

DIMORPHISME DES MÂLES ET GRADIENTS DE CROISSANCE CHEZ *MACROPODIA ROSTRATA* L.

par

Marie-Claude Guillaume, Jean-Marc Thibaud

et

Georges Teissier

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, Paris.

Résumé

Le dimorphisme des mâles de *Macropodia rostrata* ne porte pas seulement sur les dimensions des pinces, mais aussi, à un moindre degré, sur celles des pattes locomotrices, la mue imaginale se marquant par une discontinuité de la croissance relative au céphalothorax, pour tous les articles de tous les appendices.

Chacun de ces articles a des caractéristiques de croissance propres, mais ces caractéristiques ne sont pas indépendantes les unes des autres et varient régulièrement avec le rang de l'appendice auquel il appartient. Les mêmes régularités s'observent chez les mâles forts et chez les mâles faibles et il est possible, grâce à elles, de mettre en évidence un système de gradients longitudinaux et transversaux dont la structure ne se modifie pas lors du franchissement de la mue imaginale.

Le Crabe Oxyrhynque *Macropodia rostrata* L. présente deux catégories de mâles, les « mâles forts » et les « mâles faibles », reconnaissables aux dimensions de leurs pinces, qui constituent deux étapes successives d'une même évolution, séparées par une mue de signification très particulière.

Alors qu'aux mues précédentes ou suivantes l'accroissement relatif de la longueur des pinces n'est que de peu supérieur à l'accroissement relatif de la longueur du corps, au moment où se produit cette mue remarquable, la pince augmente brusquement de la quantité dont elle aurait dû s'accroître en *deux* mues normales. Cette mue critique a lieu en moyenne quand l'animal mesure 10 à 12 mm, mais les variations individuelles peuvent la faire apparaître lorsque le *Macropodia* n'a que 7 mm ou, au contraire, la retarder jusqu'au moment où il atteint 18 mm. Il existe ainsi, chez ces animaux, une longue période de la vie où à *une* dimension du corps peuvent correspondre *deux* états parfaitement distincts de la pince, tous les états

intermédiaires étant improbables. Un phénomène parallèle s'observe chez les femelles dont l'abdomen atteint, lors d'une mue critique, des dimensions que l'on pourrait escompter lui voir prendre en *trois* mues ordinaires. Dans les deux sexes, le passage de l'état adolescent à l'état adulte se produit donc de façon brusque, mais plus ou moins tôt suivant les individus et suivant les circonstances (Teissier, 1933).

L'étude de la croissance relative des *Macropodia* mâles a été reprise en 1959 par M.-C. Guillaume et J.-M. Thibaud qui ont appliqué à cette espèce quelques-unes des techniques biométriques mises au point en 1938 et 1955 à l'occasion d'une étude de la variabilité de *Maia squinado*, mais n'ont pas pu, dans le temps trop bref dont ils disposaient pour la préparation de leurs Diplômes d'Etudes Supérieures, exploiter suffisamment les données numériques très nombreuses qu'ils avaient rassemblées. La plupart des questions restées en suspens ne pourraient être résolues que par l'emploi d'une calculatrice électronique mais il est, fort heureusement, certains problèmes qu'il est possible de traiter assez convenablement à partir de calculs de base effectués par les procédés traditionnels, à l'aide de machines de bureau. Celui qui va être examiné ci-après, se rapporte essentiellement à l'étude des gradients de croissance et de leurs relations éventuelles avec le dimorphisme des mâles caractéristiques de l'espèce étudiée.

MATÉRIEL D'ÉTUDE.

Les *Macropodia* ont été récoltés, de novembre 1959 à septembre 1960, par chalutage sur fond de 30 m, en baie de Morlaix. Les deux premiers chalutages ont procuré les 355 mâles faibles qui ont été mesurés et 142 mâles forts. Le nombre de ces derniers étant insuffisant, nous avons effectué d'autres chalutages et n'avons retenu, dans ces récoltes, que les mâles forts ; le nombre total de ceux qui ont été mesurés s'élève à 327.

Pour séparer les mâles forts des mâles faibles, nous avons calculé pour chaque individu le rapport I/L de la longueur de la pince à celle du céphalothorax et groupé ces rapports en classes d'intervalle 0,10. La forme de ces distributions nous autorise à considérer comme mâles faibles tous les individus pour lesquels le rapport I/L est inférieur à 2,15 et comme mâles forts tous ceux où il dépasse 2,30. Les valeurs intermédiaires ne s'observent que chez 30 individus, soit 6 p. 100 du total, que nous aurions pu éliminer sans grand inconvénient. Nous avons préféré admettre que les plus grands devaient être rangés dans les mâles forts et les plus petits dans les mâles faibles ; il n'est resté que deux individus que nous n'avons su où placer et que nous avons abandonnés. Les mâles récoltés dans les sept chalutages pratiqués d'avril à septembre 1960 ont été séparés plus simplement, le rapport I/L n'ayant été calculé que pour les individus qui ne se rangeaient pas à première vue dans l'une ou l'autre des deux catégories.

Le tableau I donne, pour chacune des neuf récoltes de *Macropodia* de 1959-1960, le résultat du classement en mâles forts, mâles faibles et femelles, ainsi que le pourcentage des mâles forts dans l'ensemble des mâles et le taux de masculinité.

TABLEAU I

Distribution des deux types de mâles et des femelles dans les récoltes de 1959-1960.

	Nov.	Fév.	Avril	Juin	1 ^{er} Juil.	16 Juil.	Août	1 ^{er} Sept.	9 Sept.	
MF	26	116	28	19	65	51	23	17	15	361
Mf.	115	240	232	147	232	137	153	133	218	1607
MF/M	18,4	32,6	10,8	11,4	21,8	27,5	13,1	11,3	6,4	18,3
Fem.	300	160	192	148	270	104	102	104	169	1549
M/n	32,1	69,0	57,5	54,2	52,4	64,6	63,5	59,1	58,2	54,5

MF : mâles forts ; Mf : mâles faibles ; MF/M : pourcentage des mâles forts ; Fem. : femelles ; M/n : taux de masculinité.

(dans la dernière colonne, totaux et moyennes).

Les mâles sont plus nombreux que les femelles dans huit de nos chalutages, moins nombreux dans celui qui a été pratiqué en novembre. Cette diminution, très brutale et très significative, du taux de masculinité s'explique vraisemblablement par la très forte mortalité qui frappe, en fin de saison, les *Macropodia* de grande taille, les mâles disparaissant normalement, à cette époque, avant les femelles.

La fréquence des mâles forts varie dans de très larges limites, les valeurs les plus élevées s'observant en avril et en juillet et les plus basses, en septembre et au printemps. Le maximum de juillet-août et le minimum de septembre avaient déjà été observés en 1932, mais si l'on rapproche, comme cela a été fait dans le tableau II, les

TABLEAU II

Fréquence des mâles forts, dans les récoltes de mâles de 1932-1933 et 1959-1960.

	Juillet-Août	Septembre	Novembre	Juillet-Novembre
1932	39,4	22,7	52,5	34,0
1960	21,1	8,4	18,4	16,7

résultats des dénombrements effectués en 1960 et ceux qui ont été faits aux dates correspondantes de 1932, un fait assez singulier apparaît : pour chacune des trois périodes pour lesquelles nous possédons des données, les fréquences de 1932 sont plus élevées que celles de 1960, les rapports étant 1,9 pour juillet-août, 2,7 pour septembre, 2,9 pour novembre et 2,04 pour la période juillet-novembre tout entière. En l'absence d'autres termes de comparaison, il n'est pas possible d'interpréter ces différences qui, comme nous allons le voir, ne sont d'ailleurs pas les seules à séparer les *Macropodia* de 1960 des *Macropodia* de 1932.

Mâles faibles et mâles forts se distinguent, comme il a été dit, par la valeur du rapport de la longueur de la pince, principal variant sexuel, à la longueur du céphalothorax. Ils sont aussi, le plus souvent, de taille inégale, mais, quelle que soit la mesure considérée, les dimensions des mâles faibles et des mâles forts se chevauchent assez largement. Lorsque le classement est fait, comme dans les tableaux,

par rapport à M_i pris comme grandeur de référence, le chevauchement porte sur cinq classes renfermant 51 p. 100 de l'ensemble des mâles forts et 56 p. 100 de l'ensemble des mâles faibles. Les deux classes extrêmes, qui ne renferment que 4 mâles forts contre 80 mâles faibles d'un côté et 57 mâles forts contre 2 mâles faibles de l'autre, correspondent à des animaux assez exceptionnels. Si l'on en fait abstraction, ce qui revient approximativement à écarter le premier centile des mâles forts et le dernier centile des mâles faibles, la zone de recouvrement se réduit pratiquement à trois classes renfermant à peu près le même nombre de mâles faibles et de mâles forts soit, respectivement, 117 et 107, ce qui correspond à 32,7 p. 100 des premiers et 32,9 p. 100 des seconds. Bien que ces calculs ne soient pas rigoureusement exacts, puisqu'ils ne portent que sur une partie des mâles faibles qui ne représente pas nécessairement de façon exacte la gamme de taille des animaux récoltés au cours de nos neuf chalutages, ils suffisent à montrer que la zone de recouvrement concerne vraisemblablement plus de la moitié des mâles récoltés en 1959-1960, et qu'elle est importante pour près du tiers d'entre eux.

Les résultats précédents ne permettent pas de comparaison avec les *Macropodia* de 1932 sur lesquels M_i n'avait pas été mesuré, mais la comparaison est possible lorsque le classement est fait par rapport à la longueur du céphalothorax. Il suffit pour cela de tenir compte du fait que les points de repère adoptés en 1959 ne sont pas exactement les mêmes que ceux qui avaient été utilisés en 1932 et d'apporter, aux limites des classes utilisées pour les animaux de 1959-1960, la correction nécessaire pour les faire coïncider avec les limites des classes de 1932. Les résultats de ces classements sont donnés dans le tableau III. La même comparaison est faite dans le tableau IV

TABLEAU III

Longueur du céphalothorax chez les mâles faibles et les mâles forts de 1932-1933 et 1959-1960 (en mm).

L	1932			1959		
	f	F	Total	f	F	Total
4	5	—	5	—	—	—
5	8	—	8	9	—	9
6	15	—	15	20	—	20
7	18	—	18	30	—	30
8	46	4	50	57	—	57
9	70	18	88	75	9	84
10	79	38	117	86	29	115
11	88	30	118	40	38	78
12	54	35	89	19	41	60
13	68	19	87	12	32	44
14	67	19	86	7	57	64
15	64	34	98	—	39	39
16	35	28	63	—	35	35
17	14	28	42	—	32	32
18	3	38	41	—	11	11
19	—	19	19	—	4	4
20	—	16	16	—	—	—
Total.....	634	326	960	355	327	682

TABLEAU IV
Longueur des pinces chez les mâles faibles et les mâles forts de 1932-1933
et 1959-1960 (en mm).

L	1932			1959		
	f	F	Total	f	F	Total
6	5	—	5	—	—	—
8	19	—	19	7	—	7
10	18	—	18	23	—	23
12	34	—	34	36	—	36
14	48	—	48	55	—	55
16	58	1	59	59	—	59
18	91	14	105	81	1	82
20	73	14	87	48	13	61
22	60	29	89	23	24	47
24	46	27	73	13	19	32
26	66	9	75	9	23	32
28	60	13	73	1	24	25
30	35	19	54	—	24	24
32	13	16	29	—	26	26
34	7	15	22	—	22	22
36	1	21	22	—	22	22
38	—	11	11	—	27	27
40	—	23	23	—	25	25
42	—	20	20	—	25	25
44	—	20	20	—	21	21
46	—	25	25	—	13	13
48	—	20	20	—	10	10
50	—	13	13	—	4	4
52	—	9	9	—	3	3
54	—	5	5	—	—	—
56	—	2	2	—	1	1
Total.....	634	326	960	355	327	682

où les animaux étudiés sont classés d'après la longueur de leurs pinces. On voit immédiatement qu'aux différences déjà signalées entre les animaux récoltés en 1932 et ceux qui ont été examinés en 1959-1960, s'en ajoutent d'autres, non moins frappantes, qui portent sur les tailles maxima atteintes par les mâles de chacune des deux catégories et sur l'étendue de la zone de chevauchement.

