on choisit un vecteur  $U_1$  initial quelconque (le plus souvent de la forme  $U_1 = (1, 0, 0, \dots, 0)$ ). On calcule  $W_1 = B_1 U_1$ . Soit  $h_1$  la plus grande composante en valeur absolue de  $W_1$ , on calcule  $U_2 = W_1 / h_1$  puis  $W_2 = B_1 U_2$ , .... Au rang  $k$  on a  $W_k = B_1 U_{k-1}$  et  $U_k = W_{k-1} / h_{k-1}$ . Lorsque  $k$  tend vers l'infini, la suite des vecteurs  $W_k$  tend vers le vecteur propre  $V_1$  associé à la plus grande valeur propre  $\lambda_1$ , et  $h_k$  tend vers  $\lambda_1$ .

Une fois obtenue le vecteur propre  $V_1$ , la valeur propre  $\lambda_1$ , on opère une normalisation du vecteur en le divisant par  $(V_1' V_1)^{1/2}$ .

On opère ensuite une déflation, c'est-à-dire que l'on remplace la matrice  $B_1$  par  $B_2 = B_1 - \lambda_1 V_1 V_1'$ . Les valeurs propres de  $B_2$  sont identiques à celles de  $B_1$ , à l'exception de la première qui est nulle.

Il suffit de réitérer ces calculs pour obtenir les éléments propres suivants.

Dans la pratique, nous avons arrêté les calculs avant l'extraction de tous les éléments propres, puisque LEFEBVRE (1980) rappelle que la valeur discriminante ( $V_d$ ) du  $i$ ème axe canonique peut être testée par :

$$V_d = \left( \sum_{j=1}^G N_j - 1 - \frac{G+n}{2} \right) \text{Log} (1 + \lambda_i)$$

qui est approximativement un  $\chi^2$  avec  $G+n-2i$  degrés de liberté.



La standardisation des vecteurs discriminants se fait en divisant chaque composante par la racine carrée de la valeur propre associée.

On peut définir pour la projection de chaque point moyen un rayon de confiance égal au seuil habituel de 5 % à  $2 \left( \frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} \right)^{1/2}$ . Les cercles ou sphères de confiance donnent une idée graphique des séparations entre populations, mais permet également de tester les distances des projections des points moyens calculées par le théorème de Pythagore, équivalentes aux distances généralisées, ou  $D^2$ , de MAHALANOBIS (Annexe IV).

L'ordinogramme en langage BASIC ("Applesoft") est indiqué à l'annexe II.

(d) L'analyse en coordonnées principales.

Partant de la matrice des observations  $X (N, n)$  correspondant à  $N$  individus et  $n$  caractères, nous la centrons de telle sorte que la somme des lignes soit nulle. Puis nous la transformons en matrice de ressemblances  $Q (N, N)$  qui permet de former la matrice  $T (N, N)$  dont on extrait les éléments propres.

$$Q (N, N) = D^{-1/2} X X' D^{-1/2} \text{ avec } D \text{ diagonale de } X X'$$
$$T_{ij} = Q_{ij} - \bar{Q}_i - \bar{Q}_j + \bar{Q}$$

avec  $\bar{Q}_i$  moyenne de la ligne  $i$   
 $\bar{Q}_j$  moyenne de la colonne  $j$   
 $\bar{Q}$  moyenne générale

La matrice  $T$  ayant une valeur propre nulle, puisque les sommes de ses lignes sont nulles, il faut avec la méthode des puissances prendre un vecteur de départ n'ayant pas tous ses éléments égaux.

4) Signification biologique.

(a) L'allométrie.

Des deux constantes de l'équation  $y = \alpha x + b$ ,  $\alpha$  ("constante d'équilibre" pour TEISSIER, 1934 ou "Taux d'allométrie" pour MAYRAT, 1964) est la plus importante puisqu'elle est en principe la même pour tous les individus d'une même espèce à un même stade. Cette pente  $\alpha$  est considérée comme la

mesure du rapport entre les sensibilités d'absorption des aliments des deux organes étudiés (TEISSIER, 1934, 1937).

Par contre  $b$ , indice origine, représentant la valeur de  $y$  pour  $x = 0$ , a une signification biologique moindre, et sa valeur calculée dépend des unités employées. Il est donc préconisé de présenter la loi d'allométrie sous la forme  $y - \bar{y} = a(x - \bar{x})$  qui met en évidence le centre de gravité  $(\bar{x}, \bar{y})$ , plus significatif du point de vue biologique que l'indice-origine. Cependant, quel que soit le mode de représentation employé, la position de la droite par rapport aux axes de référence ne présente pas la même constance biologique que la pente de cette droite. En effet, CHARNIAUX-COTTON (1957) montre que l'indice-origine peut varier dans une même population au cours de deux années successives.

Nous avons vu que la constance de la pente ne s'étend généralement pas à toute la vie de l'animal puisque le rapport des sensibilités évolue au cours du temps, les variations de la loi d'allométrie vont définir des étapes de croissance séparées par des points critiques.

Un point anguleux (TEISSIER, 1934) se traduit sur un graphe en coordonnées logarithmiques par deux tronçons de droite contigus formant un angle entre-eux. Ce mode de croissance se rencontre chez la plupart des Malacostracés. CHARFI-CHEIKHROUHA (1980) montre que ces points anguleux peuvent traduire deux types de croissance, l'une allométrique et l'autre non allométrique. Si le type est allométrique, les points anguleux traduisent une modification de la physiologie de l'animal survenant, en principe, à une taille caractéristique de la population. Si le type est non linéaire, les points anguleux ne traduisent qu'un "artéfact graphique" dû à une discordance entre les organes étudiés (MOCQUARD, 1971).

Dans l'étude des variants sexuels, il arrive que des animaux présentant la même valeur pour la grandeur-référence, diffèrent nettement par la valeur du caractère étudié. La discontinuité ainsi définie (TEISSIER, 1934, 1937, 1948) exprime le fait qu'à une taille donnée, certains individus ont effectué leur mue de puberté (qu'accompagne un accroissement important des caractères sexuels secondaires), alors que les autres individus conservent une morphologie juvénile. Il s'ensuit que la croissance est décrite par deux relations qui présentent une zone de chevauchement, et suivant les animaux, l'une ou l'autre loi est applicable. Une courbe moyenne qui traverserait cette discontinuité aurait un sens statistique, mais ne rendrait pas compte du phénomène biologique réel (TEISSIER, 1937).



(b) L'analyse factorielle linéaire.

L'essentiel des calculs faisant intervenir les éléments propres, il convient de noter leur signification biologique.

Ainsi, si la trace de la matrice des variations-covariations représente la variation totale de l'ensemble des caractères et que la somme des valeurs propres représente la variation totale des facteurs, ces deux quantités étant égales, la factorisation conserve la variation totale.

La valeur propre (appelée importance globale du facteur) représente donc la contribution du facteur correspondant à la variation totale. L'axe qu'elle "engendre" est la représentation de la variation liée au facteur. De l'importance globale, on tire l'importance relative du facteur qui est son pourcentage de la variation globale.

Les valeurs des composantes du vecteur propre associé à la valeur propre estiment la contribution relative du facteur correspondant à chaque caractère. En fait, elles sont les coefficients de régression partielle entre les caractères mesurés et les facteurs théoriques. C'est JOLICOEUR (1963), comme le rappelle CUZIN-ROUDY (1975), qui a démontré que l'on peut évaluer le coefficient d'allométrie  $\alpha$  à partir des composantes du premier vecteur propre. En effet l'équation de l'axe majeur d'une matrice de variances-covariances en données logarithmiques.

$$\left( \frac{\bar{X}_1}{\bar{X}_1} \right)^{1/\sqrt{V_{11}}} = \left( \frac{\bar{X}_2}{\bar{X}_2} \right)^{1/\sqrt{V_{12}}} = \dots = \left( \frac{\bar{X}_n}{\bar{X}_n} \right)^{1/\sqrt{V_{1n}}}$$

est analogue à :

$$\left( \frac{\bar{X}_1}{\bar{X}_1} \right)^{\alpha_1} = \left( \frac{\bar{X}_2}{\bar{X}_2} \right)^{\alpha_2} = \dots = \left( \frac{\bar{X}_n}{\bar{X}_n} \right)^{\alpha_n}$$

L'association de deux termes quelconques conduit à la relation bivariate :

$$X_i = \frac{\bar{X}}{(\bar{X}_j)^{\frac{V_{1i}}{V_{1j}}}} X_j^{\frac{V_{1i}}{V_{1j}}}$$

analogue à :

$$X_i = B \quad X_j^\alpha$$

Ainsi le coefficient  $\alpha$  entre les variables  $x_i$  et  $x_j$  est donné par le rapport des composantes du premier vecteur propre.

$$\alpha_{ij} = \frac{V_{1i}}{V_{1j}}$$

(c) L'analyse discriminante.

On utilise également les vecteurs propres mais ils représentent ici l'ensemble des coefficients des fonctions discriminantes qui séparent le mieux les groupes.

Le pouvoir discriminant des caractères, pour chaque variable canonique, est fourni par les vecteurs discriminants standardisés puisqu'ils représentent la contribution relative des variables pour chaque fonction discriminante.

Il est à noter que si le nombre de caractères ( $n$ ) est supérieur au nombre de groupes ( $G$ ), les  $G$  centres des populations sont situés dans un espace de dimension ( $G-1$ ), il y a donc au plus  $G-1$  variables canoniques. Si au contraire  $n$  est inférieur à  $G$ , il y a au plus  $n-1$  variables canoniques.

(d) L'analyse en coordonnées principales.

La transformation de la matrice  $Q$  en matrice  $T$ , ne changeant pas les distances entre tous les couples de points représentant les  $N$  observations, permet d'obtenir directement les distances maximales dans l'espace à  $N-1$  dimensions puisqu'une des valeurs propres est nulle. Ainsi peut-on obtenir les distances à partir de  $Q$  par la relation.

$$d_{ij} = (Q_{ii} + Q_{jj} - 2Q_{ij})^{1/2} \quad \text{avec} \quad Q_{ii} = Q_{jj} = 1$$

$$d_{ij} = [2(1 - Q_{ij})]^{1/2}$$



Les vecteurs propres ( $V_i$ ), normés de telle sorte que  $V_i' V_i = \lambda_i$ , forment la matrice  $C$  dont les lignes sont les coordonnées principales des  $N$  observations et dont les colonnes sont les composantes principales correspondant aux axes sur lesquels ces  $N$  observations se projettent avec des distances maximales (LEFEBVRE, 1980).

## II - RÉSULTATS.

### A) LA CROISSANCE RELATIVE.

#### 1) Introduction.

Nous avons commencé par tracer les diagrammes de dispersion de chaque article en fonction de la masse (grandeur-référence). Sur la plupart des graphes, nous avons noté une inflexion qui se situe vers 8,7 en logarithmes (soit 6 mg) pour les populations de Saint-Cyran et de Lomé, vers 8,15 (soit 3,5 mg) pour la population châtelleraudaise. TEISSIER (1934) et BOCQUET (1953) signalant que cette inflexion correspond généralement à la première manifestation des processus qui conduisent l'animal à la puberté, nous avons considéré que les individus dont la masse est inférieure à celle de l'inflexion comme juvéniles, les autres comme matures. La masse des plus petites femelles gravides étant de l'ordre de 9 mg pour Saint-Cyran et Lomé et de l'ordre de 5 mg pour Châtelleraud, le groupe des matures comprend donc les individus subissant et ayant subi les processus de maturation sexuelle. Cette distinction empirique est due au fait que, contrairement à la plupart des Malacostracés, les Oniscoïdes n'acquièrent pas leur puberté à une mue de rang fixe, mais entre les 10ème et 13ème mues (MATSAKIS, 1955).

L'examen plus approfondi des diagrammes de dispersion ne montre pas de sous-étapes de croissance, contrairement à ce qu'observe MOCQUARD (1963a, 1971) chez *Oniscus asellus*. Cette espèce présente en effet deux sous-étapes juvéniles dans les deux sexes et trois sous-étapes chez les mâles matures.

## 2) Croissance relative en fonction de la masse.

Chaque article étant étudié par rapport à la masse, "l'isométrie relative" dans ce cas n'est pas représentée par une pente de 1, mais de 1/3 puisque la mesure de l'article est linéaire (dimension 1) tandis que la masse est considérée comme proportionnelle au cube d'une mesure linéaire (dimension 3).

### (a) Etude descriptive.

#### α) Caractères somatiques.

En ce qui concerne la croissance de la longueur totale du corps,  $T_C$ , les populations de Châtelleraudais et de Lomé présentent le même profil, à savoir une droite juvénile séparée d'une droite mature par une discontinuité, alors que la population de Saint-Cyran est décrite par des droites femelle et mâle sécantes.

La même opposition des populations se retrouve dans la croissance de la largeur du corps  $LC$  puisque Saint-Cyran présente une relation allométrique unique commune aux deux sexes, alors que chacune des deux autres populations présente une croissance commune pour les femelles et mâles matures tandis qu'elle diffère d'un sexe à l'autre dans l'étape juvénile.

#### β) Antenne.

Des trois populations, c'est celle de Lomé qui présente la croissance antennaire la plus simple (Figure II-9), puisqu'à l'exception de  $H_4$ , la croissance de chaque article est décrite par une seule droite respectivement pour les femelles et les mâles. Ces deux droites sont confondues pour  $H_3$  et  $F_1$ , sécantes pour  $H_2$ ,  $H_5$  et  $F_2$ .  $H_4$  diffère un peu des autres articles par le fait que les mâles matures se séparent des autres individus par un point anguleux.

Les phénomènes sont plus complexes dans les deux autres populations, qui diffèrent d'ailleurs l'une de l'autre. Dans la population châtelleraudaise, la croissance des articles est décrite par une seule droite pour au moins un sexe (mâle), alors que dans la population de Saint-Cyran, on peut admettre une droite commune pour les juvéniles des deux sexes.



γ) Péréiopodes.

Des trois populations, c'est celle de Saint-Cyran qui est la plus complexe (Figure II-10) puisque, pour la plupart des articles, la croissance diffère d'un sexe à l'autre au cours d'une même étape, et d'une étape à l'autre pour un même sexe.

Les deux autres populations se distinguent par une répartition différente de la complexité de la croissance des mâles. En effet, pour la population de Lomé, cinq articles du premier péréiopode, trois articles du troisième et un seul article du dernier péréiopode sont décrits par une relation commune aux juvéniles et aux matures, alors que le nombre d'articles décrits par une relation commune est respectivement de 2, 4 et 5 pour les mâles de Châtellerault.

Quant aux femelles, on ne peut mettre en évidence de telles variations. Il faut cependant noter qu'à l'exception du propodos, les articles du septième péréiopode ont une croissance identique dans les deux sexes au cours de l'étape juvénile. De plus l'une des caractéristiques de la population togolaise est la description de la croissance des trois propodos par une seule droite commune à tous les individus (aussi bien femelles que mâles).

δ) Pléopodes.

Globalement, on peut considérer que c'est la population de Châtellerault qui présente la croissance la plus simple puisque, pour quatre exopodites, elle est décrite par une seule droite chez les femelles et une seule droite chez les mâles. Cette croissance simple ne s'observe que pour deux exopodites à Saint-Cyran et chez aucun à Lomé (Figure II-11).

Cependant, si l'on ne considère que les deux premières paires de pléopodes, les plus proches de l'appareil copulateur chez le mâle, c'est la population de Châtellerault qui présente la structure la plus complexe par rapport aux autres populations.

ε) Appareil copulateur.

Si l'on s'en tenait au mode de représentation que nous avons appliqué, nous devrions conclure que la croissance de l'apophyse génitale présente un point critique avec de part et d'autre des pentes de valeurs très différentes. Il faudrait cependant, pour mieux expliquer cette forme de croissance, créer quatre ou cinq sous-étapes.

Mais en fait il semble difficile de définir des étapes allométriques distinctes, puisque l'ensemble des points évoque une courbe régulière (Figure II-12) plutôt qu'une série de quatre ou cinq segments de droite. Comme MOCQUARD (1971) et PAVESE (1979), qui ont observé le même phénomène chez d'autres Oniscoïdes, nous obtenons une représentation plus linéaire de la croissance de cet organe en utilisant des repères semi-logarithmiques (Figure II-12).

Mais d'ores et déjà nous devons signaler la différence essentielle entre les populations françaises et togolaise. Celle-ci porte sur la croissance des endopodites des deux premières paires de pléopodes. Pour les populations françaises la courbe de croissance de ces articles présente la même forme que celle de l'apophyse génitale ; on ne peut donc pas la décrire allométriquement. Par contre la population togolaise est décrite allométriquement par une droite juvénile séparée d'une droite mature par une discontinuité très marquée (Figure II-13).

#### ζ) Telson.

Les populations de Saint-Cyran et de Lomé présentent le même profil de croissance, à savoir une seule relation commune aux deux sexes pour la largeur du telson et deux droites (femelle et mâle) sécantes pour la longueur. Quant à la population châtelleraudaise, la croissance de cet organe est plus complexe puisque seuls les mâles pour la largeur et les individus matures pour la longueur présentent une relation unique.

Malgré une dispersion importante des individus (Figure II-14), il apparaît que les courbes de croissance des populations françaises sont parallèles et peu distantes entre elles. Par contre la courbe de la population togolaise s'écarte de celle des deux autres populations essentiellement au niveau des individus adultes.

Ainsi cette étude descriptive de la croissance des individus de nos trois populations semble montrer que les populations de Lomé et surtout celle de Châtelleraut présentent des courbes de croissance plus simples que celles de la population de Saint-Cyran.

De plus la population togolaise doit être isolée des deux autres, par le fait que la croissance des endopodites des deux premières paires de pléopodes, chez le mâle, peut être décrite allométriquement alors que celle des individus français ne peut être décrite que par une relation particulière.



(b) Etude des gradients de croissance.

INAGAKI (1965b) rappelle que le gradient de croissance transversal, défini par GUILLAUME et al. (1963), montre la variation progressive de la cinétique de croissance le long de l'axe d'un appendice, et que la distribution de cette cinétique le long du corps est le gradient de croissance longitudinal ("Axial growth-gradient", HUXLEY, 1932).

Les résultats sont consignés dans les figures II-15 et II-16.

a) Antenne,

D'une manière générale, quels que soient le sexe et la maturité des individus des trois populations, le gradient antennaire est plus ou moins croissant de  $H_2$  à  $H_5$ , fortement croissant de  $H_5$  à  $F_1$  puis fortement décroissant de  $F_1$  à  $F_2$ .

Si aucune population ne se distingue des deux autres en ce qui concerne les gradients des femelles juvéniles et des mâles matures, les femelles matures de chaque population sont distinctes les unes des autres et les mâles juvéniles de Saint-Cyran se séparent des représentants des autres populations.

β) Péréiopodes.

Chez les femelles juvéniles la comparaison des gradients le long des trois péréiopodes montre une évolution dans le "degré de ressemblance" des populations l'une par rapport aux autres. En effet, en rapportant les populations de Châtellerauld et de Lomé à celle de Saint-Cyran, on s'aperçoit que leur évolution est différente : Châtellerauld présente un gradient différent pour  $P_1$  mais identique pour  $P_7$  alors que c'est l'inverse pour Lomé.

Chez les femelles matures, la population de Saint-Cyran est nettement individualisée par rapport aux deux autres populations qui présentent des profils assez semblables.

Chez les mâles juvéniles, le long de chaque péréiopode, chaque population présente son propre gradient. Cependant le profil des gradients de Saint-Cyran et de Lomé n'évolue que faiblement d'un péréiopode à l'autre, contrairement aux individus châtellerauldais.

Chez les mâles matures, les gradients le long des trois péréiopodes sont semblables pour les trois populations. Cependant la population châtellerauldaise diffère par ses taux de croissance.

γ) Pléopodes.

Chez les femelles juvéniles, à l'exception des deux premiers appendices, les gradients des trois populations sont différents, mais les taux de croissance sont voisins.

Chez les femelles matures, à l'exception des deux premiers appendices pour lesquels la population de Saint-Cyran se distingue par un fort taux de croissance, les gradients des trois populations sont semblables. Cependant les femelles togolaises présentent des taux de croissance plus faibles que les femelles des autres populations.

Chez les mâles juvéniles les profils de croissance sont semblables de EX2 à EX5. Ce sont EX1 pour Châtellerauld et EX6 pour Saint-Cyran qui présentent des taux de croissance différents des autres populations.

Quant aux mâles matures, les trois populations présentent le même gradient de croissance pléonale.

Cette étude des gradients de croissance montre que les mâles matures des trois populations peuvent être considérés comme peu différents, les différences portant essentiellement au niveau de la hampe antennaire.

Chez les mâles juvéniles, les gradients des trois populations présentent le même profil, mais les taux de croissance sont différents. Les individus châtelleraudais apparaissent comme intermédiaires entre la population de Lomé à taux élevés et la population de Saint-Cyran à taux faibles.

Quelle que soit l'étape, les femelles de Saint-Cyran présentent un taux de croissance plus élevé au niveau de l'antenne et des péréiopodes, et plus faible que les femelles des deux autres populations, au niveau des pléopodes.

Chez les femelles juvéniles, bien que l'enveloppe des gradients semble indiquer qu'il n'existe que peu de différences, chaque population présente son propre profil de croissance.

Quant aux femelles matures, la population togolaise est intermédiaire au niveau de l'antenne et des péréiopodes, et se distingue des deux autres populations au niveau des pléopodes par des taux de croissance inférieurs.

De plus cette étude montre que quels que soient la population, le sexe et la maturité, le premier article du fouet antennaire est un important centre de croissance. De même l'ensemble des deux premiers pléopodes est un important centre de croissance chez tous les mâles juvéniles et les femelles matures de Saint-Cyran. Il semble également que l'exopodite de l'uropode (EX6) est un centre de croissance pour les individus matures des deux sexes.



### 3) Croissance relative en fonction de longueurs-références locales.

Le fait de mettre en équation la longueur d'un article en fonction de la masse entraîne une dispersion assez importante puisque les rapports entre ces deux caractères ne sont pas très étroits. C'est pourquoi nous avons créé un rapport interne aux organes en analysant les articles en fonction de  $H_5$  pour l'antenne,  $B_3$  pour les péréiopodes et  $EX_1$  pour les pléopodes.

C'est ainsi que nous obtenons pour l'antenne et les péréiopodes de meilleures représentations linéaires, puisqu'à l'exception de quelques articles, il suffit d'un maximum de deux relations allométriques pour décrire la courbe de croissance des articles (Figure II-17). Ce changement de grandeur-référence montre que les populations de Saint-Cyran et de Lomé présentent, pour ces deux organes, une croissance plus simple que celle de la population châtelleraudaise. La complexité de cette population est peut-être due au fait que les individus ont été prélevés directement dans la nature, contrairement aux individus des deux autres populations, prélevés dans les élevages stabilisés du laboratoire.

Quant aux pléopodes, le fait de les étudier en fonction du premier exopodite, au lieu de la masse, a un effet inverse suivant les populations. C'est ainsi que la complexité des courbes de croissance en fonction de la masse pour la population togolaise a pratiquement disparu, alors que la simplicité des populations françaises ne se retrouve plus.

### 4) Conclusion.

Cette étude de croissance relative montre que les différences entre les trois populations ne portent que sur des détails de l'évolution de la morphologie, et non sur la croissance générale de la population puisque les gradients présentent sensiblement le même profil. Les différences interpopulations se manifestent par des positions relatives de ces gradients de croissance dues à des taux de croissance différents.

Ainsi les trois populations présentant des formes générales relativement semblables à l'état adulte, semblent différer par les voies suivies pour acquérir leur morphologie adulte.

Cependant nous avons noté que les populations françaises diffèrent profondément de la population togolaise au niveau de la croissance des endopodites des deux premières paires de pléopodes. CHARNIAUX-COTTON (1957) montre que l'allométrie des variants sexuels s'explique par la sensibilité particu-

lière de ces caractères à un facteur sexuel de croissance, l'hormone androgène. Dans les trois populations, le taux de croissance des endopodites est plus faible chez les grands animaux que chez des jeunes, ce qui peut s'interpréter aussi bien par une baisse du taux d'hormone androgène que par une variation de la sensibilité des organes en question. La population de Lomé s'oppose aux deux autres par l'existence d'une discontinuité nette séparant les mâles juvéniles des adultes. Comme aucun autre organe sexuellement différencié ne présente le même phénomène, on pourrait donc penser que les endopodites des mâles de Lomé présentent une sensibilité accrue à l'hormone androgène pendant une brève période, ne dépassant sans doute pas un intermue. Nous aurons à modifier cette interprétation à partir d'autres modes de description de la croissance (cf. III. C.4)

## B) ETUDE DES FACTEURS.

### 1) Introduction.

Les facteurs, dont il est question ici, sont ceux obtenus par l'application de l'analyse factorielle linéaire. Nous avons ainsi étudié ces facteurs sur les organes mesurés par l'approche classique. Le fait prépondérant d'une telle analyse est la très grande importance du premier facteur, ou facteur général de croissance (F.G.C.), pour tous les caractères (un exemple est fourni dans le tableau II-18). Ceci semble, d'ailleurs, être une caractéristique des Oniscoïdes, comme nous l'avons noté (cf. I-B-3 b).

Après notre imposition de structure le premier facteur, dont l'importance relative varie de 98 à 99 %, décrit, quel que soit l'organe étudié, la totalité du gradient général de croissance ( $G_0$ ). Notre approche montre donc que ce premier facteur est le F.G.C. (l'approche classique permet de dire est considéré comme le F.G.C.). Du fait qu'il décrit la totalité du gradient général, nous n'indiquerons que la décomposition de son influence.

Les matrices de transformation sont consignées dans le tableau II-19, et les résultats dans les tableaux II-20 à II-24.

### 2) Etude de l'antenne.

#### (a) Définition des gradients.

$G_0$  : Gradient général de la croissance antennaire



- G<sub>1</sub> : Opposition des croissances de la hampe et du fouet
- G<sub>2</sub> : Opposition des articles du fouet (F<sub>1</sub> - F<sub>2</sub>)
- G<sub>3</sub> : Opposition des croissances des articles proximaux de la (H<sub>2</sub>, H<sub>3</sub>) et des articles distaux (H<sub>4</sub>, H<sub>5</sub>).
- G<sub>4</sub> : Opposition des articles proximaux (H<sub>2</sub> - H<sub>3</sub>)
- G<sub>5</sub> : Opposition des articles distaux (H<sub>4</sub> - H<sub>5</sub>)

(b) Populations femelles.

L'examen du gradient G<sub>1</sub>, opposant la croissance de la hampe à celle du fouet, met en évidence ce que l'approche classique estime être un facteur local. En effet ce gradient est décrit (pour environ 90 %) par un seul facteur pour les populations françaises, et par deux facteurs pour la population togolaise. Ces facteurs sont donc bien assimilables à des facteurs locaux de croissance.

Il faut cependant remarquer que, pour les populations françaises, si l'opposition entre hampe et fouet est bien décrite par un seul facteur, ce dernier n'a pas le même numéro d'ordre dans les deux cas : Z<sub>2</sub> pour Châtellerault, Z<sub>3</sub> pour Saint-Cyran. La situation est analogue pour le gradient G<sub>4</sub>, mais ici ce sont les populations de Saint-Cyran et de Lomé qui présentent un seul facteur expliquant le gradient. Ceci souligne donc la difficulté, que nous avons déjà signalée, de comparer la structure factorielle de deux ensembles de données.

Le F.G.C. intervient pour les trois populations sur le gradient G<sub>2</sub> et à un moindre degré sur G<sub>3</sub>; pour les populations françaises, il intervient également sur G<sub>5</sub>. Pour interpréter ceci, on peut se référer à G<sub>2</sub> dont la plus grande part de la variation est expliquée par le F.G.C. Si l'on se reporte à la partie croissance relative, on voit que les deux articles du fouet présentent des constantes d'allométrie très différentes : F<sub>2</sub> croissant bien moins vite que F<sub>1</sub>. Cette liaison entre un gradient et le F.G.C. exprime donc l'évolution de ce gradient au cours de la croissance.

Quant aux autres facteurs, ils interviennent à des niveaux et avec des intensités différents suivant la population.

(c) Populations mâles.

Les remarques générales caractérisant les femelles restent en partie vraies pour les mâles. Cependant, le gradient G<sub>1</sub> est décrit par deux facteurs

pour l'ensemble des populations, et chacune d'elles présentent un facteur local, dont le numéro d'ordre est différent, au niveau du gradient G4.

### 3) Etude des péréiopodes.

L'étude des facteurs de croissance des péréiopodes montre une structure complexe due d'une part au fait que les articles des pattes sont des caractères homogènes présentant peu de variabilité, et d'autre part au nombre très important de facteurs extraits (10 à 15).

Nous nous trouvons ainsi confronté au même problème qu'a connu PONTIER (1964) dans son exemple sur *Streptococcus*, pour lequel il n'a pas pu fournir de solution.

### 4) Etude des pléopodes.

#### (a) Définition des gradients.

- G<sub>0</sub> Gradient général de la croissance pléopodale
- G<sub>1</sub> Opposition de la croissance de EX<sub>1</sub>, 2, 3, 4, 5 et EX<sub>6</sub>
- G<sub>2</sub> Opposition de EX<sub>1</sub>, 2 et EX<sub>3</sub>, 4, 5
- G<sub>3</sub> Opposition de EX<sub>1</sub> et EX<sub>2</sub>
- G<sub>4</sub> Opposition de EX<sub>3</sub> et EX<sub>4</sub>, 5
- G<sub>5</sub> Opposition de EX<sub>4</sub> ET EX<sub>5</sub>

#### (b) Populations femelles.

Le F.G.C. intervient sur un nombre différent de gradients pour chaque population. Ainsi, il différencie l'uropode pour Châtellerault, les deux premiers exopodites pour Saint-Cyran et les trois premiers pour Lomé.

D'une manière générale, chaque gradient de chaque population est décrit par un facteur local, reflétant ainsi la plus ou moins grande indépendance de la croissance de chaque article.

De plus pour l'ensemble des populations, le facteur Z<sub>5</sub> est un facteur différenciant la croissance des pléopodes médians (EX<sub>3</sub>, 4, 5).



(c) Mâles.

Pour les trois populations, le F.G.C. agit sur les gradients  $G_2$  et  $G_4$ , et pour les populations françaises sur  $G_5$ .

Ainsi pour les populations françaises, la croissance des pléopodes est décrite en presque totalité par un seul facteur, le F.G.C., rendant ainsi, comme dans l'approche classique, les facteurs suivants moins importants. Ceci montre donc que les rapports entre les appendices en question ne cessent d'évoluer tout au long de la vie de l'animal.

Pour les trois populations le facteur  $Z_2$  tend à isoler trois groupes de pléopodes, respectivement  $EX_{1, 2}$ ,  $EX_{3, 4, 5}$  et  $EX_6$ . Et comme pour les femelles, le facteur  $Z_5$  différencie la croissance des pléopodes médians.

5) Etude de l'appareil copulateur.

Définition des gradients :

$G_0$  : Gradient général de sa croissance

$G_1$  : Opposition de croissance des Exopodites et des Endopodites - apophyse génitale.

$G_2$  : Opposition des Endopodites et de l'apophyse génitale.

$G_3$  : Opposition des Exopodites 1 et 2

$G_4$  : Opposition des Exopodites 3 et 4

D'une manière générale, chaque gradient est décrit par un facteur local montrant ainsi la grande indépendance de la croissance des articles étudiés.

Le gradient  $G_1$  est décrit, pour environ 65 %, par un seul facteur local ( $G_2$ ) pour les populations françaises. Pour la population togolaise à l'action du facteur local ( $Z_2$ ) s'ajoute une liaison avec  $Z_1$ , montrant une évolution plus marquée dans le temps, des rapports entre exopodites et autres pièces de l'appareil copulateur.

Le gradient  $G_2$  est décrit par les facteurs locaux  $Z_2$  principalement pour les Français et  $Z_3$  presque exclusivement pour les Togolais. Ce fait est à rapprocher des résultats obtenus par l'étude de la croissance relative. On peut remarquer que pour la population togolaise le facteur  $Z_3$  n'a pas d'action notable sur d'autres gradients. Il apparait donc spécifique de l'opposition entre croissance des endopodites et croissance de l'apophyse

génitale ; il reflète sur la présence de la discontinuité importante vue chez les premiers. Tandis que pour les populations françaises les facteurs importants pour  $G_2$  le sont également pour d'autres gradients. Ceci est conforme à une croissance des endopodites ici moins distincte de celle d'autres pièces de l'appareil copulateur.

Ainsi cette étude de l'appareil copulateur montre un autre aspect de la différence essentielle, décelée par l'étude de la croissance relative, existant entre nos trois populations.

## 6) Conclusion.

Cette étude des facteurs de croissance a été effectuée suivant deux approches :

L'approche classique, définie par PONTIER (1974), nous a permis de retrouver chez *Metoponorthus pruinosis*, une des caractéristiques des Oniscoïdes, à savoir un F.G.C. très important reflétant ainsi la relative homogénéité des caractères.

L'approche originale, imposant une structure aux données, permet de montrer l'action des facteurs secondaires, indiquant la relative indépendance des caractères par rapport à la direction générale de la croissance de l'individu, qui étaient masqués, dans l'approche classique, par le F.G.C. dont les effets sont ici décomposés.

De plus elle affirme, et non plus considère, que le premier facteur est bien le F.G.C., et que certains facteurs secondaires sont bien des facteurs locaux agissant spécifiquement à certains niveaux de l'organe étudié.

Cependant avec cette approche, nous nous sommes trouvé confrontés, dans l'étude des périopodes, à un problème d'interprétation dû à un nombre important de facteurs, et comme PONTIER nous n'avons pu résoudre ce problème.

L'étude de l'antenne montre que sa croissance est décrite par des combinaisons différentes de facteurs selon le sexe et la population étudiés. Quant à l'étude des pléopodes et de l'appareil copulateur, elle tend à indiquer que les combinaisons des populations françaises se ressemblent plus entre elles qu'aux combinaisons de la population togolaise.

De plus l'étude de cet appareil, permet d'analyser la différence essentielle entre les populations françaises et togolaises, à savoir la forme de croissance différente des endopodites composant l'appareil copulateur.



Ainsi, bien que la méthode ne permette pas de tester les différences interpopulations, il semble que les populations françaises soient plus proches l'une de l'autre que de la population togolaise.

Cependant, cette étude montre que notre approche ne peut être, tout comme l'approche classique, utilisée que dans un but descriptif. En effet nos résultats, et notamment la structure factorielle complexe de la plupart des organes, tend à nous montrer l'existence de deux, voire trois facteurs que l'on peut qualifier de spécifiques, et de facteurs secondaires qui semblent caractéristiques non de l'espèce, mais des lots d'individus étudiés. Ainsi peut-on expliquer la différence des numéros d'ordre par le fait que les conditions d'élevage ne sont pas rigoureusement les mêmes d'une population à l'autre. Nous rappelons, notamment que la population châtelleraudaise était issue directement de récoltes, alors que les 2 autres étaient représentées par des animaux nés en laboratoire.

On peut remarquer que les matrices de transformation employées ici, ne sont pas les seules possibles. Il se pourrait que d'autres transformations permettent de mieux représenter les phénomènes. Enfin le calcul des valeurs des facteurs pour chaque individu, que nous utiliserons plus loin, pourrait permettre de mieux comprendre leur signification.

### C) DISCRIMINATION DES TROIS POPULATIONS.

#### 1) Introduction.

Les méthodes effectuées jusqu'à présent montrent que les deux populations françaises semblent plus proches l'une de l'autre que la population togolaise, sans pouvoir justifier statistiquement cette observation. Ce paragraphe consiste donc à appliquer les méthodes statistiques, exposées antérieurement, permettant de tester la position des populations les unes par rapport aux autres.

#### 2) Analyse en coordonnées principales.

Cette analyse situe les observations les unes par rapport aux autres. Cependant comme nous l'avons déjà signalé leur nombre étant trop important pour la capacité du micro-ordinateur, nous avons effectué cette analyse sur les individus moyens femelles et mâles de chaque population. Les résultats sont consignés dans le tableau II-25 et la figure II-26.

La représentation graphique, dans l'espace défini par les deux premières valeurs propres (représentant 94 % de la variation totale) des coordonnées principales correspondantes, montre que le premier axe discrimine le sexe des individus, tandis que le second isole nettement les individus moyens femelle et mâle de Lomé.

Le tableau des distances spatiales confirme ce fait, et notamment que les individus moyens de Saint-Cyran, considérés comme intermédiaires, sont beaucoup plus proches des Châtelleraudais que des Togolais.

Cette technique confirme donc, en les visualisant, les conclusions fournies par les méthodes employées précédemment. Cependant elle n'est que purement descriptive, car si nous pouvons quantifier les distances entre individus moyens, nous ne pouvons les tester.

### 3) Analyse discriminante.

#### (a) Etude globale.

Elle est effectuée à partir des trente quatre caractères communs aux individus des deux sexes. Les résultats sont consignés dans le tableau II-27 et la figure II-28.

Les cinq variables canoniques issues des cinq axes extraits doivent être conservées puisque leur valeur discriminante est significative au seuil de 5 %. La représentation graphique, dans un espace défini par les trois premiers axes des variables canoniques, montre que la discrimination du sexe se fait suivant les deux premiers axes. Quant au troisième axe il tend à isoler la population de Saint-Cyran. Cependant les distances spatiales, calculées dans l'espace de dimension 5, indiquent des différences significatives entre les mâles de Châtelleraudais et les femelles des deux autres populations d'une part, et entre les mâles de Lomé et les femelles de Saint-Cyran d'autre part.

Les caractères participant à cette discrimination sont les exopodites des pléopodes et les basipodites des péréiopodes.

Nous avons déjà signalé que cette analyse est le prolongement des fonctions discriminantes. L'application de cette technique aux individus femelles d'une part et mâles d'autre part, nous a fourni des résultats ne permettant pas d'isoler significativement une population des deux autres.

LEFEBVRE (1980) rappelant que l'ordre d'introduction des variables originales peut avoir un effet sur les résultats, nous avons entrepris une étude organe par organe, puisque les trente quatre caractères ne nous



permettent pas de confirmer les résultats de l'analyse en coordonnées principales.

(b) Etude de l'antenne.

Les résultats sont consignés dans le tableau II-29 et la figure II-30. Trois des quatre variables canoniques extraites doivent être prises en considération.

D'une manière générale, les tableaux des variables canoniques, les distances spatiales et le diagramme tridimensionnel montrent que la population togolaise doit être isolée des deux populations françaises. Les caractères participant à cette discrimination, et ceci sur les trois axes, sont les seconds articles du fouet et de la hampe, les autres articles intervenant secondairement sur l'un des axes extraits.

(c) Etude des Péréiopodes.

Les distances spatiales, calculées dans un espace de dimension 5, indiquent que seuls les mâles Châtelleraudais se séparent des femelles des deux autres populations et des mâles de Saint-Cyran. Les caractères, participant à cette discrimination, sont les basipodites et les ischiopodites, sur les deux premiers axes.

(d) Etude des Pléopodes.

Les résultats sont consignés dans le tableau II-31 et la figure II. Les deux premiers axes discriminent les individus suivant leur sexe, et le troisième tend à isoler les femelles de Saint-Cyran par rapport aux femelles des deux autres populations, et les mâles de Lomé par rapport aux autres mâles.

Cependant le tableau des distances spatiales n'indique que des différences significatives d'ordre sexuel. Celles-ci sont dues au pouvoir discriminant important de  $\chi^2$ .

(e) Etude de l'appareil copulateur.

Les résultats sont consignés dans le tableau II-32 et la figure II-33. Des deux variables canoniques extraites, seule la première devrait être prise en considération puisque la valeur discriminante de la seconde est non significative.

La représentation graphique de ces variables et le tableau des distances spatiales montrent l'isolement très net des mâles de Lomé. Les caractères responsables de cet isolement sont les deux exopodites sur le premier axe, EX1 et APG sur le second.

#### 4) Analyse factorielle linéaire des trois populations.

Les deux méthodes (analyse en coordonnées principales et analyse discriminante), telles qu'elles ont été utilisées, montrent la position des centres des populations, c'est à dire qu'elles ne fournissent des distances spatiales que de l'individu moyen de chaque groupe. Or nous avons vu, dans l'étude de la croissance relative, que l'évolution des individus se fait différemment dans les trois populations. Les analyses discriminantes et l'étude de la croissance relative par des méthodes bivariates exploitant une part différente de l'information contenue dans les données, on peut arriver à d'apparentes incohérences. Ainsi on vient de voir que l'analyse discriminante de l'appareil copulateur privilégie l'exopodite 1 et l'apophyse génitale, alors que nous avons vu que le fait le plus marquant était la croissance particulière des endopodites.

Il faut donc affiner nos résultats en montrant, non plus la position des individus moyens mais celle de l'ensemble des individus des trois populations ( $N = 354$ ) et pour l'ensemble des caractères ( $n = 34$ ).

Nous avons déjà vu que, dans nos analyses factorielles linéaires, le premier axe représente la quasi totalité de la variation totale. C'est donc cette méthode que nous avons utilisée puisqu'elle va nous permettre la représentation dans un espace à deux dimensions des individus utilisés. Ce n'est pas l'utilisation habituelle de cette méthode, cependant PONTIER (1964) a étudié de cette manière les facteurs d'hétérogénéité de l'espèce *Streptococcus faecalis*. Il justifie son étude en précisant que les souches utilisées ont en commun d'appartenir à la même espèce, mais différent entre elles par certains caractères. On peut donc noter l'analogie avec notre problème, puisque nous savons que nos trois populations, même si elles n'appartiennent pas à la même espèce, sont cependant de morphologies voisines.

Nous avons donc effectué une analyse factorielle linéaire, non pas pour interpréter les facteurs extraits, mais pour montrer la représentation des valeurs des facteurs pour les individus ("composantes principales" pour les individus"; pour TOMASSONE, 1975).



La représentation graphique de ces deux premières valeurs (Figure II-34) montre que le premier axe (correspondant à 97% de la variation totale) sépare les individus juvéniles des individus matures, tandis que le second (2,1% de la variation totale) sépare les femelles des mâles, et tout ceci pour les trois populations.

Cependant la superposition des graphes des trois populations montre que les femelles juvéniles de Saint-Cyran occupent une position légèrement différente de celle des femelles juvéniles des deux autres populations. Ceci ne se retrouve pas au niveau des femelles matures.

Quant aux mâles, les individus de Saint-Cyran apparaissent comme intermédiaires par rapport aux mâles des deux autres populations.

Mais le résultat essentiel de cette étude est la position des points représentatifs des mâles togolais. Ainsi, les juvéniles présentent une morphologie plus proche de celle des femelles que des mâles français. De plus on observe une nette discontinuité entre les mâles juvéniles et matures de la population de Lomé.

Cette étude a été effectuée sur les trente quatre caractères communs aux deux sexes, c'est à dire que l'apophyse génitale et les endopodites des deux premières paires de pléopodes ne sont pas pris en considération. Or c'est sur les facteurs extraits des mesures de tous les caractères des mâles togolais, que cette discontinuité apparait, alors que nous ne l'avions mise en évidence que pour les pièces copulatrices (à l'exception de l'apophyse génitale) par l'étude de la croissance relative. Nous pouvons donc préciser ce que nous exposons dans la conclusion de cette étude (Cf. II-A-4). Il apparait maintenant que la croissance particulière des endopodites ne peut s'expliquer par une variation locale de la sensibilité aux facteurs hormonaux, mais bien par un changement général des processus de différenciation sexuelle. On a donc un phénomène analogue à la mue de puberté décrite classiquement chez les Décapodes.

## 5) Conclusion

Des trois analyses utilisées sur l'ensemble des caractères, deux (l'analyse en coordonnées principales et l'analyse factorielle linéaire) montrent que la population togolaise occupe une position différente dans un espace de faible dimension. Cependant ces deux méthodes ne permettent pas de tester les distances séparant chacune des populations, puisqu'elles n'utilisent que les variations intragroupes, ou individuelles.

Le troisième type d'analyse (discriminante) ne confirme pas ces résultats. Cependant son application aux divers organes indique que pour l'antenne et l'appareil copulateur, les individus togolais présentent une morphologie différente des individus français. Ainsi le fait que les différences montrées au niveau de ces deux organes ne se retrouvent pas dans l'analyse des trente quatre caractères, nous amène à critiquer cette méthode qui, par définition, consiste à rechercher les axes sur lesquels les centres des populations se projettent avec le maximum de dispersion. Donc les différences observées pour l'antenne auraient dû s'ajouter à celles des pléopodes... mais les résultats montrent que l'adjonction de caractères à faible variabilité intergroupe (péréiopodes) affaiblissent, voire annulent, les effets des caractères à haute variabilité (antenne).

Notre "set" de données montre donc les limites de l'analyse discriminante qui paraît, ainsi, être une méthode de puissance discriminatoire plus faible que l'analyse en coordonnées principales. En effet cette dernière méthode montre que la nature des variations est essentiellement d'origine intragroupe. Or l'analyse discriminante est une méthode qui consiste à rendre maximum le rapport des variances inter- et intragroupes. Pour cela les matrices de variances-covariances des  $G$  groupes doivent être égales, c'est à dire que le test d'homogénéité intragroupe doit être vérifié, masquant ainsi la source de "différenciation" des populations en réduisant les variations intergroupes.

Ainsi sous une enveloppe intrapopulation homogène (vérifiée par le test d'homogénéité intragroupe), la population de Lomé présente des variations "significatives" par rapport aux populations françaises.

Nous voyons donc les problèmes posés par la comparaison de la morphologie d'animaux, comme les Oniscoïdes, dont la croissance se poursuit pendant toute la vie. La notion d'individu moyen, implicite dans les méthodes d'analyse discriminante, apparaît, ici, de peu de valeur. Il faut donc tenir compte de l'évolution des individus, ce que nous avons tenté dans l'analyse factorielle linéaire sur l'ensemble des trois populations.

### III - CONCLUSION GÉNÉRALE SUR LES DIFFÉRENCES ENTRE LES TROIS POPULATIONS,

Cette étude de comparaison morphologique a été entreprise puisque nous avons mis en doute l'unité spécifique de l'espèce ubiquiste *Metoponorthus pruinosus*.



La première étape a consisté à analyser la croissance relative des individus des trois populations. Celle-ci montre qu'ils présentent une morphologie adulte semblable, confirmant ainsi le fait que la simple observation des animaux des trois populations n'indique que de faibles différences dans la forme générale du corps. La seule distinction que l'on puisse faire est que la masse et la taille maximales caractérisant chaque population sont différentes.

Par la suite, la représentation du logarithme des caractères en fonction du logarithme de la masse confirme que les individus de Châtellerauld acquièrent leur puberté à une masse nettement inférieure à celle des individus des deux autres populations.

L'étude allométrique, et plus particulièrement celle des gradients de croissance qui en découle, montre bien que la forme générale du corps des individus matures est semblable dans les trois populations, et que ce sont les voies suivies pour acquérir la morphologie adulte qui diffèrent d'une population à l'autre.

Par contre l'étude de l'appareil copulateur des mâles, et plus particulièrement celle des endopodites des deux premières paires de pléopodes, montre une croissance similaire pour les populations françaises, qui ne peuvent pas être décrites par une relation allométrique. En effet, la courbe de croissance n'est pas linéaire en coordonnées logarithmiques, contrairement à la population togolaise. Celle-ci semble, d'ailleurs, s'individualiser des représentants du groupe des Oniscoïdes, par le fait que la croissance des endopodites de l'appareil copulateur est décrite par deux segments de droite, séparés par une discontinuité.

Les individus de Saint-Cyran et de Lomé ayant été prélevés parmi des animaux nés et élevés au laboratoire dans les mêmes conditions depuis plusieurs générations, comme l'ont fait remarquer BOCQUET et PRUNUS (1967) et PAVESE (1979), les différences observées ne peuvent s'expliquer que par l'action de facteurs génétiques propres à chaque population, différences dues certainement à l'isolement géographique.

La seconde étape de cette comparaison a consisté à appliquer une analyse factorielle linéaire. L'approche nouvelle que nous avons utilisé permet de montrer ce que l'on assimilait être un facteur général de croissance et un facteur local par l'approche classique.

Bien que cette méthode, purement descriptive, ne permette pas la différenciation directe des populations, nous montrons que les populations françaises sont plus proches l'une de l'autre que de la population togolaise. Ceci se trouve confirmer par l'analyse en coordonnées principales et l'analyse factorielle linéaire appliquée à l'ensemble des individus.

La comparaison directe des trois populations par l'analyse discriminante montre les limites de cette méthode. Cependant elle indique des différences significatives au niveau de l'antenne et de l'appareil copulateur. Ces organes étant considérés respectivement par MATSAKIS (1962) et VANDEL (1943, 1962) comme ceux permettant de différencier les espèces voisines d'Oniscoïdes, nous considérons la population togolaise comme significativement différente des populations françaises.

Enfin une analyse factorielle linéaire appliquée à l'ensemble des populations nous a permis de visualiser ce qui différencie nettement la population togolaise: l'évolution des mâles. Ce que nous avons observé pour les endopodites correspond en fait à un changement général des rapports entre organes. Au lieu de l'évolution progressive de la morphologie observée dans les populations françaises, nous avons un phénomène qui s'apparente à la mue de puberté des Décapodes.

Comme nous l'avons déjà signalé, JUCHAULT et KOUIGAN (communications personnelles) n'ont pu obtenir de croisements féconds entre populations africaines et françaises. Nous pouvons donc considérer les individus africains et français comme les représentants de deux espèces jumelles définies par MAYR (1974), à savoir des espèces présentant une morphologie similaire, mais interstériles.

Cependant, comme le rappelle CHARFI-CHEIKHROUHA (1980), il faut être prudent dans l'application des caractères biométriques comme critères spécifiques. En effet cet auteur montre des différences biométriques très importantes entre les espèces *Idotea chelipes* et *Idotea bocqueti* et de leurs hybrides expérimentaux. Mais après une discussion sur le concept moderne de définition de l'espèce (MAYR, 1974; BOCQUET et al., 1976), elle considère les deux espèces étudiées comme représentatives d'une seule espèce polytypique *Idotea chelipes* scindée en *I. chelipes chelipes* et *I. chelipes bocqueti*.

Ainsi nous trouvons-nous avec ces deux exemples aux limites de l'application du concept purement morphologique de l'espèce:

- \* *Idotea chelipes* présentant deux sous-espèces de morphologies très différentes, mais interfécondes
- \* *Metoponorthus pruinosus* présentant des populations de morphologies comparables, mais interstériles.

\*

\*

\*



T A B L E A U X   E T   F I G U R E S

---

Classes	Châtellerault		Saint-Cyran		Lomé	
	M	m	M	m	M	m
1	800	6,686	800	6,686	800	6,686
2	1 100	7,012	1 140	7,039	1 230	7,114
3	1 520	7,326	1 660	7,414	1 890	7,544
4	2 090	7,645	2 370	7,771	2 920	7,980
5	2 910	7,976	3 410	8,135	4 490	8,410
6	3 990	8,292	4 910	8,500	6 930	8,844
7	5 520	8,616	7 060	8,861	10 680	9,276
8	7 620	8,939	10 140	9,224	16 460	9,709
9	10 510	9,260	14 590	9,587	25 360	10,142
10	14 510	9,583	20 980	9,951	39 060	10,573
	20 090	9,903	30 152	10,314	60 054	11,003

**TABLEAU II-1** LIMITES DES CLASSES D'INDIVIDUS

M Masse exprimée en  $\mu\text{g}$

m Logarithme népérien de M



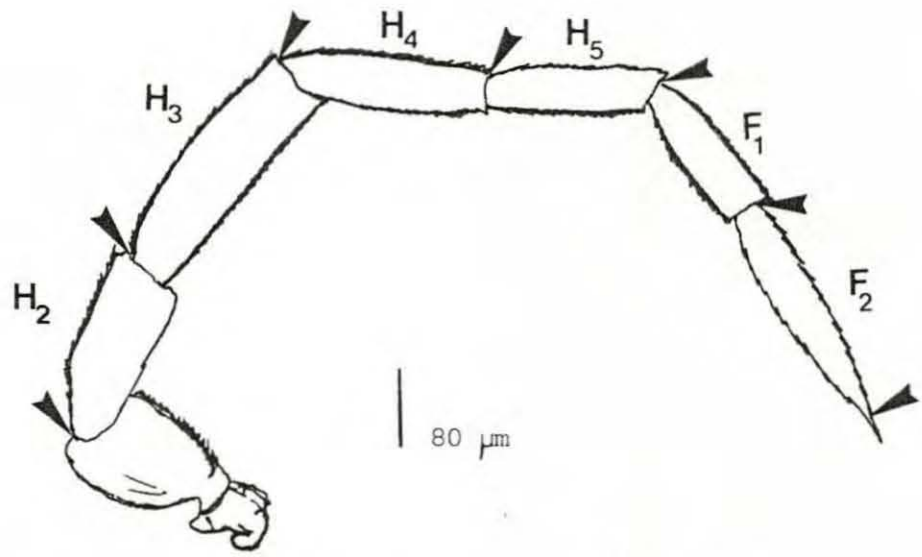


FIGURE II-2 POINTS DE REPÈRE DES MESURES DE L'ANTENNE

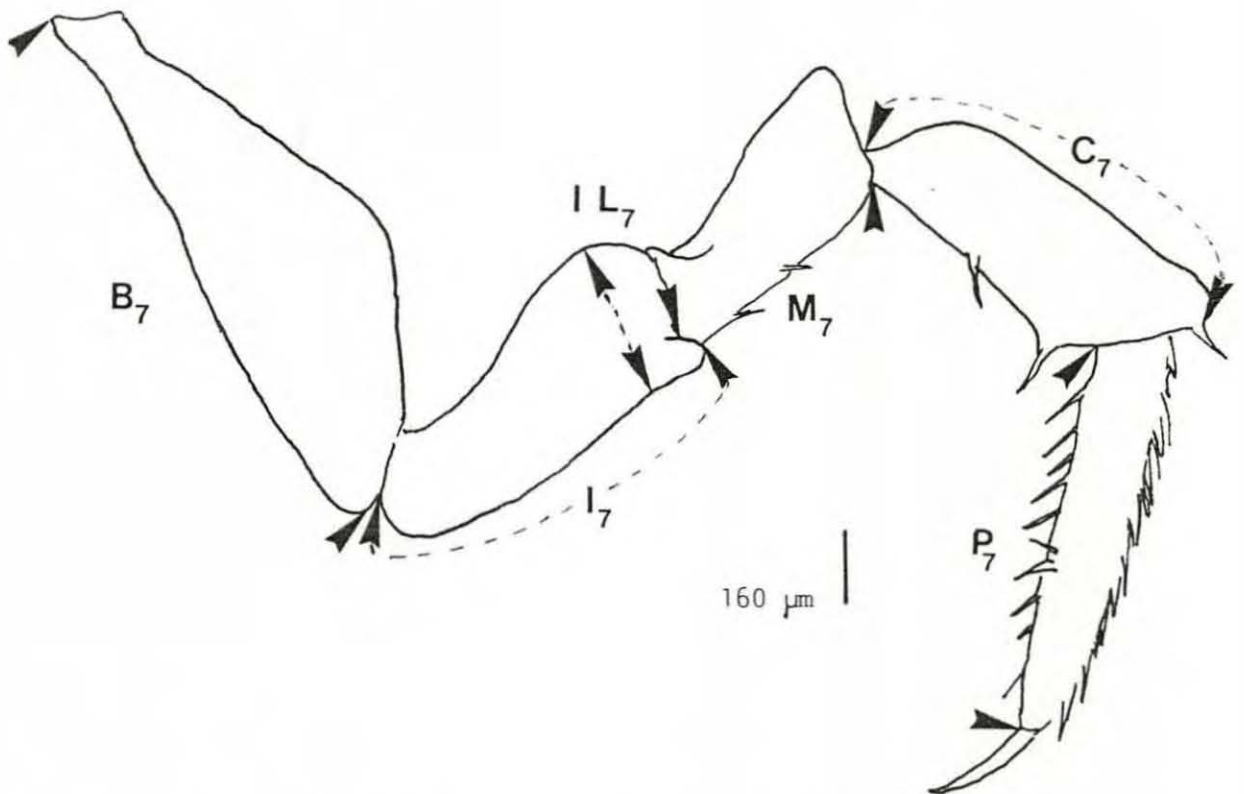


FIGURE II-3 POINTS DE REPÈRE DES MESURES DU PÉRIOPODE 7

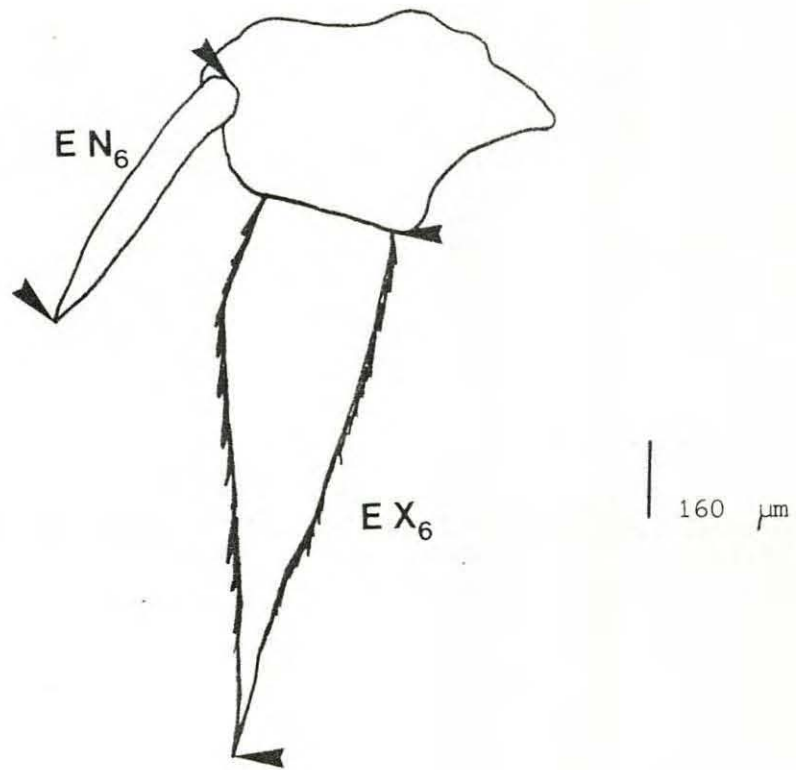


FIGURE II-4 POINTS DE REPÈRE DES MESURES DE L'UROPODE

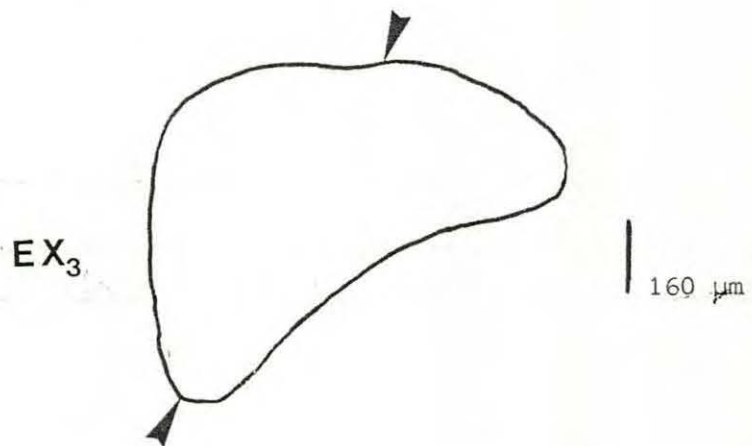


FIGURE II-5 POINTS DE REPÈRE DE LA MESURE DU PLÉOPODE 3



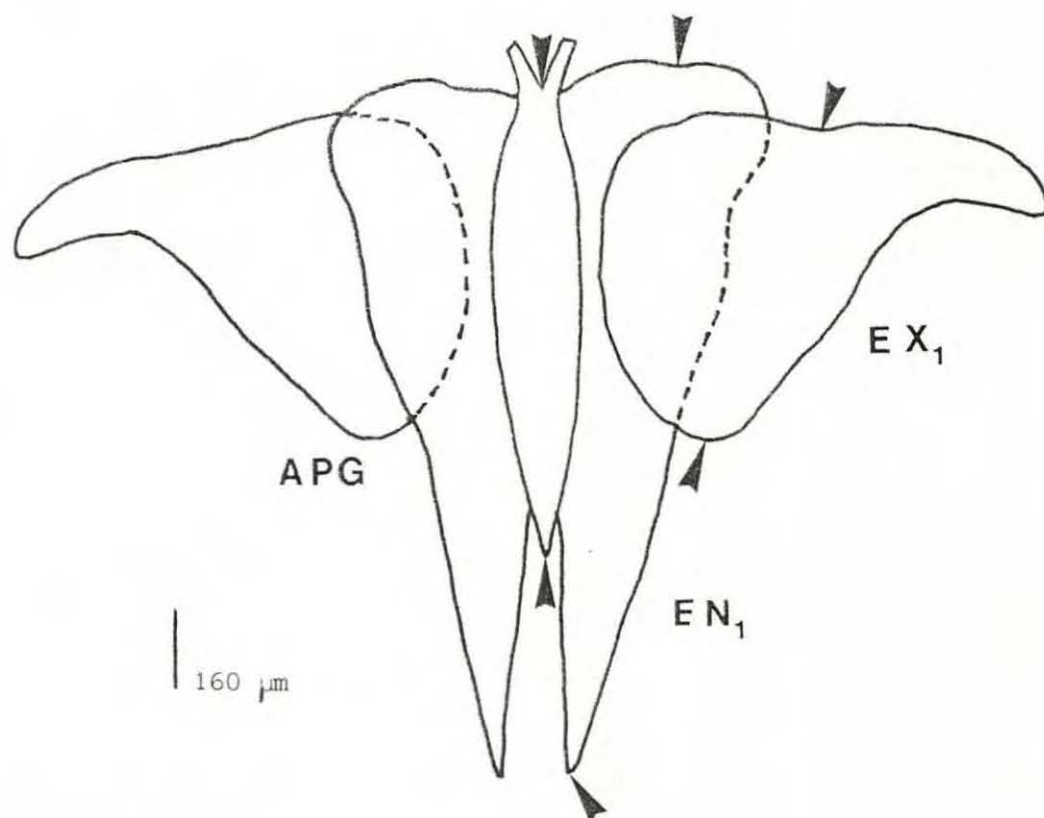


FIGURE II-6 POINTS DE REPÈRE DES MESURES DU PREMIER PLÉOPODE DU MÂLE

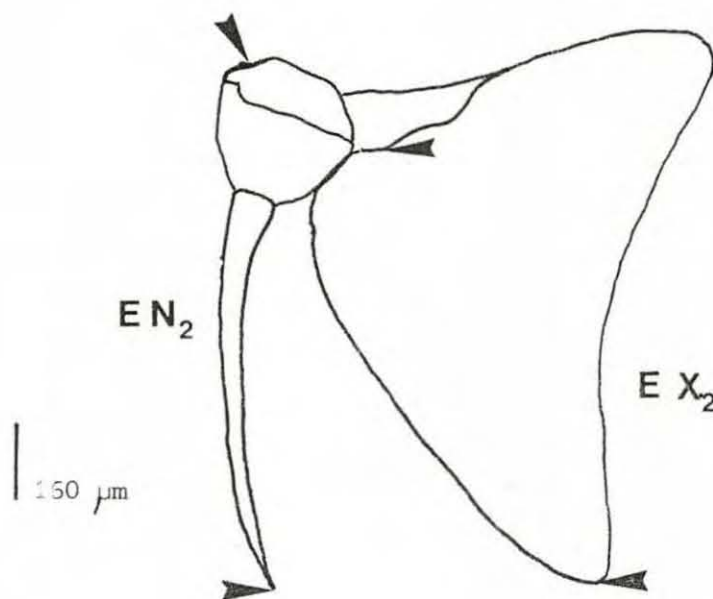
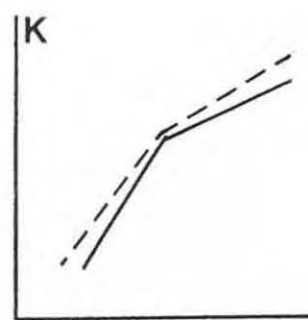
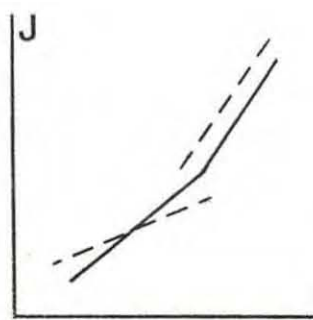
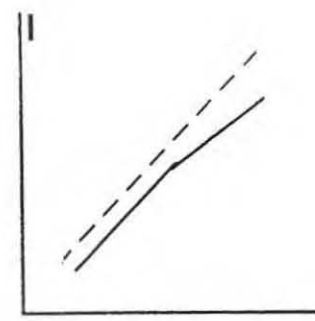
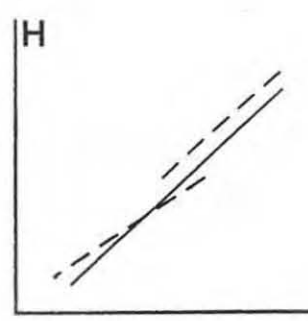
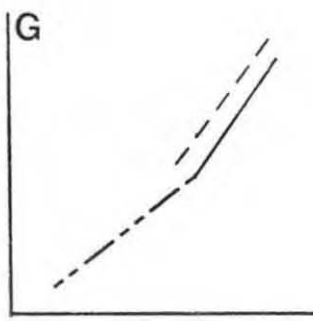
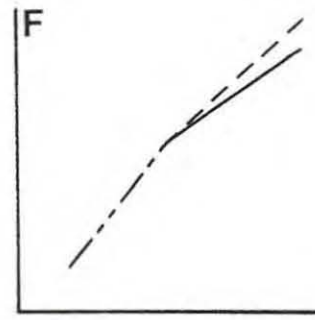
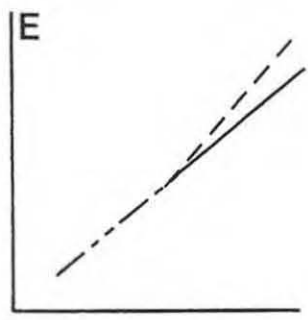
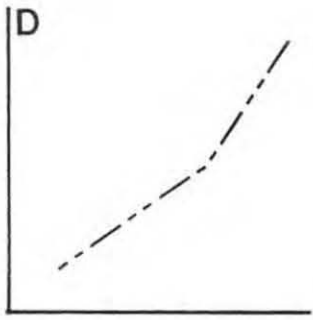
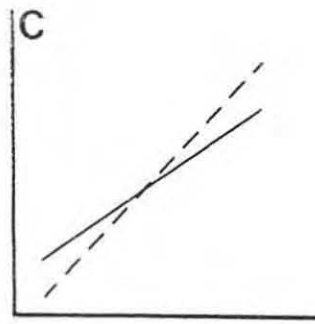
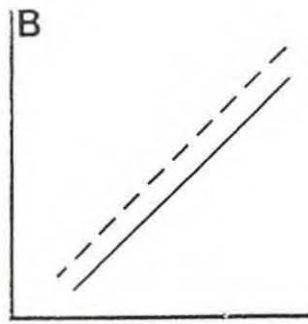
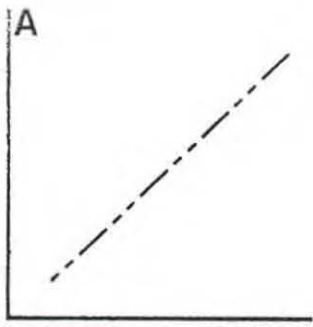


FIGURE II-7 POINTS DE REPÈRE DES MESURES DU SECOND PLÉOPODE DU MÂLE

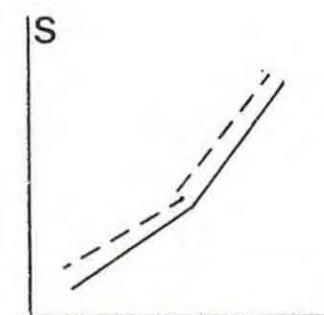
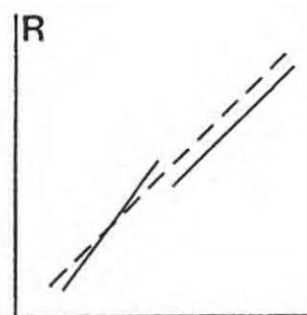
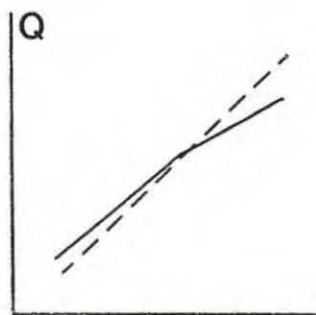
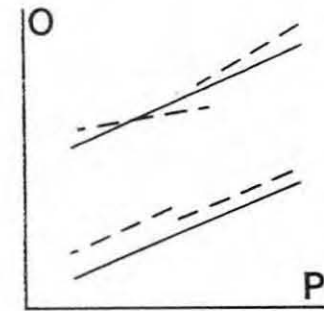
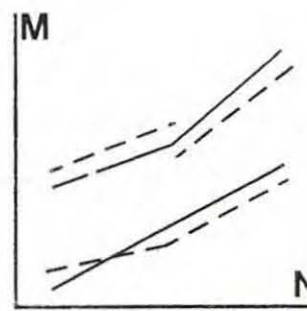
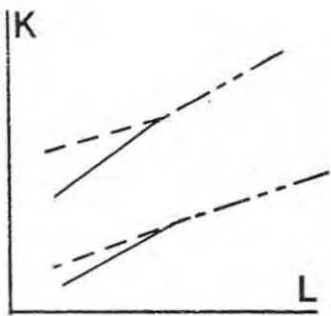
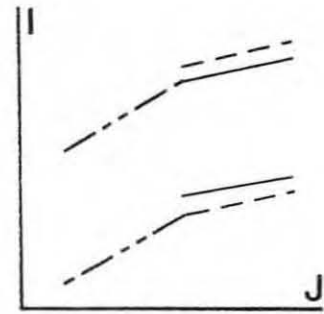
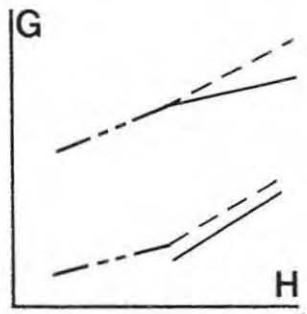
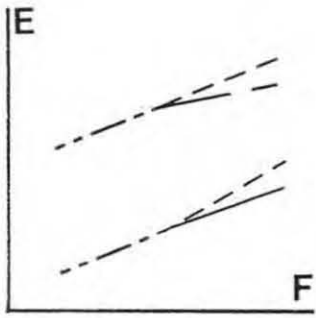
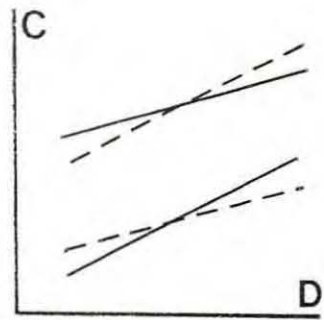
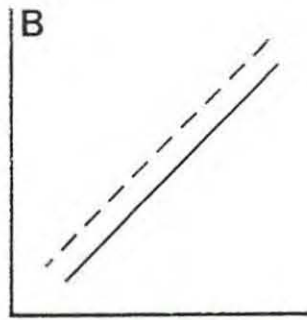
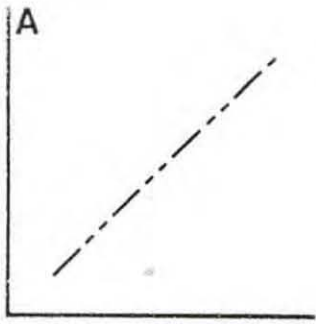


— Droite femelle  
 - - - Droite mâle  
 - · - · Droite commune aux deux sexes



	Châtellerault	Saint-Cyran	Lomé
H <sub>2</sub>	K	G	C
H <sub>3</sub>	B	D	A
H <sub>4</sub>	B	J	E
H <sub>5</sub>	F	G	C
F <sub>1</sub>	I	G	A
F <sub>2</sub>	I	H	C

**FIGURE II-9** SCHÉMATISATION DE LA CROISSANCE DES ARTICLES DE L'ANTENNE

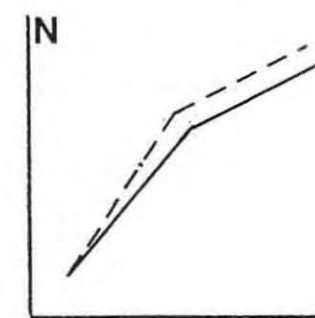
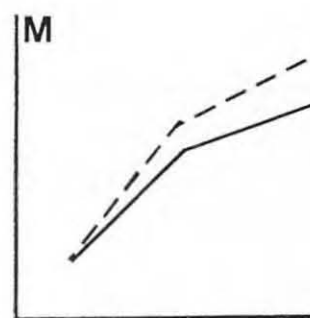
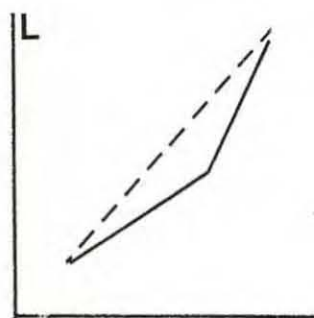
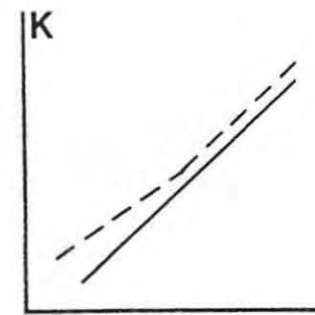
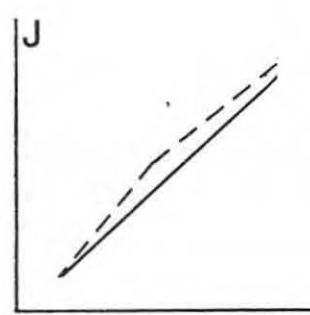
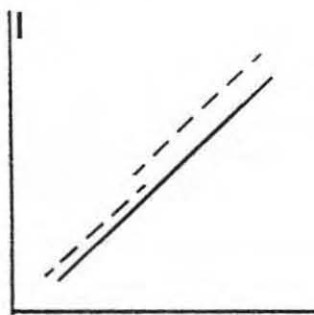
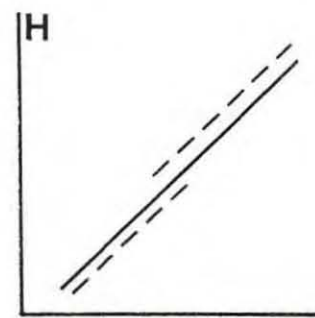
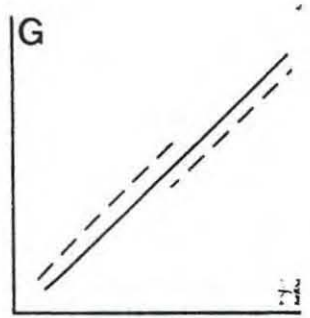
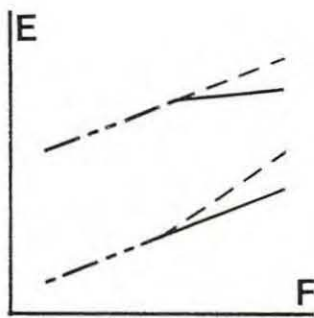
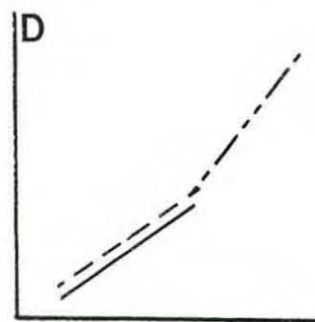
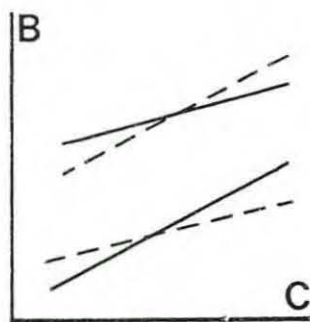
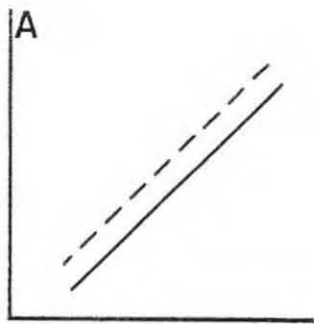