Chez les mâles faibles, aucun des individus mesurés n'a atteint 14,5 mm en 1959, alors que cette longueur avait été dépassée par 18 p. 100 des mâles de 1932 ; 13,5 mm ont été dépassés par 2 p. 100 des mâles 1959 et 30 p. 100 des mâles 1932 ; 12,5 mm par 5 p. 100 des mâles 1959 et 40 p. 100 des mâles 1932. Chez les mâles forts, une longueur de 19,5 mm, qui avait été dépassée par 5 p. 100 des mâles 1932, n'a été atteinte par aucun des mâles 1959 ou 1960 ; une longueur de 17,5 mm a été dépassée par moins de 5 p. 100 des mâles 1959-1960 et plus de 22 p. 100 des mâles 1932. Le contraste le plus grand entre les deux échantillons est dans l'étendue de la zone de chevauchement qui s'observe de 7,5 à 18,5 mm pour le plus ancien et de 8,5 à 14,5 mm pour le plus récent.

Il pourrait être objecté à ces constatations que les deux lots de *Macropodia* que nous venons de comparer n'ont pas été récoltés aux mêmes dates et que les résultats auraient pu être différents si, en 1932 et en 1959, nos pêches avaient été réparties plus régulièrement au cours de l'année. Mais plus de la moitié des mâles forts de la deuxième série ont été récoltés de juillet à novembre, comme tous ceux de la première, avec les mêmes engins et sur les mêmes fonds. En ce qui concerne les mâles faibles, nous pouvons comparer les animaux de 1959 à un lot de 109 mâles récoltés en novembre 1932 et constater que les tailles des 57 mâles faibles qu'il renfermait varient de 7,5 à 16,5 mm, et celles des mâles forts de 10,5 à 20,5 mm. La zone de recouvrement s'étendait par conséquent en novembre 1932 de 10,5 à 16,5 au moins, dépassant très largement du côté des grandes tailles, la limite observée à la même saison en 1959.

Il résulte de tout cela que, pour les deux catégories de mâles, les tailles atteintes en 1959 ont été inférieures à celles qui avaient été atteintes en 1932 et que la zone de chevauchement a été beaucoup moins étendue dans les récoltes récentes qu'elle ne l'avait été dans les anciennes.

Nous ne pouvons donner aucune explication de ces faits et devons nous contenter de rappeler à leur propos que l'on savait déjà que d'autres Brachyours, tels que *Carcinus maenas*, *Portunus depurator* ou *Maia squinado*, peuvent présenter, d'une année à l'autre, des variations d'une amplitude très largement supérieure aux erreurs d'échantillonnage, dans les dimensions de leur céphalothorax ou de leurs appendices. Si l'on ajoute à cela que, pour des espèces à développement rapide, comme les *Inachus* ou les *Macropodia*, il peut exister, en outre, des variations saisonnières dans la croissance relative de certains appendices, on devra en conclure que l'étude biométrique de ces animaux présente plus de difficultés qu'on ne le supposait autrefois.

TECHNIQUES.

Les animaux retenus ont été tués par immersion progressive en eau douce, afin d'éviter toute autotomie. Ils ont été conservés dans de l'alcool à 70° additionné de 10 p. 100 de glycérine, mélange qui a l'avantage, précieux pour un travail de biométrie, de conserver aux articulations toute leur souplesse.

Les mesures ont été effectuées au compas à pointe sèche, évaluées sur un double décimètre et vérifiées au vernier graphique. Les appendices des deux côtés ont été mesurés, mais les chiffres relatifs au côté droit ont, en principe, seuls été retenus, la deuxième mesure n'intervenant que comme vérification, les différences d'un côté à l'autre n'excédant pas, pour un animal en bon état, les erreurs de mesure, soit 0,1 ou 0,2 mm. Ce n'est qu'en cas d'amputation ou de régénération d'un appendice droit, que les mesures de l'appendice symétrique ont été utilisées dans les calculs.

Dix-huit mesures ont été pratiquées sur chaque individu, en utilisant des points de repère facilement reconnaissables. Elles se

rapportent au céphalothorax (L), aux pinces au maximum d'extension (I), aux dactylopodites D_o , propodites P_o , carpopodites C_o et méropodites M_o de ces pinces, aux propodites, carpopodites et méropodites des quatre paires d'appendices locomoteurs numérotées de 1 à 4, de l'avant vers l'arrière.

Les calculs des paramètres définissant les croissances relatives des différents organes se faisant toujours sur les logarithmes des mesures, nous avons procédé à cette transformation pour chacune des mesures individuelles, en utilisant les logarithmes népériens dont l'échelle convient mieux que celle des logarithmes décimaux.

Nous n'avons pas adopté, comme grandeur de référence, la longueur du céphalothorax comme il avait été fait en 1932, mais une dimension plus facile à mesurer avec précision, la longueur du méropodite de la première patte locomotrice M_1 , cet article long et mince étant celui pour lequel l'erreur des mesures est relativement la plus faible. Dans chacune des deux catégories de mâles, les individus ont été ordonnés suivant les valeurs croissantes de M_1 et groupés, pour la commodité des calculs, en classes d'intervalle 0,1, ce qui correspond à un accroissement de dimension de 10,5 p. 100 d'une classe à la suivante. Les moyennes relatives à chacune des grandeurs mesurées pour chacune des 14 classes de mâles faibles et des 10 classes de mâles forts ont été calculées exactement, par sommation des logarithmes individuels pour lesquels nous avons retenu trois décimales. Les résultats de ces calculs sont donnés dans les tableaux V et VI.

Les variances, écarts-types et coefficients de corrélation de M_1 et des autres grandeurs ont été calculés après groupement des données en 17 tableaux de corrélation que nous n'avons pas jugé utile de reproduire ici. Nous avons utilisé les procédés de calcul classiques et appliqué à l'estimation de la variance la correction de Sheppard, pour compenser l'erreur introduite par le groupement en classes.

Les mêmes calculs ont été exécutés sans groupement préalable des données, à l'aide d'une calculatrice électronique, sur huit grandeurs qui avaient déjà été étudiées chez *Maia squinado*. Leurs résultats, qui portent sur L , P_o , C_o , M_o , M_1 , M_2 , M_3 et M_4 , ne seront pas utilisés dans le présent travail, à l'exception des coefficients de corrélation qui interviendront dans certains calculs d'erreur.

Trois types de comparaison ont dû être faits entre les moyennes et entre les écarts-types, les premières portant sur deux valeurs relatives et une même statistique X calculée pour les mâles faibles et les mâles forts, la deuxième sur deux statistiques différentes X et Y portant sur une même catégorie de mâles, la troisième, enfin, combinant les deux premières, compare les deux différences $Y - X$ relatives aux mâles faibles et aux mâles forts. Le problème peut toujours être ramené au calcul de la variance d'une différence Δ entre deux valeurs estimées A et B , par la formule :

$$\text{Var. } (\Delta) = \text{Var. } (A) + \text{Var. } (B) - 2 \text{ Cov. } (A, B)$$

La covariance est nulle dans le premier cas, puisque les statistiques comparées ont été estimées sur deux échantillons différents et la formule se réduit à celle qui doit être utilisée pour comparer deux estimations indépendantes d'une même statistique. Dans les deux

autres cas, il faut connaître la corrélation entre deux statistiques estimées sur un même échantillon. Si l'on ne dispose pas de cette information, mais que l'on connaisse, en revanche, les corrélations de A et de B avec une troisième statistique C , on peut parfois se contenter d'une estimation par excès de $\text{Var. } (\Delta)$, obtenue grâce à une formule classique qui donne la valeur minimum de $\text{Cov. } (A, B)$ compatible avec des valeurs données de $\text{Cov. } (A, C)$ et $\text{Cov. } (B, C)$.

LES DEUX TYPES DE MÂLES "MOYENS".

Les résultats de nos mesures ont été donnés dans les tableaux V et VI, où, comme il a été dit, les mâles faibles ou forts sont classés d'après la valeur M_1 du logarithme népérien de la longueur du méropodite de la première patte locomotrice. Les moyennes générales m figurent, avec les écarts-types σ et les coefficients de corrélation r , sur le tableau VII. Le nombre des décimales a été fixé uniformément, pour la commodité des calculs, à celui qui est nécessaire pour traduire, sans perte d'information, les résultats des mesures les plus précises.

Les dimensions des appendices mesurés sur un même animal sont très inégales, le méropodite de la première patte étant plus de trois fois plus long que le carpopodite de la pince. Les dimensions extrêmes d'un même organe varient, d'autre part, selon qu'il est mesuré chez un petit mâle faible ou chez un grand mâle fort, de un à quatre pour la longueur du céphalothorax, de un à cinq ou six pour les longueurs des articles de la pince. La précision relative des mesures variant au moins dans les mêmes rapports, il en résulte qu'après transformation logarithmique, les mesures individuelles ont un nombre inégal de chiffres réellement significatifs. Deux décimales auraient pu suffire à la rigueur, dans la plupart des cas, la troisième n'étant connue qu'à quelques unités près dans les cas les plus favorables, mais nous avons préféré en conserver trois pour plus de sûreté. Les moyennes partielles ont été calculées, pour chaque classe, avec ce même nombre de décimales et les moyennes générales avec quatre décimales dont les trois premières sont certaines.

Le graphique 1 qui illustre le Tableau VII a été construit suivant le procédé adopté habituellement pour l'étude des gradients de croissance, les abscisses étant arbitraires et les ordonnées correspondant aux valeurs de m . Des segments de droite unissent, pour la commodité de la lecture, les points figuratifs des 18 grandeurs étudiées, que nous avons fait se succéder dans l'ordre où elles figurent dans les tableaux numériques. Les lignes m_F et m_f ont pour ordonnées les valeurs qui se rapportent, respectivement, au mâle fort et au mâle faible « moyens ». La troisième ligne, désignée par $m_F - m_f$ a pour ordonnée la différence entre les valeurs correspondantes des m , c'est-à-dire le logarithme du rapport de deux longueurs homologues dans les deux catégories de mâles moyens.

Si l'origine des coordonnées est fixée, pour cette troisième ligne, au niveau du point figuratif de M_1 , comme cela est indiqué sur l'axe placé sur la droite du graphique, cette ligne permet de mettre directement en évidence les caractéristiques morphométriques différentielles du mâle fort et du mâle faible moyens. Une telle translation

TABLEAU V

Logarithmes népériens des différentes longueurs mesurées chez les mâles faibles, classées d'après les dimensions de M_1 .

n	L	I	D ₀	P ₀	C ₀	M ₀	P ₁	C ₁	M ₁	P ₂	C ₂	M ₂	P ₃	C ₃	M ₃	P ₄	C ₄	M ₄
1	1,435	1,946	0,405	1,099	0,336	0,788	1,589	0,875	1,649	1,504	0,875	1,609	1,335	0,916	1,411	1,099	0,875	1,281
1	1,435	1,988	0,531	1,131	0,470	0,916	1,668	1,030	1,775	1,629	1,131	1,710	1,435	1,099	1,609	1,281	0,993	1,482
4	1,503	2,099	0,653	1,230	0,531	0,944	1,774	1,098	1,840	1,676	1,155	1,799	1,434	1,131	1,671	1,352	1,044	1,515
4	1,597	2,162	0,717	1,341	0,627	1,028	1,891	1,193	1,967	1,788	1,237	1,917	1,640	1,209	1,744	1,441	1,139	1,624
17	1,723	2,289	0,862	1,452	0,731	1,151	1,982	1,286	2,058	1,873	1,339	1,999	1,663	1,313	1,833	1,536	1,239	1,722
12	1,787	2,396	0,980	1,570	0,861	1,250	2,062	1,360	2,150	1,957	1,419	2,096	1,756	1,382	1,925	1,620	1,323	1,796
18	1,899	2,488	1,079	1,663	0,949	1,350	2,150	1,463	2,240	2,034	1,504	2,180	1,834	1,471	2,009	1,700	1,410	1,901
41	1,983	2,606	1,173	1,778	1,056	1,459	2,231	1,531	2,336	2,119	1,584	2,268	1,924	1,540	2,090	1,788	1,474	1,979
58	2,067	2,724	1,280	1,898	1,169	1,576	2,336	1,622	2,444	2,222	1,676	2,376	2,024	1,642	2,206	1,894	1,587	2,096
80	2,160	2,852	1,409	2,029	1,297	1,703	2,433	1,722	2,551	2,319	1,770	2,479	2,114	1,736	2,300	1,979	1,663	2,189
62	2,240	2,949	1,500	2,118	1,399	1,801	2,516	1,804	2,640	2,395	1,853	2,566	2,194	1,817	2,384	2,063	1,748	2,276
36	2,350	3,059	1,621	2,230	1,498	1,913	2,596	1,881	2,726	2,472	1,932	2,652	2,271	1,890	2,465	2,131	1,825	2,355
19	2,470	3,192	1,739	2,350	1,631	2,055	2,705	1,980	2,839	2,578	2,023	2,759	2,361	1,987	2,564	2,235	1,920	2,452
2	2,534	3,268	1,893	2,446	1,732	2,128	2,788	2,060	2,918	2,653	2,092	2,856	2,407	2,060	2,618	2,292	1,988	2,521

TABLEAU VI

Logarithmes népériens des différentes longueurs mesurées chez les mâles forts, classés d'après les dimensions de M_1 .

n	L	I	D ₀	P ₀	C ₀	M ₀	P ₁	C ₁	M ₁	P ₂	C ₂	M ₂	P ₃	C ₃	M ₃	P ₄	C ₄	M ₄
4	2,128	2,971	1,464	2,166	1,380	1,825	2,446	1,758	2,569	2,330	1,796	2,495	2,125	1,766	2,318	1,991	1,686	2,205
21	2,195	3,047	1,531	2,233	1,470	1,906	2,527	1,803	2,644	2,399	1,850	2,571	2,182	1,816	2,378	2,045	1,737	2,261
48	2,302	3,193	1,669	2,380	1,604	2,066	2,619	1,904	2,748	2,494	1,947	2,669	2,281	1,915	2,483	2,148	1,846	2,369
38	2,402	3,321	1,816	2,531	1,754	2,229	2,712	2,002	2,857	2,599	2,045	2,784	2,380	2,008	2,594	2,248	1,941	2,477
57	2,478	3,451	1,912	2,633	1,857	2,346	2,801	2,083	2,941	2,671	2,125	2,856	2,448	2,081	2,666	2,315	2,007	2,543
83	2,603	3,623	2,084	2,798	2,024	2,516	2,902	2,180	3,049	2,784	2,216	2,959	2,541	2,172	2,757	2,403	2,098	2,633
46	2,692	3,755	2,207	2,925	2,140	2,655	2,979	2,273	3,145	2,854	2,306	3,047	2,622	2,258	2,834	2,487	2,180	2,720
25	2,754	3,814	2,315	3,001	2,217	2,720	3,080	2,352	3,241	2,949	2,375	3,147	2,713	2,340	2,938	2,566	2,260	2,787
3	2,816	3,923	2,376	3,104	2,322	2,819	3,166	2,412	3,324	3,024	2,465	3,227	2,789	2,436	3,009	2,636	2,348	2,892
2	2,833	3,979	2,433	3,163	2,378	2,897	3,237	2,489	3,421	3,093	2,518	3,327	2,833	2,473	3,103	2,664	2,389	2,966

- TEISSIER, G., 1933. — Etude de la croissance de quelques variants sexuels chez *Macropodia rostrata* L. *Bull. Biol. France-Belgique* 67, pp. 401-444.
- TEISSIER, G., 1935. — Croissance des variants sexuels chez *Maia squinado* L. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, 13, pp. 93-130.
- TEISSIER, G., 1955. — Allométrie de taille et variabilité chez *Maia squinado*. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, 92, pp. 221-264.
- TEISSIER, G., 1960. — Relative Growth. In : "Physiology of Crustacea" (Talbot H. Waterman ed.). Acad. Press. New-York, pp. 537-560.
- THIBAUD, J.M., 1961. — Croissance relative des *Macropodia rostrata* (Mâles forts). *Diplôme Etudes Sup. Zool. Paris* (non publié).

revient, en effet, à soustraire de $X_F - X_f$, logarithme du rapport de deux dimensions homologues, la quantité $M_{IF} - M_{If}$, logarithme du rapport des grandeurs de référence dans les deux catégories de mâles. Comme cette opération équivaut à soustraire $X_f - M_{If}$ de $X_F - M_{IF}$, on voit que son résultat permet de comparer les logarithmes du rapport d'une des dimensions étudiées à celle de l'organe de référence, dans les deux catégories de Crabes, les différences observées devant être nulles, aux erreurs d'échantillonnage près, si mâles forts et mâles faibles moyens sont semblablement proportionnés. Le Tableau VIII, où les erreurs standards ont été calculées à partir de la formule donnée plus haut, montre qu'il n'en est rien et que toutes ces différences sont très hautement significatives. Nous sommes en droit de conclure de ce fait, que la différence de forme qui sépare mâles forts et mâles faibles

TABLEAU VIII
Comparaison des indices morphométriques des mâles forts
et des mâles faibles moyens.

	0	1	2	3	4
P	2519±64	— 326±28	— 404±27	— 666±29	— 689±38
C	1906±66	— 402±30	— 527±29	— 577±31	— 648±33
M	2688±71	0	— 167±16	— 367±24	— 482±27
		L	I	Do	
		— 803±51	2308±74	1416±66	

(tous les nombres sont multipliés par 10.000)

moyens porte sur toutes les dimensions que nous avons étudiées et non pas seulement sur celles de la pince, mais nous ne savons pas pour autant si tous les écarts observés sont imputables au seul dimorphisme et nous aurons à nous demander si certains d'entre eux ne peuvent pas s'expliquer par de simples phénomènes d'allométrie, le mâle fort moyen étant plus grand d'environ 50 p. 100 que le mâle faible moyen.

La comparaison directe des dimensions des deux catégories d'individus moyens peut être faite à partir de la ligne $m_F - m_f$ ou mieux, du Tableau IX, où sont donnés les chiffres qui ont servi à la construire, avec la transposition de tous ces chiffres en rapports de dimensions homologues. On voit ainsi que les dimensions des pinces varient du simple au double, d'une catégorie de mâles à l'autre, tandis que celles des appendices locomoteurs ne sont multipliées que par un coefficient voisin de 1,5 ou 1,6, qui ne diffère qu'assez peu de celui du céphalothorax, mais le dépasse cependant toujours. Les variations de ces coefficients ne sont pas quelconques, mais présentent des régularités assez remarquables. Leurs valeurs numériques vont en décroissant de l'avant vers l'arrière, pour chacun des trois articles de chaque appendice et ce « gradient longitudinal antéropostérieur » est plus marqué pour les méropodites que pour les propodites, et pour les propodites que pour les carpopodites. Dans chaque appendice, le coefficient relatif au méropodite est supérieur à ceux qui s'appliquent au carpopodite et au propodite, mais ces « gradients transversaux » semblent interférer avec les gradients longitudinaux, puisque le coefficient relatif au carpopodite est inférieur aux deux autres pour la pince et les deux premières paires de pattes

locomotrices, mais intermédiaire entre eux pour les deux premiers.

Il est très peu vraisemblable que de telles régularités soient entièrement fortuites, mais il reste nécessaire de montrer que les différences entre termes successifs d'un même gradient sont statistiquement significatives. Il nous faut pour cela calculer l'écart-type d'une différence entre rapports, ce qui est possible pour le gradient longitudinal des méropodites et pour le gradient transversal de la pince, puisque, dans les deux cas, nous connaissons les covariances qui interviennent dans la formule que nous devons utiliser. En remplaçant, pour la simplicité de l'écriture, X_F-X_I par (X) , nous obtenons, pour le gradient longitudinal :

$$\begin{aligned}(M_0)-(M_1) &= 0,2688 \mp 0,0071 ; (M_1)-(M_2) = 0,0167 \mp 0,0016 \\ (M_2)-(M_3) &= 0,0200 \mp 0,0019 ; (M_3)-(M_4) = 0,0115 \mp 0,0020\end{aligned}$$

TABLEAU IX

Dimensions relatives des mâles forts et des mâles faibles moyens.

	0	1	2	3	4
P	0,7296 2,074	0,4451 1,560	0,4373 1,548	0,4111 1,508	0,4088 1,505
C	0,6683 1,951	0,4375 1,549	0,4250 1,529	0,4200 1,522	0,4129 1,511
M	0,7465 2,110	0,4777 1,612	0,4610 1,586	0,4410 1,554	0,4295 1,537
		L	I	Do	
		0,3974 1,488	0,7085 2,031	0,6193 1,858	

différences toutes hautement significatives, ainsi que, *a fortiori*, toutes celles qui portent sur deux appendices qui ne sont pas immédiatement voisins, comme $(M_0)-(M_2)$ ou $(M_1)-(M_3)$. Il en va de même pour le gradient transversal de la pince pour lequel $(M_0)-(P_0) = 0,0169 \mp 0,0029$; $(M_0)-(C_0) = 0,0782 \mp 0,0030$; $(P_0)-(M_0) = 0,0613 \mp 0,0031$.

L'étude des autres gradients ne peut être faite avec la même précision, les coefficients de corrélation que nous aurions besoin de connaître n'ayant pas été calculés, mais nous pouvons user de l'artifice dont le principe a été donné précédemment, en calculant une valeur minimum de la covariance, à partir des coefficients de corrélation avec M_1 que nous connaissons. Nous obtenons ainsi une estimation par excès des écarts-types qui interviennent dans nos comparaisons, qui suffit à prouver, en ce qui concerne les gradients transversaux, que toutes les différences $(M)-(P)$ et toutes les différences $(M)-(C)$ sont largement significatives, que la différence $(P_2)-(C_2)$ l'est aussi, qu'en revanche la différence $(P_4)-(C_4)$ ne l'est sûrement pas et que nous ne pouvons pas nous prononcer avec les informations dont nous disposons sur la signification des différences $(P_1)-(C_1)$ et $(P_3)-(C_3)$. Pour le gradient longitudinal concernant les propodites, $(P_1)-(P_3)$, $(P_2)-(P_3)$ et $(P_2)-(P_4)$ sont très significatifs ; $(P_3)-(P_4)$ ne l'est pas et $(P_1)-(P_2)$ est douteux. Pour les carpodites, $(C_1)-(C_2)$ et $(C_2)-(C_4)$ sont très significatifs ; $(C_2)-(C_3)$ et $(C_3)-(C_4)$ restent douteux.

Il apparaît, à la suite de tous ces calculs et malgré l'imperfection de quelques-uns d'entre eux, que les gradients que nous avons décelés, correspondent à la réalité. Ces gradients sont assez semblables à ceux que l'on peut mettre en évidence, par d'autres moyens, chez les *Maia* mâles adultes, ce qui autorise à croire qu'ils sont beaucoup moins liés au dimorphisme qu'au fait que les mâles forts sont, en moyenne, plus grands que les mâles faibles.

Nous sommes ainsi conduits, pour la deuxième fois, à nous demander comment distinguer dans les différences observées entre mâles faibles et mâles forts moyens ce qui est imputable au fait qu'ils appartiennent à deux catégories morphologiquement et physiologiquement distinctes, de ce qui peut être expliqué, d'une façon plus banale, par le simple jeu des lois élémentaires de la croissance relative. Pour répondre à cette question, deux voies nous sont ouvertes, puisque notre matériel nous permet, à la fois, de comparer des individus des deux catégories ayant la même taille et, dans chacune d'elles, des exemplaires de tailles très différentes, cette deuxième comparaison devant être reprise ultérieurement par un autre procédé.

Les calculs nécessaires, en ce qui concerne les mâles faibles et les mâles forts de même taille, ont été faits pour les trois classes de la zone de recouvrement et pour l'ensemble des 117 mâles faibles

TABLEAU X

Comparaison des mâles forts et faibles dans la zone de recouvrement.