— Droite femelle  
 - - Droite mâle  
 - - - Droite commune aux deux sexes



	Châtellerault	Saint-Cyran	Lomé
B <sub>1</sub>	Q	M	E
I <sub>1</sub>	Q	S	C
M <sub>1</sub>	S	H	A
C <sub>1</sub>	P	D	E
P <sub>1</sub>	N	M	A
B <sub>3</sub>	B	K	C
I <sub>3</sub>	R	S	C
M <sub>3</sub>	R	B	G
C <sub>3</sub>	B	S	I
P <sub>3</sub>	O	M	A
B <sub>7</sub>	L	K	I
I <sub>7</sub>	D	M	J
M <sub>7</sub>	R	B	F
C <sub>7</sub>	R	D	I
P <sub>7</sub>	B	I	A

FIGURE II-10 SCHÉMATISATION DE LA CROISSANCE DES ARTICLES  
DES PÉRIOPODES



— Droite femelle  
 - - Droite mâle  
 - - - Droite commune aux deux sexes



	Châtellerault	Saint-Cyran	Lomé
Ex <sub>1</sub>	M	L	J
Ex <sub>2</sub>	N	J	N
Ex <sub>3</sub>	A	A	E
Ex <sub>4</sub>	B	I	E
Ex <sub>5</sub>	G	C	H
Ex <sub>6</sub>	B	K	F
En <sub>6</sub>	C	D	F

FIGURE II-11 SCHÉMATISATION DE LA CROISSANCE DES ARTICLES DES PLÉOPODES

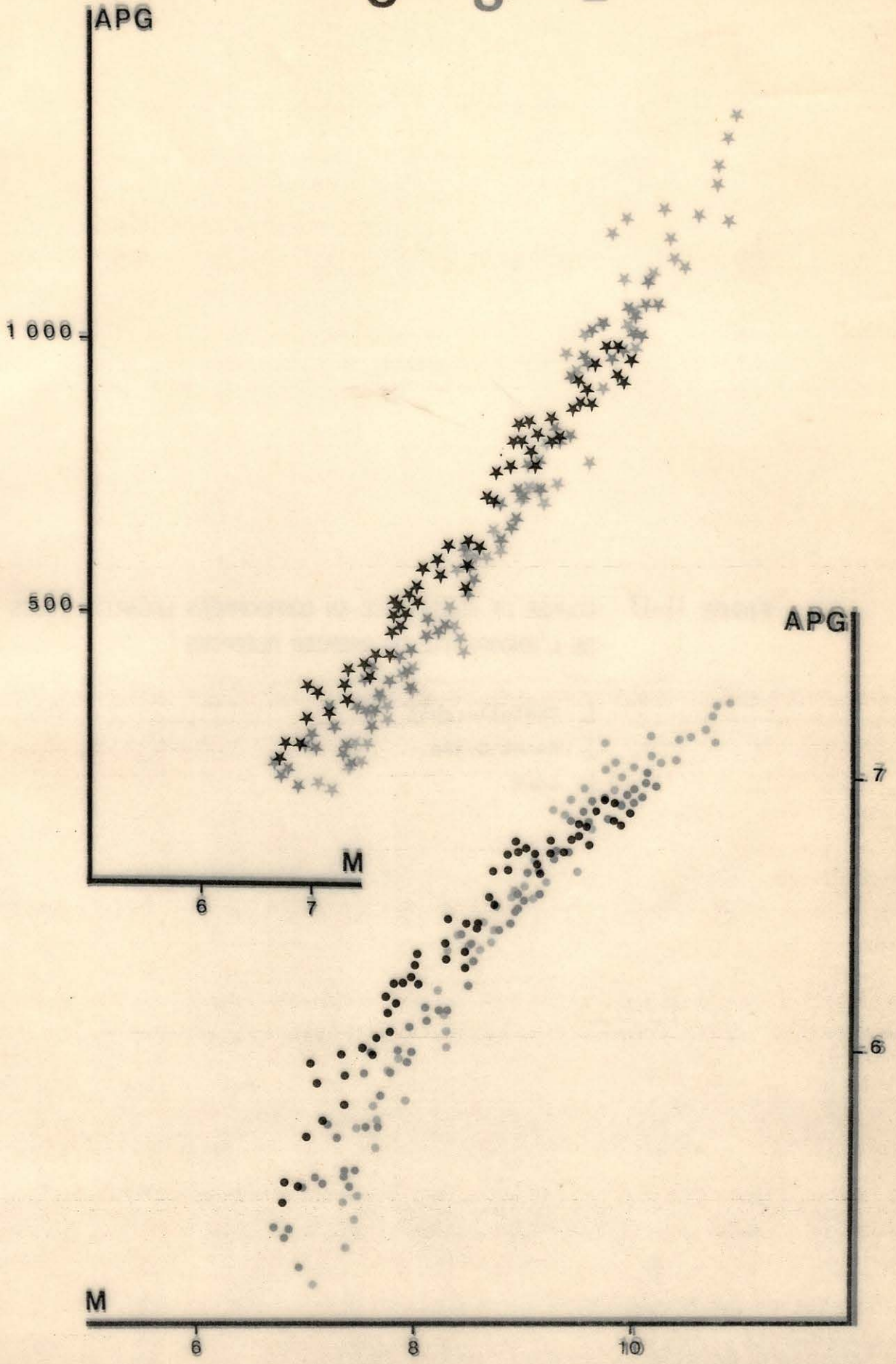
FIGURE II-12 COURBE DE CROISSANCE DE L' APOPHYSE GÉNITALE

C Châtellerault  
S Saint-Cyran  
L Lomé

En haut coordonnées semi-logarithmiques ★  
En bas coordonnées logarithmiques •



C S L



**FIGURE II-13** COURBE DE CROISSANCE EN COORDONNÉES LOGARITHMIQUES  
DE L'ENDOPODITE DU PREMIER PLÉOPODE

C Châtellerault  
S Saint-Cyran  
L Lomé



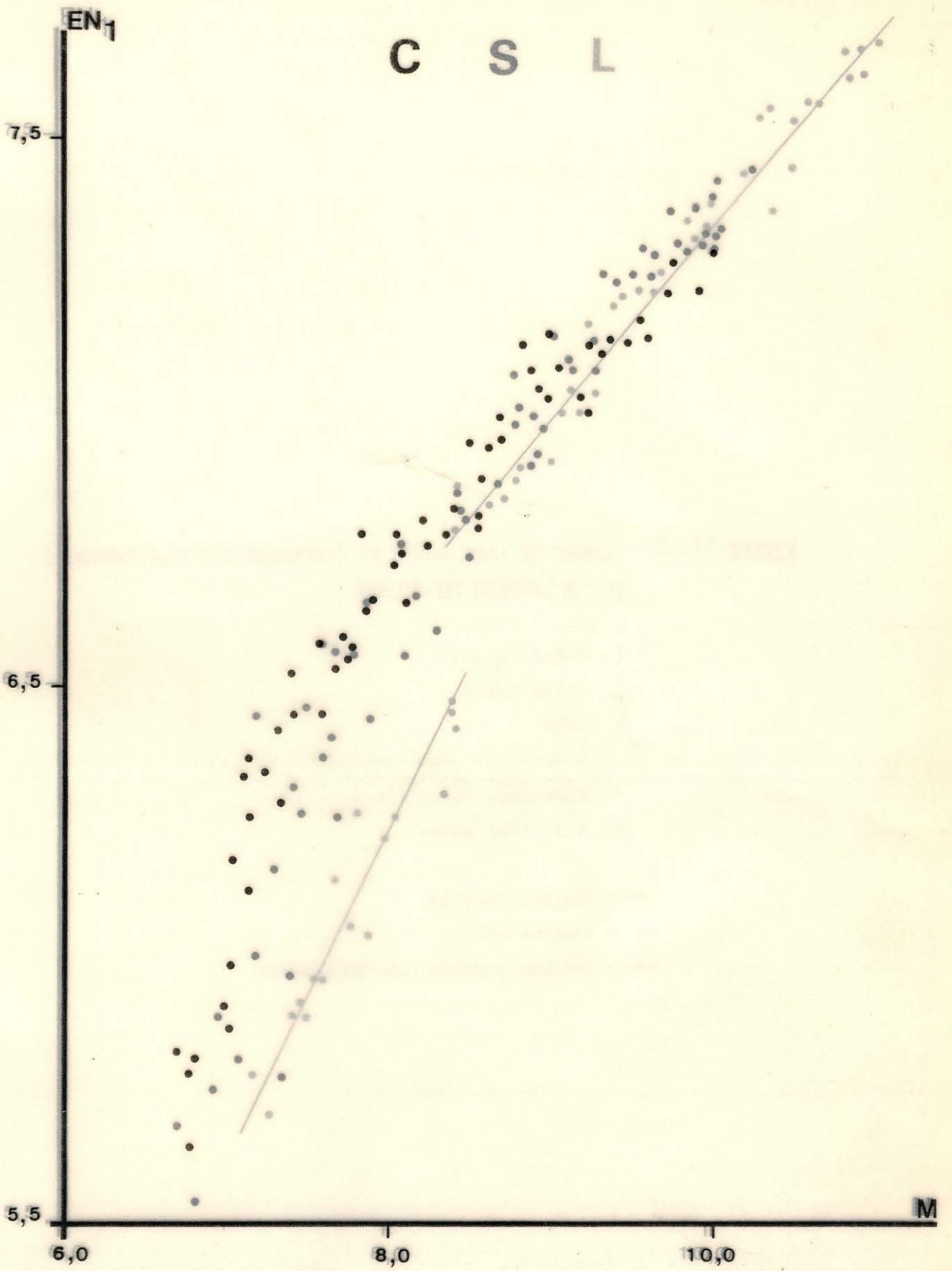


FIGURE II-14 COURBE DE CROISSANCE EN COORDONNÉES LOGARITHMIQUES  
DE LA LARGEUR DU TELSON

C Châtellerault

S Saint-Cyran

L Lomé

• Individus femelles

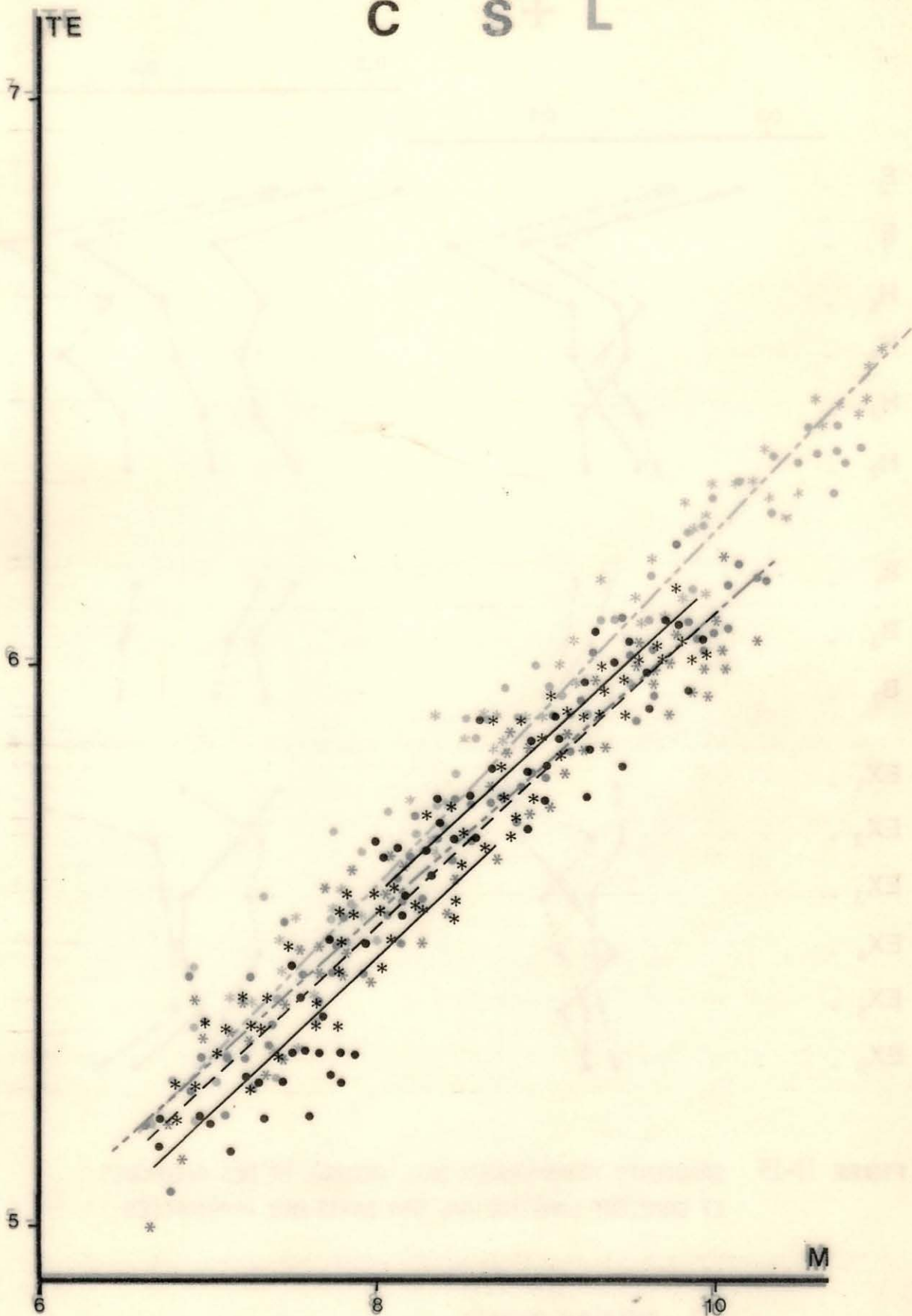
\* Individus mâles

— Droite femelle

- - Droite mâle

- - - Droite commune aux deux sexes





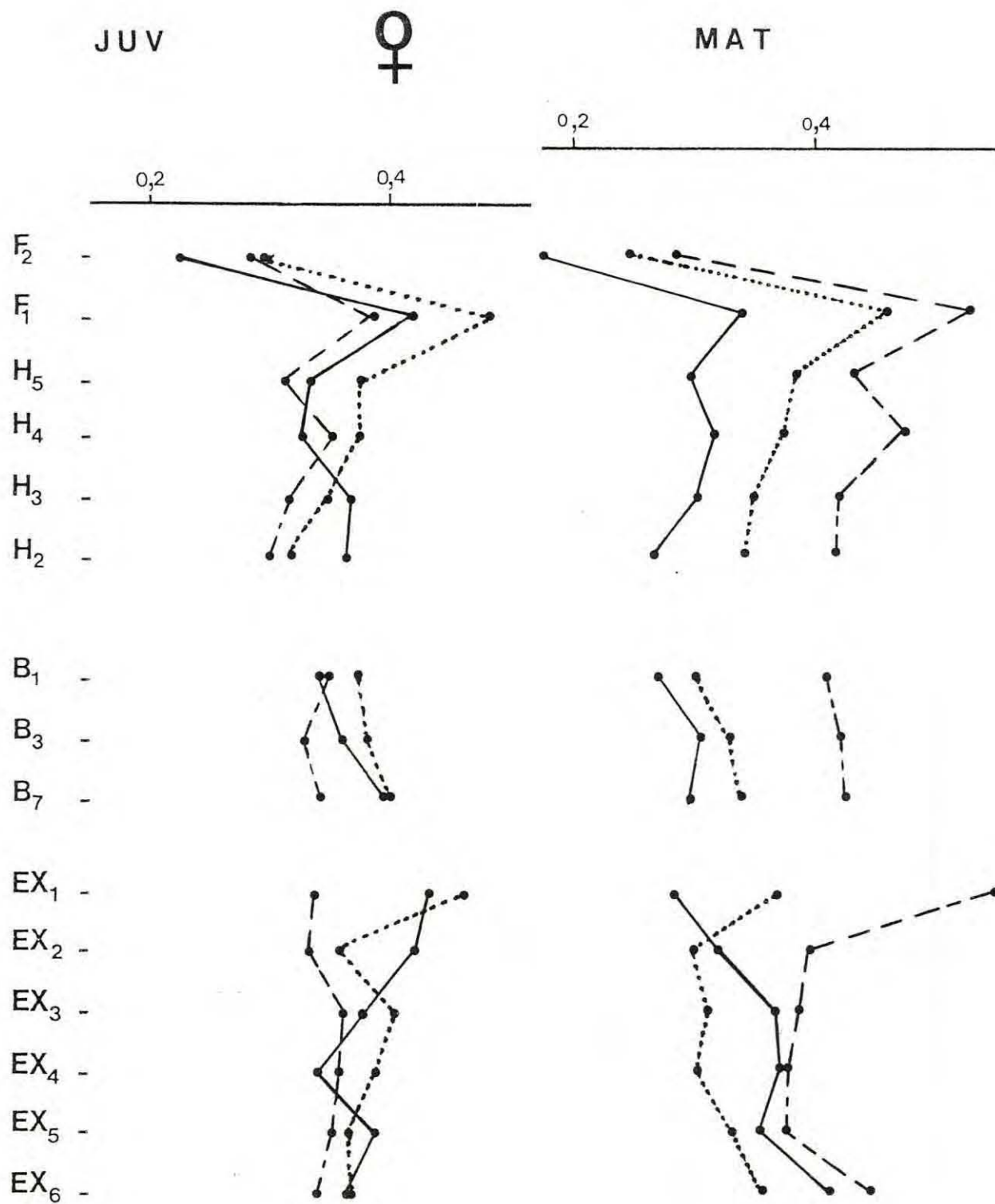


FIGURE II-15 GRADIENTS TRANSVERSAUX DE L'ANTENNE ET DES PLÉOPODES ET GRADIENT LONGITUDINAL DES BASIS DES PÉRIOPODES

JUV Individus juvéniles

MAT Individus matures

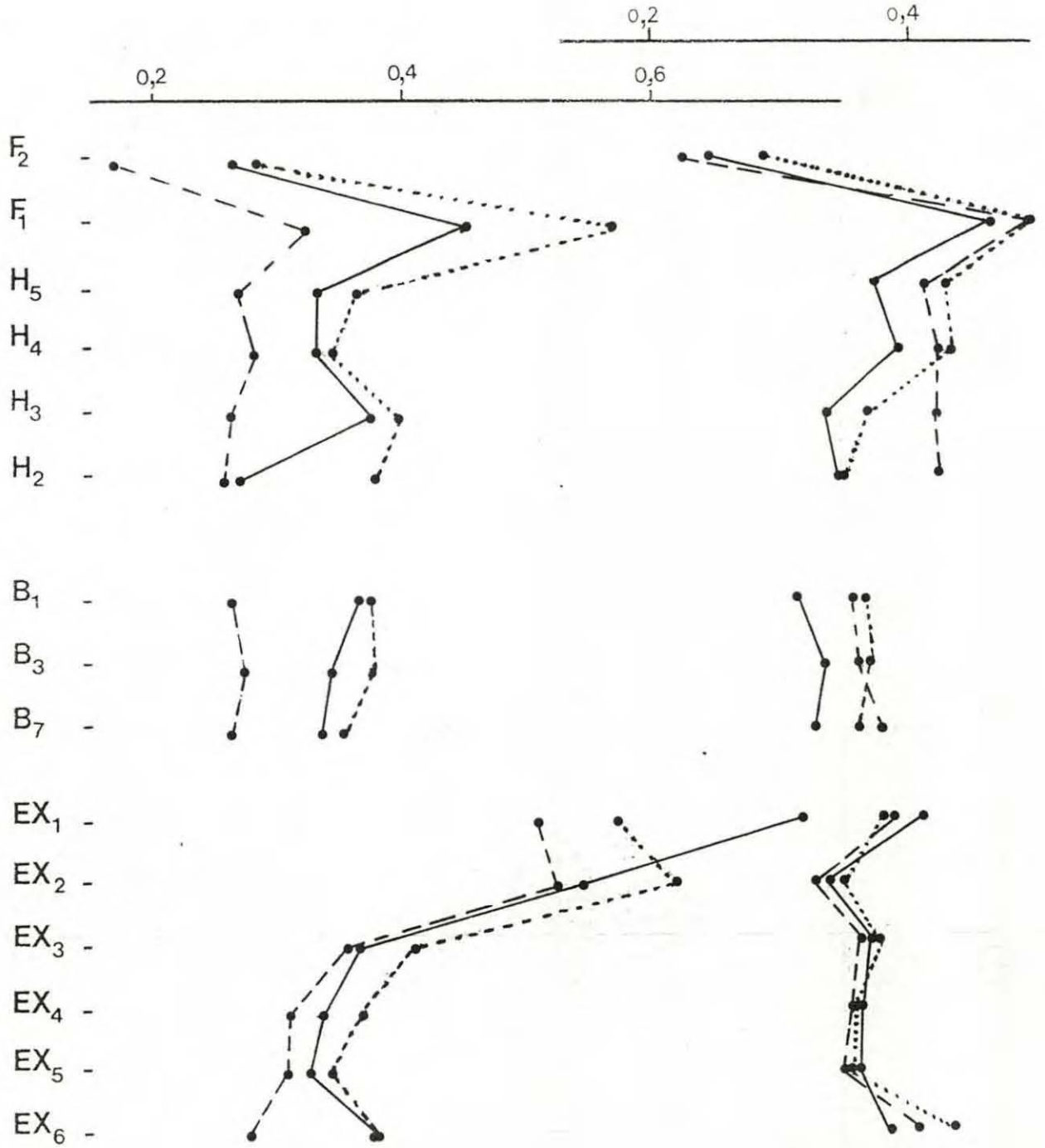
Page de gauche Individus femelles

Page de droite Individus mâles

JUV



MAT



— Population de Châtellerault  
- - - Population de Saint-Cyran  
· · · Population de Lomé



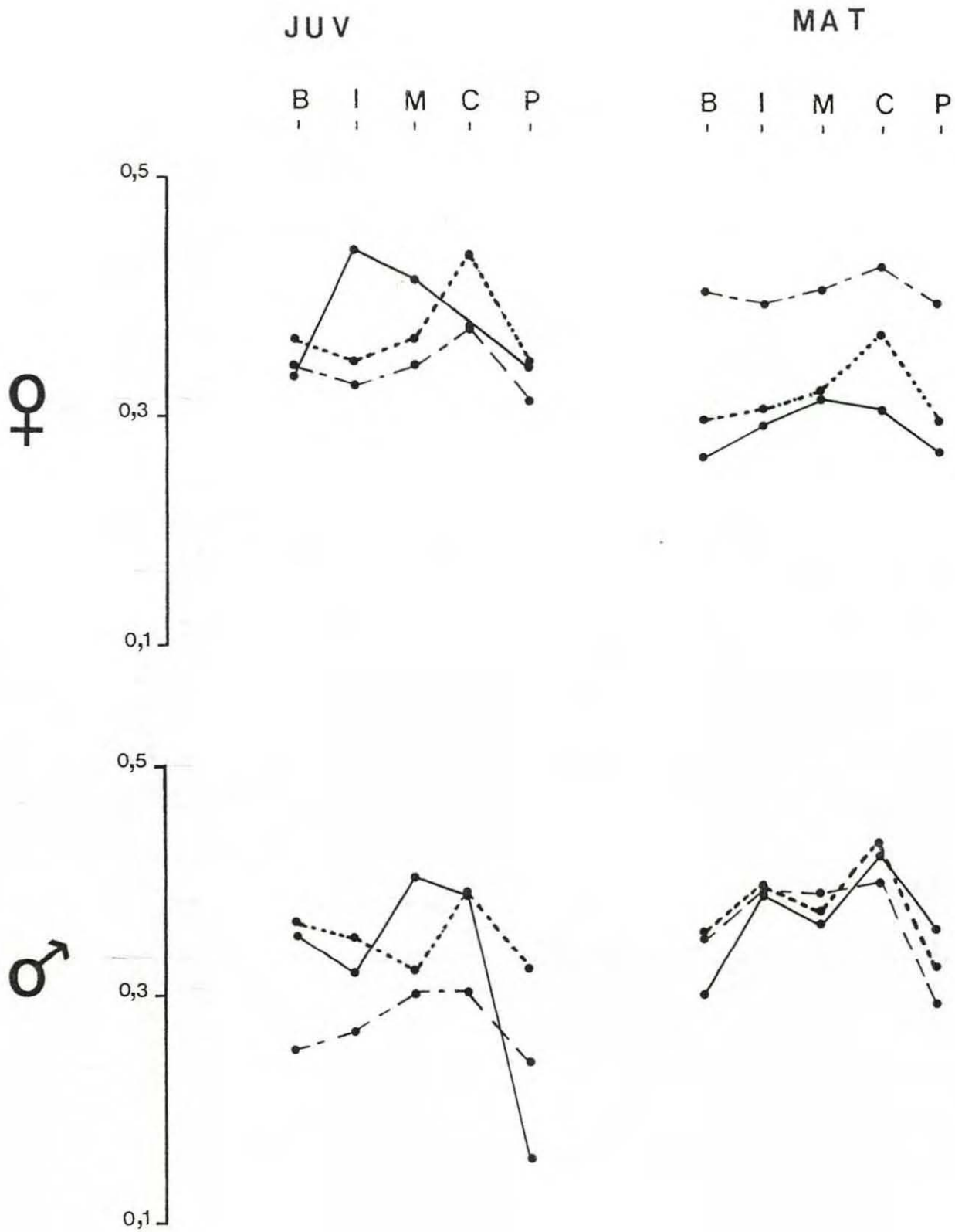
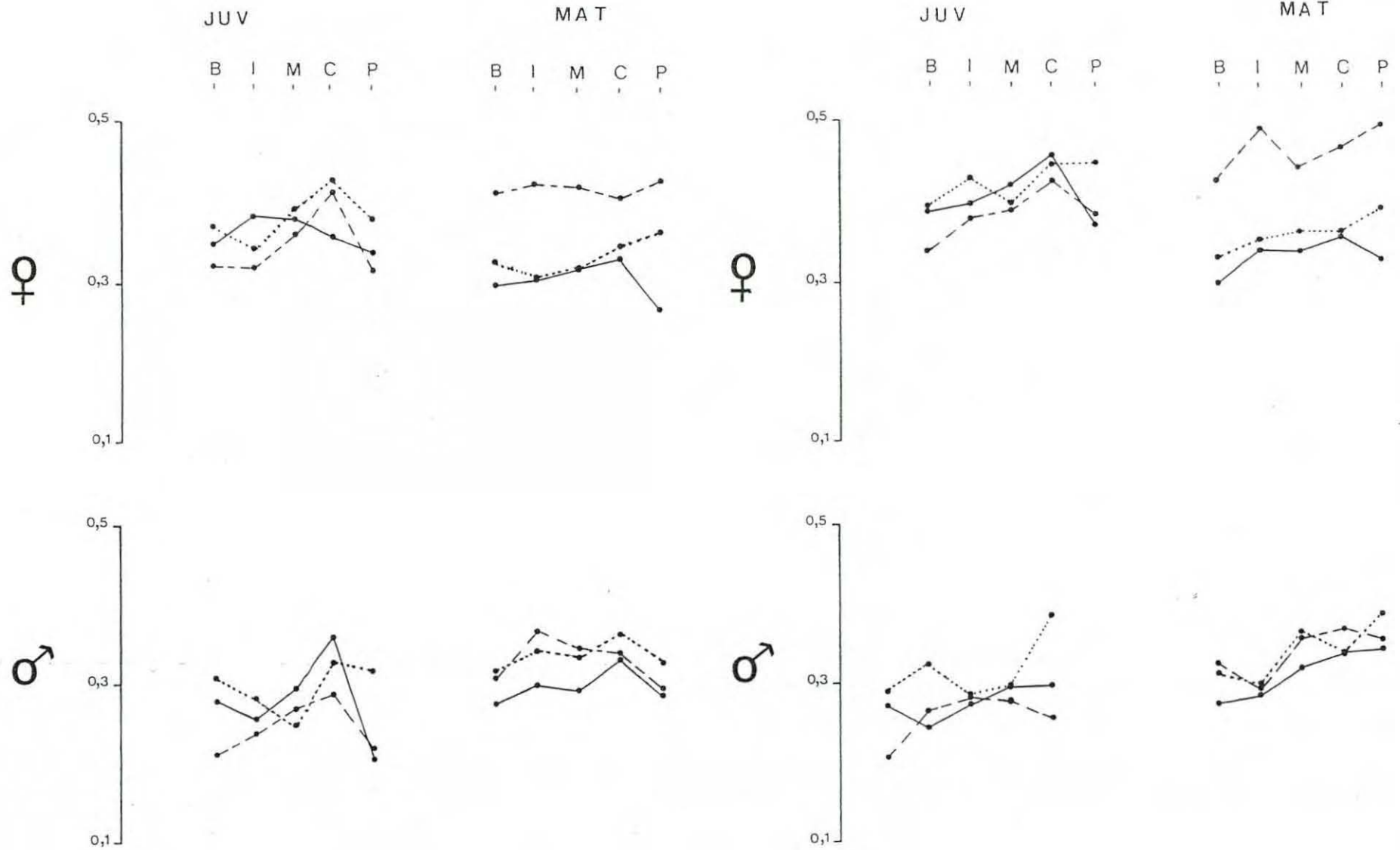


FIGURE II- 16 GRADIENTS TRANSVERSAUX DES PÉRÉIOPODES

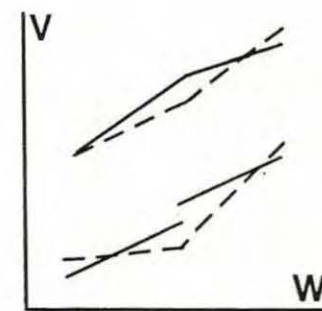
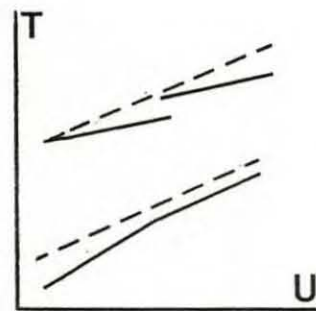
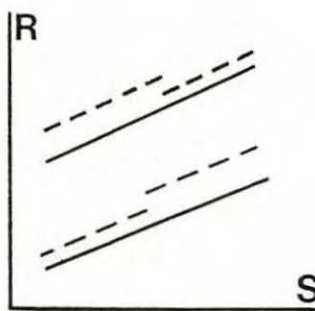
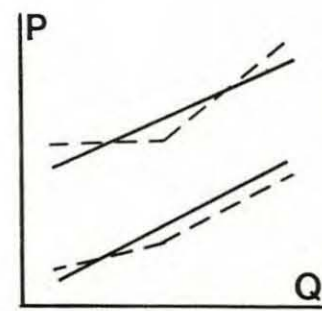
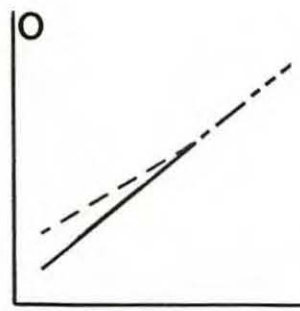
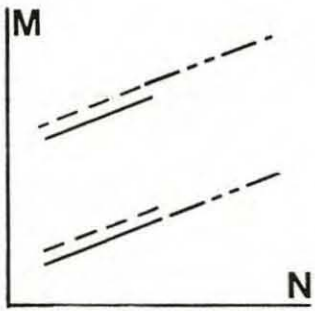
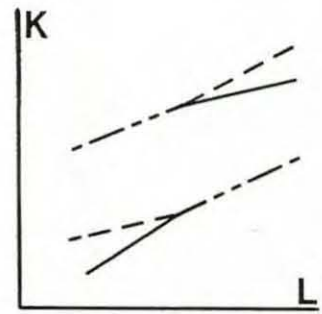
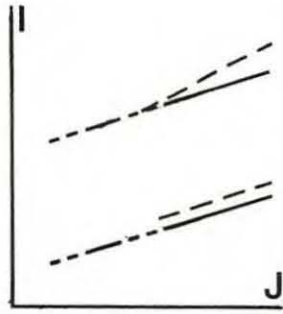
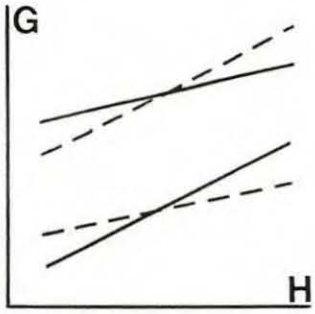
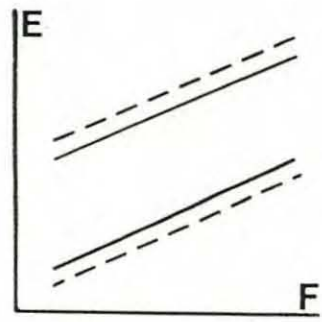
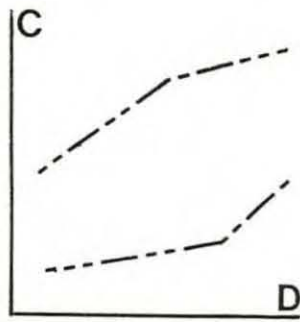
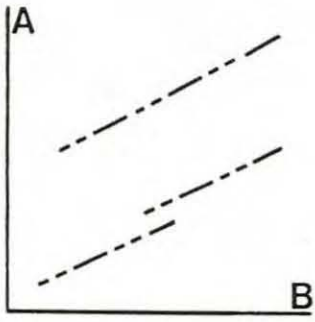
JUV Individus juvéniles

MAT Individus matures



A gauche Gradient de P<sub>1</sub>  
 Au milieu Gradient de P<sub>3</sub>  
 A droite Gradient de P<sub>7</sub>

— Population de Châtellerault  
 - - - Population de Saint-Cyran  
 ····· Population de Lomé



— Droite femelle  
 - - Droite mâle  
 - - - Droite commune aux deux sexes



	Châtellerault	Saint-Cyran	Lomé
H <sub>2</sub>	N	A	B
H <sub>3</sub>	B	H	A
H <sub>4</sub>	B	A	F
F <sub>1</sub>	A	A	C
$f(H_5)$			
B <sub>1</sub>	O	E	A
I <sub>1</sub>	V	H	H
M <sub>1</sub>	E	H	A
C <sub>1</sub>	R	H	E
P <sub>1</sub>	O	A	G
I <sub>3</sub>	S	G	I
M <sub>3</sub>	E	I	J
C <sub>3</sub>	E	K	E
P <sub>3</sub>	L	I	M
$f(B_3)$			
B <sub>7</sub>	T	A	G
I <sub>7</sub>	T	I	H
M <sub>7</sub>	A	A	D
C <sub>7</sub>	B	A	E
P <sub>7</sub>	B	I	G
$f(Ex_1)$			
Ex <sub>2</sub>	R	E	T
Ex <sub>3</sub>	R	V	P
Ex <sub>4</sub>	W	V	P
Ex <sub>5</sub>	W	V	P
Ex <sub>6</sub>	Q	P	H

FIGURE II-17 SCHEMATISATION DE LA CROISSANCE RELATIVE EN FONCTION DE LONGUEURS-REFERENCES LOCALES

	$\lambda$	H <sub>2</sub>	H <sub>3</sub>	H <sub>4</sub>	H <sub>5</sub>	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>
	119,1191	5,630	5,942	6,264	6,708	5,900	5,901
Z <sub>1</sub>	117,9590 99,03	0,391 99,15	0,393 99,18	0,432 99,36	0,414 99,70	0,510 99,09	0,270 95,96
Z <sub>2</sub>	0,4795 0,40	0,081 0,02	0,190 0,09	0,092 0,02	-0,026 0	-0,649 0,65	0,727 2,78
Z <sub>3</sub>	0,3052 0,26	0,474 0,38	0,299 0,15	0,276 0,10	-0,125 0	-0,494 0,24	-0,605 1,22
Z <sub>4</sub>	0,1676 0,14	-0,228 0,05	-0,555 0,28	0,792 0,47	0,047 0	-0,101 0	-0,010 0
Z <sub>5</sub>	0,1344 0,11	-0,374 0,39	0,626 0,29	0,222 0,03	-0,050 0	-0,032 0	-0,137 0,03
	119,0457 99,94	99,99	99,99	98,98	99,70	99,98	99,99

**TABLEAU II-18** ÉTUDE DES FACTEURS, POUR TOUTE LA POPULATION DE SAINT-CYRAN, DE L'ANTENNE, PAR L'APPROCHE CLASSIQUE

Les moyennes sont indiquées sous les caractères

La trace est indiquée sous  $\lambda$

$\lambda$  Valeur propre

Z Facteurs

Sous la valeur propre est indiqué son rapport à la trace

Sous les composantes des facteurs sont indiquées leurs importances

La dernière ligne indique:

- La somme des valeurs propres et son rapport à la trace
- La somme de l'importance des facteurs pour le caractère considéré

	H <sub>2</sub>	H <sub>3</sub>	H <sub>4</sub>	H <sub>5</sub>	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>
G <sub>0</sub>	1	1	1	1	1	1
G <sub>1</sub>	-1	-1	-1	-1	2	2
G <sub>2</sub>	0	0	0	0	-1	1
G <sub>3</sub>	-1	-1	1	1	0	0
G <sub>4</sub>	-1	1	0	0	0	0
G <sub>5</sub>	0	0	-1	1	0	0

	Ex <sub>1</sub>	Ex <sub>2</sub>	Ex <sub>3</sub>	Ex <sub>4</sub>	Ex <sub>5</sub>	Ex <sub>6</sub>
G <sub>0</sub>	1	1	1	1	1	1
G <sub>1</sub>	-1	-1	-1	-1	-1	5
G <sub>2</sub>	3	3	-2	-2	-2	0
G <sub>3</sub>	-1	1	0	0	0	0
G <sub>4</sub>	0	0	-2	1	1	0
G <sub>5</sub>	0	0	0	-1	1	0

	Ex	Ex	En	En	Apg
G <sub>0</sub>	1	1	1	1	1
G <sub>1</sub>	-3	-3	2	2	2
G <sub>2</sub>	0	0	-1	-1	2
G <sub>3</sub>	-1	1	0	0	0
G <sub>4</sub>	0	0	-1	1	0