	0	1	2	4	3
P	1279±92	— 17±45	25±37	— 85±38	— 85±56
C	779±96	10±45	— 23±41	17±42	— 11±45
M	2261±97	0	16±27	3±36	— 59±43
		L	I	Do	
		— 623±88	1001±113	319±98	

(tous les nombres sont multipliés par 10.000)

et des 107 mâles forts qu'elles renferment. Les résultats étant concordants, ne sont donnés dans le Tableau X que pour cet ensemble. Pour faciliter les comparaisons, les points correspondants à chacune des moyennes observées ont été ramenés, par des translations parallèles aux droites d'allométrie, sur l'abscisse correspondant à la valeur moyenne M_1 , relative aux 224 *Macropodia* concernés par ce calcul. Pour juger de la signification de ces différences corrigées, nous avons utilisé l'écart-type lié avec M_1 de chacune des grandeurs étudiées. Cette statistique, facile à calculer à partir d'un coefficient de corrélation et du σ qui lui correspond, permet d'estimer la valeur moyenne de la dispersion de la grandeur considérée dans l'ensemble des individus caractérisés par une même valeur de la grandeur de référence. On voit que, tenu compte du fait que les écarts-types dont nous avons fait usage n'ont été estimés que de façon indirecte, les résultats obtenus sont parfaitement clairs. Pour la pince tout entière et pour chacun de ses articles, les valeurs relatives aux mâles forts sont très supérieures à celles qui caractérisent les mâles faibles, ce que nous savions déjà, tandis que pour les appendices locomoteurs, il n'y a pas de différences significatives entre les deux catégories

d'individus. Nous pourrions conclure de cela que le dimorphisme ne porte que sur les pinces, s'il n'apparaissait, en même temps, que, à M_1 égal, le céphalothorax est plus court chez les mâles forts que chez les mâles faibles, la différence tout à fait significative, étant du même ordre de grandeur que celui qui s'observe pour C_0 , mais de sens inverse. Il résulte de là que, si le classement avait été fait, comme en 1933, d'après les valeurs de L , nous aurions constaté que, à longueur de céphalothorax égale, tous les articles de tous les appendices sont plus grands chez les mâles forts que chez les mâles faibles et que nous aurions pu construire un tableau des différences, assez semblable à celui que l'on obtiendrait en soustrayant des (X), non plus (M_1), mais (L), ce qui revient, en l'espèce, à ajouter 0,0623 dans chacune des cases du Tableau X. Les différences ainsi obtenues doivent être comparées à des erreurs standards que l'on peut estimer par les procédés que nous avons déjà utilisés. On constate alors, comme prévu, que toutes les différences deviennent significatives et que, par conséquent, le dimorphisme porte sur tous les appendices, lorsque la longueur du céphalothorax est prise comme grandeur de référence.

TABLEAU XI

Comparaison des mâles forts et faibles de la classe 2,7-2,8.

	0	1	2	3	4
P	1238±148	16±75	22±62	— 100±63	— 29±89
C	801±156	29±75	— 43±70	42±20	13±44
M	1275±155	0	— 44±43	— 27±59	— 72±71
	L	I	Do		
	— 699±145	10·2±189	217±161		

(tous les nombres sont multipliés par 10.000)

Il nous reste, avant de conclure cette étude des moyennes, à comparer dans chacune de nos séries de mesures, deux lots d'animaux de taille inégale. L'un d'eux sera pris dans la classe centrale de la zone de recouvrement, pour laquelle M_1 est compris entre 2,7 et 2,8, où l'on trouve 48 F et 36 f. Les deux autres seront constitués par 41 f de la classe 3,1-3,2 et par 46 F de la classe 3,1-3,2, séparés l'un de l'autre de la classe centrale par un intervalle de 0,4 qui correspond à un accroissement de taille d'environ 50 p. 100. Les Tableaux XI à XIII, construits comme les précédents, donnent les résultats de ces calculs ; le premier, où sont comparés les mâles F et f de la classe 2,7-2,8, ramenés sur l'abscisse $M_1 = 2,75$, nous redonne des résultats semblables à ceux que nous connaissions par le Tableau X et ne figure ici que pour être comparé aux suivants. Les Tableaux XII et XIII, consacrés respectivement aux mâles faibles et aux mâles forts, nous montrent que dans la période qui précède la mue de puberté, comme dans celle qui la suit, les changements de proportions des différents appendices sont, dans l'ensemble, tout à fait significatifs et que, par conséquent, toutes les croissances sont allométriques par rapport à M_1 . Les allométries, minorantes pour les appendices locomoteurs, sont majorantes pour les articles de la pince et la majoration est plus importante, pour un même accroissement de M_1 , dans la catégorie forte que dans la catégorie faible. En ce qui concerne la longueur du céphalothorax, le taux d'accroissement semble, dans les

deux cas, être inférieur à celui de M_1 , mais la différence, qui n'est certainement pas significative, pour les mâles forts, ne l'est probablement pas non plus pour les mâles faibles.

Si nous rapprochons maintenant nos deux derniers tableaux de celui que nous avons construit pour comparer les indices morphométriques des mâles forts et faibles moyens, nous pouvons retrouver, à l'intérieur des deux catégories de mâles, les gradients longitudinaux et transversaux que nous avons décelés en comparant les deux types de mâles moyens. Il nous suffit pour cela de constater que l'ordre, croissant ou décroissant, dans lequel se rangent les nombres consignés sur un même tableau, est sensiblement le même dans les trois cas

TABLEAU XII

Taux d'accroissement des mâles faibles
pour un passage de M_1 de la classe 2,3-2,4 à la classe 2,7-2,8.

	0	1	2	3	4
P	616±126	— 253±81	— 378±66	— 439±63	— 472±74
C	520±140	— 409±73	— 425±62	— 400±71	— 400±59
M	699±125	0	— 63±41	— 153±56	— 140±69

(tous les nombres sont multipliés par 10.000)

L	I	Do
— 228±145	620±198	577±152

TABLEAU XIII

Taux d'accroissement des mâles forts,
pour un passage de M_1 de la classe 2,7-2,8 à la classe 3,1-3,2.

	0	1	2	3	4
P	1487±163	— 365±64	— 369±55	— 554±60	— 586±100
C	1397±168	— 280±73	— 390±68	— 542±65	— 633±81
M	1922±177	0	— 196±44	— 458±58	— 459±69

L	I	Do
— 71±137	1642±167	1406±162

(tous les nombres sont multipliés par 10.000)

et d'utiliser pour exprimer cette concordance, le coefficient de corrélation par rangs de Spearman, en laissant de côté la longueur du céphalothorax qui n'a pas à intervenir ici. La valeur de ce coefficient ρ , pour les 17 mesures restantes, est de 0,87 lorsque l'on compare les deux lots de mâles faibles et forts dont il vient d'être question, de 0,94 et 0,96 si la comparaison est faite, entre les changements présentés par les indices morphométriques lors du franchissement de la mue imaginaire et les variations constatées, pour un accroissement de taille sensiblement égal, chez les mâles faibles ou chez les mâles forts. Les ressemblances entre les trois classements pris deux à deux, étant certainement dues, pour une part, au fait que les indices relatifs aux mesures de la pince sont toujours plus élevés que les autres, on peut estimer préférable de limiter la comparaison aux 12 valeurs relatives aux appendices locomoteurs. On trouve, alors, pour les trois valeurs de ρ correspondant aux précédentes, 0,62 ; 0,83 et 0,91, valeurs plus faibles que celles qui se rapportaient aux 17 mesures,

comme il était prévu, mais valeurs très significatives. Pour exprimer, enfin, par un seul nombre, le degré de ressemblance entre nos trois séries d'indices, nous pouvons utiliser le coefficient de concordance de Kendall W , qui est égal à 0,95 pour les 17 mesures et à 0,86 pour les 12 mesures relatives aux appendices locomoteurs et confirme les résultats précédents.

On voit, au total, que les variations des indices morphométriques, au cours de la vie des *Macropodia*, sont principalement imputables à des phénomènes d'allométrie et que les gradients longitudinaux et transversaux mis en évidence par la comparaison des mâles faibles et des mâles forts moyens ne sont, en définitive, que des gradients de croissance d'un type assez banal.

ÉCARTS-TYPES ET GRADIENTS.

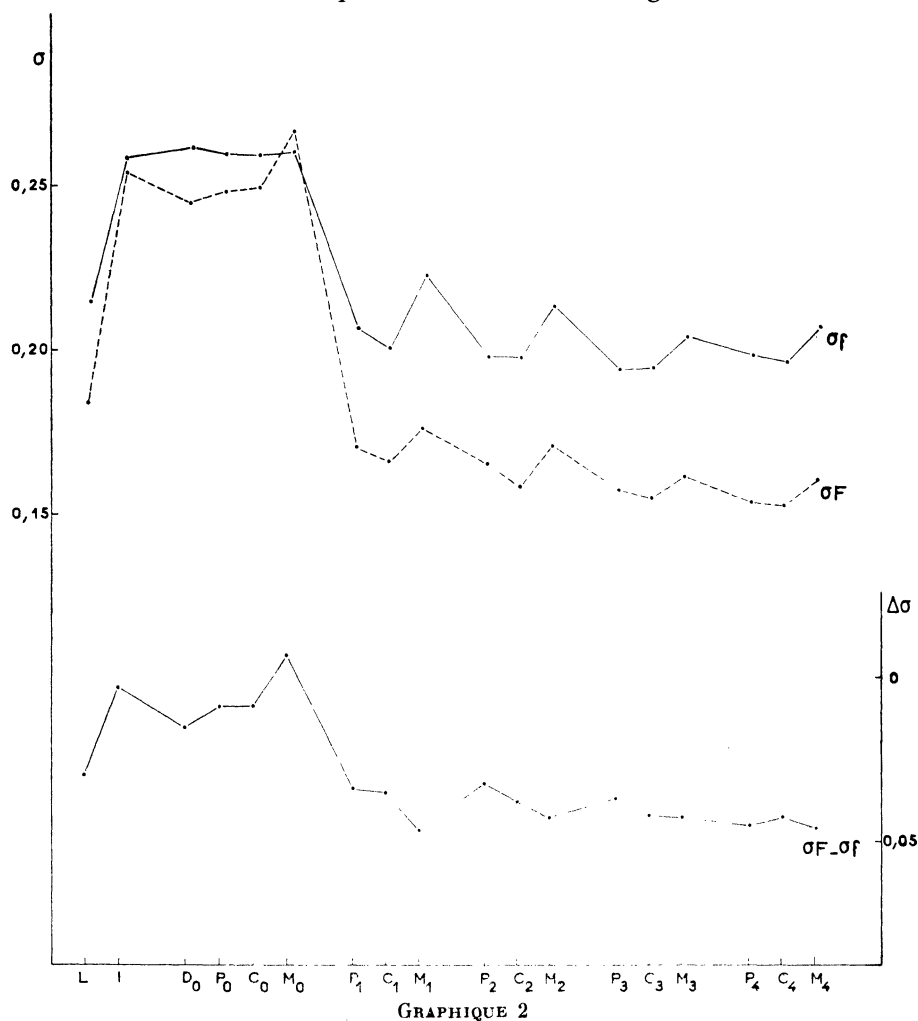
Nous n'avons jusqu'ici utilisé les écarts-types que pour juger de la signification des moyennes ou de leurs différences, mais ces statistiques jouent un rôle si important dans toutes les recherches portant sur la croissance relative, qu'il nous faut maintenant les examiner d'assez près et pour elles-mêmes.

On ne perdra pas de vue que les σ ne sont pas les écarts-types des mesures, mais ceux de leurs logarithmes et que leur valeur dépend essentiellement des dimensions des organes étudiés, une même dispersion des mesures autour de leur moyenne correspondant à un σ d'autant plus élevé que l'appendice est plus petit. Lorsque l'on utilise, comme nous l'avons fait ici, des logarithmes népériens, les σ sont pratiquement égaux aux coefficients de variation, ce qui donne un sens biologique immédiat aux comparaisons que l'on pourra faire à partir du tableau VII où sont consignées les estimations des σ relatives aux 18 grandeurs étudiées dans chaque catégorie de mâles et leurs erreurs standards. Les graphiques 2 et 3, où les ordonnées sont respectivement proportionnelles à σ et à $\log. \sigma$, construits comme le graphique 1 et qui se lisent comme lui, montrent certaines régularités qu'il nous faut interpréter.

Une remarque d'ordre technique n'est pas inutile. Les estimations des σ faites après groupement des données, sont entachées d'une incertitude qui ne peut pas faire disparaître la correction de Sheppard, mais que l'on peut évaluer en terme d'erreur standard de groupement. Cette erreur, égale ici à 0,0015 pour les mâles faibles et à 0,0016 pour les mâles forts, doit être comparée aux erreurs standards d'échantillonnage correspondant aux grandeurs étudiées. Le rapport de ces deux erreurs qui ne devrait pas, si le classement était suffisamment fin, dépasser 0,10, est égal à 0,108 pour les articles de la pince dans les deux catégories de mâles, ce qui est acceptable, mais atteint, pour les articles des pattes locomotrices 0,15 chez les mâles faibles et 0,18 chez les mâles forts, chiffres manifestement trop élevés. Cette perte d'information, conséquence d'un trop grand espacement des limites de nos classes, n'est d'ailleurs pas très grave et un peu de prudence dans l'interprétation des calculs suffit à la rendre pratiquement négligeable.

Nous n'avons pas à nous occuper des différences que présentent les valeurs estimées des écarts-types pour les dimensions homologues

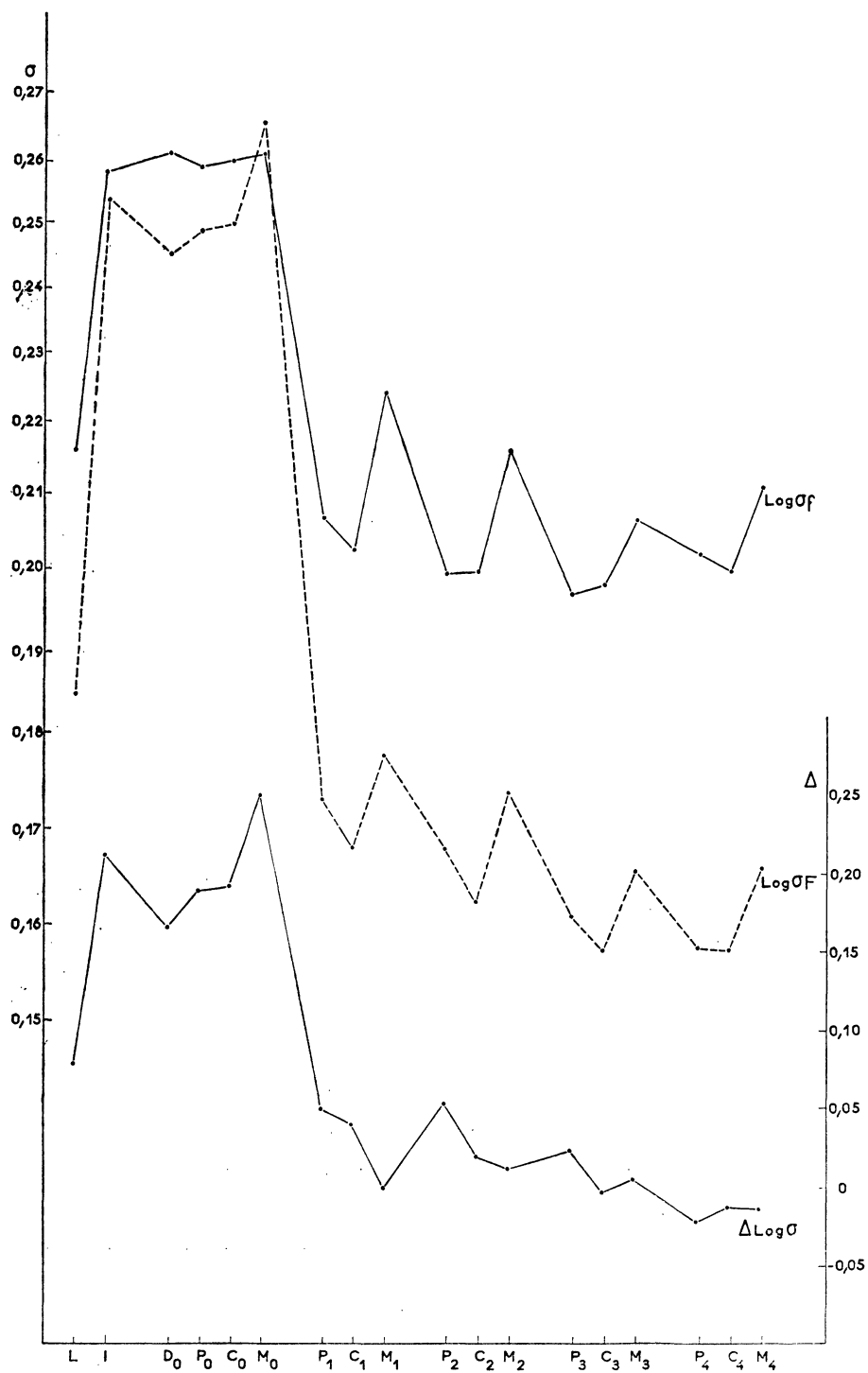
des mâles forts et faibles, puisque nous savons que les formes de distribution qu'elles caractérisent ne présentent pas en elles-mêmes d'intérêt biologique. Nous remarquerons cependant, en passant, que les différences relatives aux appendices locomoteurs sont toutes significatives et que celles qui se rapportent à la pince ne le sont pas. Cette opposition entre ces deux séries de mesures se retrouvera très clairement dans l'étude qui va être faite de la signification des diffé-



GRAPHIQUE 2
Comparaison des écarts-types dans les deux catégories de mâles.

rences existant entre les valeurs estimées des 18 écarts-types, pris, deux à deux, dans chacune des deux catégories de *Macropodia*.

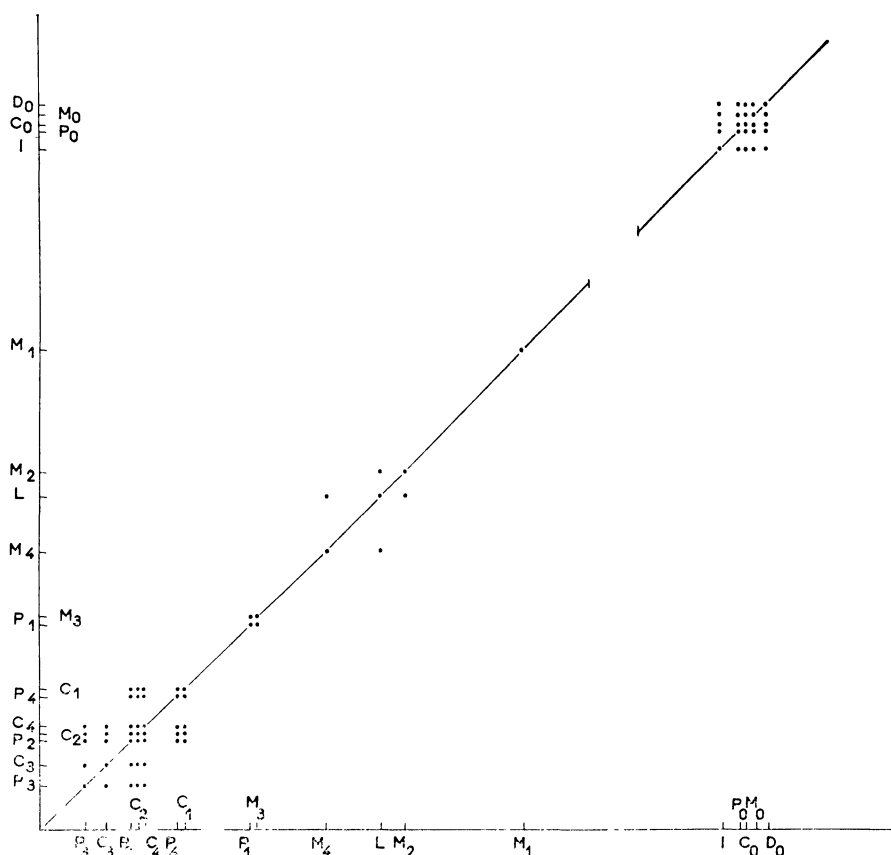
Chez les mâles forts, comme chez les mâles faibles, les valeurs des σ se répartissent en effet en deux séries correspondant, l'une aux mesures portant sur la pince, l'autre à celles qui intéressent les articles de chacune des quatre paires de pattes locomotrices et la longueur du céphalothorax. La séparation entre les deux séries est



GRAPHIQUE 3

Comparaison des logarithmes des écarts-types dans les deux catégories de mâles.

complète ; pour les mâles faibles, les chiffres relatifs à la pince s'échelonnent entre 0,2581 et 0,2615 et ceux qui correspondent aux autres mesures entre 0,1971 et 0,2243 ; pour les mâles forts, les domaines de variation correspondants sont, respectivement, de 0,2452 à 0,2667 et de 0,1568 à 0,1846. Il n'est besoin d'aucun calcul pour se rendre compte que les deux coupures sont réelles et que les différences entre les termes extrêmes de trois de ces séries d'écart-types sur quatre ne sont vraisemblablement pas dues à des erreurs d'échantillonnage.

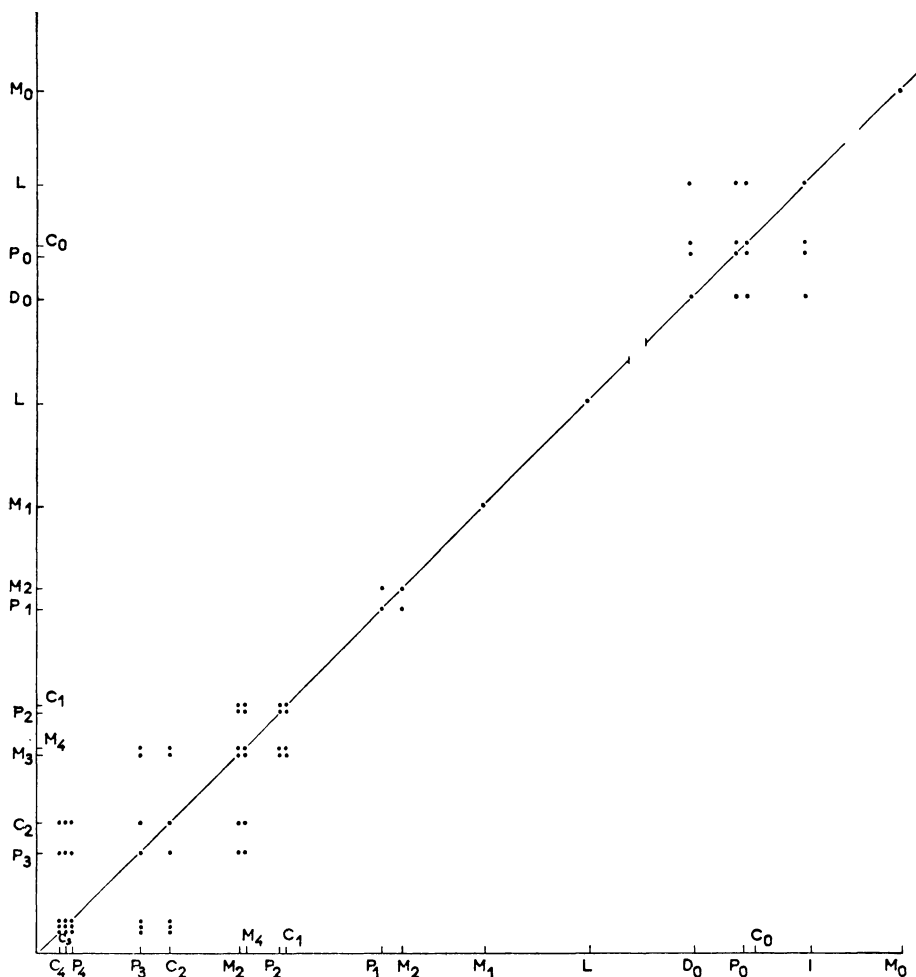


GRAPHIQUE 4

Comparaison deux à deux des écarts-types chez les mâles faibles.

ni pour reconnaître, inversement, qu'il existe des groupes de deux ou trois écarts-types dont les valeurs estimées sont pratiquement identiques. Le plus souvent, cependant, la signification des différences entre articles d'un même appendice, ou entre articles correspondants de deux appendices locomoteurs, ne peut être établie qu'au prix de certains calculs. Ceux-ci ont porté sur les logarithmes népériens des écarts-types, cette transformation classique ayant pour double avantage de simplifier les formules et d'en rendre l'interprétation biologique plus facile. L'erreur standard de la différence entre les logarithmes de deux écarts-types étant égale à $(1-r^2)/n$, peut être calculée directe-

ment lorsque le coefficient de corrélation est connu ; s'il ne l'est pas, on peut, comme nous l'avons déjà fait pour l'étude des moyennes, calculer une valeur par défaut de r et obtenir par elle une valeur limite supérieure de l'erreur, à laquelle nous comparerons les différences observées. L'inconvénient évident de ce procédé est qu'il peut conduire à minimiser l'importance de certaines différences.



GRAPHIQUE 5

Comparaison deux à deux des écarts-types chez les mâles forts.