TABLEAU II-19 MATRICES DE TRANSFORMATION NON NORMALISÉES



LEGENDE COMMUNE AUX TABLEAUX II-20 A II-24

COMPOSANTES ET IMPORTANCES DES FACTEURS POUR LES GRADIENTS

- C Châtellerault
- S Saint-Cyran
- L Lomé

Caractères gras      Composantes

Caractères maigres    Importances

G <sub>1</sub>	C	-0,799 z <sub>2</sub> 0,84			
	S		-0,941 z <sub>3</sub> 0,89		
	L		0,679 z <sub>3</sub> 0,52	-0,705 z <sub>5</sub> 0,39	
G <sub>2</sub>	C	-0,149 z <sub>1</sub> 0,86			
	S	-0,159 z <sub>1</sub> 0,80			
	L	-0,162 z <sub>1</sub> 0,94			
G <sub>3</sub>	C	0,028 z <sub>1</sub> 0,18	-0,294 z <sub>2</sub> 0,16	-0,558 z <sub>3</sub> 0,34	-0,656 z <sub>6</sub> 0,21
	S	0,031 z <sub>1</sub> 0,42			-0,799 z <sub>4</sub> 0,43
	L	0,034 z <sub>1</sub> 0,42	+0,687 z <sub>2</sub> 0,37		
G <sub>4</sub>	C	-0,368 z <sub>3</sub> 0,20	-0,689 z <sub>4</sub> 0,48		+0,608 z <sub>6</sub> 0,25
	S			0,943 z <sub>5</sub> 0,73	
	L		-0,956 z <sub>4</sub> 0,74		
G <sub>5</sub>	C	0,027 z <sub>1</sub> 0,15	-0,505 z <sub>2</sub> 0,41		-0,666 z <sub>5</sub> 0,23
	S	-0,016 z <sub>1</sub> 0,23		+0,511 z <sub>4</sub> 0,34	
	L		-0,229 z <sub>2</sub> 0,19		

TABLEAU II -20 ÉTUDE DE L'ANTENNE DES INDIVIDUS FEMELLES

	C		0,489 z <sub>2</sub>	+0,377 z <sub>3</sub>	
			0,42	0,16	
G <sub>1</sub>	S	-0,023 z <sub>1</sub>	+0,910 z <sub>2</sub>		
		0,21	0,75		
	L		0,489 z <sub>2</sub>	-0,563 z <sub>3</sub>	
			0,51	0,41	
	C	-0,187 z <sub>1</sub>			
		0,93			
G <sub>2</sub>	S	-0,176 z <sub>1</sub>			
		0,95			
	L	-0,152 z <sub>1</sub>			
		0,82			
	C	0,087 z <sub>1</sub>	+0,798 z <sub>2</sub>		
		0,58	0,32		
G <sub>3</sub>	S	0,030 z <sub>1</sub>		-0,422 z <sub>3</sub>	-0,659 z <sub>5</sub>
		0,45		0,16	0,18
	L	0,034 z <sub>1</sub>	+0,461 z <sub>2</sub>	+0,341 z <sub>3</sub>	
		0,18	0,52	0,17	
	C		0,874 z <sub>3</sub>		
			0,74		
G <sub>4</sub>	S			0,858 z <sub>4</sub>	
				0,80	
	L	-0,696 z <sub>2</sub>	-0,402 z <sub>3</sub>		
		0,79	0,16		
	C		0,746 z <sub>4</sub>	-0,469 z <sub>5</sub>	
			0,57	0,15	
G <sub>5</sub>	S	0,311 z <sub>3</sub>		+0,445 z <sub>5</sub>	
		0,16		0,15	
	L	Aucun facteur ne décrit plus de 15% de ce gradient			

TABLEAU II-21 ÉTUDE DE L'ANTENNE DES INDIVIDUS MÂLES



G <sub>1</sub>	C	0,027 z <sub>1</sub> 0,22	-0,391 z <sub>2</sub> 0,36		+0,594 z <sub>5</sub> 0,16
	S		-0,984 z <sub>2</sub> 0,98		
	L			0,584 z <sub>3</sub> 0,40	-0,805 z <sub>4</sub> 0,51
G <sub>2</sub>	C		0,775 z <sub>2</sub> 0,75		
	S	0,052 z <sub>1</sub> 0,38		+0,734 z <sub>3</sub> 0,47	
	L	0,064 z <sub>1</sub> 0,52	+0,754 z <sub>2</sub> 0,37		
G <sub>3</sub>	C		-0,491 z <sub>2</sub> 0,40	+0,863 z <sub>3</sub> 0,58	
	S	-0,051 z <sub>1</sub> 0,40		-0,650 z <sub>3</sub> 0,40	-0,712 z <sub>4</sub> 0,16
	L	-0,071 z <sub>1</sub> 0,61	-0,645 z <sub>2</sub> 0,27		
G <sub>4</sub>	C			-0,706 z <sub>5</sub> 0,59	
	S		-0,224 z <sub>4</sub> 0,15	-0,695 z <sub>5</sub> 0,51	
	L	-0,016 z <sub>1</sub> 0,31		+0,758 z <sub>5</sub> 0,51	
G <sub>5</sub>	C	0,845 z <sub>4</sub> 0,83			
	S		-0,664 z <sub>5</sub> 0,54		
	L		0,645 z <sub>5</sub> 0,59		

TABLEAU II-22 ÉTUDE DES PLÉOPODES DES INDIVIDUS FEMELLES

G <sub>1</sub>	C	0,356 z <sub>2</sub> 0,30	-0,454 z <sub>3</sub> 0,17	-0,764 z <sub>4</sub> 0,44	
	S	-0,530 z <sub>2</sub> 0,51	-0,395 z <sub>3</sub> 0,22	+0,747 z <sub>4</sub> 0,22	
	L	-0,487 z <sub>2</sub> 0,52	+0,696 z <sub>3</sub> 0,38		
G <sub>2</sub>	C	0,104 z <sub>1</sub> 0,54	-0,878 z <sub>2</sub> 0,42		
	S	0,133 z <sub>1</sub> 0,73	+0,699 z <sub>2</sub> 0,21		
	L	0,093 z <sub>1</sub> 0,57	+0,846 z <sub>2</sub> 0,40		
G <sub>3</sub>	C	-0,059 z <sub>1</sub> 0,53		-0,580 z <sub>3</sub> 0,19	-0,683 z <sub>5</sub> 0,15
	S		-0,464 z <sub>2</sub> 0,24	+0,873 z <sub>3</sub> 0,66	
	L			-0,649 z <sub>3</sub> 0,56	+0,688 z <sub>4</sub> 0,29
G <sub>4</sub>	C	-0,032 z <sub>1</sub> 0,32	+0,473 z <sub>3</sub> 0,26	-0,494 z <sub>4</sub> 0,27	
	S	-0,032 z <sub>1</sub> 0,60			-0,699 z <sub>5</sub> 0,23
	L	-0,021 z <sub>1</sub> 0,47			
G <sub>5</sub>	C	-0,040 z <sub>1</sub> 0,43		-0,644 z <sub>5</sub> 0,23	
	S	-0,021 z <sub>1</sub> 0,38		-0,710 z <sub>5</sub> 0,37	
	L		0,427 z <sub>4</sub> 0,27	+0,860 z <sub>5</sub> 0,53	

TABLEAU II-23 ÉTUDE DES PLÉOPODES DES INDIVIDUS MÂLES

G <sub>1</sub>	C	0,683 z <sub>2</sub> 0,60	-0,548 z <sub>3</sub> 0,28	
	S	-0,561 z <sub>2</sub> 0,66	+0,535 z <sub>3</sub> 0,18	
	L	0,069 z <sub>1</sub> 0,49	-0,845 z <sub>2</sub> 0,48	
G <sub>2</sub>	C	-0,730 z <sub>2</sub> 0,66	-0,495 z <sub>3</sub> 0,22	
	S	0,475 z <sub>2</sub> 0,75		-0,879 z <sub>4</sub> 0,22
	L		-0,984 z <sub>3</sub> 0,88	
G <sub>3</sub>	C	-0,057 z <sub>1</sub> 0,55		-0,673 z <sub>3</sub> 0,28
	S		0,619 z <sub>3</sub> 0,66	-0,765 z <sub>5</sub> 0,16
	L		-0,386 z <sub>2</sub> 0,54	-0,715 z <sub>4</sub> 0,31
G <sub>4</sub>	C			0,747 z <sub>4</sub> 0,66
	S		-0,660 z <sub>2</sub> 0,79	-0,573 z <sub>3</sub> 0,17
	L	-0,032 z <sub>1</sub> 0,41	-0,317 z <sub>2</sub> 0,26	+0,695 z <sub>4</sub> 0,21

TABLEAU II-24 ÉTUDE DE L'APPAREIL COPULATEUR



LEGENDE COMMUNE AUX TABLEAU II-25 à II-32

$\lambda$	Valeur propre
% T	Rapport de $\lambda$ à la trace exprimé en pourcentage
% C	Pourcentages cumulés
%Vd	Valeur discriminante
D.D.L.	Degré de liberté
X	Coordonnées principales
Y	Variables canoniques
CAR.	Caractères définis dans le texte
U	Vecteurs discriminants standardisés

La première ligne du tableau des distances spatiales est la distance  
La seconde ligne est la valeur limite au seuil 5%

F	Individus femelles
M	individus mâles
C	Population de Châtellerault
S	Population de Saint-Cyran
L	Population de Lomé

Axes	$\lambda$	% T	% C
1	18,576	59,0	59,0
2	11,062	35,1	94,1
3	1,431	4,6	98,7
4	0,234	0,7	99,4
5	0,178	0,6	100,0

Valeurs propres

Groupes	$x_1$	$x_2$	$x_3$	$x_4$	$x_5$
$C_F$	-0,0397	-0,0468	-0,0210	-0,0043	-0,0050
$C_M$	0,0778	-0,0361	-0,0075	0,0037	0,0072
$S_F$	-0,0622	-0,0158	0,0207	-0,0052	0,0057
$S_M$	0,0516	-0,0095	0,0204	0,0017	-0,0082
$L_F$	-0,0587	0,0345	-0,0042	0,0011	-0,0001
$L_M$	0,0313	0,0762	-0,0084	-0,0069	0,0004

Coordonnées principales

$C_M$	$S_F$	$S_M$	$L_F$	$L_M$	
0,120	0,059	0,108	0,089	0,145	$C_F$
	0,145	0,049	0,154	0,122	$C_M$
		0,114	0,059	0,134	$S_F$
			0,122	0,094	$S_M$
				0,101	$L_F$

Distances spatiales

**TABEAU II- 25** RACINES CARACTÉRISTIQUES, COORDONNÉES PRINCIPALES ET DISTANCES SPATIALES DE L'ANALYSE EN COORDONNÉES PRINCIPALES

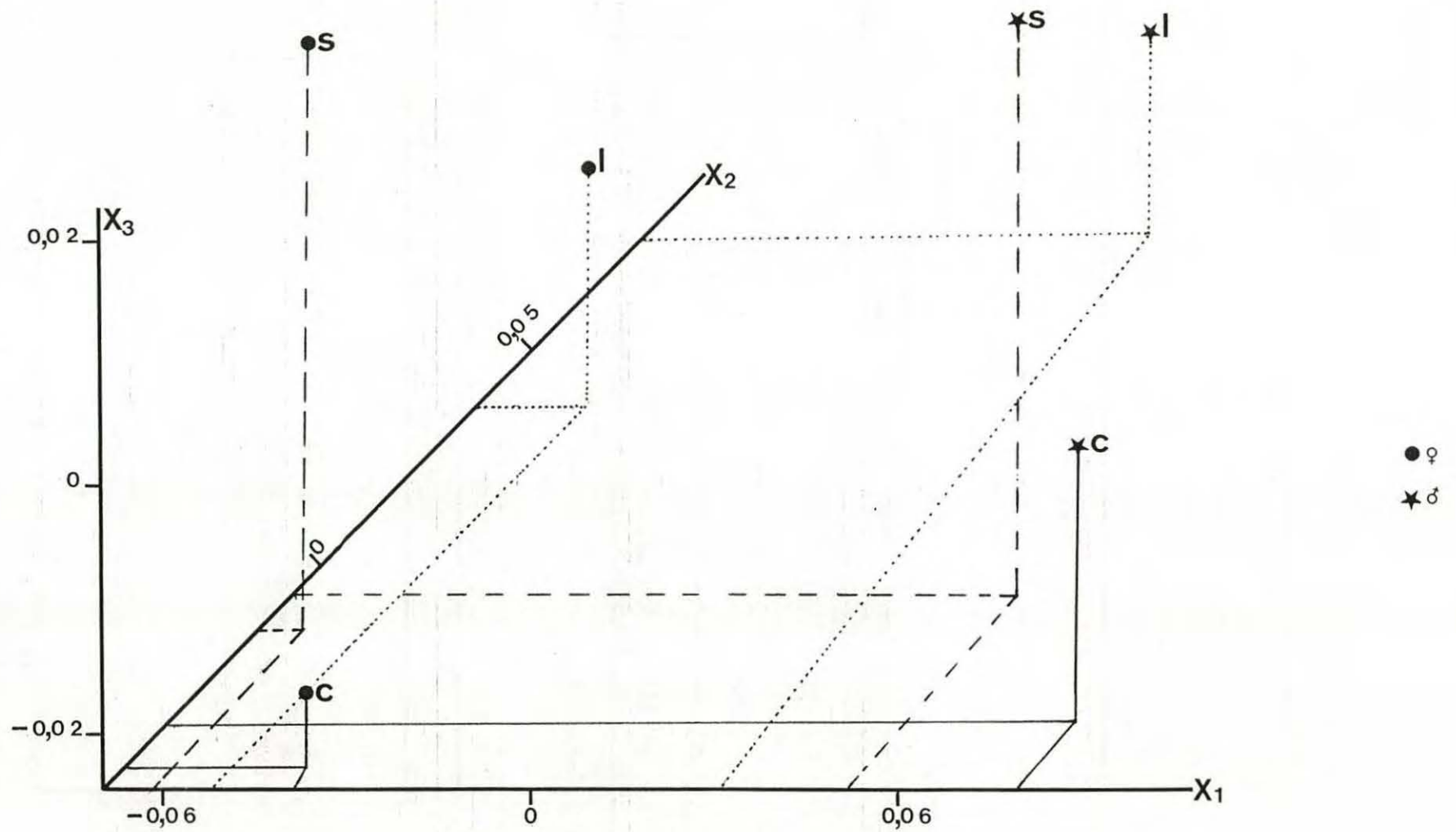


FIGURE II-26 REPRÉSENTATION GRAPHIQUE DES TROIS PREMIÈRES COORDONNÉES PRINCIPALES



Axes	$\lambda$	% T	% C	Vd	D.D.L.
1	6,335	53,1	53,1	660,0*	38
2	3,316	27,8	80,9	484,8*	36
3	1,724	14,4	95,3	332,2*	34
4	0,370	3,1	98,4	104,3*	32
5	0,191	1,6	100,0	58,0*	30

Valeurs propres et discriminantes

Groupes	$Y_1$	$Y_2$	$Y_3$	$Y_4$	$Y_5$
$C_F$	-0,0032	0,1344	-0,0520	-0,7424	0,0975
$C_M$	0,1145	0,2587	-0,1502	-0,5480	0,1153
$S_F$	-0,0284	0,1804	0,0024	-0,8143	-0,1444
$S_M$	0,0809	0,2955	-0,1070	-0,7262	-0,0417
$L_F$	-0,0422	0,1948	-0,0981	-0,8800	0,1409
$L_M$	0,0434	0,2994	-0,2008	-0,8681	0,2695

Variables canoniques

$C_M$	$S_F$	$S_M$	$L_F$	$L_M$	
0,278	0,263	0,236	0,167	0,311	$C_F$
0,365	0,365	0,365	0,365	0,375	
	0,434*	0,247	0,377*	0,368	$C_M$
	0,365	0,365	0,365	0,375	
		0,235	0,310	0,485*	$S_F$
		0,365	0,365	0,375	
			0,286	0,357	$S_M$
			0,365	0,375	
				0,213	$L_F$
				0,375	

distances spatiales

TABLEAU II-27 RACINES CARCTÉRISTIQUES, VARIABLES CANONIQUES ET DISTANCES SPATIALES DE L'ANALYSE DISCRIMINANTE GLOBALE



Axes	$\lambda$	% T	% C	Vd	D.D.L.
1	0,966	81,4	81,4	234,5*	10
2	0,151	12,7	94,1	48,8*	8
3	0,054	4,6	98,7	18,3*	6
4	0,011	0,9	99,8	3,8	4

Valeurs propres et discriminantes

Groupes	$Y_1$	$Y_2$	$Y_3$
$C_F$	1,288	1,268	6,745
$C_M$	1,288	1,354	6,835
$S_F$	1,321	1,233	6,909
$S_M$	1,329	1,206	6,906
$L_F$	1,402	1,274	7,247
$L_M$	1,420	1,266	7,294

CAR.	$U_1$	$U_2$	$U_3$
	-0,615	1,260	-1,830
	-0,273	0,022	-0,891
	0,376	-0,352	0,017
	0,045	-1,815	-0,041
	-0,026	0,159	0,065
	0,662	1,262	1,778

Variables canoniques

Vecteurs discriminants standardisés

$C_M$	$S_F$	$S_M$	$L_F$	$L_M$	
0,124	0,170	0,177	0,515*	0,565*	$C_F$
0,365	0,365	0,365	0,365	0,375	
	0,145	0,169	0,435*	0,486*	$S_F C_M$
	0,365	0,365	0,365	0,375	
		0,028	0,351	0,400*	$S_M S_F$
		0,365	0,365	0,375	
			0,356	0,403*	$L_F S_M$
			0,365	0,375	
				0,051	$L_M L_F$
				0,375	

Distances spatiales

TABLEAU II-29 RACINES CARCTÉRISTIQUES, VARIABLES CANONIQUES ET DISTANCES SPATIALES DE L'ANALYSE DISCRIMINANTE DE L'ANTENNE



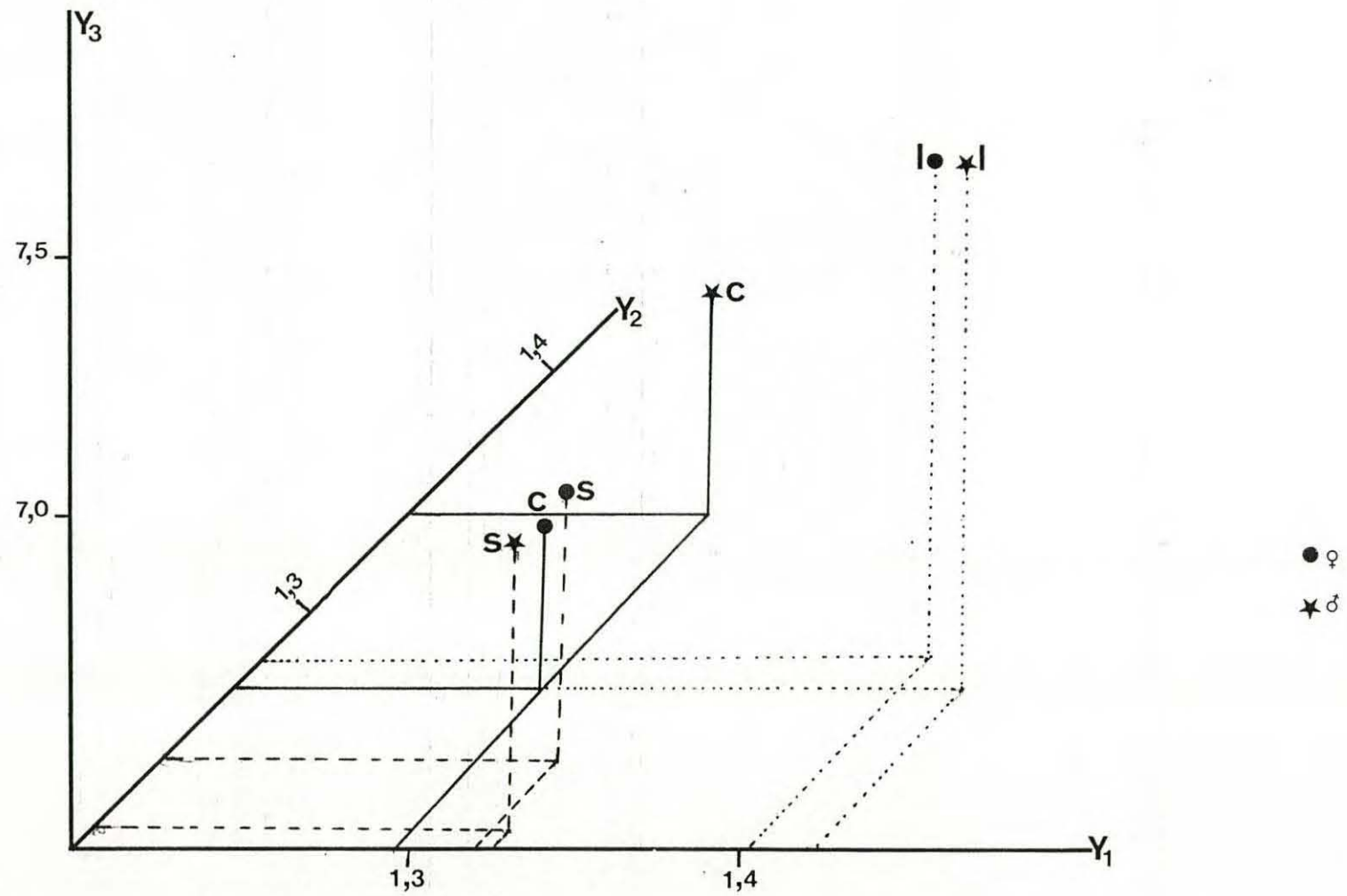


FIGURE II-30 REPRÉSENTATION GRAPHIQUE DES TROIS PREMIÈRES VARIABLES CANONIQUES

Axes		% T	% C	Vd	D.D.L.
1	3,592	82,8	82,8	530,0*	10
2	0,426	9,8	92,6	123,0*	8
3	0,213	4,9	97,5	67,1*	6
4	0,097	2,2	99,7	32,1*	4
5	0,013	0,3	100,0	4,5	2

Valeurs propres et discriminantes

Groupes	Y <sub>1</sub>	Y <sub>2</sub>	Y <sub>3</sub>	Y <sub>4</sub>
C <sub>F</sub>	-0,2597	-0,3524	0,8569	-2,1208
C <sub>M</sub>	-0,1006	0,0095	0,9656	-2,0073
S <sub>F</sub>	-0,2556	-0,2942	0,9710	-2,2806
S <sub>M</sub>	-0,1090	0,0293	1,0238	-2,0685
L <sub>F</sub>	-0,2511	-0,3135	0,8155	-1,9743
L <sub>M</sub>	-0,1353	-0,396	0,9167	-1,8987

Variables canoniques

	C <sub>M</sub>	S <sub>F</sub>	S <sub>M</sub>	L <sub>F</sub>	L <sub>M</sub>	
	0,467*	0,205	0,446*	0,157	0,408*	C <sub>M</sub>
	0,365	0,365	0,365	0,365	0,375	
		0,477*	0,132	0,431*	0,180	S <sub>F</sub>
		0,365	0,365	0,365	0,375	
			0,417*	0,344	0,478*	S <sub>M</sub>
			0,365	0,365	0,375	
				0,436*	0,214	L <sub>F</sub>
				0,365	0,375	
					0,323	L <sub>M</sub>
					0,375	

Distances spatiales

TABLEAU II-31 RACINES CARACTÉRISTIQUES, VARIABLES CANONIQUES ET DISTANCES SPATIALES DE L'ANALYSE DISCRIMINANTE DES PLÉOPODES

Axes	$\lambda$	% T	% C	Vd	D.D.L.
1	0,201	80,9	80,9	30,6*	9
2	0,047	19,1	100,0	7,8	7

Valeurs propres et discriminantes

Groupes	$Y_1$	$Y_2$
C	-0,5959	0,8223
S	-0,6280	0,8601
L	-0,4098	1,2459

Variables canoniques

CAR.	$U_1$	$U_2$
Ex <sub>1</sub>	1,720	3,299
Ex <sub>2</sub>	-1,107	0,352
En <sub>1</sub>	0,474	-0,152
En <sub>2</sub>	-0,317	0,064
APG	-0,690	-3,171

Vecteurs discriminants standardisés

S	L	
0,050	0,463*	
0,365	0,375	C
	0,443*	
	0,375	S

Distances spatiales

TABLEAU II-32 RACINES CARCTÉRISTIQUES, VARIABLES CANONIQUES ET DISTANCES SPATIALES DE L'ANALYSE DISCRIMINANTE DE L'APPAREIL COPULATEUR



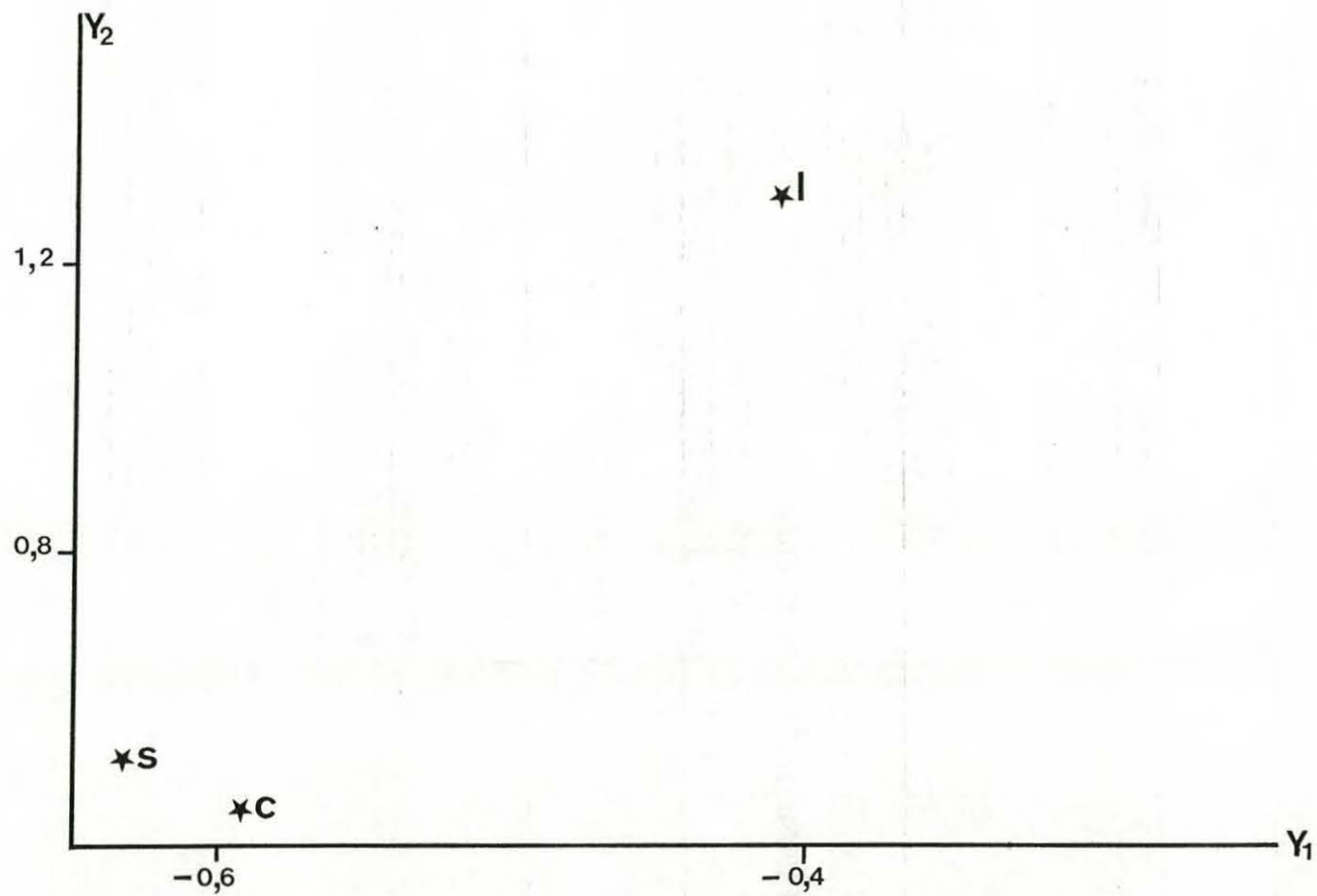
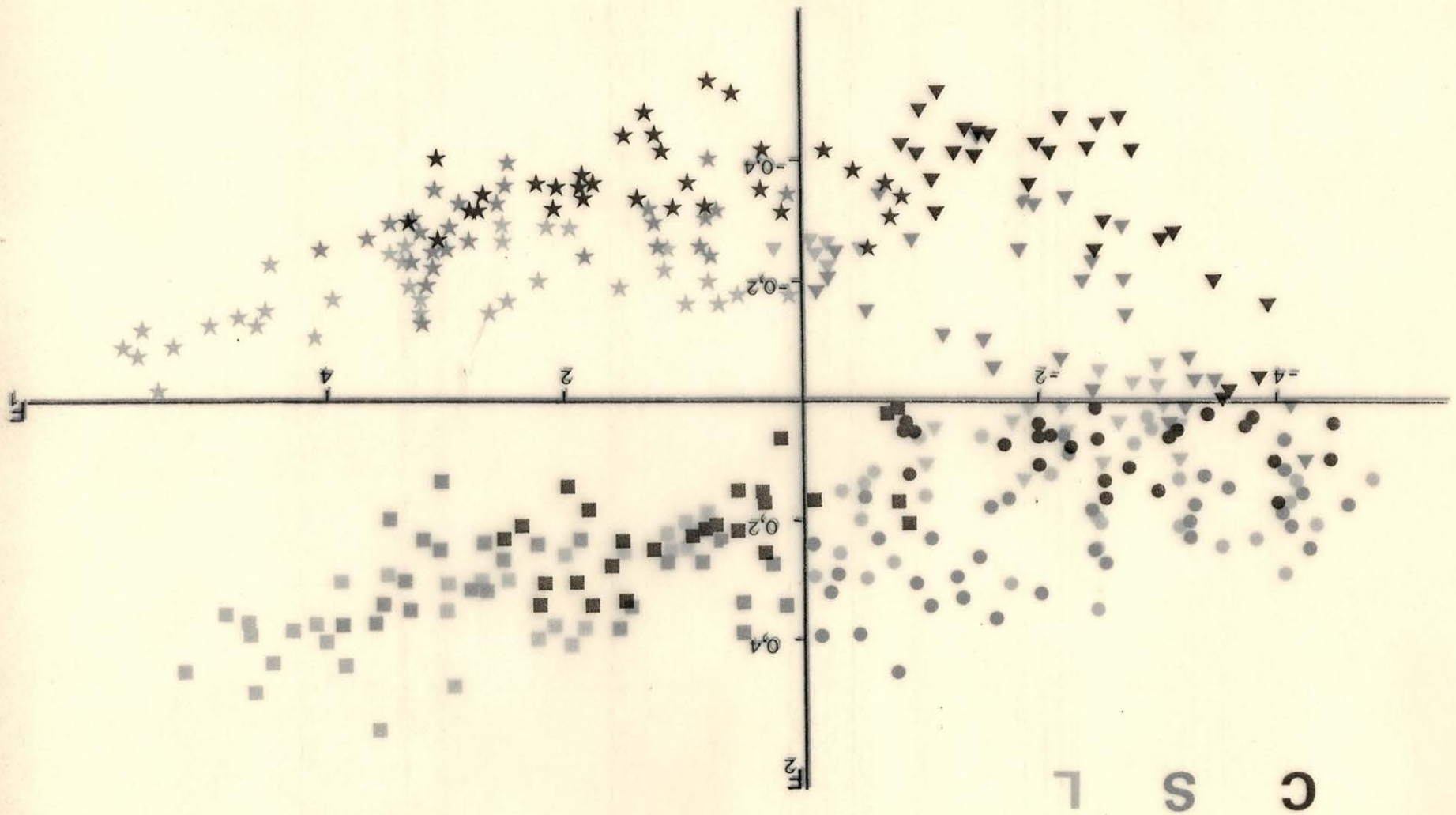


FIGURE II-33 REPRÉSENTATION GRAPHIQUE DES DEUX PREMIÈRES VARIABLES CANONIQUES

FIGURE II-34 REPRÉSENTATION GRAPHIQUE DES VALEURS DES DEUX  
PREMIÈRES VALEURS DES FACTEURS DE L'ANALYSE  
FACTORIELLE LINÉAIRE DES TROIS POPULATIONS

C Châtellerault  
S Saint-Cyran  
L Lomé

● Femelles juvéniles  
■ Femelles matures  
▲ Mâles juvéniles  
✱ Mâles matures





C H A P I T R E III

ÉTUDE DE LA DESCRIPTION QUANTITATIVE DU DÉVELOPPEMENT  
DE *PENAEUS JAPONICUS*.

## I - MÉTHODES EXPÉRIMENTALES

Les individus des deux prélèvements intensifs ont été pesés avant fixation. De plus la longueur céphalothoracique a été mesurée.

Pour chacun des dix neuf prélèvements étudiés, la longueur céphalothoracique des individus a été notée. De plus vingt individus (dix femelles et dix mâles) ont été sélectionnés selon une échelle logarithmique suivant la longueur du céphalothorax. Ce choix correspond à deux critères : avoir des individus complets et dont l'échantillonnage recouvre au mieux la répartition au sein du prélèvement.

En plus de la longueur céphalothoracique, 28 mesures somatiques ont été envisagées. Mais une analyse factorielle linéaire effectuée sur les 147 individus des huit premiers prélèvements, nous a montré que les caractères présentent une grande homogénéité et apparaissent peu susceptibles d'apporter des informations sur la variabilité des individus. C'est pourquoi nous n'avons retenu que les huit caractères suivants (figure III-1) :

- |                                |           |
|--------------------------------|-----------|
| * longueur céphalothoracique   | CT        |
| * longueur des pléonites 1 à 6 | Pl1 à Pl6 |
| * longueur telsonale           | T         |

Il est à noter que ces caractères sont ceux qui apparaissent le plus utiles dans la recherche de critères de sélection puisqu'ils sont mesurables, sans dissection et, éventuellement sur l'animal vivant.

## II - MÉTHODES STATISTIQUES,

La croissance relative et l'analyse discriminante étant développées au chapitre II, nous n'exposerons que les deux types de techniques nouveaux utilisés dans ce chapitre.

A) TEST DE NORMALITE.

Nous avons testé les hypothèses de normalité de la distribution des caractères par la méthode du  $\chi^2$  dont le principe est le suivant :

Ayant estimé la moyenne  $\mu$  et l'écart-type  $\sigma$  d'un échantillon, on cherche  $l$  ( $l \approx 3,2 N^{2/5}$  pour  $N > 100$ ) intervalles dont les limites sont :

$\mu + t_m \sigma$  avec  $t_m$  tel que  $\pi(t_m) = \frac{m}{l}$  ou  $m = 1, 2, \dots, l - 1$  et les effectifs observés  $X_i$  ( $1 \leq i \leq l$ ) appartenant à ces intervalles.

L'hypothèse  $H_0$  (= "La distribution est normale")

est conservée si  $\delta < q(l - s - 1, \alpha)$

est rejetée si  $\delta > q(l - 1, \alpha)$

$$\text{avec } \delta = -N + \sum_{i=1}^l \frac{(X_i)^2}{N \cdot 1/l} \quad \delta = -N + \frac{l}{N} \sum_{i=1}^l (X_i)^2$$

où  $s$  est le nombre de paramètres estimés ( $s = 2$ )

$q$  est la valeur lue dans la table du  $\chi^2$  pour le degré de liberté au seuil ( $\alpha$ ) choisi.

B) COEFFICIENTS DE PEARSON.

La distribution d'une variable peut-être définie par ses moments centrés ( $m_h$ ).

$$\text{moment d'ordre } h \quad m_h = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (X - \bar{X})^h$$

PEARSON a défini des coefficients dont les deux premiers prennent des valeurs remarquables dans le cas d'une distribution normale :

$$\beta_1 = \frac{m_3^2}{m_2^3} = 0 \quad \beta_2 = \frac{m_4}{m_2^2} = 3$$

et dont les limites ( $P_\alpha$ ) sont indiquées, pour le seuil ( $\alpha$ ) choisi, dans les tables Biometrika.



Le premier coefficient,  $\beta_1$ , teste la symétrie de la distribution du caractère. Si sa valeur diffère significativement de 0, la distribution est dissymétrique, allongée vers la droite pour  $m_3 > 0$ , vers la gauche si  $m_3 < 0$ .

Le second coefficient,  $\beta_2$ , indique l'aplatissement de l'enveloppe de distribution. Si sa valeur ne diffère pas significativement de 3, elle est qualifiée de mésokurtique, sinon elle est plus aplatie, platykurtique (si  $\beta_2 < P\alpha$ ), ou moins aplatie, leptokurtique (si  $\beta_2 > P\alpha$ ).

### III - RÉSULTATS.

#### A) INTRODUCTION.

BOURGUET et EXBRAYAT (1977) rappellent que la croissance de cette espèce, étant donné son intérêt pour l'aquaculture, a suscité de nombreuses recherches par les équipes japonaises. Ils ne citent que deux auteurs ayant travaillé sur des crevettes d'élevage.

Seul LABAT (1974) a décrit la croissance de cette espèce en captivité dans un milieu naturel français.

Nous renvoyons à BOURGUET et EXBRAYAT (1977) qui ont fait une synthèse récente des travaux effectués sur cette espèce.

Leurs résultats personnels montrent la division de la croissance pondérale des individus en trois stades : juvéniles, pré-adultes et adultes. De plus ils montrent que l'étude de la croissance linéaire semi-logarithmique [ $\text{LOG}(\text{LONGUEUR TOTALE}) = f(\text{TEMPS})$ ] indique également une subdivision en trois stades qui ne semblent pas liés à des états sexuels particuliers.

CAHU (1979), étudiant les croissances larvaires et post-larvaires, montre l'existence de phases de croissance différentes suivant le stade morphogénétique. Ainsi elle montre une croissance négative au stade Nauplius qui devient positive et très intense durant les stades Zoé et Mysis amorçant un ralentissement lors des premières phases post-larvaires. Ce ralentissement s'accroît au cours de la vie post-larvaire. Elle explique ces différences par le fait que les individus poursuivent leur morphogénèse, dont "l'intensité" subit des fluctuations avec les stades. La croissance négative au cours de la phase nauplienne, où la larve grandit mais voit sa masse diminuée, n'est donc due qu'à des transformations morphologiques.

BOURGUET et EXBRAYAT (1977) et CAHU (1979) montrant que la croissance est dépendante d'un certain nombre de facteurs : température, photopériode, salinité, nutrition, charge du bac..., nous rappelons que nos individus ont été élevés à 20°C et sous 12h d'éclairement par 24h.

B) ANALYSE DES PRELEVEMENTS INTENSIFS.

1) Distribution des caractères.

Un test  $\chi^2$  préliminaire nous ayant montré que les distributions des femelles et des mâles à l'intérieur d'un même prélèvement ne présentaient pas de différences statistiquement significatives pour les deux caractères étudiés (masse et longueur céphalothoracique), nous avons étudié l'ensemble des individus de chaque prélèvement, sans faire de distinction sexuelle, par la méthode dite du  $\chi^2$  exposée plus haut. Comme nous avons 450 données nous les avons répartis en 36 classes ( $l = 3,2 (450)^{2/5}$ ).