Les graphiques 4 et 5 condensent sous une forme imagée les résultats des 153 comparaisons possibles entre les 18 écarts-types pris deux à deux, un point placé en (x, y) indiquant que la différence entre les deux logarithmes correspondants ne doit pas être tenue pour significative d'après les informations dont nous disposons. Les écarts-types ont été classés par valeur croissante et les longueurs portées en abscisse et en ordonnée sont proportionnelles aux logarithmes de ces écarts-types, mais des coupures ont été faites pour ramener les points

relatifs à la pince dans les limites de la justification, les graphiques pouvant ainsi rester lisibles sans atteindre de trop grandes dimensions.

L'interprétation de ces graphiques n'est pas immédiate et quelques remarques préliminaires ne sont pas inutiles. Il faut préciser, en premier lieu, que les résultats auxquels nous sommes arrivés diffèrent vraisemblablement quelque peu de ceux qu'aurait pu nous donner l'analyse des mêmes chiffres si, les r ayant été calculés directement, nous avions pu utiliser dans chaque comparaison la meilleure estimation de l'erreur probable. Des calculs plus exacts ne pourront d'ailleurs qu'augmenter le nombre des différences considérées comme significatives et qu'accentuer, par conséquent, les distinctions explicitées sur nos graphiques. Nous devons noter, en second lieu, que l'ordre dans lequel devraient être rangées suivant leur variabilité croissante, les grandeurs que nous avons étudiées, n'est pas exactement connu, les différences séparant certains écarts-types comme P_4 , C_4 et C_3 chez les mâles forts ou C_4 , C_3 et P_3 chez les mâles faibles étant réellement insignifiantes. Il n'en est que plus intéressant de constater que les classements obtenus ne diffèrent qu'assez peu d'une catégorie à l'autre, le coefficient de corrélation par rang dépassant 0,88 pour l'ensemble des 18 mesures.

Dans les deux séries, l'écart-type de M_1 est significativement différent de tous les autres, fait imprévu mais heureux qui donne à la grandeur choisie comme référence une importance particulière. En revanche, quatre des σ relatifs à la pince, l , D_0 , P_0 , C_0 , auxquels se joint le cinquième, M_0 , chez les mâles faibles, constituent un ensemble homogène, statistiquement différent de toutes les autres valeurs de nos tableaux, que l'on pourrait remplacer sans grand inconvénient dans tous les calculs, par une valeur moyenne. Mais les faits ne sont généralement pas aussi simples et l'on voit bien sur les graphiques que, s'il existe des groupes de points correspondant à un ensemble d'écarts-types très voisins les uns des autres, ces groupes se chevauchent le plus souvent. Les données dont nous disposons nous permettent cependant de réduire de 18 à 9 le nombre des valeurs de σ réellement distinctes, chez les mâles forts comme chez les mâles faibles.

Les groupements provisoires ainsi réalisés n'ont malheureusement aucune signification biologique apparente et ne se correspondent pas d'une catégorie de mâles à l'autre, à l'exception de M_1 et de L et il nous est difficile de trouver beaucoup d'intérêt au fait statistique qui vient d'être mis en évidence. C'est pour cette raison que nous devons continuer à distinguer nos 18 écarts-types, sans oublier pour autant que les différences qui les séparent sont de valeurs très inégales.

Nous avons déjà noté que l'ordre des σ diffère assez peu d'une catégorie de mâles à l'autre, constatation que l'on doit évidemment rapprocher de celle, toute semblable, que nous avons faite en comparant les variations des indices morphométriques au cours de la croissance chez les mâles faibles et chez les mâles forts. Les raisons de cette similitude sont très simples et apparaissent dès que l'on remarque que l'ordre dans lequel se rangent les différences figurant dans les Tableaux XII et XIII est nécessairement le même que celui dans lequel pourraient être classées les pentes des droites joignant les points moyens (X , M_1) relatifs aux deux classes de taille comparées et qu'il doit, par conséquent, être voisin de celui que l'on obtiendrait en ordonnant les coefficients de régression de X en M_1 . Classer les σ

revient par ailleurs à classer les constantes d'allométrie, dont l'ordre ne peut être très différent de celui des coefficients de régression, puisqu'ils sont unis par la relation $b = r \alpha$ et que les r sont assez voisins les uns des autres. Il doit donc exister une assez forte corrélation entre les σ et les Δx d'une même série et, puisque les Δx des deux séries sont aussi en corrélation, il n'est pas surprenant qu'il en soit de même pour les α ou les σ qui leur correspondent.

Il est facile de justifier ces propositions en vérifiant d'abord que les différences Δx , les coefficients de régression b et les écarts-types σ des 17 mesures autres que L sont en forte corrélation. Les valeurs du coefficient ρ de Spearmann sont respectivement 0,97 ; 0,99 et 0,97 pour les corrélations entre les Δx et les b , les b et les σ , les Δx et les σ chez les mâles forts, les chiffres correspondants pour les mâles faibles étant 0,90, 0,98 et 0,89. Le coefficient de concordance W de Kendall, qui traduit l'accord des trois procédés de classement des appendices et de leurs articles, dépasse 0,98 chez les mâles forts et 0,95 chez les mâles faibles. Si nous comparons maintenant les mâles faibles et les mâles forts, le coefficient de corrélation par rang, égal à 0,87, comme nous le savons déjà, lorsque le classement est fait selon les Δx prend les valeurs 0,85 s'il est fait par rapport aux b et 0,87 si la comparaison porte sur les σ . Nous aurions obtenu exactement les mêmes résultats numériques, en remplaçant les coefficients de régression par les covariances qui leur sont proportionnelles et les écarts-types par les variances, corrigées ou non selon Sheppard, ou les constantes d'allométrie, qui se classent nécessairement dans le même ordre. On voit par là que les gradients longitudinaux et transversaux, mis en évidence par la comparaison des mâles moyens des deux catégories, peuvent être retrouvés sous la forme très classique de gradients de croissance et qu'il doit être possible d'en préciser la structure en combinant les informations, largement indépendantes les unes des autres, qui ont permis de les déceler.

Il nous faut pour cela commencer par améliorer les estimations des coefficients de régression par rang, en donnant aux mesures de la pince le même poids qu'à celles de chacun des appendices locomoteurs ; nos calculs ne porteront donc que sur les propodites, carpopodites et méropodites. Il nous faut aussi corriger nos classements pour tenir compte du fait que, dans chacune de nos séries de σ , de b ou de Δx , il existe des groupes de deux ou trois valeurs qui, n'étant pas significativement distinctes, devraient occuper le même rang. Le premier résultat de cette procédure est de nous montrer que les différences assez minimes qui apparaissent entre les classements selon les b et les classements selon les σ n'étaient pas significatives et que, ces deux critères faisant double emploi, un seul d'entre eux doit intervenir dans l'étude des gradients. Les cinq séries de caractéristiques intervenant dans le classement général, seront, les logarithmes des taux d'accroissement, dans le passage d'une catégorie de mâles moyens à l'autre (X), les taux d'accroissement relatif ΔF et Δf correspondant à une même différence dans les valeurs de M_1 chez les mâles forts et chez les mâles faibles, les écarts-types σ_F et σ_f correspondant à ces deux catégories d'individus. Les variables ont été classées en ordre décroissant dans chaque série et placées *ex æquo* lorsqu'elles ne différaient pas de façon significative, le nombre

des variables étant de 15 dans les calculs portant sur les cinq paires d'appendices, de 12 dans ceux qui s'appliquent seulement aux appendices locomoteurs, ou aux pinces et aux trois premières paires de pattes marcheuses. Les mêmes calculs ont été faits, à titre de comparaison, sur les variables classées sans *ex æquo* et nous avons également complété la série des ρ se rapportant aux 17 mesures considérées comme distinctes, dont nous connaissions déjà six valeurs.

Le tableau XIV donne, dans sa partie supérieure droite, les 10 valeurs de ρ se rapportant aux classements portant sur 15 articles

TABLEAU XIV

Coefficients de corrélation par rangs pour les 15 articles des 5 appendices.

	(X)	ΔF	σF	Δf	σf
			$n = 15 \ (P_0 - M_4)$		$W = 0,915$
(X)	—	0,943	0,957	0,931	0,882
ΔF	0,963	—	0,966	0,832	0,797
σF	0,956	0,966	—	0,887	0,855
Δf	0,937	0,870	0,878	—	0,893
σf	0,880	0,826	0,870	0,887	—
	$n = 17 \ (I - M_4)$		$W = 0,923$		

principaux des cinq appendices et, dans sa partie inférieure gauche, les chiffres correspondants pour les 17 variables. On voit que les deux procédés de calcul donnent des résultats peu différents les uns des autres, le coefficient de corrélation moyen étant égal à 0,894 pour le premier et à 0,903 pour le second, les coefficients de concordance correspondant étant 0,915 et 0,923. Le même calcul portant sur 15 variables sans *ex æquo* aurait donné 0,879 pour la corrélation moyenne et 0,903 pour W . Devant de tels résultats, il est permis d'ad-

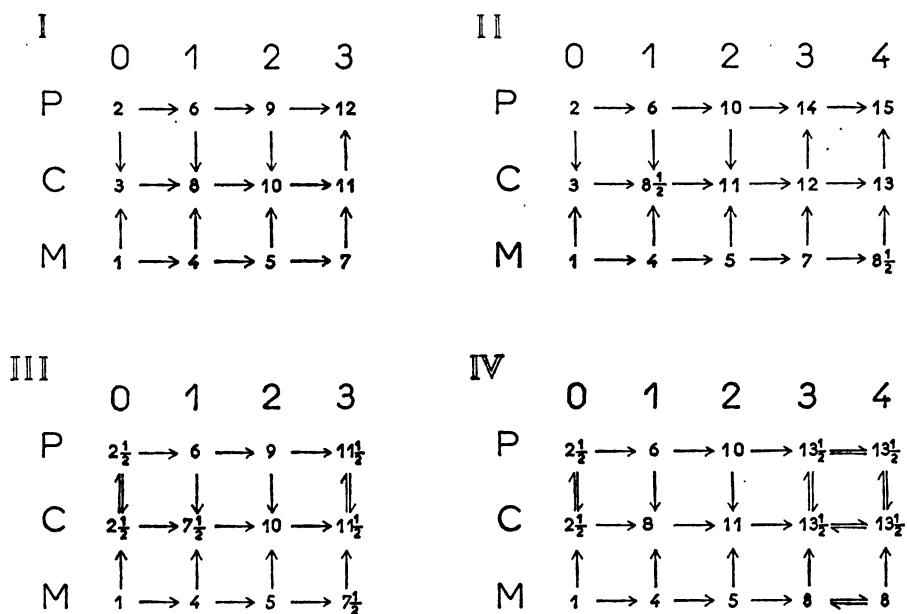
TABLEAU XV

Coefficients de corrélation par rangs, pour les 10 articles des 4 appendices antérieurs et des 4 appendices locomoteurs.

	(X)	ΔF	σF	Δf	σf
			$n = 12 \ (P_1-M_4)$		$W = 0,837$
(X)	—	0,888	0,918	0,863	0,775
ΔF	0,923	—	0,934	0,670	0,608
σF	0,953	0,960	—	0,782	0,718
Δf	0,977	0,864	0,924	—	0,796
σf	0,989	0,928	0,946	0,948	—
		$n = 12 \ (P_0-M_3)$		$W = 0,953$	

mettre que les propodites, carpopodites et méropodites des cinq appendices étudiés peuvent être rangés dans un « ordre naturel » que chacun des critères de classement que nous pouvons utiliser permet d'approcher plus ou moins exactement. Avant de chercher quel peut être cet ordre naturel, il est cependant utile d'examiner les résultats de l'étude des deux séries de 12 articles, consignés sur le tableau XV, dans la partie inférieure gauche pour la série $P_0 C_0, \dots, C_3 M_3$ et dans

la partie supérieure droite pour les articles des quatre pattes marcheuses P, C, \dots, C, M . On voit que, pour la série antérieure, les coefficients de corrélation obtenus sont extrêmement élevés ; ils le seraient à peine moins s'ils avaient été calculés après classement sans *ex æquo*, leurs moyennes étant 0,941 dans un cas et 0,934 dans l'autre, ce qui correspond à des W égaux à 0,953 et 0,947. Les mêmes calculs portant sur les seuls appendices locomoteurs, donnent des corrélations encore élevées, mais nettement inférieures aux précédentes, les valeurs moyennes des ρ étant 0,796 et 0,750, suivant que l'on admet ou non que deux articles puissent occuper le même rang, et les valeurs de W , 0,837 et 0,800. Il est très clair par là que les gradients, extrêmement marqués dans la région antérieure, s'atténuent dans la partie postérieure du corps et que, si l'on veut en préciser la forme, il convient de les construire de l'avant vers l'arrière.



GRAPHIQUE 6

Gradients de croissance I et II, classement sans *ex-æquo*,
III et IV classement avec *ex-æquo*.

La méthode classique d'estimation du meilleur classement général consiste à additionner les rangs obtenus selon les différents critères utilisés et à ordonner les totaux ainsi calculés. Il se trouve que les résultats auxquels on arrive en procédant ainsi pour les 12 séries de statistiques correspondant aux appendices antérieurs sont exactement les mêmes pour les calculs comportant des *ex æquo* que pour ceux où chaque article occupe un rang distinct et que les corrélations moyennes avec les cinq critères 0,971 et 0,969 sont extrêmement élevées et très voisines l'une de l'autre. Le graphique 6 I où sont indiqués les rangs de chaque article dans le classement général et où les flèches montrent le sens des gradients longitudinaux et transversaux résume symboliquement ces résultats.

L'étude des 15 articles confirme les résultats précédents, mais montre en même temps, que, pour les deux derniers appendices, les gradients perdent beaucoup de leur netteté. Ce résultat n'apparaît pas sur le graphique 6 II construit comme le précédent qui montre, au contraire, une belle régularité. Il correspond à un classement général pour lequel les corrélations moyennes avec les cinq critères sont 0,945 et 0,942, chiffres plus faibles que les précédents alors que si les gradients avaient été aussi nets à l'arrière de l'animal qu'à l'avant, elles auraient dû être plus fortes, les séries étant plus longues. En fait, l'ordre des trois ou même, des quatre dernières valeurs qui se rapportent à P_3 , P_4 , C_4 et C_3 reste assez incertain et la prudence conseillerait plutôt d'adopter un schéma tel que celui du graphique 6 IV, en attendant que des études plus poussées aient permis de savoir si les gradients postérieurs des mâles faibles et des mâles forts ont réellement la même structure.

Le point le plus intéressant, en tout état de cause, est que les gradients mis en évidence par ces longs calculs, sont exactement ceux qu'avait permis de reconnaître la simple comparaison des mâles moyens, forts et faibles.

ALLOMÉTRIES ET DISCONTINUITÉS.

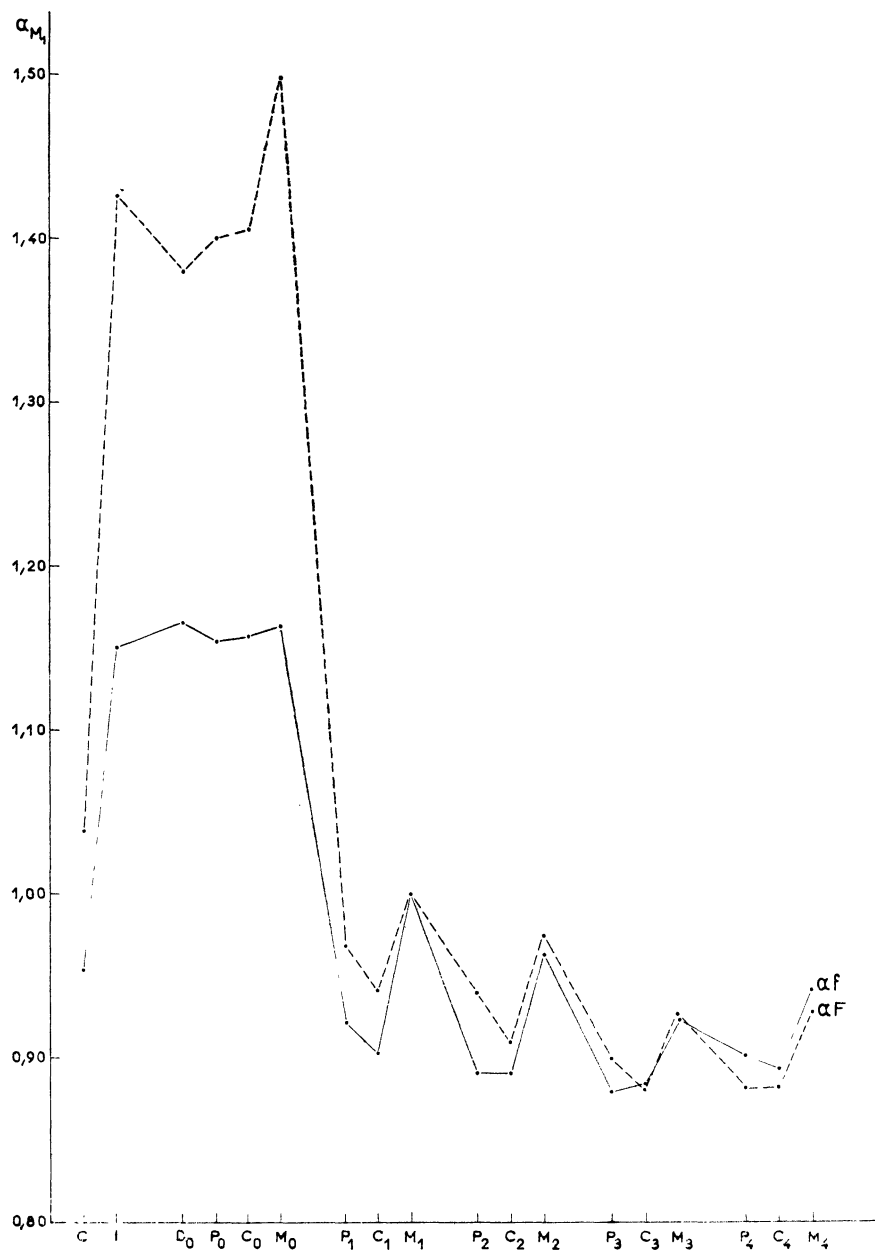
Tous nos calculs ont porté jusqu'à présent sur les moyennes et les écarts-types des logarithmes des mesures et nous n'avons fait aucun usage explicite des paramètres caractéristiques des relations

TABLEAU XVI

Constantes d'équilibre $\alpha(M_1)$ et $\alpha(L)$ des mâles faibles et des mâles forts.

	Mâles faibles		Mâles forts	
	$\alpha(M_1)$	$\alpha(L)$	$\alpha(M_1)$	$\alpha(L)$
L	0,9582±0,0151	1	1,0379±0,0207	1
l	1,1510±0,0207	1,2012±(0,0230)	1,4258±0,0255	1,3738±(0,0200)
D_0	1,1659±0,0158	1,2168±(0,0192)	1,3785±0,0245	1,3282±(0,0185)
P_0	1,1554±0,0131	1,2059±0,0168	1,3993±0,0246	1,3482±0,0186
C_0	1,1572±0,0145	1,2077±0,0157	1,4046±0,0255	1,3533±0,0187
M_0	1,1631±0,0130	1,2138±0,0164	1,4990±0,0268	1,4443±0,0214
P_1	0,9222±0,0084	0,9624±(0,0180)	0,9697±0,0097	0,9343±(0,0210)
C_1	0,9032±0,0076	0,9427±(0,0170)	0,9409±0,0111	0,9066±(0,0215)
M_1	1	1,0436±0,0164	1	0,9635±0,0184
P_2	0,8906±0,0069	0,9295±(0,0170)	0,9401±0,0083	0,9058±(0,0200)
C_2	0,8912±0,0065	0,9301±(0,0170)	0,9088±0,0104	0,8756±(0,0205)
M_2	0,9640±0,0043	1,0061±0,0167	0,9755±0,0067	0,9399±0,0198
P_3	0,8788±0,0066	0,9172±(0,0165)	0,9006±0,0091	0,8677±(0,0195)
C_3	0,8840±0,0074	0,9226±(0,0170)	0,8816±0,0098	0,8494±(0,0100)
M_3	0,9229±0,0059	0,9632±0,0168	0,9277±0,0088	0,8938±0,0197
P_4	0,9018±0,0077	0,9412±(0,0175)	0,8824±0,0151	0,8502±(0,0230)
C_4	0,8932±0,0061	0,9322±(0,0170)	0,8817±0,0123	0,8495±(0,0210)
M_4	0,9420±0,0072	0,9832±0,0179	0,9291±0,0105	0,8952±0,0197

d'allométrie. Nous aurions pu, cependant, remplacer dans l'étude des gradients, les séries d'écarts-types par des séries de constantes

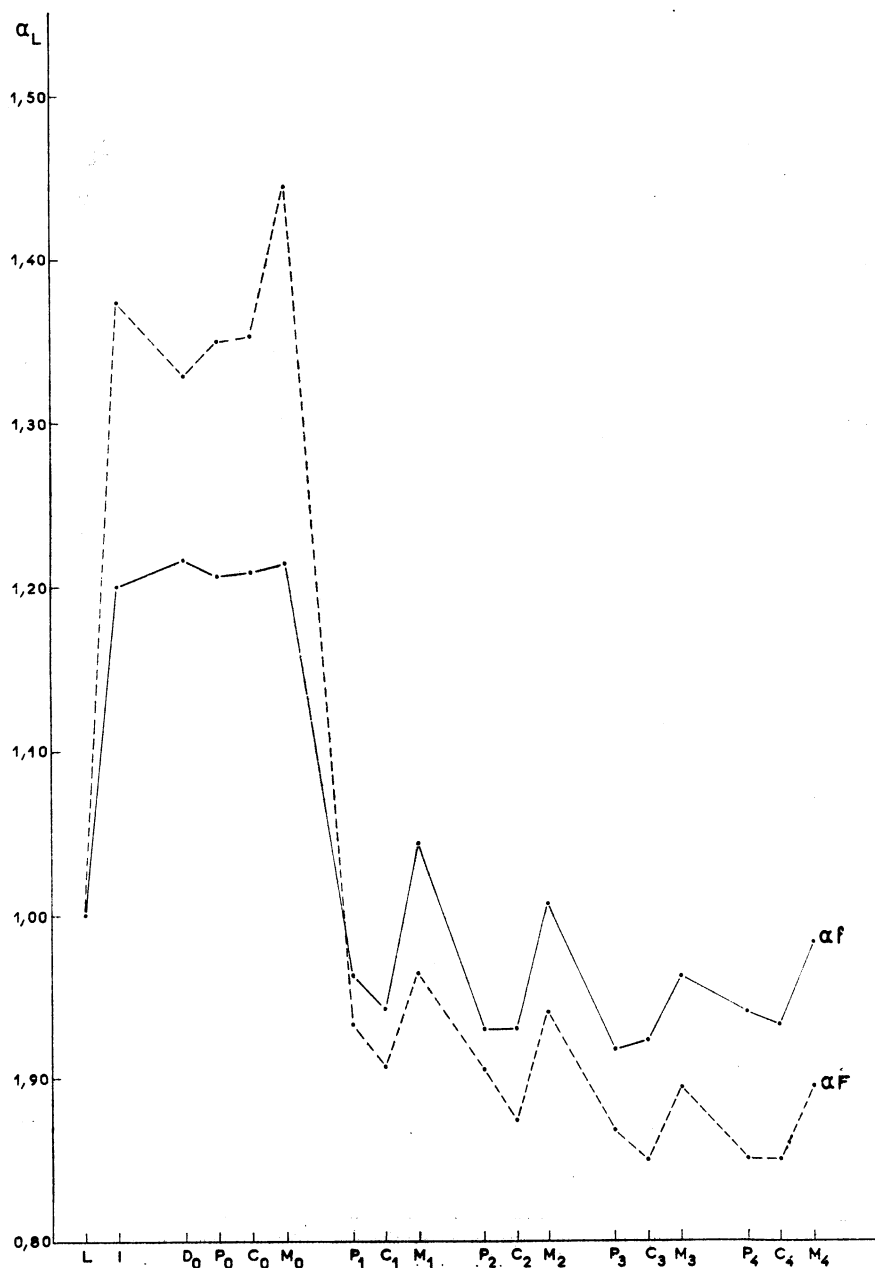


GRAPHIQUE 7

Constante d'équilibre $\alpha(M_1)$ chez les mâles faibles et les mâles forts.