Le tableau III-2 met en évidence le rejet de l'hypothèse d'une distribution gaussienne pour les deux caractères, puisque la valeur critique est  $q(35 ; 5\%) = 49,52$ . On retrouve ainsi chez cette espèce la non-normalité de la distribution des caractères observée chez la plupart des Crustacés Supérieurs. En effet, dans ce groupe la distribution des caractères est le plus souvent LOG-NORMALE.

Le tableau III-3 résume le test de LOG-NORMALITÉ, qui n'est vérifiée que pour la distribution de la masse.

Les coefficients de PEARSON (Tableau III-3) montrent que :

. Prélèvement 1

$\beta_1$  étant significativement différent de la valeur théorique et  $m_3$  positif, la distribution des deux caractères est dissymétrique ; il y a une "queue" de distribution.

$\beta_2$  n'étant pas significatif, l'enveloppe est mésokurtique.

. Prélèvement 2

Les coefficients ne sont pas significativement différents de ceux d'une distribution théorique LOG-NORMALE.

Ainsi doit-on admettre une LOG-NORMALITÉ de la distribution de la masse, et rejeter cette hypothèse pour la longueur céphalothoracique.



Ces résultats sont confirmés par l'examen des histogrammes III-4 et III-5. Ce dernier montre que la non-LOG-NORMALITÉ de la distribution de la longueur céphalothoracique est due au fait que ce caractère présente une distribution de type plurimodal, reflétant la nature discontinue de la croissance par mues, qui n'apparaît pas quand on étudie la variation pondérale.

## 2) Relation allométrique entre la masse et la longueur céphalothoracique.

Il ressort de cette étude qu'il existe une relation allométrique simple entre les deux caractères pour chaque prélèvement, puisque celle-ci est décrite par une formulation unique commune aux deux sexes (Tableau III-6).

Les logarithmes employés sont les logarithmes népériens de la masse exprimée en mg et de la longueur céphalothoracique exprimée en mm. L'erreur-moyenne, de l'ordre de  $10^{-3}$ , montre que la relation entre les caractères étudiés est très étroite.

La comparaison, par la méthode de REEVE, des relations des deux prélèvements donne un  $F_1$  de 8,73, significatif au seuil de 5 %.

En fait, les pentes des droites, respectivement égales à 0,32 et 0,33, sont très proches et montrent, en tenant compte des dimensions, une croissance pratiquement isométrique. La différence n'atteint le niveau de signification que du fait de l'importance des effectifs. Cependant la représentation graphique (Fig. III-7) montre une nette discontinuité, confirmée par la différence entre les indices origines.

## C) ANALYSE DES 19 PRELEVEMENTS.

### 1) Croissance relative.

Nous avons étudié la croissance relative des caractères, définis précédemment, rapportée à la longueur céphalothoracique.

Le simple examen du diagramme de dispersion en coordonnées logarithmiques (non représenté du fait de l'abondance des données), montre que la croissance relative des caractères ne peut être décrite, généralement, par une relation unique. Cet examen montre également qu'il n'existe pas de différences entre les femelles et les mâles, c'est pourquoi nous avons scindé l'effectif global (315 individus) en trois groupes selon la maturité des individus :



Indifférenciés (IND) d'effectif	$N_I = 69$
Juveniles (JUV) d'effectif	$N_J = 196$
Matures (MAT) d'effectif	$N_M = 50$

Les résultats consignés dans le Tableau III-8 montrent qu'il existe un point anguleux pour les pléonites et une discontinuité pour le telson à la limite Juvénile-Mature. Quant à la limite Indifférencié-Juvénile, elle ne présente pas de caractéristique générale, puisqu'on dénombre deux points anguleux, trois discontinuités et que pour deux caractères il n'existe pas de point critique.

Ainsi note-t-on trois étapes dans la croissance des caractères correspondant aux états morphologiques définis plus haut.

Cependant la représentation graphique des gradients de croissance (Figure III-9) montre, que d'une manière générale, les gradients juvénile et indifférencié sont similaires, avec un minimum au niveau de  $P_{L6}$  tandis que le gradient mature se dispose autour d'un maximum au niveau de  $P_{L4}$ .

La puberté marque donc un changement dans le profil de croissance. Mais ce changement ne semble pas se faire brutalement sur tous les caractères à la fois, mais débiter par le telson pour s'achever par le premier pléonite.

Il semble donc que l'acquisition de la morphologie adulte se fasse progressivement suivant un axe postéro-antérieur.

Il faut toutefois noter que les changements de stades physiologiques ne correspondent pas à un prélèvement (donc à un âge) donné, du fait du chevauchement très important de la longueur céphalothoracique des animaux de prélèvements successifs. (Figure III-10).

## 2) Analyse discriminante.

Cette analyse, situant plusieurs groupes en cours d'évolution dans un espace multidimensionnel, permet de souligner les différences biométriques significatives entre ces groupes et d'évaluer le pouvoir discriminant de chaque caractère. Les résultats vont donc nous permettre de répondre aux deux questions posées concernant une éventuelle sélection :

\* A quel moment du développement post-embryonnaire de la descendance peut-on observer les résultats d'une sélection opérée sur les parents ?

\* Quels caractères, présentant une forte variabilité, doit-on retenir ?

Pour répondre à ces questions le nombre de groupes doit être le plus grand possible, c'est pourquoi nous avons scindé chaque prélèvement en sous-prélèvements selon le sexe et la maturité des individus. Cette analyse a ainsi été effectuée sur trente-cinq groupes.

On doit noter ici que nous employons l'analyse discriminante d'une façon peu habituelle. En effet cette technique est essentiellement utilisée pour montrer les différences entre diverses populations, sous-espèces, espèces .... Or nous l'utilisons ici pour tester des individus d'une même fratrie, à des temps différents du développement post-embryonnaire. Elle nous permet donc de mettre en évidence d'éventuels changements de la morphologie de l'animal. Son application aux trente cinq groupes permet donc d'obtenir une représentation spatiale, dans un espace de faible dimension, de la croissance générale des individus de cette fratrie.

Des sept variables canoniques extraites, les deux premières rendent compte de la presque totalité de la variation totale (88 %, Tableau III-11). Leur représentation graphique (Figure III-12) montre que les individus moyens des sous-prélèvements se répartissent sur une ligne présentant une faible courbure. Les écarts à cette courbe étant très faibles, cette discrimination n'affecte pas le profil général de la croissance confirmant ainsi le fait, déjà observé, que le passage à des types physiologiquement différents ne se fait pas de manière brusque, mais graduellement sur plusieurs mues.

Cette représentation montre également que l'on ne peut montrer de différences d'ordre sexuel à l'intérieur d'un prélèvement, reflétant ainsi une croissance identique dans les deux sexes.

Nous devons noter que les individus du prélèvement 17 que nous avons considérés comme juvéniles semblent, d'après cette analyse, plus proches des adultes. Ceci pose le problème, fréquemment observé chez les Crustacés, du passage à la forme adulte à des mues de rang différents suivant les organes.

Cette analyse nous montre donc que l'évolution de la fratrie que nous avons étudiée, se fait de façon progressive, c'est-à-dire que les caractères des individus s'accroissent de manière régulière de la fin des stades post-larvaires, et au début du stade adulte. Ceci nous donne donc une idée générale de l'évolution d'une fratrie au cours de son évolution dans le temps.

Le pouvoir discriminant des caractères pour chaque variable canonique est indiqué par les composantes des vecteurs discriminants standardisés. Leur représentation graphique (Figure III-13) montre que d'une manière générale, ce pouvoir suit, le long du premier axe, un gradient postéro-antérieur comme



celui que nous avons montré en étudiant la croissance relative. Ainsi pouvons-nous retenir les deux caractères extrêmes, à savoir les longueurs céphalothoracique et telsonale, et secondairement les longueurs de pléonites.

Cette étude indique la variabilité des caractères les uns par rapport aux autres. Aussi pour choisir les pléonites à retenir, nous avons évalué la variabilité propre de chaque caractère en calculant son coefficient de variation qui fournit une mesure sans dimension de sa dispersion. Le Tableau III-14 montre que ce sont les pléonites 2 et 4 qui présentent un fort coefficient.

Cette partie de l'analyse ayant pour but de noter les caractères présentant une grande variabilité, nous retenons principalement les longueurs céphalothoracique et telsonale, et secondairement la longueur des pléonites 2 et 4.

#### IV - CONCLUSION.

Le fait le plus marquant de cette étude est que l'on ne peut montrer des différences sexuelles statistiquement significatives chez les juvéniles. Il semble qu'il en soit de même pour les adultes, mais leur faible effectif, nous oblige à la prudence. Cette espèce présente donc une grande homogénéité de la croissance des individus des deux sexes.

L'analyse de la distribution de la masse et de la longueur céphalothoracique montre que la première est de type LOG-NORMALE, alors que la seconde est de type plurimodal. Cette différence peut s'expliquer par le fait que l'accroissement de la longueur céphalothoracique est discontinu, puisqu'il se manifeste durant les quelques jours post-exuviaux durant lesquels les téguments sont encore mous. Par contre l'accroissement de la masse est un phénomène plus continu chez les Crustacés, s'étalant sur environ un demi-intermue chez les Oniscoïdes.

Nous avons montré qu'il existe une relation allométrique étroite entre le logarithme de la longueur céphalothoracique et celui de la masse. Cependant cette relation diffère d'un prélèvement intensif à l'autre par des indices-origines différents. Ceci signifie que le rapport des accroissements des deux caractères est resté constant entre ces prélèvements à l'exception d'une ou de quelques mues où l'accroissement de la longueur céphalothoracique a été plus important (27 %) que celui de la masse. Ceci explique la discontinuité observée graphiquement.



L'étude de la croissance relative des caractères, montre l'existence de trois étapes déjà signalées par BOURGUET et EXBRAYAT (1977).

Une analyse discriminante nous a donné une idée de la forme générale de la croissance de la fratrie étudiée. Si l'étude d'autres fratries confirme cette forme générale, il sera possible de prévoir l'évolution d'une descendance et l'on pourra ainsi décider de la suivre, ou non, jusqu'à l'état adulte, en effectuant des mesures sur des individus jeunes. Le facteur limitant est la taille des individus pour laquelle la mesure peut se faire facilement, avec une précision jugée suffisante. L'âge n'étant pas un bon critère de reconnaissance des étapes de croissance, il faudra lui préférer la masse ou la longueur céphalothoracique, cette dernière étant avec les longueurs du telson et des deuxième et quatrième pléonites, les mesures présentant le plus de variabilité.

Cette étude, de la description quantitative du développement de *Penaeus japonicus*, rapportée aux travaux de BOURGUET et EXBRAYAT (1977) et de CAHU (1979) nous permet de schématiser la croissance de cette espèce dans des conditions d'élevage :



A partir des Post-larves, les changements de stades ne se font pas de manière brusque, mais par une modification graduelle de la croissance des caractères suivant un axe postéro-antérieur, allant du telson au céphalothorax, qui sont les caractères présentant la plus grande variabilité, contribuant à discriminer l'évolution de la fratrie étudiée.

T A B L E A U X   E T   F I G U R E S

---



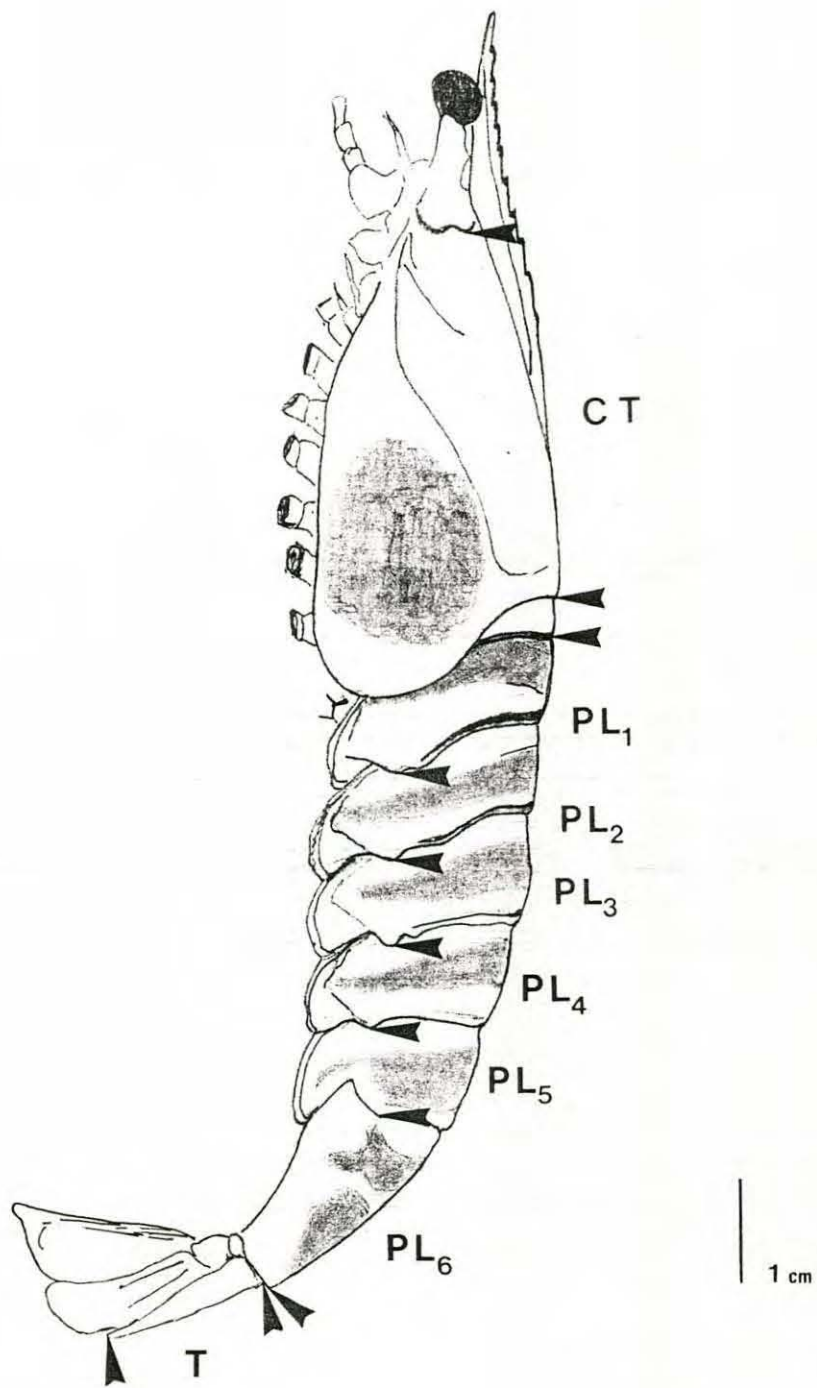


FIGURE III-1 MESURES EFFECTUEES SUR *PENAEUS JAPONICUS*



P	CAR.	$\mu$	$\sigma$	$\delta$	NOR.
1	M	397,19	193,25	170,28	non
	CT	9,68	1,41	228,00	non
2	M	896,87	412,11	144,63	non
	CT	12,93	1,92	132,79	non

TABLEAU III-2 - TEST DE NORMALITE DE LA DISTRIBUTION  
DES VARIABLES

P	CAR.	$\mu$	$\sigma$	$\delta$	NOR.	$\beta_1$	$\beta_2$
1	M	5,89	0,43	41,69	oui	+0,113*	3,033
	CT	2,26	0,14	234,09	non	+0,110*	3,103
2	M	6,71	0,43	39,55	oui	+0,039	2,762
	CT	2,55	0,15	142,16	non	+0,054	2,808

TABLEAU III-3 - TEST DE LOG-NORMALITE ET COEFFICIENTS DE PEARSON

P : Numéro du prélèvement - 1 : 24/01/1979

2 : 14/04/1979

CAR. : caractères : M = masse ; CT = longueur céphalothoracique

$\mu$  : moyenne

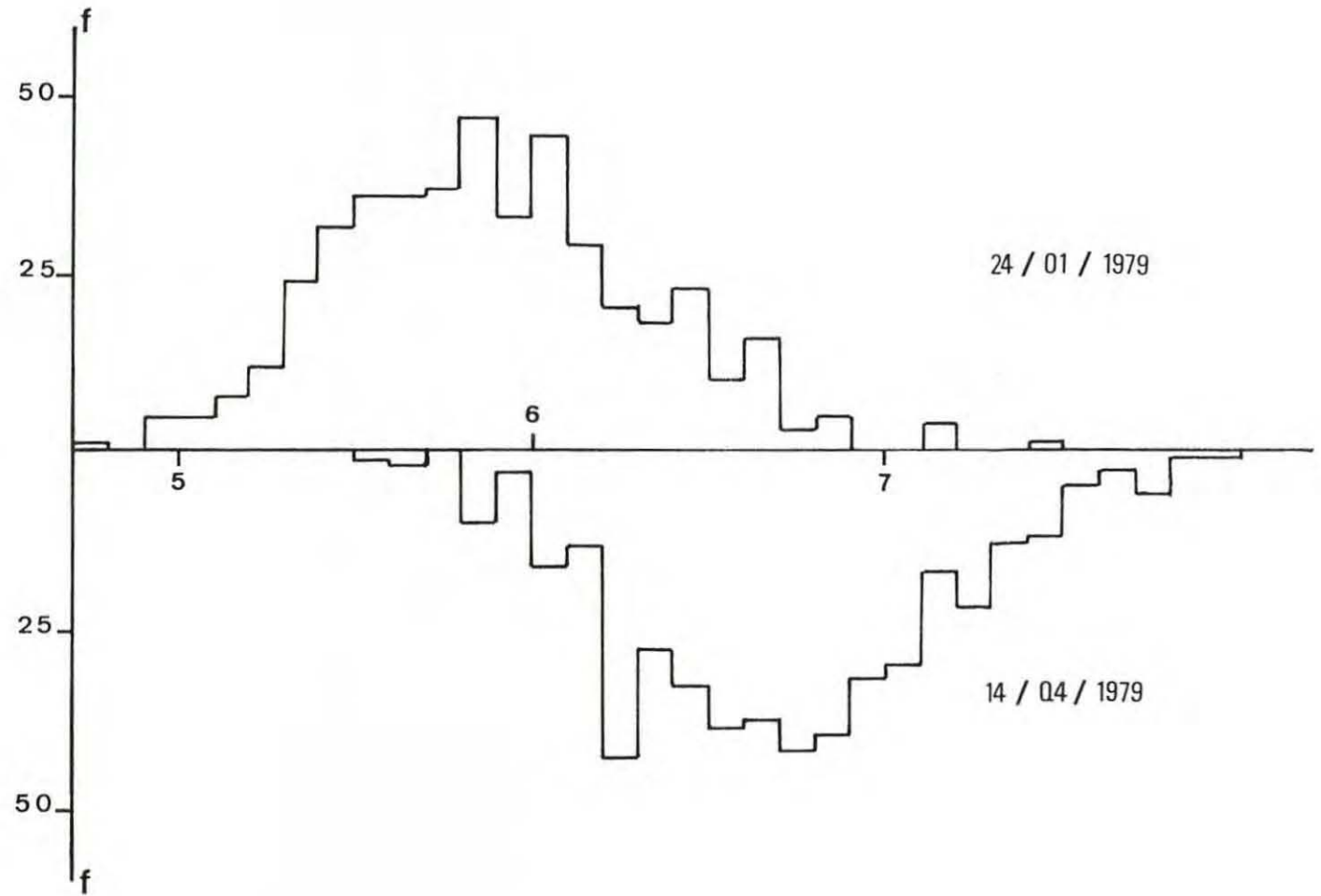
$\sigma$  : écart-type | exprimés en mg et mm

$\delta$  :  $\chi^2$  calculé

NOR. : Normalité au seuil 5 % = 49,52

$\beta_1$  et  $\beta_2$  : coefficients de Pearson.  $\beta_1$  est précédé du signe du moment d'ordre 3 ( $m_3$ )

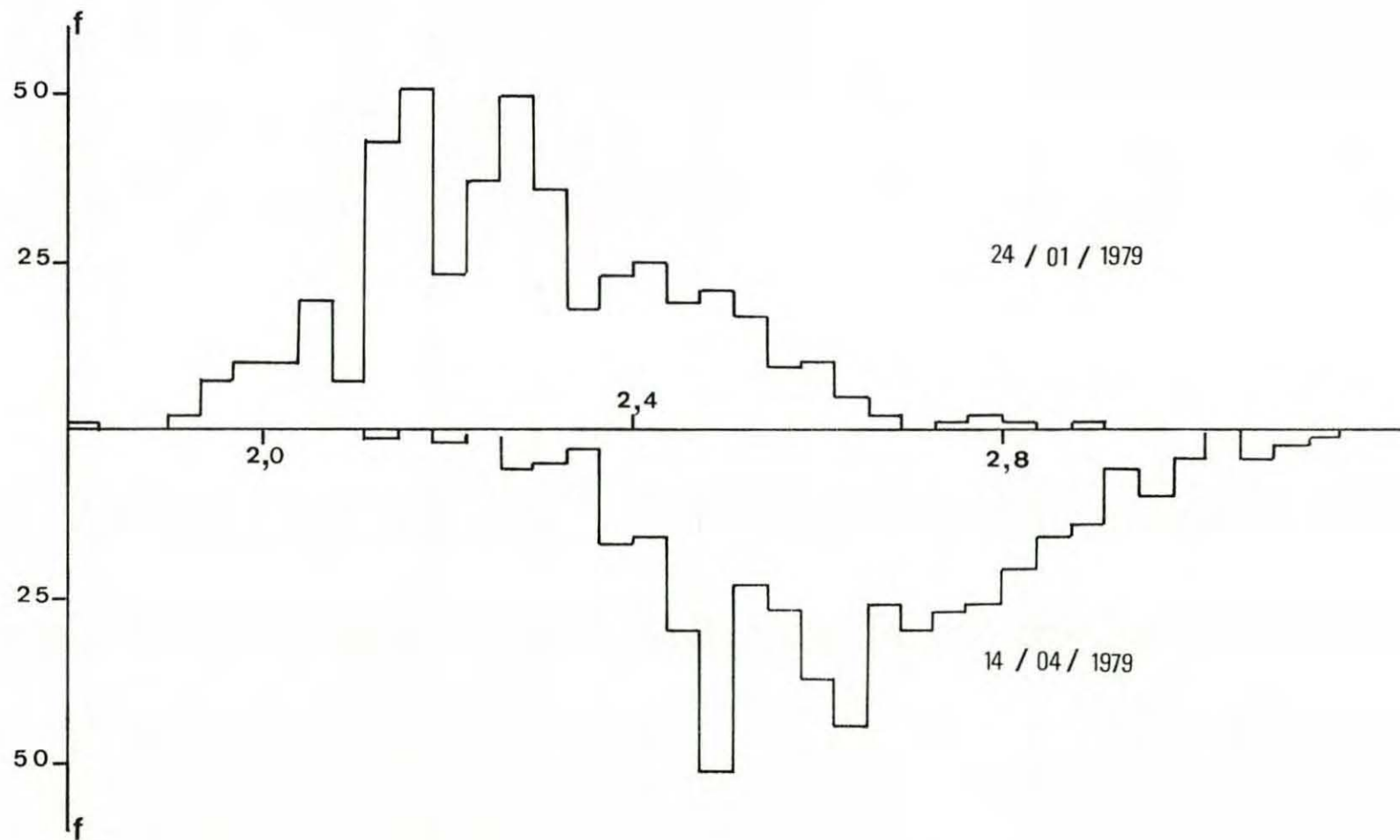
\* indique un écart significatif au seuil 5 %.



HISTOGRAMME III-4 - DISTRIBUTION PAR CLASSE DE 0,1 DU LOGARITHME DE LA MASSE

Abscisses : LOG M

Ordonnées : FRÉQUENCES



HISTOGRAMME III-5 - DISTRIBUTION PAR CLASSE DE 0,03 du LOGARITHME DE LA LONGUEUR CEPHALOTHORACIQUE

Abscisses : LOG CT

Ordonnées : FRÉQUENCES

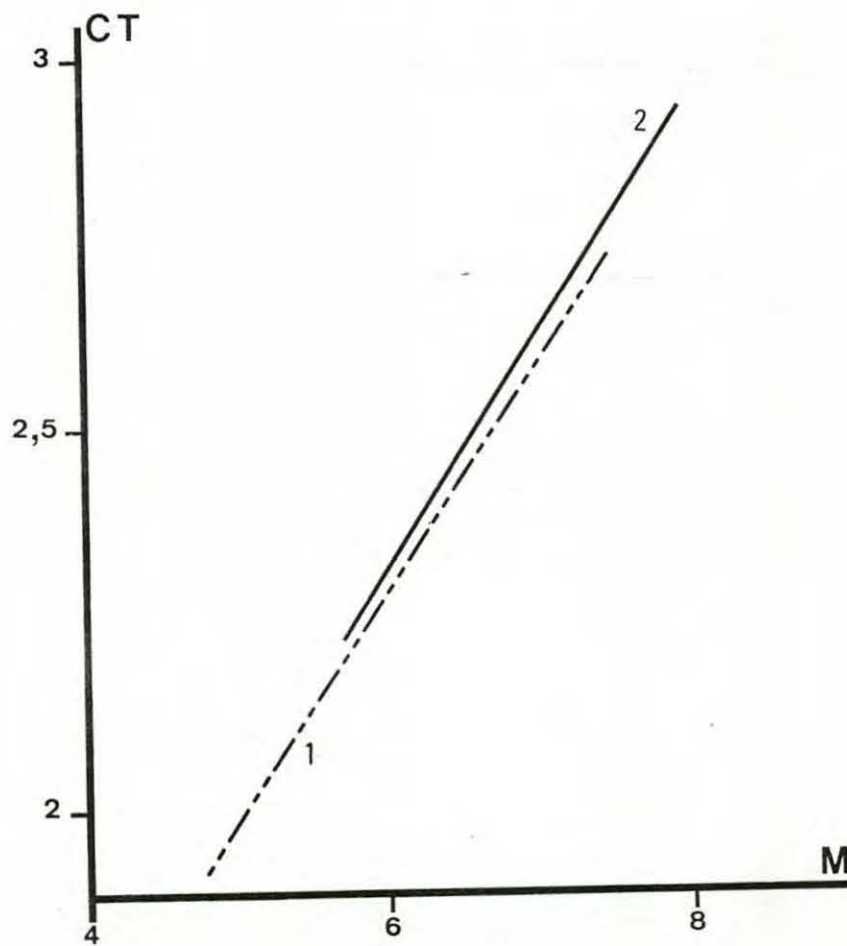


TABLEAU III-6 - PARAMETRES DE LA RELATION  $\text{LOG CT} = \text{LOG M} + b$

P	: Numéro du prélèvement
	1 : 24/01/1979
	2 : 14/04/1979
PA	: Paramètres
$\bar{x}$	: moyenne logarithmique de la Masse
$\bar{y}$	: moyenne logarithmique de la longueur céphalothoracique
$\alpha$	: pente
$s_{\alpha}$	: erreur-type de la pente
b	: indice origine
$s_b$	: erreur-type de l'indice origine
TEST	: méthode de Reeve
	* indique un écart significatif au seuil 5 %

FIGURE III-7 - DROITES DE REGRESSION DES DEUX PRELEVEMENTS

P	PA	♀	TEST	♂	♀ + ♂
1	$\bar{x}$	5,867		5,903	5,887
	$\bar{y}$	2,253	$F_1 = 1,68$	2,265	2,260
	$\alpha$	0,316		0,326	0,322
	$s\alpha$	0,005		0,004	0,003
	b	0,394	$F_2 = 0,01$	0,344	0,366
	sb	0,002		0,002	0,001
					$F_1 = 8,73^*$
2	$\bar{x}$	6,673		6,740	6,706
	$\bar{y}$	2,538	$F_1 = 0,70$	2,560	2,549
	$\alpha$	0,335		0,334	0,335
	$s\alpha$	0,004		0,004	0,003
	b	0,300	$F_2 = 0,16$	0,309	0,305
	sb	0,002		0,002	0,001



CAR.	PA	IND.	TEST	JUV	I+J	TEST	MAT
	$\bar{x}$	1,598		2,378	2,175		3,246
$P_{\ell_1}$	$\bar{y}$	0,392		1,222			2,110
	$\alpha$	1,019	$F_1 = 0,09$	1,009		$F_1 = 6,13^*$	1,192
	$s\alpha$	0,030		0,010			0,138
	$b$	-1,236	$F_2 = 17,46^*$	-1,178			-1,759
	$sb$	0,006		0,003			0,022
$P_{\ell_2}$	$\bar{y}$	0,088		0,929			1,846
	$\alpha$	1,034	$F_1 = 0,01$	1,031		$F_1 = 15,28^*$	1,219
	$s\alpha$	0,039		0,012			0,048
	$b$	-1,565	$F_2 = 10,03^*$	-1,523			-2,110
	$sb$	0,007		0,004			0,008
$P_{\ell_3}$	$\bar{y}$	0,280		1,071	0,865		1,967
	$\alpha$	0,970	$F_1 = 1,11$	1,006	1,006	$F_1 = 19,99^*$	1,210
	$s\alpha$	0,035		0,011	0,010		0,038
	$b$	-1,270	$F_2 = 0,83$	-1,321	-1,317		-1,960
	$sb$	0,007		0,003	0,003		0,006
$P_{\ell_4}$	$\bar{y}$	-0,005		0,792			1,677
	$\alpha$	0,861	$F_1 = 1,37$	0,925		$F_1 = 24,63^*$	1,296
	$s\alpha$	0,055		0,018			0,074
	$b$	-1,381	$F_2 = 20,92^*$	-1,408			-2,531
	$sb$	0,010		0,006			0,012
$P_{\ell_5}$	$\bar{y}$	0,322		1,099	0,896		1,989
	$\alpha$	0,935	$F_1 = 1,42$	0,976	0,986	$F_1 = 18,19^*$	1,177
	$s\alpha$	0,032		0,012	0,007		0,035
	$b$	-1,173	$F_2 = 2,97$	-1,223	-1,248		-1,831
	$sb$	0,006		0,004	0,003		0,006
$P_{\ell_6}$	$\bar{y}$	1,074		1,723			2,518
	$\alpha$	0,744	$F_1 = 28,51^*$	0,869		$F_1 = 34,99^*$	1,056
	$s\alpha$	0,024		0,008			0,033
	$b$	-0,115		-0,342			-0,909
	$sb$	0,005		0,002			0,005
T	$\bar{y}$	1,000		1,770			2,592
	$\alpha$	0,876	$F_1 = 21,91^*$	0,997		$F_1 = 1,31$	1,035
	$s\alpha$	0,029		0,008			0,035
	$b$	-0,401		-0,601		$F_2 = 25,03^*$	-0,768
	$sb$	0,005		0,003			0,006

TABLEAU III-8 - PARAMETRES DES DROITES DE REGRESSION DU LOGARITHME DES CARACTERES (y) EN FONCTION DU LOGARITHME DE LA LONGUEUR CEPHALOTHORACIQUE (x)

CAR. : caractères définis dans le texte  
IND : indifférenciés  
JUV : juvéniles  
I+J : ensemble indifférenciés et juvéniles  
MAT : matures

Les paramètres sont définis au tableau III-6.



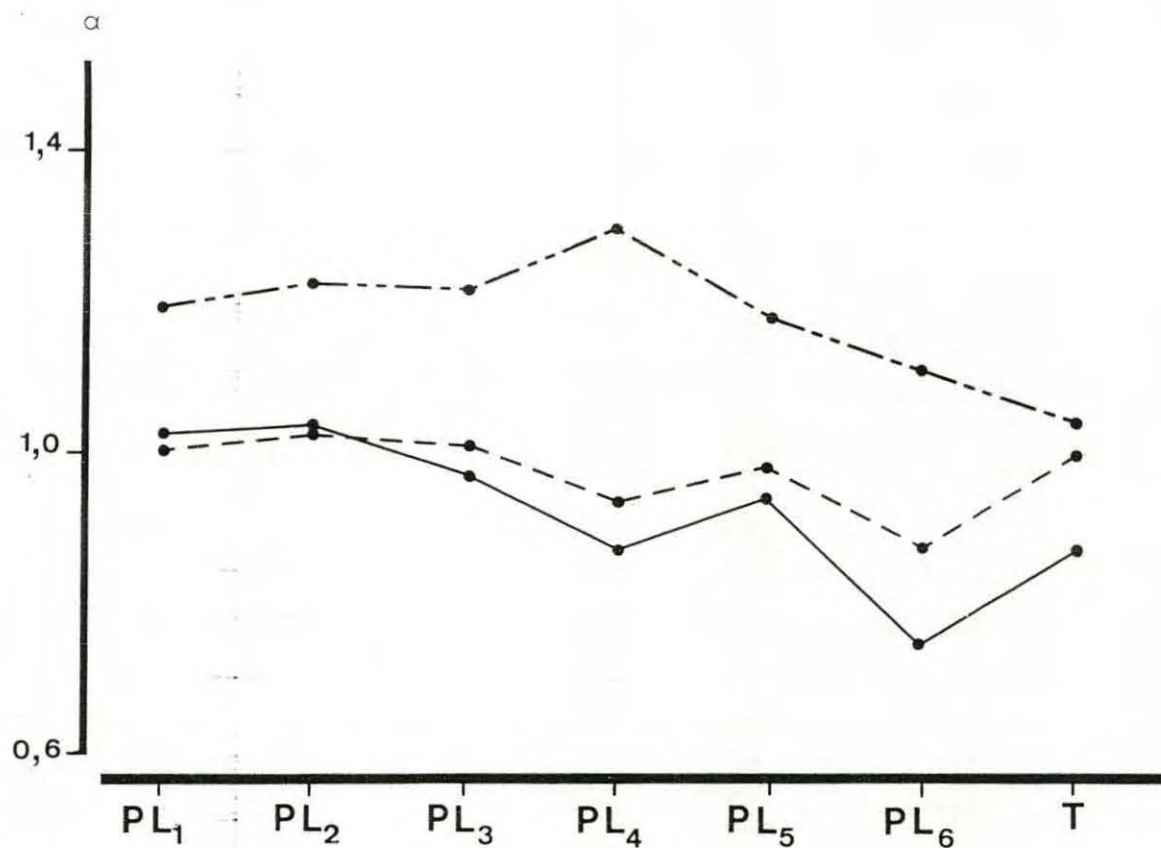
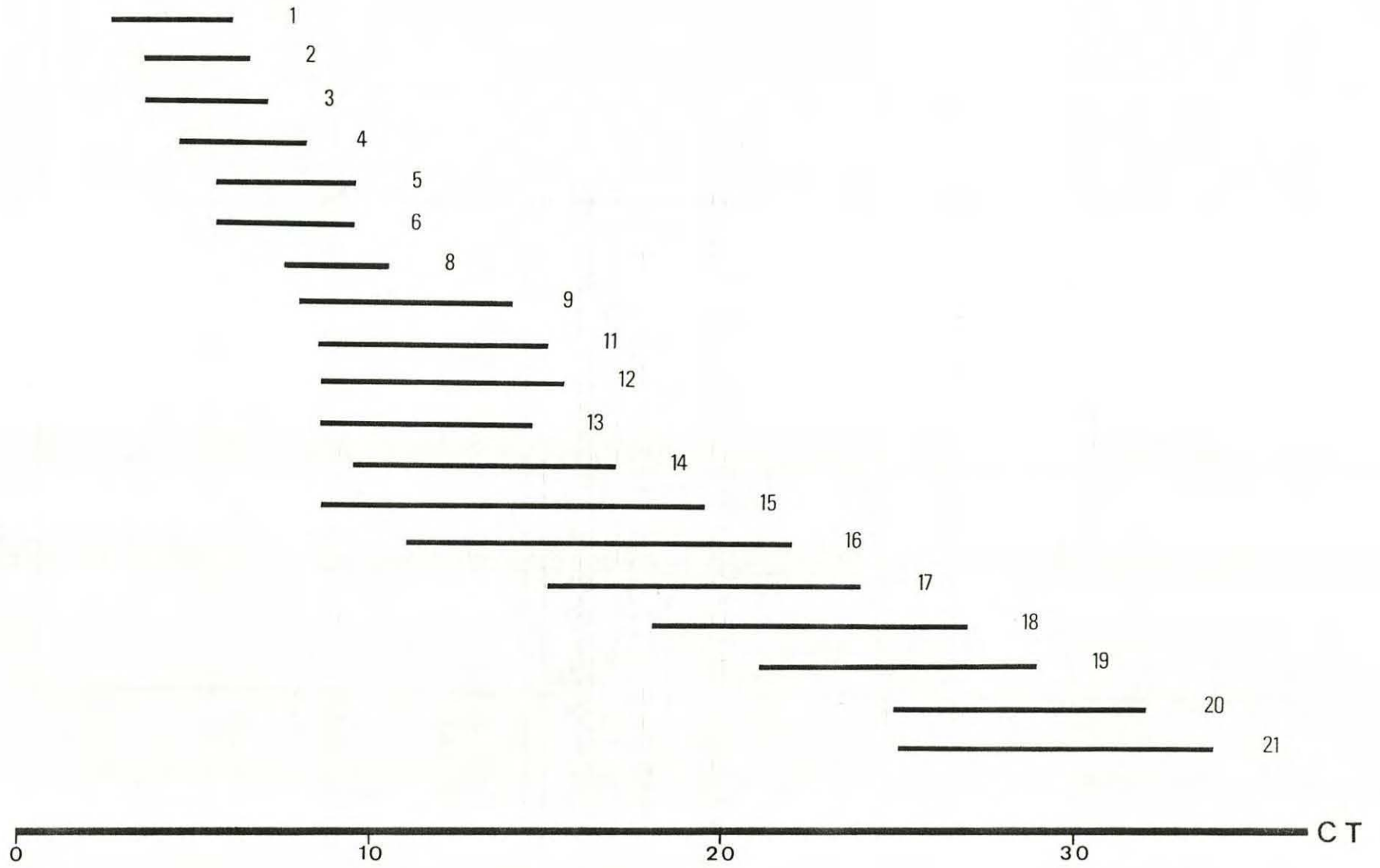


FIGURE III-9 - GRADIENTS DE CROISSANCE

MAT : - - -  
 JUV : - . -  
 IND : —

FIGURE III-10 -AMPLITUDE DE LA LONGUEUR CEPHALOTHORACIQUE (CT, EXPRIMEE  
EN MM) DES 19 PRELEVEMENTS ETUDIES.

P1	DU	16/11	
P2	-	23/11	
P3	-	30/11	1978
P4	-	07/12	
P5	-	15/12	
P6	-	20/12	
P8	-	11/01	
P9	-	18/01	
P11	-	08/02	
P12	-	22/02	
P13	-	08/03	
P14	-	22/03	1979
P15	-	24/04	
P16	-	10/05	
P17	-	14/06	
P18	-	12/07	
P19	-	16/08	
P20	-	17/09	
P21	-	16/10	





AXES	$\lambda$	% T	% C	V.D.	D.D.L.
1	16,486	81,8	81,8	836,9*	41
2	1,307	6,5	88,3	244,5*	39
3	0,912	4,5	92,8	189,6*	37
4	0,677	3,4	96,2	152,2*	35
5	0,234	1,2	97,4	61,5*	33
6	0,212	1,1	98,5	56,2*	31
7	0,172	0,9	99,4	46,4*	29

TABLEAU III-11 - RACINES CARACTERISTIQUES ( $\lambda$ ) ET  
VALEURS DISCRIMINANTES (Vd)

% T : Rapport de  $\lambda$  à la trace exprimé en pourcentage  
% C : Pourcentages cumulés

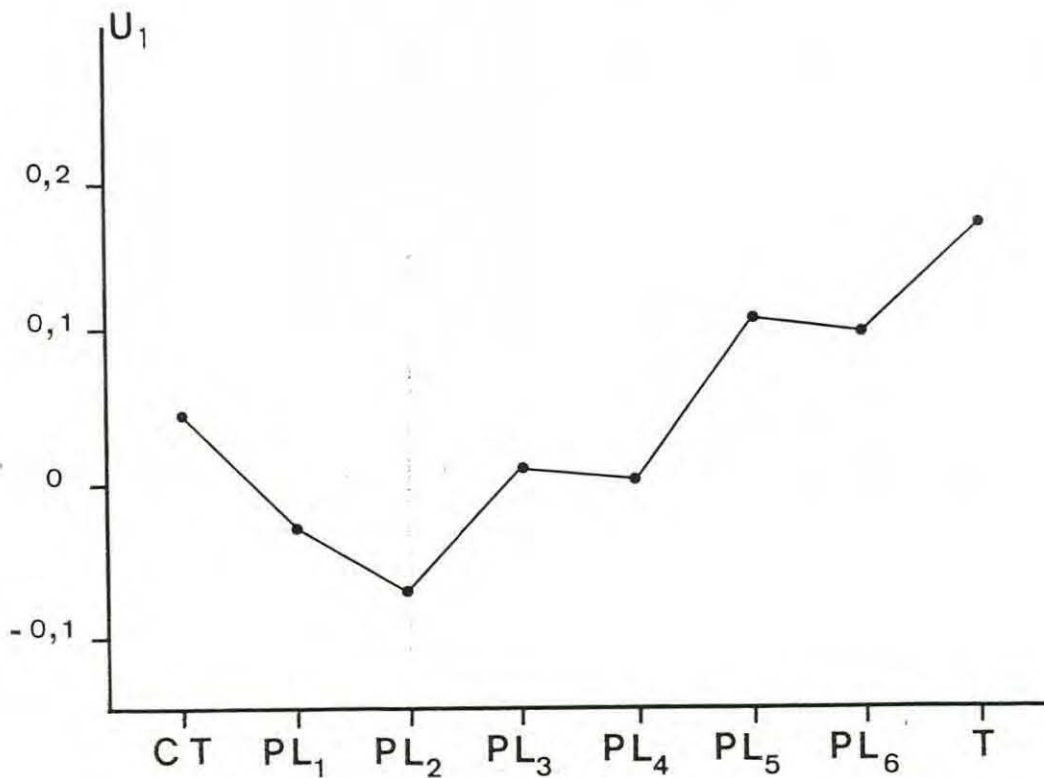


FIGURE III-13 - REPRESENTATION GRAPHIQUE DES COMPOSANTS  
DU PREMIER VECTEUR DISCRIMINANT STANDARDISE ( $U_1$ )

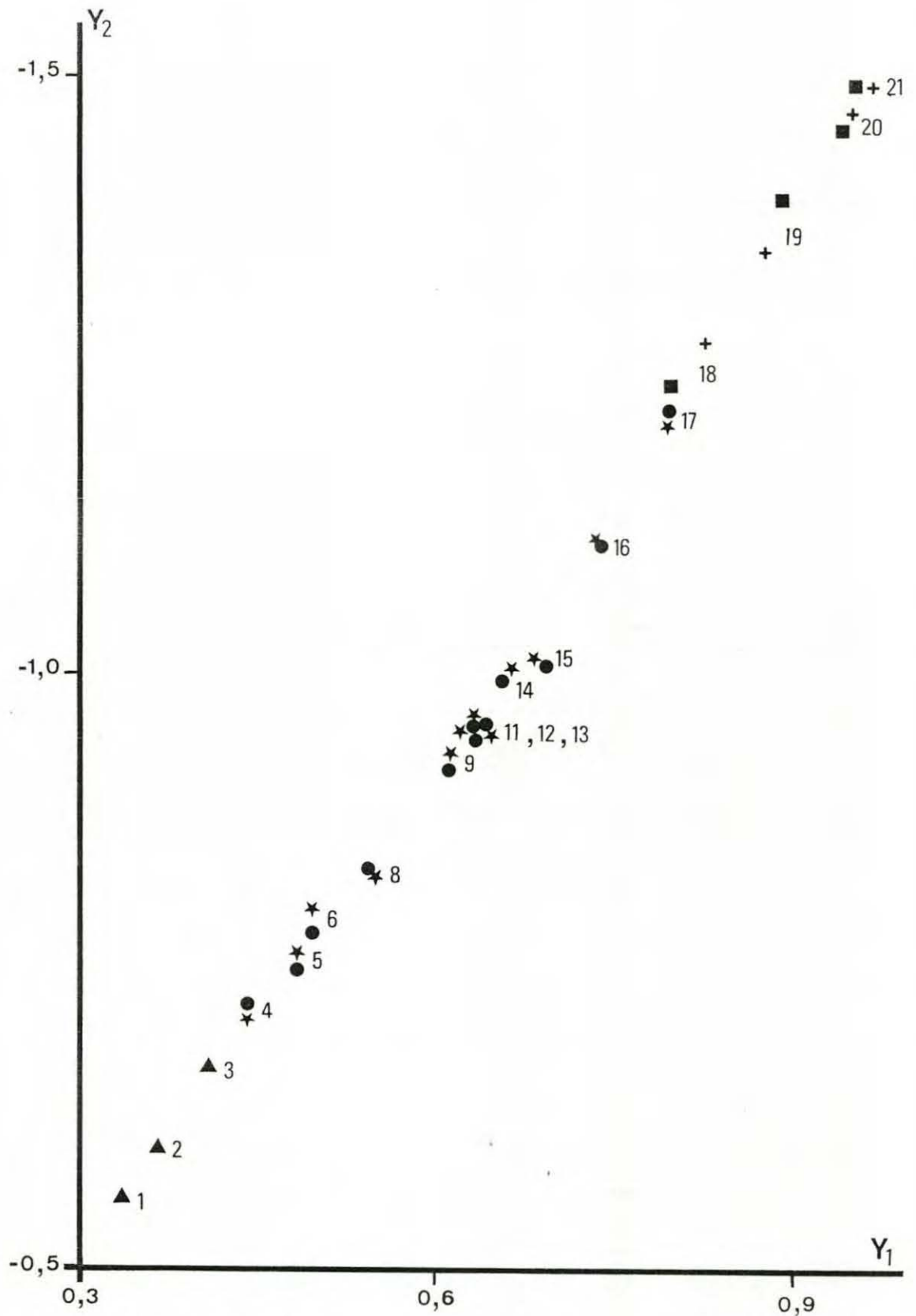


FIGURE III-12 - REPRESENTATION GRAPHIQUE DES DEUX PREMIERES VARIABLES CANONIQUES

INDIFFÉRENCIÉS	▲	
JUVÉNILLES	♀ ●	♂ ★
MATURES	♀ ■	♂ +

CAR.	$\sigma$	$\mu$	CV
CT	0,324	2,345	13,8
P <sub>l1</sub>	0,355	1,181	30,1
P <sub>l2</sub>	0,369	0,890	41,5
P <sub>l3</sub>	0,341	1,040	32,8
P <sub>l4</sub>	0,334	0,758	44,1
P <sub>l5</sub>	0,330	1,070	30,8
P <sub>l6</sub>	0,248	1,707	14,5
T	0,308	1,731	17,8

TABLEAU III-14 - COEFFICIENTS DE VARIATION DES CARACTERES

CAR. : Caractères définis dans le texte

$\sigma$  : écart-type  
 $\mu$  : moyenne

} du logarithme des données

CV :  $\frac{100 \sigma}{\mu}$  : coefficient de variation



CHAPITRE IV

---

ANALYSE GÉNÉTIQUE DE LA VARIATION DE QUELQUES  
CARACTÈRES QUANTITATIFS CHEZ *IDOTEA BALTHICA*  
*BASTERI*.

## I - PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL.

La mise en évidence de variations d'origine génétique entre les individus d'une population suppose la connaissance des liens de parenté entre les individus. Dans ce but, nous avons constitué la population à analyser à partir d'un schéma de croisement factoriel.

### A) PLAN DE CROISEMENT.

Chacune des huit "souches" utilisées a été repérée par une lettre, qui en majuscule représente un individu femelle et en minuscule un individu mâle.

souches R, S, T, V, W, X, Y	gène <i>albafusca</i>
souche Z	gène <i>lineata-bilineata</i>

Une fois les géniteurs pubères, nous avons réalisé les soixante quatre croisements représentant toutes les combinaisons entre les huit souches, chaque combinaison étant représentée par un seul croisement d'une femelle et d'un mâle et chaque géniteur n'étant utilisé qu'une seule fois. Au total huit femelles et huit mâles de chaque souche sont donc utilisés.

R <sub>1</sub> r <sub>1</sub>	R <sub>2</sub> s <sub>1</sub>	R <sub>3</sub> t <sub>1</sub>	.....	R <sub>8</sub> z <sub>1</sub>
S <sub>1</sub> r <sub>2</sub>	S <sub>2</sub> s <sub>2</sub>	S <sub>3</sub> t <sub>2</sub>	.....	S <sub>8</sub> z <sub>2</sub>
T <sub>1</sub> r <sub>3</sub>	T <sub>2</sub> s <sub>3</sub>	T <sub>3</sub> t <sub>3</sub>	.....	T <sub>8</sub> z <sub>3</sub>
.	.	.	.....	
.	.	.	.....	
.	.	.	.....	
Z <sub>1</sub> r <sub>8</sub>	Z <sub>2</sub> s <sub>8</sub>	Z <sub>3</sub> t <sub>8</sub>	.....	Z <sub>8</sub> z <sub>8</sub>

### B) UTILISATION DES DESCENDANTS.

Semaine 0 Nous avons retenu, dans la seconde portée de chaque croisement (par suite de déficiences manifestes dans les premières portées), soixante individus que nous avons répartis en trois bacs de vingt.

Semaine 2 Le sexage est possible pour les deux phénotypes. Nous n'avons retenu, pour chaque croisement, que vingt quatre femelles et vingt quatre mâles répartis en six bacs.

Semaine 4 Les animaux sont encore impubères. Dans chaque ensemble de six bacs, nous avons tiré au hasard deux bacs, dont les individus ont été pesés avant fixation à l'alcool. Les individus des quatre bacs restants ont été utilisés pour des études qui ne sont pas mentionnées dans ce mémoire.

La réalisation de répliquats a été envisagée pour trois raisons :

- \* Ne pas créer de surcharges induisant des retards de croissance.
- \* Eviter, le plus possible, le cannibalisme fréquent chez cette espèce .
- \* Tester un éventuel effet de l'environnement commun.

Remarques : . Le plan expérimental prévoyait un diallèle 8 x 8 que nous avons réduit à 7 x 7, puisque sur quinze croisements où intervenait la souche S, cinq étaient inféconds.  
. De plus ce 7 x 7 présente deux cases vides puisque les croisements  $V_4 v_4$  et  $Z_3 t_8$  n'ont fourni aucune descendance. Ces données manquantes ont été estimées à partir des moyennes individuelles lignes-colonnes.

L'élevage de ces individus a été réalisé dans des conditions aussi homogènes que possibles (bacs de même taille, même quantité et qualité de nourriture ...). De plus les bacs ont été permutés régulièrement (tous les trois ou quatre jours) sur les étagères, afin que la température et la quantité de lumière perçues par chaque individu soient les mêmes.

Cependant le tableau IV-1 rend compte des problèmes rencontrés pour obtenir certaines descendances ; nous avons dû remplacer certains géniteurs par leur frères ou soeurs conservés à cet effet. Ceci explique le décalage dans le temps des résultats.



C) DEFINITION DES CARACTERES.

Comme chez tous les Crustacés, la longueur totale du corps est une mesure de peu de valeur du fait de la mobilité des segments les uns par rapport aux autres. C'est pourquoi nous avons retenu les caractères suivants (Figure IV-2) :

* Masse	MM
* Largeur de la tête	TT
* Largeur du 2ème pléonite	L2
* Largeur du 4ème pléonite	L4
* Largeur du 7ème pléonite	L7
* Largeur antérieure du pléotelson	LA
* Largeur postérieure du pléotelson	LP
* Longueur du pléotelson	PT

II - ÉTUDE DE LA VARIABILITÉ PHÉNOTYPIQUE DES CARACTÈRES.

Les individus des croisements de la diagonale représentant une troisième génération de croisement Frère x soeur ( $F_3$ ), l'analyse ne porte que sur les croisements extra-diagonaux puisque la consanguinité, agissant sur la moyenne et l'écart-type, peut modifier la variabilité phénotypique des caractères.

HOWES (1939), MATSAKIS (1956) et CHARFI-CHEIKHROUHA (1980) ayant montré que la croissance des femelles d'*Idotea chelipes* (= *I. viridis*) est différente de celle des mâles, nous avons effectué deux analyses, l'une portant sur les descendants femelles et l'autre sur les descendants mâles.

A) COEFFICIENT DE VARIATION.

Pour un caractère de moyenne  $\mu$  et d'écart-type  $\sigma$ , le coefficient de variation fournit une mesure sans dimension de la dispersion de ce caractère. On pose en effet :

$$C.V. = \frac{100 \sigma}{\mu}$$

Le tableau IV-3 montre que pour les échantillons des deux sexes, les coefficients de variation des sept caractères somatiques sont de l'ordre de 15 %, celui de la masse étant beaucoup plus important, environ 42 %. De plus, nous notons que les coefficients des mâles semblent légèrement plus importants que ceux des femelles.

Ainsi des huit caractères étudiés, c'est la masse qui présente la plus forte dispersion des individus dans les échantillons femelle et mâle. Cette valeur élevée est due à deux causes :

- Comme nous l'avons déjà signalé, la masse est considérée comme le produit de trois mesures linéaires (dimension 3), alors que les mesures des caractères somatiques sont linéaires (dimension 1).

- La mesure de la masse est la plus imprécise des huit caractères. En effet, nous pratiquons la pesée lorsque le papier filtre qui enveloppait l'animal ne présentait plus de trace d'eau, mais rien ne prouve que toute l'eau ait été absorbée par le papier.

#### B) DISTRIBUTION DES CARACTERES.

Pour préciser davantage la description de la variabilité phénotypique des caractères, nous avons étudié leurs distributions de fréquence.

Afin de pouvoir regrouper les données issues des différents croisements, nous avons calculé ces distributions à partir des données centrées sur les moyennes de chaque croisement (données résiduelles) :

$$Y_{ijk} = X_{ijk} - X_{ij\bullet}$$

$1 \leq i \leq 7$       numéro de la souche utilisée comme mère

$1 \leq j \leq 7$       numéro de la souche utilisée comme père

$1 \leq k \leq 8$       numéro de l'individu du croisement mère ix père j

La figure IV-4 donne un exemple de ces distributions qui apparaissent sensiblement unimodales et symétriques.

Afin de préciser ces éléments, et notamment la validité de l'hypothèse de normalité utilisée dans les analyses ultérieures, nous avons réalisés deux analyses de conformité :

---

Remarque : Dans ce chapitre les points (•) indiquent des sommes



\* Le calcul et le test des écarts quadratiques (Méthode du Chi 2) à une distribution théorique normale. Les résultats (Tableau IV-5) conduisent assez fréquemment à des écarts significatifs mais peu importants.

\* Le calcul des coefficients d'assymétrie ( $\beta_1$ ) et d'applatissement ( $\beta_2$ ) de PEARSON. L'assymétrie apparaît faible mais parfois significativement de type log-normale. Cependant, la transformation logarithmique des données n'apparaît pas normalisante (Tableau IV-6), les distributions s'écartant alors encore davantage de la normalité.

L'applatissement apparaît, chez les femelles, très proche de la valeur théorique de la loi normale (3). Chez les mâles, les valeurs semblent légèrement plus fortes et indiquent des distributions de type leptokurtique.

Globalement, il semble cependant possible de considérer ces distributions comme sensiblement gaussiennes. LISON (1958) indique notamment que lorsque les distributions des caractères sont unimodales et non normales on ne doit pas craindre de grosses erreurs quant à la validité des tests.

#### C) HOMOGENEITE DES BACS.

Le fait d'avoir séparé les individus étudiés en deux bacs et d'avoir permuté ceux-ci sur les étagères permet d'étudier l'homogénéité de "l'environnement structuré" que nous avons ainsi créé.

Dans de nombreux schémas d'analyse, et notamment le nôtre, les individus apparentés le plus étroitement (descendance d'un couple) sont en effet placés dans un seul lot d'élevage et donc dans un "environnement commun" qui peut à la fois contribuer à leur ressemblance et créer des différences non génétiques entre les différents groupes si les facteurs de cet "environnement commun" varie d'un lot à l'autre. Parmi ces facteurs on peut en effet distinguer :

\* Les facteurs de nutrition et climatiques (hygrométrie, salinité...).

\* Les effets maternels, parfois importants mais difficilement contrôlables chez les animaux à fécondation interne, dus au fait que les membres de la famille ont été élevés ensemble. Ces effets englobent les influences qui s'exercent sur le jeune avant et après la naissance. Cette source de variation est particulièrement importante chez les espèces qui ont leurs petits par portée, comme *I.b.b.* qui porte ses descendants dans le marsupium pendant une quinzaine de jours. Ces effets maternels portent, avant



la naissance, sur la qualité des oeufs mais également sur les relations trophiques durant la "gravidité" et notamment l'oxygénation de ces oeufs.

\* Les interactions sociales, comme celles montrées par MOCQUARD (1966) par exemple. Cet auteur indique que chacun des sept phénotypes de *Porcellio dilatatus* étudiés présente une forme propre de croissance pondérale. Celle-ci est modifiée de façon variable lorsqu'on les place en associations réciproques. Le groupement a un effet inhibiteur sur la croissance, quoique dans le cas du groupement mâles-femelles, il peut y avoir accélération de la croissance chez ces dernières. Poursuivant son étude, MOCQUARD (1968a) montre que le groupement a des effets opposés suivant la période du cycle dans laquelle se situe l'animal. De plus, les effets de la sexualité dominent ceux du groupement chez la femelle.

A la différence des précédentes, ces interactions sociales peuvent contribuer soit à la ressemblance entre apparentés, soit à augmenter artificiellement la variation intrabac (c'est-à-dire augmenter les différences existant entre apparentés).

Pour tester l'existence de tels facteurs d'"environnement commun" influant spécifiquement sur l'ensemble des individus, nous avons utilisé la décomposition hiérarchique suivante :

$$Y_{ijkl} = \mu + A_{ij} + C_{ijk} + R_{ijhl}$$

$$\sigma^2 A \quad \sigma^2 C \quad \sigma^2 R$$

- $1 \leq i \leq 7$       indice de la souche mère
- $1 \leq j \leq 7$       indice de la souche père
- $1 \leq k \leq 8$       indice de l'individu du croisement ij
- $1 \leq l \leq 2$       indice du bac

$C_{ijk}$     effet d'"environnement commun"  $N(0, \sigma^2 C)$

$R_{ijhl}$     variation résiduelle (individuelle intrabac)  $N(0, \sigma^2 R)$

Les estimateurs de  $\sigma^2 C$  et  $\sigma^2 R$  sont donc respectivement :

$$\sigma^2 R = \frac{1}{83} \sum_{i=1}^{84} (Y_{ijkl} - Y_{ijk\bullet})^2$$

$$\sigma^2 C = \frac{1}{41} \sum_{i=1}^{42} (Y_{ijk\bullet} - Y_{ij\bullet\bullet})^2$$

L'existence d'un effet d'"environnement commun" se met en évidence à partir du test :

$$\frac{\sigma^2 C}{\sigma^2 R} > F (41 ; 83,5 \%)$$

Le tableau IV-7 montre que pour tous les caractères des deux sexes, l'effet bac est statistiquement non significatif.

### III - ANALYSE DES VARIATIONS INTERCROISEMENTS.

Les variations intercroisements peuvent être étudiées par deux types d'analyses :

- \* Le modèle factoriel qui permet de les montrer et de définir succinctement la nature de celle-ci.
- \* Le modèle diallèle qui précise la nature génétique de ces variations.

#### A) MODELE FACTORIEL.

La mise en évidence d'un effet "croisement" pourrait se faire en effectuant l'analyse  $y_{ijk} = \mu + C_{ij} + R_{ijk}$ , où  $C_{ij}$  est l'effet "croisement".

Cependant ce type d'étude nécessiterait un nombre important de croisements afin d'avoir une représentation appréciable de cet effet en fonction de différents types d'apparement. De plus, il n'indiquerait qu'un effet global, et non pas la nature des variations. C'est pourquoi nous avons adopté un modèle factoriel classique à deux facteurs aléatoires avec répétitions pour décomposer la variance phénotypique. Le test d'homogénéité fournissant des résultats non significatifs, le nombre de répétitions correspond donc au nombre d'individus, soit 8.

Le modèle est donc :

$$Y_{ijk} = \mu + F_i + M_j + I_{ij} + R_{ijk}$$

où  $Y_{ijk}$  est le  $k$ ème réplicat (ou individu) du croisement de la  $i$ ème souche femelle et de la  $j$ ème souche mâle.

$\mu$  est la moyenne générale (paramètre de centrage)  
 $F_i$  est l'effet de la mère de souche  $i$   $N(0, \sigma^2 F)$   
 $M_j$  est l'effet du père de souche  $j$   $N(0, \sigma^2 M)$   
 $I_{ij}$  est l'interaction des effets mère-père  $N(0, \sigma^2 I)$   
 $R_{ijk}$  est l'effet résiduel  $N(0, \sigma^2 R)$

d'où les composantes de la variance phénotypique :

$$\sigma^2 P = \sigma^2 F + \sigma^2 M + \sigma^2 I + \sigma^2 R$$

$\sigma^2 P$  composante phénotypique

$\sigma^2 F$  composante maternelle

$\sigma^2 M$  composante paternelle

$\sigma^2 I$  composante d'interaction

$\sigma^2 o$  composante résiduelle

} Les effets maternels correspondant à ( $\sigma^2 F - \sigma^2 M$ )

La comparaison des variances  $\sigma^2 F$ ,  $\sigma^2 M$  et  $\sigma^2 I$  permet d'approcher la nature de la variation intercroisement puisque :

\* Si  $\sigma^2 F$  et  $\sigma^2 M$  sont importantes par rapport à  $\sigma^2 I$  (interactions), la variation est de type "additif", autrement dit la performance d'un croisement peut se prédire à partir des "valeurs propres" de chaque souche.

\* Si au contraire  $\sigma^2 I$  est plus importante, la nature de la variation est interactive, la performance d'un croisement ne peut donc pas être prédite à partir des "valeurs propres" de chaque souche.

\* Si  $\sigma^2 F$  est très supérieure à  $\sigma^2 M$ , la structure présente des effets maternels définis plus haut.

Les estimations et les tests des composantes sont fournis par une analyse de variance classique (BECKER, 1967).

Le tableau IV-8 montre que, pour les deux sexes et pour tous les caractères, les variations intercroisements sont importantes et approximativement égales aux variations intracroisements puisque la composante résiduelle est de l'ordre de 50 % de la composante phénotypique. De plus la nature des variations intercroisements est de type interactive puisque les estimations des composantes d'interaction et maternelle peuvent être considérées comme égales et très supérieures (environ 2 à 3 fois) à celle de la composante paternelle. Par la même occasion, cette analyse montre des effets maternels importants.



B) MODELE DIALLELE.

1) Modèle de FALCONER (1974)

La valeur phénotypique d'un individu est composée de la somme des valeurs dues au génotype et au milieu.

$$P = G + E$$

P valeur phénotypique  
G valeur génotypique  
E écart dû à l'environnement

Les parents transmettant à leur descendance leurs gènes et non leur génotype, c'est l'effet moyen des gènes parentaux, pour un locus, qui détermine la valeur phénotypique moyenne de la descendance.

La valeur d'un individu jugée à travers la valeur moyenne des enfants est la valeur génétique additive de cet individu. Celle-ci est égale au double de l'écart-moyen entre sa descendance et la moyenne de la population. Les variations génétiques additives sont attribuées aux effets additifs des gènes.

La différence entre la valeur génétique d'un individu et sa valeur additive, estimée à partir des gènes qui composent son génotype, est appelée écart de dominance.

D'où la relation en absence d'épistasie (interactions entre locus différents) :

$$G = A + D \qquad P = A + D + E$$

P valeur phénotypique  
A valeur génétique additive  
D écart de dominance  
E écart dû au milieu

Mais le fait que les effets maternels soient importants conduit à les prendre en compte spécifiquement dans la valeur environnementale,

puis éventuellement à les décomposer selon qu'ils résultent du génotype de la mère ou d'effets environnementaux subis par elle.

$$E = M + R$$

$$M = G^M + E^M$$

$$G^M = A^M + D^M$$

d'où :

$$P = A^O + D^O + A^M + D^M + E^M + R$$

avec

$A^O$  composante d'additivité directe

$A^M$  composante d'additivité d'origine maternelle

$D^O$  composante de dominance directe

$D^M$  composante de dominance d'origine maternelle

$E^M$  composante environnementale d'origine maternelle

$R$  composante environnementale directe (sauf effets maternels).

où en terme de variance

$$\sigma^2 P = \sigma^2 A^O + \sigma^2 D^O + \sigma^2 A^M + \sigma^2 D^M + \sigma^2 E^M + \sigma^2 R$$

Pour estimer les valeurs de ces différentes composantes, nous disposons des estimations de covariance (DEMARLY, 1977 ; LEFORT, 1977) entre les divers apparentés de notre plan de croisement :

Cov FS : covariance entre individus de la même portée

Cov SC<sub>♀♀</sub> : covariance entre individus ayant des soeurs comme mères

Cov SC<sub>♂♂</sub> : covariance entre individus ayant des frères comme pères

Cov SC<sub>♀♂</sub> : covariance entre individus cousins par sexe opposé

Cov DC : covariance entre individus cousins par 2 sexes opposés

FOULLEY et LEFORT (1978) ont en effet donné l'expression générale de la covariance entre apparentés lorsqu'il existe des effets maternels. Ainsi dans le cas d'une population panmictique de grand effectif, la covariance entre deux individus X et Y non consanguins (issus respectivement de mères W et Z) s'écrit sous l'hypothèse de plusieurs locus indépendants ne manifestant pas d'épistasie :

$$\begin{aligned} \text{Cov} (P_X, P_Y) = & 2 \phi_{XY} V_{A^0} & + U_{XY} V_{D^0} \\ & + 2 \phi_{WZ} V_{A^M} & + U_{WZ} V_{D^M} \\ & + 2 (\phi_{XZ} + \phi_{YW}) \text{Cov} (A^0, A^M) & + (U_{XZ} + U_{YW}) \text{Cov} (D^0, D^M) \\ & + V_{EM} \end{aligned}$$

où

- \*  $\phi$  est le coefficient de parenté de MALECOT (1948, 1966)
- \*  $U$  est le coefficient de double parenté ( $U_{XY}$  est la probabilité que deux gènes présents à un locus chez X soient identiques aux deux gènes présents au même locus chez Y).

Le calcul des coefficients  $\phi$  et  $U$  pour les différents cas d'apparentement est donné dans le tableau IV-9. Ce calcul dépend de la valeur du coefficient de consanguinité des lignées parentales. Lorsque les lignées sont pures ( $F = 1$ ) ou non consanguines ( $F = 0$ ), les calculs sont relativement simples. Dans notre cas, les lignées parentales ont subi deux générations d'entretien en croisement Frère x Soeur et ne peuvent donc pas être assimilées aux cas précédents. On a en effet dans ce cas  $F = 0,375$ , ce qui conduit aux valeurs que nous donnons. (Les calculs de l'apparentement Frère - soeur sont fournis dans l'Annexe V).

A partir de ces valeurs, on peut donc écrire l'expression des diverses covariances, entre apparentés, estimables (Tableau IV-10) et en déduire des estimateurs des diverses composantes. On a notamment :

$$\begin{aligned} * V_{A^0} &= 4 \text{Cov} SC_{\delta\delta} \\ * V_{D^0} &= 4 \text{Cov} DC - 8 \text{Cov}\varphi_{\delta} \\ * \text{Cov} A^0 A^M &= 2 \text{Cov} SC\varphi_{\delta} - 2 \text{Cov}\delta_{\delta} \end{aligned}$$



On constate donc qu'il reste deux degrés de parenté pour trois composantes maternelles, d'où une indétermination. Ce problème peut être résolu de deux façons :

\* Une estimation globale de  $V_M$

$$\begin{aligned} \text{Cov FS} &= 0,688 V_{A^0} + 0,473 V_{D^0} + 1,376 \text{Cov } A^0 A^M \\ &+ \underbrace{1,376 V_{A^M} + V_{D^M} + V_{E^M}} \\ &\approx V_M \end{aligned}$$

d'où

$$\text{Cov FS} = 0,688 V_{A^0} + 0,473 V_{D^0} + 1,376 \text{Cov } A^0 A^M + \underline{V_M}$$

\* Annulation arbitraire d'une des trois composantes maternelles et étude de la valeur des deux autres.

## 2) Résultats

Les résultats sont consignés dans le Tableau IV-11.

\* Estimation globale de  $V_M$

- L'héritabilité, c'est-à-dire le rapport des variances d'additivité directe et phénotypique est faible, de l'ordre de 0,18 chez les femelles et de l'ordre de 0,25 chez les mâles. Il faut d'ailleurs noter qu'elle est particulièrement faible, dans les deux sexes, pour le caractère  $L_p$ ,

- La variance de dominance directe,  $V_{D^0}$ , est importante chez les femelles et très faiblement négative (on peut considérer qu'elle est nulle) chez les mâles.

- La covariance entre additivité directe et additivité d'origine maternelle est négative et approximativement de même valeur que  $V_{A^0}$ ,

- La composante d'origine maternelle,  $V_M$ , est très importante.

La covariance ( $A^O, A^M$ ) négative est peut-être due au fait que l'obtention des individus utilisés pour cette étude a été, comme nous l'avons signalé précédemment, très décalée dans le temps. Ainsi rien ne prouve que les qualités de la nutrition et de l'eau aient été les mêmes, influant ainsi sur la qualité des oeufs et/ou sur la croissance des descendants.

\* Annulation d'une des trois composantes.

Cette solution montre que la composante maternelle est de type additivité chez les femelles et de type dominance chez les mâles. De plus, la composante environnementale est en général négative ou nulle.

Ainsi cette analyse par le modèle diallèle permet de préciser la nature des variations intercroisements montrées par le modèle factoriel :

- |          |   |
|----------|---|
| Femelles | * Héritabilité de l'ordre de 0,18                         |
|          | * Variance de dominance directe importante                |
|          | * Effets maternels importants de type génétique additif   |
|          | * Covariance ( $A^O, A^M$ ) assez importante et négative  |
| Mâles    | * Héritabilité de l'ordre de 0,25                         |
|          | * Effets maternels importants de type dominance           |
|          | * Covariance ( $A^O, A^M$ ) assez importante et négative. |

On note donc une différence importante entre les descendants femelles et mâles au niveau de la nature des effets maternels, et par la même occasion de la nature des effets de dominance respectivement dûs à une origine directe (nucléaire) chez les femelles et maternelle ("cytoplasme") chez les mâles.

Cependant, ces résultats indiquent la nature des variations intercroisements au temps  $t = 4$  semaines, puisque les estimations des composants de la variance génétique subissent des fluctuations avec le temps. Il est bien connu, en effet, que chez les espèces ovipares l'influence des réserves de l'oeuf sur la taille du jeune diminue classiquement avec le temps.

#### IV - ESTIMATION DE LA DÉPRESSION DE CONSANGUINITÉ.

Le fait le plus important dans les conséquences observées de la consanguinité est la réduction de la moyenne phénotypique appelée dépression de consanguinité (FALCONER, 1974).

Son estimation se fait à partir de nouvelles variables  $D_i$  correspondant à la différence de l'individu moyen du croisement  $i\sigma$  et de l'individu moyen des croisements  $i\varphi \times j\sigma$  et  $j\varphi \times i\sigma$

$$D_i = \frac{Y_{ii.}}{8} - \frac{Y_{ij.} + Y_{ji.}}{80}$$

Le tableau IV-12 montre que quels que soient le sexe, le caractère et la souche, la valeur du  $D_i$  est négative reflétant ainsi une réduction de la moyenne phénotypique des individus obtenus par trois générations successives de croisement Frère x soeur.

Ainsi pour un caractère  $A$  nous avons 6 valeurs de  $D_i$  correspondant aux souches R, T, W, X, Y, Z. La souche V a été éliminée du fait que nous avons complété la case  $Vv$  par des moyennes lignes colonnes donnant ainsi un  $D_V = 0$  aux simplifications (élimination du nombre de décimales) près.

$$A \quad D_R, D_T, \dots, D_Z$$

d'où l'on tire la moyenne  $\mu$  et la variance  $\sigma^2$  de cet échantillon.

Cette moyenne peut présenter les valeurs extrêmes suivantes :

$$\mu - t_6 \sqrt{\frac{\sigma^2}{6}} \quad , \quad \mu + t_6 \sqrt{\frac{\sigma^2}{6}}$$

Si l'une de ces limites est positive, la dépression de consanguinité est non significative.

Si, au contraire, les deux limites sont négatives, on conclut à une dépression de consanguinité ( $\Delta$ ) significative que l'on peut estimer en effectuant le rapport des moyennes des  $D_i$  à la moyenne des croisements extradiagonaux (donnés dans le tableau IV-3).

Le tableau IV-13 montre que pour tous les caractères des deux sexes, les limites étant négatives, la dépression de consanguinité est significative et de l'ordre de 24 % chez les femelles et de 30 % chez les mâles pour une augmentation du coefficient de consanguinité de 0,125 (0,5 - 0,375).



On doit, ici, relier deux résultats qui, en théorie sont similaires dans la mesure où leurs études sont biométriquement indépendantes :

\* L'importance des variances génétiques de dominance, étudiées dans le modèle diallèle.

\* L'existence d'effets de consanguinité marqués.

En effet, notre étude apporte des résultats conformes à la théorie rappelée par FALCONER (1974) qui veut que si les propriétés génétiques d'une population, en absence de modifications artificielles, sont de type dominance, cette population fournit une forte réponse à la consanguinité.

Mais en disant que les caractères présentent une dépression de consanguinité, on se base sur le changement moyen de la valeur moyenne des six souches qui expriment différemment (Tableau IV-13) ce changement moyen. Cette différenciation des souches peut se faire par le test de TUKEY exposé dans LISON (1958) et détaillé pour  $MM$  mâles dans l'annexe VI.

Le Tableau IV-14 montre que d'une manière générale on obtient trois groupes de souches à dépression de consanguinité respectivement forte "moyenne" et faible :

Femelles	RX	Z	WY
Mâles	RXZ	TY	W

Ce qui, sans tenir compte du sexe des descendants, donne le "classement", par ordre décroissant (les calculs ne sont pas fournis), des souches en fonction de la dépression de consanguinité :

R - XZ - TX - W

## V - CONCLUSION.

Nous avons abordé l'étude génétique de la variation de quelques caractères quantitatifs chez *Idotea balthica basteri*, puisque le problème posé est celui de l'application de méthodes de sélection aux Crustacés d'élevage.

Cette espèce a été retenue du fait qu'elle présente un cycle rapide (individus pubères dès l'âge de deux mois fournissant une portée

toutes les trois semaines) et des caractères génétiques intéressants, comme la présence de gènes de couleurs marqueurs du sexe.

La mise en évidence de variations d'origine génétique entre les individus suppose d'une part la normalité des caractères étudiés, et d'autre part, la connaissance des liens de parenté entre les individus.

L'étude de la variabilité phénotypique des caractères (normalité de la distribution), basée sur le test des écarts quadratiques à une distribution théorique gaussienne (méthode du  $\chi^2$ ) et sur le test des coefficients de Pearson, montre que la distribution des caractères étudiés peut être considérée comme gaussienne, puisqu'elle est de type unimodale. La transformation logarithmique (classique chez les Crustacés) des données n'apparaît pas normalisante. De plus le coefficient de variation des caractères somatiques apparaît notable puisqu'il est de l'ordre de 15 %, de l'ordre de 42 % pour la masse.

La connaissance des liens de parenté entre les individus utilisés, nous a amené à établir un plan de croisement suivant un schéma de croisement factoriel. Celui-ci permet de définir cinq types d'apparementements puisque chaque croisement est représenté par l'association d'une seule femelle avec un seul mâle (pas de réplification de croisements, mais réplification de bacs), et que chaque géniteur n'a été utilisé qu'une seule fois.

La réplification des bacs nous a fait tester "l'environnement structuré" que nous avons ainsi créé. Le test de l'homogénéité de ce dispositif expérimental ne permet pas de montrer un environnement commun significatif.

L'analyse des variations intercroisements (ou génétiques) par un modèle factoriel montre que celles-ci sont importantes et approximativement de même ordre de grandeur que les variations intracroisements. De plus, la nature de ces variations intercroisements est de type "interactive" (c'est-à-dire que la nature génétique est de type dominance) avec des effets maternels très importants.

Un modèle diallèle nous a permis de décomposer la nature génétique de ces variations. Notre plan expérimental utilisant des lignées parentales ayant subies deux générations d'entretien en croisement frère x soeur ( $F = 0,375$ ), nous a amené à calculer les coefficients de parenté et de double parenté (généralement donnés par les auteurs lorsque les lignées sont pures ; ( $F = 1$ ) ou non consanguines ; ( $F = 0$ )) de l'expression générale de la covariance entre apparentés lorsqu'il existe des effets maternels. Nous avons, ainsi, été confronté à un problème d'indétermination, (cinq covariances pour six composantes) de la décomposition des composantes



d'origine maternelle, que nous avons résolu en effectuant trois estimations par annulation tour à tour d'une de ces trois composantes.

Ainsi le modèle diallèle montre une héritabilité faible, de l'ordre de 0,2, et une covariance entre additivités d'origine directe et maternelle négative. Mais il indique surtout que les effets maternels et que la nature des effets de dominance sont différents selon le sexe de la descendance. En effet, les effets maternels sont de type additif chez les femelles, de type dominance chez les mâles. La dominance est d'origine directe chez les femelles, d'origine maternelle chez les mâles.

Nous avons cependant signalé que ces résultats indiquent la nature des variations intercroisements à un temps  $t$  (= quatre semaines), puisque les effets maternels sont, chez les espèces ovipares, très précoces et perdent de leur importance au cours de la vie de l'animal.

L'étude des croisements consanguins (croisements diagonaux du schéma factoriel, correspondant à des individus obtenus par trois générations successives de croisement frère x soeur) montre une dépression de consanguinité plus importante chez les descendants mâles (30 %) que chez les descendants femelles (24 %).

De plus, un test de TUKEY nous a permis de classer les souches utilisées en fonction de leur participation à cette dépression de consanguinité.

Les résultats de cette étude ajoutés aux caractéristiques biologiques et génétiques font d'*Idotea balthica* un excellent matériel pour l'élaboration d'un modèle génétique destiné aux Crustacés d'élevage.

\*

\*      \*



T A B L E A U X   E T   F I G U R E S

---

♀ \ ♂	r	s	t	v	w	x	y	z
R	14.04	09.04	09.04	09.04	17.04	09.04	17.04	09.04
S		17.04	13.04	09.04	12.04	07.05	<u>31.07</u>	03.05
T	<u>03.08</u>		12.04	09.04	09.04	14.05	21.05	09.04
V	20.04	11.04	<u>22.06</u>		19.05	08.05	<u>03.07</u>	17.04
W	09.04		30.05	<u>13.08</u>	<u>04.08</u>	<u>05.06</u>	<u>20.06</u>	24.04
X	17.04		09.04	09.04	17.04	13.04	17.04	17.04
Y	04.06		<u>20.06</u>	08.05	08.05	25.05	18.05	<u>13.08</u>
Z	07.05	24.04		15.06	20.04	03.05	24.04	07.05

**TABLEAU IV-1 - DATES D'OBTENTION DE LA SECONDE PORTEE**

Les couples de géniteurs ont été formés le 19.02.1979.  
 Nous avons commencé à remplacer certains géniteurs à partir du 10.05.1979 (dates soulignées et cases vides, correspondant à des croisements stériles).



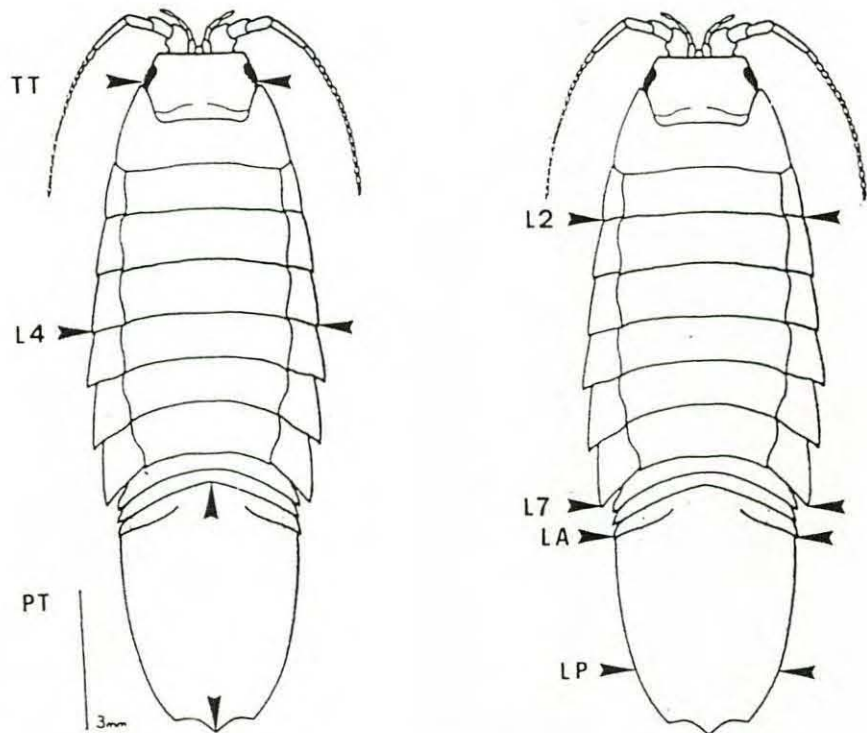


FIGURE IV-2 - MESURES EFFECTUEES SUR

*IDOTEA BALTHICA BASTERI.*



SEXES	CAR.	$\sigma$	$\mu$	C.V.
Femelle	MM	3,314	7,934	41,8
	TT	0,184	1,446	12,7
	L2	0,284	2,014	14,1
	L4	0,300	2,128	14,1
	L7	0,284	1,977	14,4
	LA	0,273	1,753	15,6
	LP	0,244	1,504	16,2
	PT	0,457	2,492	18,3
Mâle	MM	4,134	9,056	45,6
	TT	0,205	1,499	13,7
	L2	0,319	2,086	15,3
	L4	0,351	2,217	15,8
	L7	0,331	2,064	16,0
	LA	0,314	1,844	17,0
	LP	0,281	1,595	17,6
	PT	0,520	2,645	19,7

TABLEAU IV-3 - COEFFICIENTS DE VARIATION DES CARACTERES.

CAR. : caractères définis dans le texte

$\sigma$  : écart type

$\mu$  : moyenne } exprimés en { mg pour MM  
mm pour TT à PT

C.V. :  $\frac{100\sigma}{\mu}$  coefficient de variation

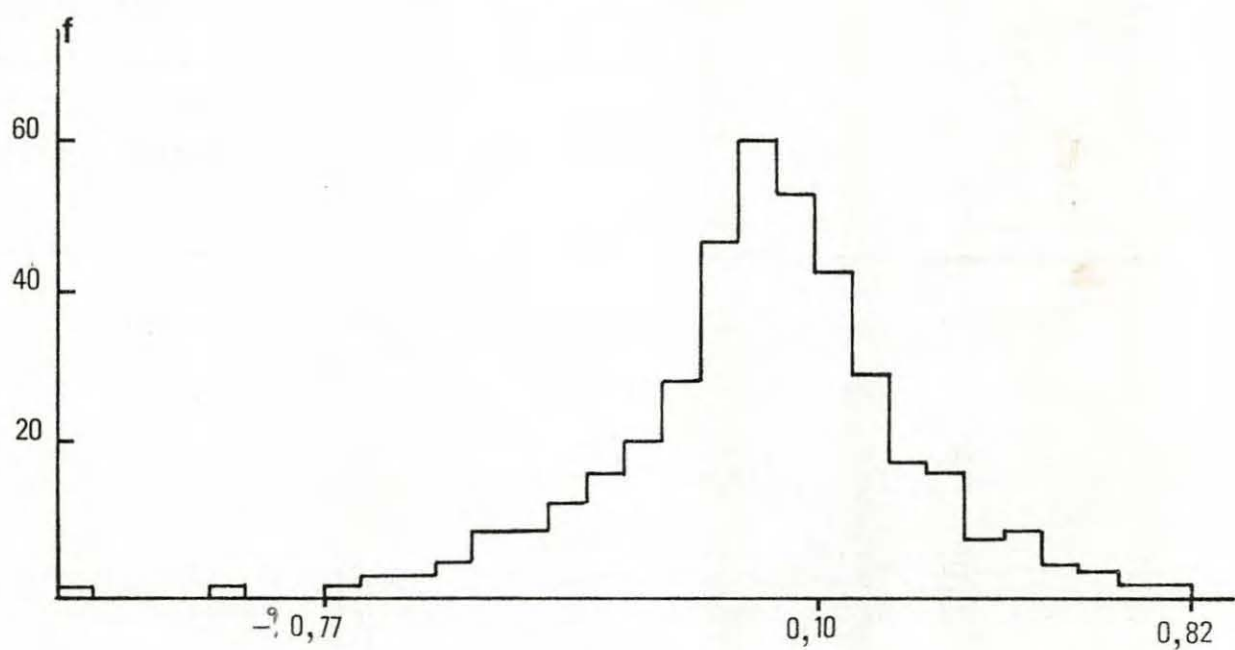
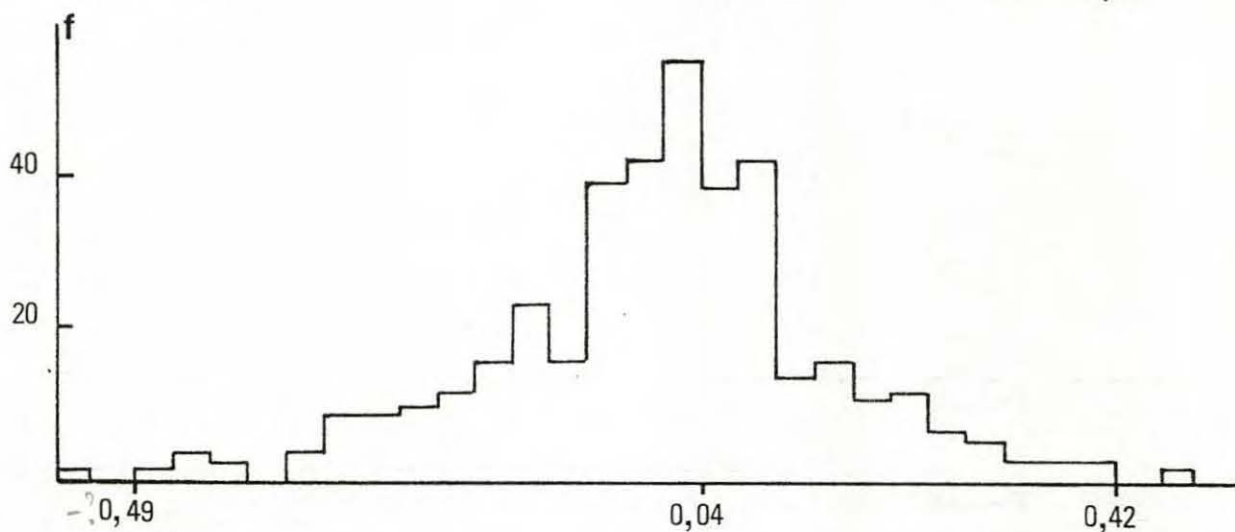
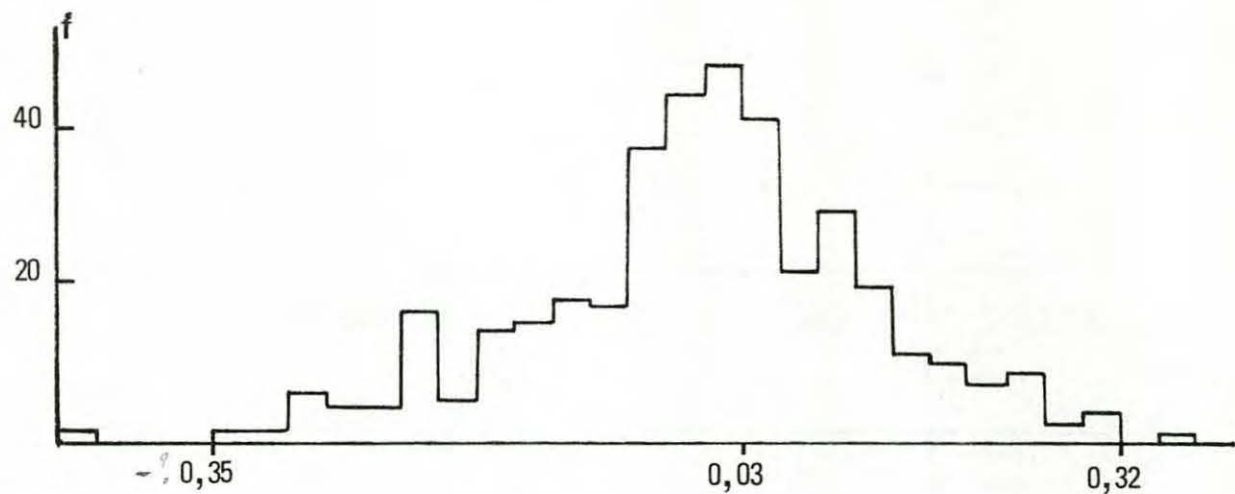


FIGURE IV-4 - EXEMPLES DE DISTRIBUTION DE CARACTERES

en haut :  $\Pi$  ♀

au milieu :  $\Pi$  ♂

en bas :  $\lfloor 4$  ♂

SEXES	CAR.	$\sigma$	$\delta$	NORMALITÉS		$\beta_1$	$\beta_2$
				F1	F2		
Femelle	MM	2,072	42,2	oui	oui	+0,001	3,343
	TT	0,129	76,7	non	non	-0,075*	3,506*
	L2	0,197	74,8	non	non	-0,046	3,296
	L4	0,204	66,8	non	non	-0,050	3,393
	L7	0,197	69,6	non	non	-0,064*	3,450
	LA	0,187	67,9	non	non	-0,069*	3,304
	LP	0,169	70,8	non	non	-0,044	3,243
	PT	0,311	52,6	non	oui	-0,036	3,187
Mâle	MM	2,737	49,1	non	oui	+0,016	3,634
	TT	0,151	67,0	non	non	-0,103*	3,978*
	L2	0,233	51,2	non	oui	-0,051	3,727*
	L4	0,267	46,5	oui	oui	-0,279*	5,073*
	L7	0,244	58,3	non	non	-0,044	3,626*
	LA	0,229	59,9	non	non	-0,025	3,750*
	LP	0,207	68,4	non	non	-0,003	3,454*
	PT	0,371	54,3	non	non	+0,001	3,745*

TABLEAU IV-5 - TEST DE NORMALITE ET COEFFICIENTS DE PEARSON  
(Données arithmétiques)

- CAR. : caractères définis dans le texte  
 $\sigma$  : écart-type exprimé en  $\left\{ \begin{array}{l} \text{mg pour MM} \\ \text{mm pour TT à PT} \end{array} \right.$   
 $\delta$  :  $\chi^2$  calculé  
F1 : valeur de la table pour le seuil 5 % = 48,3  
F2 : valeur de la table pour le seuil 1 % = 53,9  
 $\beta_1$  et  $\beta_2$  : coefficients de Pearson.  $\beta_1$  est précédé du signe du moment d'ordre 3 ( $m_3$ )  
\* indique un résultat significatif au seuil 5 %.



SEXES	CAR.	$\sigma$	$\delta$	NORMALITÉS		$\beta_1$	$\beta_2$
				F1	F2		
Femelle	MM	0,086	81,1	non	non	-0,214*	3,678*
	TT	0,009	86,1	non	non	-0,256*	4,154*
	L2	0,010	81,6	non	non	-0,184*	3,775*
	L4	0,010	94,4	non	non	-0,211*	3,992*
	L7	0,011	78,6	non	non	-0,241*	4,104*
	LA	0,013	85,7	non	non	-0,232*	3,782*
	LP	0,014	74,6	non	non	-0,199*	3,700*
	PT	0,017	79,0	non	non	-0,158*	3,487*
Mâle	MM	0,064	85,4	non	non	-0,312*	3,894*
	TT	0,012	74,7	non	non	-0,145*	4,012*
	L2	0,015	78,6	non	non	-0,323*	4,993*
	L4	0,018	79,1	non	non	-0,990*	7,095*
	L7	0,017	102,7	non	non	-0,270*	4,483*
	LA	0,019	90,7	non	non	-0,239*	4,908*
	LP	0,020	83,0	non	non	-0,124*	4,181*
	PT	0,024	73,8	non	non	-0,118*	4,527*

TABLEAU IV-6 - TEST DE LOG-NORMALITE ET COEFFICIENTS DE PEARSON  
(Données logarithmiques)

CAR. : caractères définis dans le texte

$\sigma$  : écart-type exprimé en  $\left\{ \begin{array}{l} \text{mg pour MM} \\ \text{mm pour TT à PT} \end{array} \right.$

$\delta$  :  $\chi^2$  calculé

F1 : valeur de la table pour le seuil 5 % = 48,3

F2 : valeur de la table pour le seuil 1 % = 53,9

$\beta_1$  et  $\beta_2$  : coefficients de Pearson.  $\beta_1$  est précédé du signe du moment d'ordre 3 ( $m_3$ )

\* indique un résultat significatif au seuil 5 %.

SEXES	CAR.	$\sigma^2_C$	$\sigma^2_R$	F	HOMO.
Femelle	MM	5,747	14,459	0,40	oui
	TT	0,025	0,055	0,45	oui
	L2	0,060	0,126	0,48	oui
	L4	0,059	0,138	0,43	oui
	L7	0,060	0,127	0,47	oui
	LA	0,052	0,115	0,45	oui
	LP	0,043	0,093	0,46	oui
	PT	0,153	0,313	0,49	oui
Mâle	MM	12,264	23,831	0,51	oui
	TT	0,039	0,071	0,55	oui
	L2	0,089	0,171	0,52	oui
	L4	0,101	0,231	0,44	oui
	L7	0,099	0,187	0,53	oui
	LA	0,087	0,166	0,52	oui
	LP	0,077	0,130	0,59	oui
	PT	0,237	0,427	0,56	oui

TABLEAU IV-7 - TEST D'HOMOGENEITE DES BACS

CAR. : caractères définis dans le texte  
 $\sigma^2_C$  : variance d'"environnement commun"  
 $\sigma^2_R$  : variance résiduelle  
F :  $\sigma^2_C/\sigma^2_R$  test d'homogénéité  
HOMO. : homogénéité au seuil 5 % (= 1,6)

SEXES	CAR.	$\sigma^2_F$	$\sigma^2_M$	$\sigma^2_I$	$\sigma^2_R$	$\sigma^2_P$
Femelle	MM	19,9*	6,7*	23,7*	49,7	10,980
	TT	17,2*	6,9*	19,2*	58,0	0,034
	L2	18,0*	6,6*	18,8*	56,6	0,081
	L4	17,6*	7,2*	20,3*	54,9	0,090
	L7	16,4*	7,0*	19,5*	57,1	0,081
	LA	18,8*	7,3*	18,1*	55,7	0,075
	LP	20,3*	5,4*	10,2*	57,2	0,060
	PT	21,2*	7,2*	16,2*	55,4	0,209
Mâle	MM	21,1*	5,9*	21,9*	51,0	17,091
	TT	17,5*	5,6*	19,6*	57,3	0,042
	L2	18,1*	6,2*	19,2*	56,5	0,102
	L4	17,3*	4,7*	16,4*	61,6	0,123
	L7	17,3*	5,7*	18,6*	58,5	0,110
	LA	18,9*	6,2*	18,5*	56,3	0,099
	LP	18,5*	4,7*	19,2*	57,6	0,079
	PT	20,8*	7,4*	18,3*	53,5	0,221

TABLEAU IV-8 - ESTIMATIONS DES VARIANCES EXPRIMEES EN % DE LA VARIANCE PHENOTYPIQUE DU MODELE FACTORIEL

- $\sigma^2_F$  : composante maternelle  
 $\sigma^2_M$  : composante paternelle  
 $\sigma^2_I$  : composante d'Interaction  
 $\sigma^2_R$  : composante résiduelle  
 $\sigma^2_P$  : composante phénotypique

\* indique un résultat significatif pour un seuil de 5 %



TABLEAU IV-9 - COEFFICIENTS DE PARENTE ( $\phi$ ) ET DE DOUBLE PARENTE ( $\cup$ ) DES CINQ TYPES D'APPARENTES

FS	:	covariance frère-soeur
SC $\phi\phi$	:	covariance simple cousin par les mères
SC $\delta\delta$	:	covariance simple cousin par les pères
SC $\delta\phi$	:	covariance simple cousin par mère et père
DC	:	covariance double cousin

W ET Z représentent les mères respectives des apparentés X ET Y.

TABLEAU IV-10 - COEFFICIENTS DE LA DECOMPOSITION DE LA VARIANCE GENETIQUE SELON LES APPARENTES

ex. : 
$$\text{Cov FS} = 0,688 V_{A^{\circ}} + 0,473 V_{D^{\circ}} + 1,376 \text{Cov}(A^{\circ}, A^M) + 1,376 V_{A^M} + V_{D^M} + V_{E^M}$$

	FS	SC $\varphi\varphi$	SC $\delta\delta$	SC $\varphi\delta$	DC
$\phi_{XY}$	0,344	0,125	0,125	0,125	0,250
$U_{XY}$	0,473	0	0	0	0,250
$\phi_{WZ}$	0,688	0,500	0	0	0
$U_{WZ}$	1,000	0,379	0	0	0
$\phi_{XZ}$	0,344	0,250	0	0,250	0,250
$U_{XZ}$	0	0	0	0	0
$\phi_{YW}$	0,344	0,250	0	0	0,250
$U_{YW}$	0	0	0	0	0

	FS	SC $\varphi\varphi$	SC $\delta\delta$	SC $\varphi\delta$	DC
$V_A^\circ$ (2 $\phi_{XY}$ )	0,688	0,250	0,250	0,250	0,500
$V_D^\circ$ $U_{XY}$	0,473	0	0	0	0,250
Cov ( $A^\circ$ , $A^M$ ) 2( $\phi_{XZ} + \phi_{YW}$ )	1,376	1,000	0	0,500	1,000
Cov ( $D^\circ$ , $D^M$ ) $U_{XZ} + U_{YW}$	0	0	0	0	0
$V_A^M$ 2 $\phi_{WZ}$	1,376	1,000	0	0	0
$V_D^M$ $U_{WZ}$	1,000	0,379	0	0	0
$V_E^M$ 1	1,000	0	0	0	0

**TABLEAU IV-11 - ESTIMATIONS DES COMPOSANTES DE LA VARIANCE  
GENETIQUE ET DE L'HERITABILITE DES  
CARACTERES.**

page de gauche : descendants femelles  
page de droite : descendants mâles

CAR. : caractères définis dans le texte

$V_A^{\circ}$  : composante d'additivité directe

$h^2 = \frac{V_A^{\circ}}{V_P}$  héritabilité ( $V_P$  composante phénotypique)

$V_D^{\circ}$  : composante de dominance directe

$Cov(A^{\circ}, A^M)$  : covariance entre les additivités (d'origine  
directe et maternelle)

$V_M$  : composante maternelle

$V_A^M$  : composante d'additivité d'origine maternelle

$V_D^M$  : composante de dominance d'origine maternelle

$V_E^M$  : composante environnementale d'origine maternelle



CAR <sub>i</sub>	$V_A^\circ$	$h^2$	$V_D^\circ$	$Cov(A^\circ, A^M)$	$V_M$	$V_A^M$	$V_D^M$	$V_E^M$
MM	1,943	0,177	8,216	-2,161	4,000	0 3,894 4,972	10,275 0 -2,841	-6,275 -1,358 0
TT	0,007	0,217	0,019	-0,006	0,011	0 0,011 0,013	0,028 0 -0,083	-0,017 -0,004 0
L2	0,014	0,179	0,046	-0,016	0,029	0 0,027 0,033	0,070 0 -0,016	-0,041 -0,007 0
L4	0,018	0,201	0,059	-0,190	0,032	0 0,030 0,038	0,080 0 -0,021	-0,048 -0,010 0
L7	0,015	0,191	0,047	-0,017	0,029	0 0,026 0,031	0,069 0 -0,014	-0,040 -0,007 0
LA	0,015	0,199	0,039	-0,016	0,030	0 0,026 0,031	0,070 0 -0,013	-0,040 -0,006 0
LP	0,005	0,076	0,042	-0,012	0,022	0 0,023 0,031	0,061 0 -0,021	-0,039 -0,010 0
PT	0,044	0,212	0,152	-0,043	0,063	0 0,078 0,144	0,207 0 -0,095	-0,144 -0,045 0

CAR.	$V_A^\circ$	$h^2$	$V_D^\circ$	$Cov(A^\circ, A^M)$	$V_M$	$V_A^M$	$V_D^M$	$V_E^M$
MM	4,217	0,247	-0,030	-1,092	8,472	0 4,214 2,091	11,118 0 5,595	-2,645 2,675 0
TT	0,011	0,250	-0,001	-0,002	0,017	0 0,008 0,004	0,022 0 0,012	-0,005 0,006 0
L2	0,029	0,285	-0,009	-0,006	0,045	0 0,021 0,007	0,054 0 0,036	-0,009 0,017 0
L4	0,026	0,211	0,005	-0,005	0,042	0 0,023 0,015	0,061 0 0,021	-0,019 0,010 0
L7	0,025	0,231	-0,010	-0,008	0,051	0 0,023 0,007	0,060 0 0,041	-0,009 0,015 0
LA	0,026	0,262	-0,005	-0,008	0,046	0 0,023 0,011	0,061 0 0,030	-0,015 0,015 0
LP	0,013	0,165	-0,004	-0,005	0,038	0 0,018 0,007	0,047 0 0,028	-0,009 0,036 0
PT	0,090	0,332	-0,048	-0,023	0,142	0 0,067 0,028	0,177 0 0,104	-0,036 0,049 0

SEXES	CAR.	R	T	W	X	Y	Z
Femelle	MM	-4,472	-0,131	-0,886	-4,977	-0,076	-3,093
	TT	-0,538	-0,202	-0,197	-0,471	-0,204	-0,370
	L2	-0,748	-0,308	-0,304	-0,683	-0,33	-0,517
	L4	-0,810	-0,273	-0,282	-0,749	-0,346	-0,575
	L7	-0,778	-0,243	-0,248	-0,683	-0,354	-0,530
	LA	-0,722	-0,239	-0,252	-0,589	-0,257	-0,426
	LP	-0,624	-0,211	-0,199	-0,538	-0,223	-0,361
	PT	-1,089	-0,237	-0,322	-0,827	-0,256	-0,502
Mâle	MM	-5,183	-3,296	-0,592	-4,096	-2,760	-4,991
	TT	-0,562	-0,395	-0,240	-0,469	-0,366	-0,509
	L2	-0,809	-0,565	-0,318	-0,664	-0,550	-0,694
	L4	-0,833	-0,554	-0,314	-0,743	-0,598	-0,777
	L7	-0,789	-0,529	-0,297	-0,670	-0,554	-0,721
	LA	-0,759	-0,494	-0,235	-0,549	-0,481	-0,633
	LP	-0,633	-0,424	-0,141	-0,490	-0,454	-0,562
	PT	-1,146	-0,718	-0,355	-0,775	-0,637	-0,921

TABLEAU IV-12 - DEPRESSION DE CONSANGUINITE : VALEURS DES DIFFERENCES, POUR UNE MEME SOUCHE, DES CROISEMENTS D'INBREEDING ET D'OUTBREEDING (Di).

CAR. : caractères définis dans le texte  
R, T, ... Z : souches définies dans le texte



SEXES	CAR.	$\mu$	$\sigma^2$	$\mu+t6\sqrt{\frac{\sigma^2}{6}}$	$\mu-t6\sqrt{\frac{\sigma^2}{6}}$	$\Delta$
	MM	-2,272	4,832	-0,299	-4,245	28,6
	TT	-0,330	0,023	-0,178	-0,482	22,8
	L2	-0,482	0,039	-0,284	-0,680	23,9
	L4	-0,506	0,057	-0,267	-0,745	23,8
	L7	-0,473	0,051	-0,247	-0,699	23,9
	LA	-0,416	0,041	-0,211	-0,617	23,7
	LP	-0,360	0,034	-0,176	-0,544	23,9
	PT	-0,541	0,122	-0,192	-0,890	21,7
	MM	-3,486	2,890	-1,786	-5,186	38,5
	TT	-0,423	0,013	-0,309	-0,537	28,2
	L2	-0,600	0,028	-0,433	-0,767	28,8
	L4	-0,637	0,036	-0,447	-0,827	28,7
	L7	-0,593	0,031	-0,417	-0,769	28,7
	LA	-0,524	0,031	-0,349	-0,701	28,5
	LP	-0,451	0,029	-0,281	-0,621	28,3
	PT	-0,759	0,267	-0,242	-1,276	28,7

TABLEAU IV-13 - ESTIMATION DE LA DEPRESSION DE CONSANGUINITE POUR UNE AUGMENTATION DU COEFFICIENT DE DE 0,125.

- CAR. : caractères définis dans le texte des Di  
 $\mu$  : moyenne exprimée en  $\left\{ \begin{array}{l} \text{mg pour MM} \\ \text{mm pour TT à PT} \end{array} \right.$   
 $\sigma^2$  : variance  
t6 : 2,47  
 $\Delta$  : estimation de la dépression

Femelles

MM	XR	Z	TY	W
TT	RX	Z	YTW	
L2	RX	Z	YTW	
L4	RX	Z	YTW	
L7	RX	Z	YWT	
LA	RX	Z	YWT	
LP	RX	Z	YWT	
PT	R	X Z	WYT	

Mâles

MM	RZX	TY	W
TT	RZX	TY	W
L2	R ZX	TY	W
L4	RZX	YT	W
L7	RZX	YT	W
LA	R Z	XTY	W
LP	RZ	YXT	W
PT	R Z	XTY	W

TABLEAU IV-14 - CLASSEMENT DES SOUCHES SUIVANT  
 LES VALEURS DECREOISSANTES DE LA DEPRESSION  
 DE CONSANGUINITE

C O N C L U S I O N  
G E N E R A L E



La première partie du mémoire est une comparaison morphologique de trois populations (une africaine et deux françaises) du Crustacé Oniscoïde *Metoponorthus pruinosus* Brandt, dont nous mettons en doute l'appartenance à une espèce unique. En effet, des essais de croisements entre diverses populations africaines et françaises ne fournissent pas de descendance.

L'application de diverses techniques statistiques montre d'une part, une évolution du corps des individus propre à chaque population et, d'autre part, que la population africaine diffère des populations françaises au niveau de l'antenne et de l'appareil copulateur. Ces deux organes sont ceux qui permettent classiquement de séparer les espèces voisines d'Oniscoïdes.

Ces résultats tendent à nous faire considérer les populations françaises et africaine comme appartenant à deux espèces jumelles puisqu'elles présentent des morphologies assez semblables, mais sont interstériles.

La seconde partie est une étude quantitative du développement post-embryonnaire de la crevette *Penaeus japonicus*, afin de montrer les faits essentiels permettant d'effectuer une éventuelle sélection sur cette crevette d'élevage.

Le résultat le plus marquant est que l'on ne peut pas mettre en évidence des différences sexuelles statistiquement significatives.

Cette étude montre l'existence d'une relation très étroite entre le logarithme de la masse (caractère distribué log-normalement) et le logarithme de la longueur céphalothoracique (dont la distribution est de type pluri-modal).

Une analyse discriminante nous donne une idée générale de la croissance d'une fratrie, montrant notamment une acquisition progressive de la morphologie adulte le long d'un axe postéro-antérieur. De plus, cette analyse fournit les caractères qui présentent la plus forte variabilité : les longueurs céphalothoracique et telsonale, ainsi que la longueur des pléonites 2 et 4.

La troisième partie est une analyse génétique de la variation de quelques caractères quantitatifs chez *Idotea balthica basteri*, permettant ainsi d'essayer de mettre au point un modèle génétique destiné aux Crustacés d'élevage.

Une étude génétique nécessitant la connaissance des liens de parenté entre individus nous a amené à établir un plan de croisement suivant un schéma factoriel.

L'analyse des variations intercroisements, par un modèle factoriel, montre que celles-ci sont aussi importantes que les variations intracroisements.

Un modèle diallèle met en évidence une faible héritabilité des caractères et des effets maternels importants de nature différente selon le sexe des descendants.

L'étude des croisements consanguins, correspondant aux individus obtenus par trois générations successives de croisements frère X soeur, montre une dépression de consanguinité importante.

D'un point de vue statistique, les études de ce mémoire, nous ont amené à utiliser la plupart des types d'analyses uni-, bi- et multivariates actuellement mises à la disposition des biologistes. Cependant, l'application de ces techniques, effectuée sur des espèces et dans des buts différents, nous a permis de montrer les limites de certaines, et par la même occasion, de leur apporter des modifications. Celles-ci ont été rendues nécessaires du fait que nous avons étudié des Crustacés, dont la croissance se poursuit toute la vie.

D'un point de vue biologique, la relation essentielle entre nos trois espèces est la grande rigidité de leur croissance. En effet l'étude de comparaison morphologique de *Metoponorthus pruinosus* nous a montré un important facteur général de croissance, responsable de la forme générale du corps, assez semblable dans les trois populations. De même l'étude de *Penaeus japonicus* nous a montré que l'évolution de la fratrie étudiée se fait de façon progressive, et que les écarts individuels à la courbe générale de croissance sont très faibles. Chez *Idotea balthica basteri*, le fait essentiel est la grande homogénéité des caractères. De plus l'héritabilité ayant des valeurs voisines pour les caractères étudiés montre également la grande rigidité de la croissance des individus de cette espèce.

Chez *Penaeus* nous montrons, d'une part que l'on peut observer très tôt la réponse d'une sélection opérée sur les parents, et d'autre part qu'il existe des caractères à haute variabilité. De plus l'étude de génétique quantitative montre que la part de variation intercroisements (génétiques) est aussi importante que la part de variation intracroisements.

Cependant, l'héritabilité des caractères, de l'ordre de 0,2, montre que la réponse à la sélection sera faible, si le modèle *Idotea balthica basteri* est applicable aux autres Crustacés.



A N N E X E S



## ANNEXE I

### ORDINOGRAMME EN LANGAGE BASIC ("APPLESOFT") DE L'ANALYSE FACTORIELLE LINÉAIRE

N effectif

P nombre de caractères

#### I Formation de la matrice des variations-covariations

1 SX vecteur somme

2 COV matrice de dispersion

3 COV matrice des variations-covariations

4 VAR vecteur des variations

MOY vecteur moyen

#### II Recherche des éléments propres par la méthode des rotations

de JACOBI

5 VEP matrice unité

6 Choix de  $\theta$

7 COV est équivalent à  $(T'_n ST)$  du texte

VEP  $(T_n, T_{n-1}, \dots, T_1, T_0)$  matrice des vecteurs propres, composantes  
des facteurs

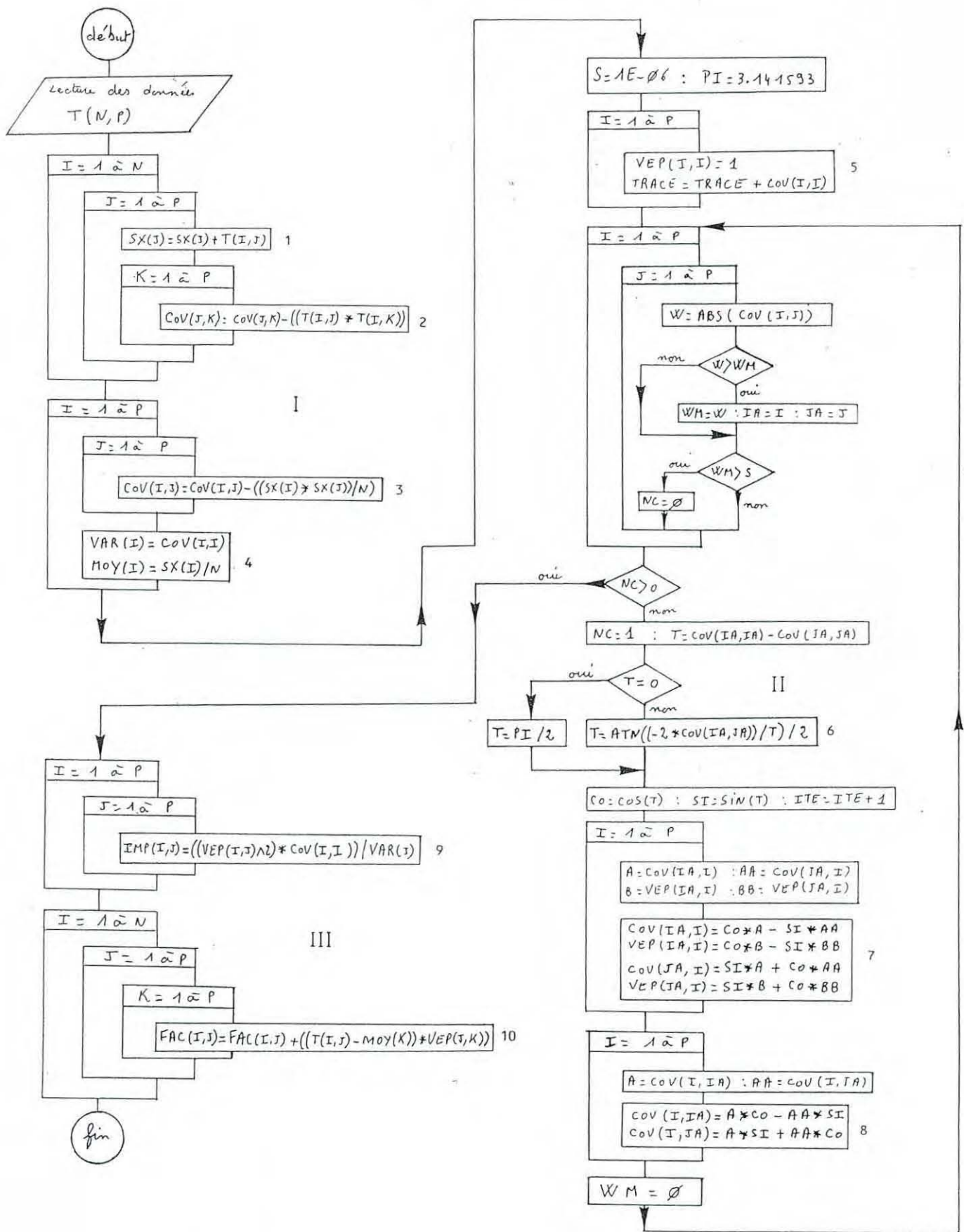
8 COV matrice diagonale dont les éléments sont les valeurs propres

#### III Importances et valeurs des facteurs

9 IMP matrice des importances relatives des facteurs

10 FAC(I,J) valeur du facteur pour le caractère J de l'individu I

Les formules entre parenthèses sont celles utilisées dans le texte



debut

Lecture des données  
T(N,P)

I = 1 à N

J = 1 à P

SX(J) = SX(J) + T(I,J) 1

K = 1 à P

Cov(J,K) = Cov(J,K) - ((T(I,J) \* T(I,K))) 2

I = 1 à P

J = 1 à P

Cov(I,J) = Cov(I,J) - ((SX(I) \* SX(J)) / N) 3

VAR(I) = Cov(I,I)  
MOY(I) = SX(I) / N 4

I = 1 à P

J = 1 à P

IMP(I,J) = ((VEP(I,J) \* Cov(I,I)) / VAR(I)) 9

I = 1 à N

J = 1 à P

K = 1 à P

FAC(I,J) = FAC(I,J) + ((T(I,J) - MOY(K)) \* VEP(J,K)) 10

fin

S = 1E-06 : PI = 3.141593

I = 1 à P

VEP(I,I) = 1  
TRACE = TRACE + Cov(I,I) 5

I = 1 à P

J = 1 à P

W = ABS(Cov(I,J))

W > WM

WM = W : IA = I : JA = J

WM > S

NC = Ø

NC > 0

NC = 1 : T = Cov(IA,IA) - Cov(JA,JA)

T = 0

T = PI / 2

T = ATN((-2 \* Cov(IA,JA)) / T) / 2 6

Co = cos(T) : SI = sin(T) : ITE = ITE + 1

I = 1 à P

A = Cov(IA,I) : AA = Cov(JA,I)  
B = VEP(IA,I) : BB = VEP(JA,I)

Cov(IA,I) = Co \* A - SI \* AA  
VEP(IA,I) = Co \* B - SI \* BB  
Cov(JA,I) = SI \* A + Co \* AA  
VEP(JA,I) = SI \* B + Co \* BB 7

I = 1 à P

A = Cov(I,IA) : AA = Cov(I,JA)

Cov(I,IA) = A \* Co - AA \* SI  
Cov(I,JA) = A \* SI + AA \* Co 8

WM = Ø

## ANNEXE II

### ORDINOGRAMME EN LANGAGE BASIC ("APPLESOFT") DE L'ANALYSE DISCRIMINANTE

N effectif total      G nombre de groupes      P nombre de caractères

I Inversion de la matrice des variations-covariations intragroupe W

1 WW matrice inverse de W

II Produit matriciel

$$\text{COV} = \text{WW} \cdot \text{A} \quad (\text{B} = \text{W}^{-1} \cdot \text{A})$$

III Recherche des éléments propres par la méthode des puissances

2 Initialisation

3 Formation du vecteur R ( $V_1 = (1, 0, 0, \dots, 0)$ )

4  $Q = \text{COV} \cdot R$  ( $W = B \cdot V$ )

5  $W_m$  plus grande composante en valeur absolue de Q ( $W_k$ )

6 VAP valeur propre

7 SW norme

8 VEP vecteur propre normalisé

9 Valeur discriminante

10 Test des signification de la valeur discriminante

11 Déflation ( $B_n = B_{n-1} - \lambda_{n-1} \cdot V_{n-1} \cdot V'_{n-1}$ )

12 Incrémentation des itérations ITE

IV Calcul des variables canoniques

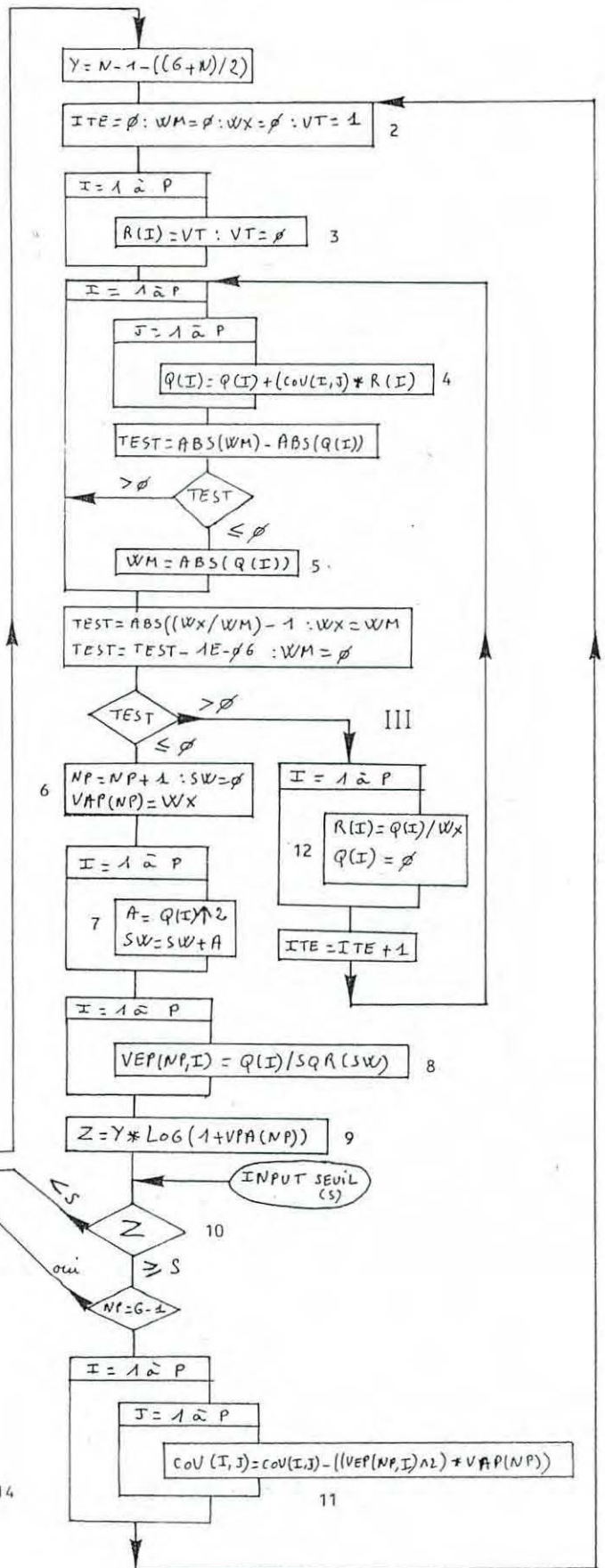
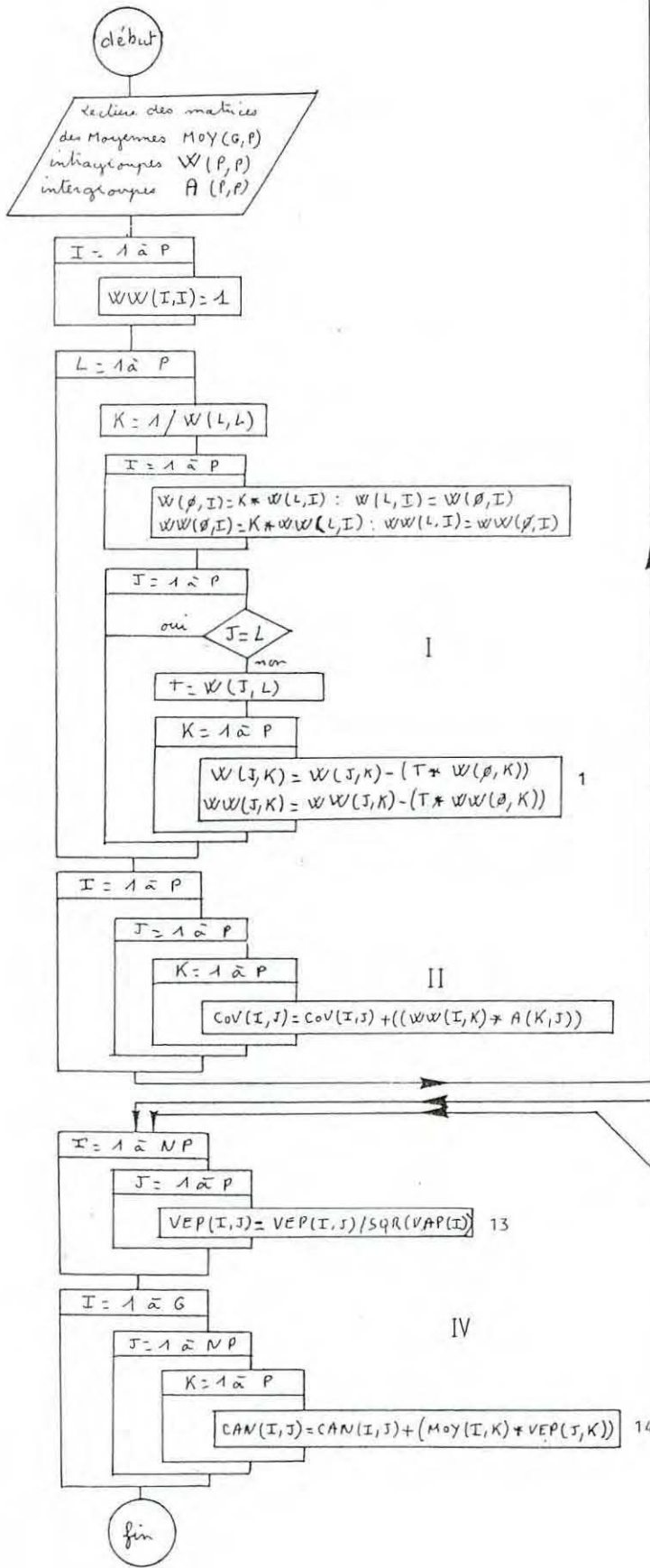
13 Standardisation des vecteurs discriminants

14 CAN matrice des variables canoniques ( $C = V \cdot M$ )

Faute de place le calcul des distances spatiales n'est pas indiqué

les formules entre parenthèses sont celles utilisées dans le texte





### ANNEXE III

#### FONCTIONS DISCRIMINANTES,

Ces fonctions ont été introduites par FISHER (1936) comme application de la technique de calcul des régressions multiples.

Le principe est le suivant : étant donné deux populations ayant des matrices de variances-covariances homogènes et qui ne peuvent être bien séparées par aucune des variables  $x_1, x_2, \dots, x_n$ , la fonction discriminante est la combinaison linéaire de ces variables,

$$y = l_1x_1 + l_2x_2 + \dots + l_nx_n$$

qui permet de les distinguer au maximum. Cette transformation des variables de départ rend maximum le rapport des variances interpopulations/intrapopulations.

En notation matricielle le calcul s'écrit :

$$\text{Si } d = (d_1, d_2, \dots, d_n) = (\bar{x}_{11} - \bar{x}_{21}, \bar{x}_{12} - \bar{x}_{22}, \dots, \bar{x}_{1n} - \bar{x}_{2n})$$

et  $V$  matrice des variances -covariances moyenne

$l = (l_1, l_2, \dots, l_n)$  est solution du système linéaire

$$Vl = d \quad \text{d'où} \quad l = V^{-1} d$$

HOTELLING (1931) a donné, pour cette fonction discriminante, une généralisation du test  $t$  de Student :

$$T^2 = \frac{N_1 N_2}{N_1 + N_2} d' V^{-1} d = \frac{N_1 N_2}{N_1 + N_2} d' l$$

Le produit :

$$\frac{N_1 + N_2 - n - 1}{(N_1 + N_2 - 2) n} T^2 \text{ est un test } F \text{ avec } n ; (N_1 + N_2 - n - 1) \text{ degrés de liberté.}$$

Cependant si les centres des populations ne sont pas alignés, il y a autant de fonctions discriminantes que l'hyperplan, contenant les centres, a de dimensions. Ce qui limite généralement l'application de ces fonctions au cas des centres alignés (la matrice de dispersion de ces centres est alors de rang 1).



## ANNEXE IV

### DISTANCE GÉNÉRALISÉE, OU $D^2$ , DE MAHALANOBIS.

#### I) METHODE.

Le  $D^2$  de Mahalanobis est chronologiquement la première des analyses multidimensionnelles, puisqu'elle date de 1927. Cette analyse, comme l'analyse discriminante, permet de situer plusieurs populations dans un espace à  $n$  (nombre de caractères) dimensions, et de déterminer dans quelle mesure elles peuvent être distinguées les unes des autres. Ainsi pour  $G$  groupes doit-on calculer  $G(G-1)/2 D^2$ . Cette méthode diffère également de l'analyse discriminante par le fait qu'elle ne fait intervenir que la matrice intra-groupes.

A l'origine cette méthode ne consistait qu'à calculer des distances; ce n'est qu'ultérieurement que les représentations graphiques sur des axes non plus orthogonaux mais obliques se sont développées (RAO, 1952).

$$D^2 = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n (\bar{X}_{pi} - \bar{X}_{qi}) (\bar{X}_{pj} - \bar{X}_{qj}) W_{ij}^{-1}$$

où  $\bar{X}_{pi}$  est la moyenne, de la  $p^{\text{ème}}$  population, du caractère  $X_i$   
 $\bar{X}_{qj}$  est la moyenne, de la  $q^{\text{ème}}$  population, du caractère  $X_j$   
 $W_{ij}^{-1}$  est la composante de la  $i^{\text{ème}}$  ligne et de la  $j^{\text{ème}}$  colonne de la matrice inverse des variances-covariances intragroupes

Le paramètre  $D^2$  peut-être testé par un  $F$  de Snedecor :

$$F = \frac{N_p N_q (N_p + N_q - n - 1)}{(N_p + N_q) (N_p + N_q - 2) n} D_{pq}^2$$

avec  $n$  ;  $(N_p + N_q - n - 1)$  degrés de liberté

## II) RELATION AVEC L'ANALYSE DISCRIMINANTE.

TOMASSONE (1974b) montre que cette méthode et l'analyse discriminante ne constituent que deux aspects, deux modes de calculs différents, de la même analyse.

Nous avons vu qu'à partir des variables canoniques, nous pouvons calculer les distances entre les centres des populations par l'application du théorème de Pythagore :

si  $C(p)$  est le vecteur des variables canoniques de la population  $p$  et  $C(q)$  de la population  $q$  la distance  $d_{pq}^2$  s'exprime par la relation :

$$d_{pq}^2 = [C(p) - C(q)]' [C(p) - C(q)]$$

sachant que  $C = M V$

$$d_{pq}^2 = [\bar{X}(p) - \bar{X}(q)]' V' V [\bar{X}(p) - \bar{X}(q)]$$

où  $\bar{X}(p)$  est le vecteur moyen de la population  $p$

d'autre part on sait que  $V' W V = I$  donc  $W = V'^{-1} V^{-1} = (V V')^{-1}$

d'où  $W^{-1} = V' V$

et l'on retrouve ainsi la distance Mahalanobis

$$d_{pq}^2 = [\bar{X}(p) - \bar{X}(q)]' W^{-1} [\bar{X}(p) - \bar{X}(q)]$$

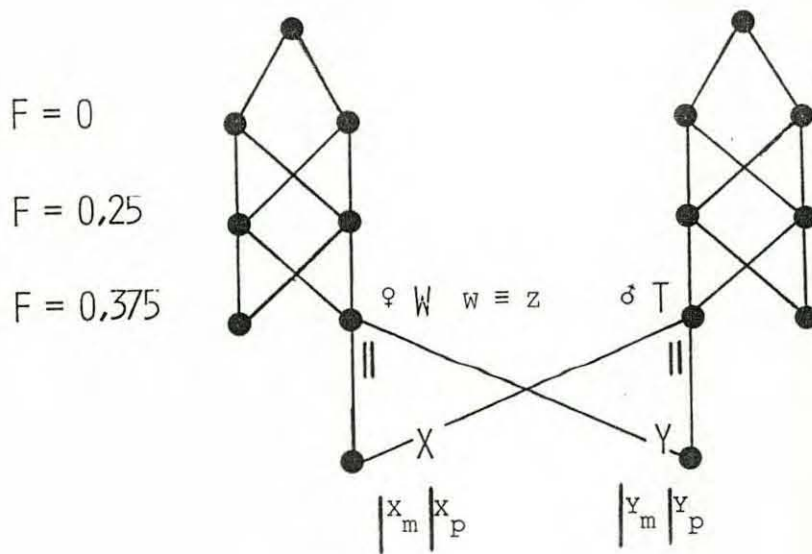
## ANNEXE V

### CALCUL DES COEFFICIENTS DE PARENTÉ ET DE DOUBLE PARENTÉ POUR LE LIEN FRÈRE-SOEUR (FS)

Nous devons calculer ces coefficients pour appliquer la relation de FOULLEY et LEFORT (1978) :

$$\begin{aligned}
 \text{COV}(P_X, P_Y) &= 2 \phi_{XY} V_{A^o} + V_{U_{XY}} D^o \\
 &+ 2 \phi_{WZ} V_{A^M} + V_{U_{WZ}} D^M \\
 &+ 2 (\phi_{XZ} + \phi_{YW}) \text{COV}(A^o, A^M) + (U_{XZ} + U_{YW}) \text{COV}(D^o, D^M) \\
 &+ V_{E^M}
 \end{aligned}$$

Dans notre cas le schéma de l'apparement FS est le suivant :



#### CALCUL DU COEFFICIENT DE PARENTE DE MALECOT

Si C est un ancêtre de degré m de A, la probabilité pour un gène de A de provenir de C est  $(1/2)^m$ .

Si C est un ancêtre de degré n de B, la probabilité pour un gène de B de provenir de C est  $(1/2)^n$ .

Pour qu'un gène de A soit identique à un gène de B, la probabilité est alors :



$$\phi_{AB} = \sum (1/2)^{m+n+1} (1+F_C)$$

(avec  $F_C$  coefficient de consanguinité, ici égal à 0,375)

c'est à dire la somme sur tous les chemins possibles pour relier A et B.

$$* \phi_{XY}$$

Les chemins possibles sont: XWY m=1

XTY n=1

d'où

$$\phi_{XY} = 2 (1/2)^{1+1+1} (1,375) = 1/4 (1,375)$$

$$\phi_{XY} = 0,344$$

On peut également écrire:

$$\phi_{XY} = [ P(X_m = Y_m) + P(X_m = Y_p) ]$$

$$\phi_{XY} = [ (1/2 + F/2) + (1/2 + F/2) ]$$

$$* \phi_{WZ}$$

m=0 , n=0

d'où

$$WZ = (1/2)^{0+0+1} (1,375) = 1/2 (1,375)$$

$$WZ = 0,688$$

$$* \phi_{XZ}$$

m=1 , n=0

d'où

$$\phi_{XZ} = (1/2)^{1+0+1} (1,375) = 1/4 (1,375)$$

$$\phi_{XZ} = 0,344$$

$$* \phi_{YW}$$

m=0 , n=0 d'où

$$\phi_{YW} = 0,344$$

CALCUL DU COEFFICIENT DE DOUBLE PARENTE

$U_{AB}$  est la probabilité que deux gènes présents à un locus chez A soient identiques aux deux gènes présents au même locus chez B.

Ainsi par définition  $U_{WZ}=1$ ,  $U_{XZ}=0$ ,  $U_{YW}=0$ .

$$U_{XY} = P(X_m = Y_m) P(X_p = Y_p)$$

mais nous savons que chaque membre est égal à  $1/2 + F/2$  d'où

$$U_{XY} = 1/4 (1,375)^2$$

$$U_{XY} = 0,473$$

## ANNEXE VI

### TEST DE TUKEY,

Principe et calcul pour MM mâles

(1\*) Choisir un niveau de signification (5 %)

(2\*) Calculer la différence qui aurait été significative, s'il n'y avait eu que deux traitements.

Ce serait la différence qui dépasserait la valeur critique de  $ts_d$  pour le niveau 5 %,  $s_d$  étant l'écart-type de la différence.

Les six moyennes sont :

R (- 5,183), T (- 3,296), W (- 0,592), X (- 4,096), Y (- 2,760), Z (- 4,991)

Le carré moyen de l'erreur  $s^2$  vaut 0,482

Pour 5 degrés de liberté, le niveau de 5 % de  $t$  est atteint pour  $t = 2,5$ . L'écart-type  $sd$  de la différence entre deux moyennes est alors :

$$sd = \left(0,482 \times \frac{2}{6}\right)^{1/2} \approx 0,4 \quad \text{d'où} \quad ts_d = 2,5 \times 0,4 = 1$$

(3\*) Arranger les moyennes en ordre croissant ou décroissant, et considérer tout intervalle supérieur à la valeur trouvée en (2\*) comme limite de groupe.

R	- 5,183	
Z	- 4,991	0,192
X	- 4,096	0,895
T	- 3,296	0,800
Y	- 2,760	0,536
W	- 0,592	2,168

Ainsi peut-on constituer deux groupes

R, Z, X, T, Y et W



La conclusion partielle est donc que la dépression de consanguinité de W est significativement inférieure à celle des cinq autres souches, qui ne diffèrent pas significativement entre-elles.

NOTA : Si aucun groupe ne contient pas plus de deux moyennes, le test est terminé.

(4\*) Dans le(s) groupe(s) de plus de trois traitements, calculer la moyenne générale,  $\bar{m}$ , chercher la moyenne  $m$  qui s'écarte le plus de cette moyenne générale, et calculer la valeur  $z$ . Séparer la moyenne si la valeur de  $z$  dépasse le niveau de signification de la distribution normale.

$$z = \frac{\left| \frac{m - \bar{m}}{sm} \right| - \frac{6}{5} \log_{10} k}{3 \left( \frac{1}{4} + \frac{1}{n} \right)} \quad \text{pour } K > 3 \text{ moyennes dans le groupe}$$

$k$  : nombre de traitement

$sm$  : erreur-type d'une moyenne =  $s_d \sqrt{1/2}$

$n$  : nombre d'individus : 8

$$\bar{m} = -4,065$$

$$m - \bar{m}$$

$$R - 1,118$$

$$Z - 0,926$$

$$X - 0,031$$

$$T \quad 0,769$$

$$Y \quad 1,305$$

$$z = \frac{\frac{1,305}{0,283} - 0,839}{0,802} = 4,7 > 1,96$$

par conséquent Y doit être séparée des autres souches

(5\*) Si l'opération (4\*) sépare une moyenne, recommencer l'opération jusqu'à ce que le niveau critique ne soit plus atteint.

$$\bar{m} = -4,383 \text{ et la moyenne qui s'en écarte le plus est } T$$

$$z = \frac{\frac{1,087}{0,283} - 0,839}{0,802} = 3,74 > 1,96$$

Par conséquent T doit être séparée des trois autres souches et rapprochée de Y

$\bar{m} = -4757$  et la moyenne qui s'en écarte le plus est X

$$z = \frac{\frac{0,661}{0,283} - 0,839}{0,802} = 1,87 < 1,96$$

par conséquent X ne doit pas être séparée des deux autres souches.

L'opération (5\*) ne produit plus d'effet, on a donc trois groupes :

RZX      TY      W

(6\*) Pour chaque groupe ayant au moins trois moyennes, calculer la somme des écarts sur la moyenne générale des groupes, et le carré moyen correspondant. Utilisant  $s_m^2$  au dénominateur, calculer le rapport de variance et appliquer le test F.

$$F = \frac{0,112}{0,08} = 1,4 \text{ non significatif}$$

Ainsi pour le caractère MM chez les mâles avons-nous trois groupes dont la dépression de consanguinité est décroissante :

- \* RZX      Δ importante
- \* TY        Δ "moyenne"
- \* W         Δ faible

B I B L I O G R A P H I E



B

- BECKER W. A. (1967) - Manual of procedures in quantitative genetics.  
The programs in genetics (2<sup>e</sup> Ed.), 130 p. Washington State University
- BLISS C. I. (1967) - Statistics in biology. Volume I, 558 p.  
Mac Graw Hill Book, New-York
- BLISS C. I. (1970) - Statistics in biology. Volume II, 639 p.  
Mac Graw Hill Book, New-York
- BOCQUET C. (1953) - Recherche sur le polymorphisme naturel de *Jaera marina*  
(Fabr.) (Isopodes Asellotes)  
Arch. Zool. Exp. Gén., 90, 187-450
- BOCQUET C., PRUNUS G. (1967) - Comparaison biométrique de deux populations  
de l'espèce *Jaera albifrons syei*, Bocquet.  
Arch. Zool. Exp. Gén., 108, 83-96
- BOCQUET C., GENERMONT J., LAMOTTE M. (1976) - Les problèmes de l'espèce dans  
le règne animal.  
Soc. Zool. France, Mémoire N° 38, 407 p.
- BONNET L., DALENS H. (1976) - Etude biométrique de trois populations chez  
l'espèce *Chaetophiloscia sicula* Verhoeff.  
Bull. Soc. Hist. Nat., Toulouse, 112, 36-46
- BOURGUET J. P., EXBRAYAT J. M. (1977) - Sur quelques aspects de la croissance,  
du développement sexuel et du métabolisme chez *Penaeus japonicus*  
(Bate, 1881). Influence des facteurs externes et internes.  
Thèse de 3<sup>e</sup> cycle, Montpellier, 128 p.
- BURT C. (1955) - L'analyse factorielle: Méthodes et résultats.  
Coll. C.N.R.S. "L'analyse factorielle et ses applications", 58, 80-92  
Editions du C.N.R.S.

C

- CAHU C. (1979) - Croissance et physiologie des stades larvaires, post-  
larvaires et juvéniles de *Penaeus japonicus* (Crustacé, Décapode ).  
Thèse de 3<sup>e</sup> cycle, Paris VI, 125 p.
- CARIOU M. L. (1977) - Recherches sur le polymorphisme enzymatique du complexe  
*Jaera albifrons* Leach (Crustacé, Isopode).  
Thèse d'état, Paris VI, 76 p.
- CARUSO D., COSTA G. (1974) - Biometrical analysis of populations of  
*Armadillidium siculorum* Verhoeff, *Armadillidium badium badium* B. L.  
and *Armadillidium badium pelagicum* Arcangelli (Crustacea, Isopoda  
Oniscoidea).  
Boll. Zool., 41, 211-223

- CHARDY P. (1972) - Etude biométrique des variations intraspécifiques chez l'Isopode *Janirella bonnierii* Stephens, 1915, par l'analyse canonique.  
Bull. Mus. Hist. Nat., 3, 36, Zoologie 30, 363-377
- CHARFI-CHEIKHROUHA F. (1980) - Recherches systématiques, biologiques et expérimentales sur les Idotées de Tunisie (Isopodes Valvifères).  
Thèse de 3<sup>e</sup> cycle, Tunis, 193 p.
- CHARNIAUX-COTTON H. (1957) - Croissance, régénération et déterminisme endocrinien des caractères sexuels d'*Orchestia gammarella*. Crustacé Amphipode.  
Ann. Sci. Nat. Zool., 19, 411-559
- C.N.R.S. (1955) - L'analyse factorielle et ses applications.  
Colloques internationaux du C.N.R.S., 58, Editions du C.N.R.S.
- CUZIN-ROUDY J. (1975) - Etude de la variabilité et de l'allométrie de taille chez *Notonecta maculata* Fabricius (Insectes, Hétéroptères), par les méthodes classiques et par la méthode des composantes principales.  
Arch. Zool. Exp. Gén., 116, 173-227

## D

- DEMARLY Y. (1977) - Génétique et amélioration des plantes.  
Masson, Paris, 287 p.

## F

- FALCONER D. S. (1974) - Introduction à la génétique quantitative.  
Masson, Paris, 284 p.
- FAVERGE J. M. (1962) - Méthodes statistiques en psychologie appliquée. Tomes I et II, 3<sup>e</sup> Ed., 349 p.  
P.U.F., Paris
- FERRARA F., TAITI S. (1979) - A check-list of terrestrial Isopods from Africa (South of the Sahara).  
Monitore Zool. ital. (N.S.), Suppl. 12, 89-215
- FOULLEY J. L., LEFORT G. (1978) - Méthodes d'estimation des effets directs et maternels en sélection animale.  
Ann. Génét. Sél. Anim., 10, 475-496
- FISHER R. A. (1936) - The use of multiple measurements in taxonomic problems.  
Ann. Eugenics, 7, 179-188

G

- GOWER J. C. (1966 a) - Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis.  
Biometrika, 53, 325-338
- GOWER J. C. (1966 b) - A Q - Technique for the correlation of canonical variates.  
Biometrika, 53, 588-590
- GUILLAUME M. C., THIBAUD J. M., TEISSIER G. (1963) - Dimorphisme des mâles et gradients de croissance chez *Macropodia rostrata* L.  
Cah. Biol. Mar., 4, 321-353

H

- HOTELLING H. (1931) - The generalization of Student's ratio.  
Ann. Math. Stat., 2, 360-378
- HOTELLING H. (1933) - Analysis of a complex of statistical variables into principal components.  
J. of Educational Psychology, 24, 417-441
- HOWES N. H. (1939) - Observations on the biology and post-embryonic development of *Idotea viridis* (Slabber) (Isopoda Valvifera) from New England Creek, South-East Essex.  
J. Mar. Biol. Ass. U. K., 23, 279-310
- HUXLEY J. S. (1932) - Problems of relative growth.  
Methuen, London
- HUXLEY J. S., TEISSIER G. (1936) - Terminologie et notation dans la croissance relative.  
C. R. Soc. Biol., 121, 934-937

I

- INAGAKI H. (1960) - Sur la notion de taux de croissance vectoriel.  
C. R. Soc. Biol., 154, 336-338
- INAGAKI H. (1965 a) - Recherches sur la loi d'allométrie chez *Ligia oceanica* (L.), Crustacé Isopode.  
Publ. Inst. Statist. Univ. Paris, Suppl. 1, 126 p.
- INAGAKI H. (1965 b) - Essai d'une comparaison des gradients de croissance transversaux entre les deux sexes de *Ligia oceanica* (L.), Crustacé Isopode.  
C. R. Soc. Biol., 159, 303-305
- INAGAKI H., BERREUR-BONNENFANT J. (1972) - Comparaison à Roscoff et à Luc-sur-Mer des populations de *Ligia oceanica* (L.), Crustacé Isopode, au point de vue de la sénescence du mâle.  
C. R. Soc. Biol., 166, 15-18



J

- JOLICOEUR P. (1959) - Multivariate geographical variation in the wolf  
*Canis lupus*.  
Évolution, 13, 283-299
- JOLICOEUR P. (1963) - The multivariate generalization of the allometry.  
Biometrics, 19, 497-499

L

- LABAT J. P. (1974) - Croissance de *Penaeus japonicus* Bate dans l'étang de Bages-Sigean (Aude) en captivité dans le milieu naturel (été 1973).  
Vie et Milieu, 24, Série A, 301-308
- LAMOTTE M. (1957) - Initiation aux méthodes statistiques en biologie.  
Masson, Paris, 144 p.
- LAUBIER-BONICHON A. (1978) - Ecophysiologie de la reproduction chez la crevette *Penaeus japonicus*. Trois années d'expérience en milieu contrôlé.  
Oceanologica Acta, 1, 135-150
- LAUBIER-BONICHON A., LAUBIER L. (1976) - Reproduction contrôlée chez la crevette *Penaeus japonicus*.  
Conférence technique F.A.O. aquaculture, Kyoto 26 Mai-2 Juin 1976  
FIR: AO/Conf/76/E-38, 1-16
- LEFEBVRE J. (1967) - L'Analyse canonique.  
Séminaire de Biométrie, Nancy  
Editions du C.N.R.Z.
- LEFEBVRE J. (1980) - Introduction aux analyses statistiques multidimensionnelles.  
Masson, Paris, 259 p. (2<sup>e</sup> Ed.)
- LEFORT G. (1967) - Mathématiques pour les sciences biologiques et agronomiques.  
Collection U. Collin, Paris, 679 P.
- LEFORT G. (1977) - Remarques sur la modélisation et l'interprétation des dispositifs diallèles.  
Ann. Amélior. Plantes, 27, 171-202
- LISON L. (1958) - Statistique appliquée à la biologie expérimentale. La planification de l'expérience et l'analyse des résultats. -  
Gauthier-Villars, Paris, 346 p.

M

- MAHALANOBIS P. C. (1927) - Analysis of race Mixture in Bengal.  
J. Asiat. Soc. Bengal, 23, 301-303

- MALECOT G. (1948) - Les mathématiques de l'hérédité.  
Masson, Paris, 63 p.
- MALECOT G. (1966) - Probabilités et Hérédité.  
P.U.F., 356 p.
- MATHER K. (1965) - Analyse statistique en biologie.  
Gauthiers-Villars, Paris, 327 p.
- MATSAKIS J. (1955) - Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire et de la croissance des Oniscoïdes.  
Bull. Soc. Zool., 80, 52-65
- MATSAKIS J. (1956) - Développement post-embryonnaire d'*Idotea viridis* (Slabber) provenant de l'étang de Leucate (Comparaison avec *Idotea viridis* de New England Creek, étudiée par Howes).  
Vie et Milieu, 7, 287-300
- MATSAKIS J. (1962) - Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire et de l'évolution de la forme chez quelques Crustacés Isopodes.  
Bull. Biol. Fr. Belg., 66, 531-692
- MAYR E. (1974) - Populations, espèces et évolution.  
Hermann, Paris, 496 p.
- MAYRAT A. (1964, paru 1966) - Croissance et développement chez les Crustacés. Leur étude biométrique (avec quelques remarques sur les Insectes).  
Mém. I.F.A.N., 77, 501-648
- MAYRAT A. (1965 a) - La loi d'allométrie et les allométries.  
C. R. Soc. Biol., 159, 544-548
- MAYRAT A. (1965 b) - Calcul et comparaison des droites d'allométrie de croissance.  
C. R. Soc. Biol., 159, 2139-2143
- MAYRAT A. (1970) - Allométrie et Taxinomie.  
Revue de statistique appliquée, 18, 47-58
- MOCQUARD J. P. (1966) Comparaison de la croissance pondérale d'individus appartenant à différents phénotypes de *Porcellio dilatatus* Brandt (Crustacé Isopode terrestre) isolés et en associations réciproques.  
C. R. Acad. Sci., 262, 171-174
- MOCQUARD J. P. (1968 a) - Effet du groupement sur la croissance pondérale de *Porcellio dilatatus* Brandt (Crustacé Isopode) en relation avec le cycle de mue et l'état sexuel  
C. R. Acad. Sci., 266, 2199-2201
- MOCQUARD J. P. (1968 b) - Nécessité de la présence de ses déjections pour la croissance de *Porcellio dilatatus* Brandt (Crustacé Isopode terrestre).  
C. R. Soc. Biol., 262, 1988-1990
- MOCQUARD J. P. (1971) - Essai d'application de méthodes statistiques à l'étude de la croissance et de certains de ces facteurs: effet du groupement, contrôle neurohumoral et facteurs sexuels chez quelques Oniscoïdes (Crustacés Isopodes).  
Thèse d'état, Poitiers, 330 p.

P

- PAVESE A. (1979) - Contribution à l'étude du rôle des facteurs externes dans la reproduction des femelles d'*Armadillidium vulgare* Latreille (Crustacé Isopode terrestre). Variation géographique de la reproduction et de la différenciation sexuelle.  
Thèse de 3<sup>e</sup> cycle, Poitiers, 80 p.
- PEARSON E. S. (1901) - On lines and planes of closest fit to systems of points in space.  
Phil. Mag., 2, 559-572
- PONTIER J. (1964) - Une méthode d'analyse factorielle. Quelques applications à la biologie.  
Thèse de 3<sup>e</sup> cycle, Lyon, 115 p.
- PRUNUS G. (1963) - Sur l'existence d'un dimorphisme chez les mâles d'une population de *Jaera marina syei* Bocquet (Isopode Asellote).  
C. R. Acad. Sci., 256, 2043-2045
- PRUNUS G. (1968 a) - Etude biométrique comparée de deux populations chez l'Isopode *Jaera (albifrons) syei* Bocquet.  
Arch. Zool. Exp. Gén., 109, 87-102
- PRUNUS G. (1968 b) - Etude de systématique des populations chez l'Isopode *Jaera (albifrons) albifrons* Forsman.  
Arch. Zool. Exp. Gén., 109, 643-702
- PRUNUS G., LEFEBVRE J. (1971) - L'analyse canonique appliquée à l'étude de la systématique évolutive chez l'Isopode *Jaera (albifrons) albifrons* Forsman.  
Arch. Zool. Exp. Gén., 112, 793-804

R

- RAO C. R. (1952) - Advanced statistical methods.  
in Biometric research (390 p.)  
John Wiley and Sons, New-York
- REEVE E. C. R. (1940) - Relative growth in the snout of Anteaters. A study in the application of quantitative methods to systematics.  
Proc. Zool. Soc., London, 110, 47-80

S

- SCHMALFUSS H. (1972) - Die Isopoden von Kreta.  
Biologica Gallo-Hellenica, 4, 33-60
- SEAL H. L. (1964) - Multivariate statistical analysis for biologists.  
Methuen, London, 207 p.



- SPEARMAN C. (1904) - General intelligence objectively determined and measured.  
Amer. J. of Psych., 15, 201-293

T

- TEISSIER G. (1934) - Dysharmonie et discontinuité dans la croissance.  
Hermann, Paris, 39 p.
- TEISSIER G. (1937) - Les lois quantitatives de la croissance.  
Hermann, Paris, 47 p.
- TEISSIER G. (1938) - Un essai d'analyse factorielle. Les variants sexuels de *Maia squinado*.  
Biotypologie, 7, 73-96
- TEISSIER G. (1948) - La relation d'allométrie, sa signification statistique et biologique,  
Biometrics, 4, 14-53
- TEISSIER G. (1960) - Relative growth.  
in Physiology of Crustacea. Volume I, 537-560  
Waterman Academic Press, New-York
- TINTURIER-HAMELIN E. (1963) - Polychromatisme et détermination génétique du sexe chez l'espèce *Idotea balthica* (Pallas) (Isopode Valvifère).  
Cah. Biol. Mar., 4, 479-591
- TOMASSONE R. (1974 a) - Présentation générale des méthodes d'analyse multidimensionnelle (aspects pragmatique et heuristique).  
Document C.N.R.Z. 74/11, 31 p.
- TOMASSONE R. (1974 b) - Analyse discriminante: étude de deux populations.  
Document C.N.R.Z. 74/29, 63 p.
- TOMASSONE R. (1975) - L'analyse en composantes principales.  
Document C.N.R.Z. 75/08, 77 p.

V

- VANDEL A. (1943) - Essai sur l'origine, l'évolution et la classification des Oniscoïdes (Isopodes terrestres).  
Bull. Biol. Fr. Belg., Suppl. 30, 143 p.
- VANDEL A. (1962) - Isopodes terrestres. Faune de France, 64 et 66, 931 p.  
Lechevalier, Paris
- VESSEREAU A. (1960) - Recherche et expérimentation en agriculture. Tome II: Méthodes statistiques en biologie et agronomie.  
Baillière, Paris