d'équilibre, puisque, pour une même grandeur de référence, les α sont proportionnels aux σ . Nous aurions pu remarquer, aussi, que les

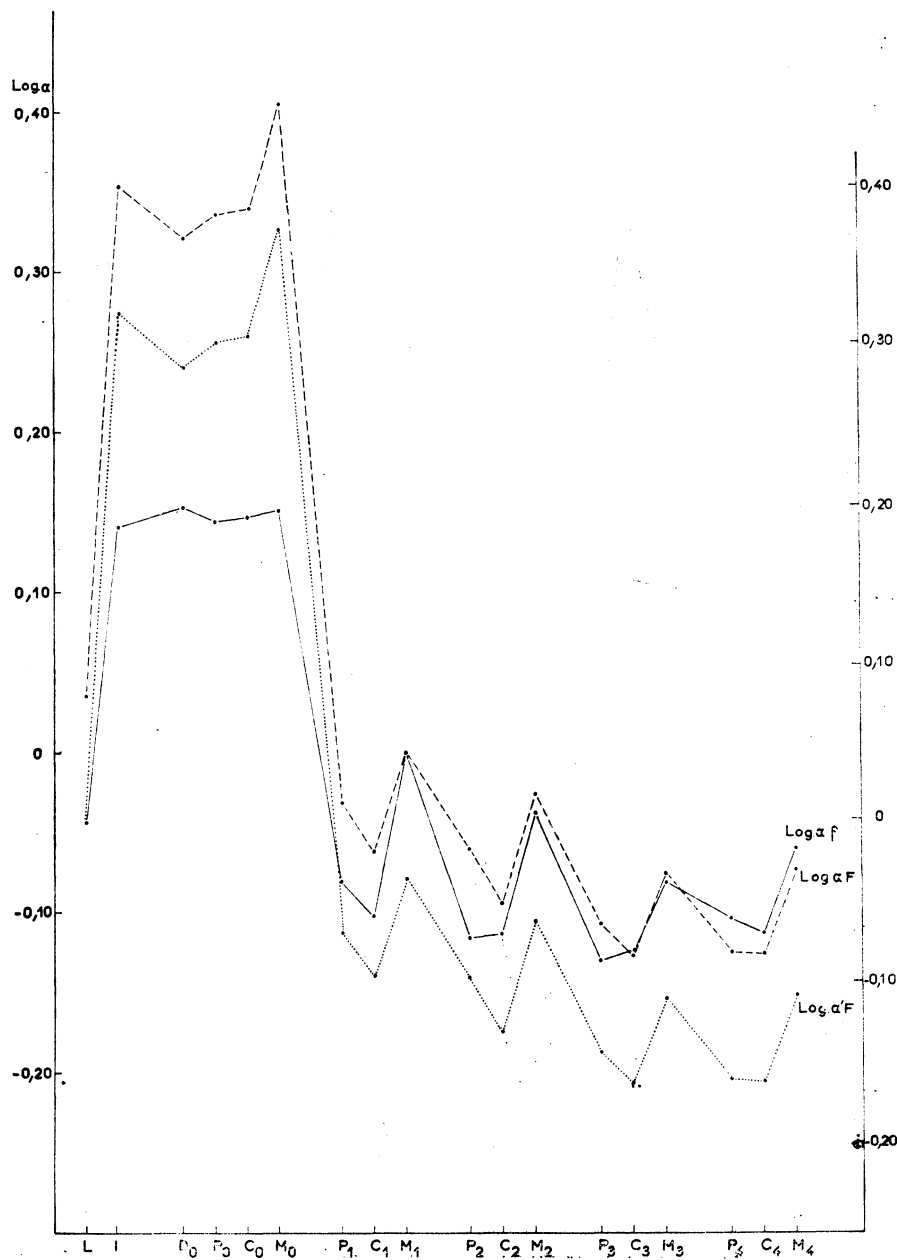
tests statistiques utilisés pour juger du degré de signification de la différence entre deux σ sont, en fait, des tests d'isométrie, puisque



GRAPHIQUE 8
Constante d'équilibre $\alpha(L)$ chez les mâles faibles et les mâles forts.

la différence entre les logarithmes de deux écarts-types est le logarithme d'une constante d'équilibre. Il n'y a donc pas lieu de s'attacher

à la comparaison des valeurs des α relatives aux différents appendices d'une même catégorie de mâles, puisque les graphiques 4 et 5, cons-



GRAPHIQUE 9.

Comparaison des logarithmes des constantes d'équilibre chez les mâles faibles et les mâles forts.

truits pour indiquer si les différences entre deux écarts-types sont ou non significatives, montrent par là même quels sont les couples de grandeurs en relation d'allométrie et quels sont ceux qui doivent

être considérés comme isométriques. Il nous faut, en revanche, comparer les allométries d'organes homologues des mâles faibles et des mâles forts.

On trouvera dans le tableau XVI, deux séries de valeurs de α pour chacune des catégories de mâles, calculées en prenant comme grandeur de référence soit M_1 , soit L . Pour les $\alpha(M_1)$, l'erreur standard a été calculée par la formule habituelle ; pour les $\alpha(L)$, l'erreur n'a pu être estimée par ce procédé que pour 7 variables dont nous connaissons la corrélation avec L et a été évaluée pour les 10 autres par le procédé moins régulier que nous avons utilisé à diverses reprises, le résultat de ce calcul étant alors placé entre parenthèses. Les graphiques 7 et 8, construits à partir de ces chiffres, montrent clairement des régularités semblables à celles que nous connaissions pour les σ et qu'il n'y a pas lieu de commenter à nouveau. Mais ils montrent aussi que les valeurs homologues des $\alpha(L)$ diffèrent beaucoup plus d'une catégorie de mâles à l'autre que celle des $\alpha(M_1)$, qui sont manifestement très voisines l'une de l'autre pour beaucoup d'articles des appendices locomoteurs.

Ce fait est plus visible encore sur le graphique 9 où l'on retrouve, disposées autrement, les lignes relatives aux logarithmes des écarts-types déjà dessinés sur le graphique 3. La ligne désignée ici par Log. αf , obtenue en reproduisant la ligne Log. σf du graphique 3, sera comparée successivement aux lignes Log. αF et Log. $\alpha' F$, reproductions de la ligne Log. σF à deux niveaux différents du graphique. La coïncidence des points M_1 de Log. αf et Log. αF permet la comparaison des $\alpha(M_1)$ homologues (ligne en points interrompus et échelle de gauche) et celle des points L des lignes Log. αf et Log. $\alpha' F$, la comparaison des $\alpha(L)$ homologues.

L'étude de la signification statistique des différences entre constantes d'équilibre homologues, pourrait être faite aisément à partir des données du tableau précédent, en ce qui concerne les $\alpha(M_1)$ dont les erreurs probables ont été estimées par une méthode régulière, mais

TABLEAU XVII

Logarithmes népériens des constantes d'équilibre $\alpha(M_1)$ des mâles faibles.

	0	1	2	3	4
P	1445±114	— 810±91	— 1159±77	— 1292±75	— 1033±85
C	1460±125	— 1018±84	— 1153±73	— 1233±83	— 1130±69
M	1510±112	0	— 366±44	— 802±63	— 597±76
		L	I	Do	
		— 427±157	1406±179	1535±136	

(tous les nombres sont multipliés par 10.000)

TABLEAU XVIII

Logarithmes népériens des constantes d'équilibre $\alpha(M_1)$ des mâles forts.

	0	1	2	3	4
P	3360±176	— 308±100	— 617± 88	— 1047±100	— 1251±171
C	3397±181	— 609±117	— 956±114	— 1260±111	— 1260±139
M	4048±173	0	— 248± 68	— 751± 94	— 735±113
		L	I	Do	
		372±199	3547±176	3210±178	

(tous les nombres sont multipliés par 10.000)

TABLEAU XIX

Logarithmes des rapports des constantes d'équilibre $\alpha(M_i)$
chez les mâles faibles et chez les mâles forts.

	0	1	2	3	4
P	1915±209	503±135	541±117	244±125	— 218±191
C	1937±220	409±144	196±168	— 27±139	— 129±184
M	2537±206	0	118± 81	51±113	— 138±136
		L	I	Do	
		799±254	2141±253	1675±224	

(tous les nombres sont multipliés par 10.000)

il est plus simple d'utiliser les calculs déjà faits à l'occasion de l'examen comparatif des différences entre les logarithmes des écarts-types. Les éléments de ces calculs et leurs résultats sont donnés dans les tableaux XVII à XIX, construits comme ceux que nous avons utilisés dans l'étude des moyennes, la grandeur de référence utilisée ici étant M_1 . Les logarithmes des constantes d'équilibre et leurs erreurs standards sont données, pour les mâles faibles et les mâles forts, dans les tableaux XVII et XVIII et la différence des logarithmes correspondant au même organe dans les deux catégories de mâles, est consignée avec son erreur standard dans le tableau XIX, auquel correspond la ligne inférieure du graphique 3. Le résultat est sans ambiguïté, les différences étant, dans l'ordre habituel de nos grands tableaux, significatives de L à P_2 et non significatives de P_2 à M_4 .

Si nous rapprochons ces résultats de ceux que nous avons acquis en comparant les dimensions moyennes des appendices dans la zone de recouvrement, nous devons conclure de ce qui précède que, lorsque M_1 est pris comme grandeur de référence, une seule et même relation d'allométrie permet de décrire toute la croissance relative de chacun des articles de chacun des derniers appendices locomoteurs, qu'en revanche, la mue critique se manifeste dans la croissance de chaque article de la pince par une discontinuité et un changement dans la constante d'équilibre et qu'enfin le passage de l'état faible à l'état fort, pour la première patte locomotrice, se fait sans discontinuité bien marquée, mais correspond cependant à un léger changement des constantes d'équilibre.

Les mêmes comparaisons peuvent être faites pour les $\alpha(L)$, mais les résultats sont plus incertains pour 10 grandeurs sur 18, faute de connaître les coefficients de corrélation correspondants. On peut cependant montrer que les différences sont sûrement significatives pour les articles de la pince et de la dernière patte, pour les méropodites des trois autres appendices et pour C_3 , qu'elles ne le sont sûrement pas pour P_1 , P_2 et C_1 ; il est difficile de se prononcer, avec les éléments d'information dont nous disposons, pour P_3 et C_2 . Mais, l'étude des moyennes dans les zones de recouvrement nous a montré que, de toute façon, il existait une discontinuité pour tous les articles de tous les appendices, lorsque la longueur du céphalo-thorax est prise comme grandeur de référence.

Nous nous contenterons de ces brèves indications et ne pousserons pas plus loin l'étude des allométries. Nous disposons bien des éléments nécessaires à une étude complète des interrelations de huit des gran-

deurs étudiées pour lesquelles les calculs de base ont été repris par des procédés plus modernes et plus précis que ceux qui ont été utilisés dans ce travail, mais pour bien comprendre les faits observés, il est indispensable, comme nous l'avons vu, d'étudier simultanément tous les articles de tous les appendices. Aussi, nous semble-t-il préférable de ne pas aborder ici un ensemble de problèmes qui ne pourraient être résolus que lorsqu'auront été calculées avec précision les variances et les covariances de toutes les grandeurs étudiées.

Il conviendra, à ce moment, de reprendre l'étude des gradients, à partir des résultats d'une analyse factorielle de la matrice des covariances ou de celle des corrélations. Cette technique récente (Teissier, 1960) doit permettre, en principe, d'aller beaucoup plus loin dans l'analyse des phénomènes que ne le font les procédés traditionnels qui s'appuient, beaucoup trop exclusivement, sur la variation topographique des constantes d'équilibre (cf. Huxley, 1932 et 1950 ; Reeve et Huxley, 1945 ; Teissier, 1960).

Zusammenfassung

Der Dimorphismus der Männchen von *Macropodia rostrata* betrifft nicht nur die Dimensionen der Scheren, sondern in geringerem Ausmasse auch die der Fortbewegung dienenden Beinpaare. Die Imaginalhäutung ist durch eine Diskontinuität des relativen Wachstums aller Glieder aller Körperanhänge des Cephalothorax gekennzeichnet.

Jedes dieser Glieder hat eigene, ihm zugeordnete Wachstumsmerkmale, aber diese Eigentümlichkeiten sind nicht voneinander unabhängig, und variieren regelmässig, je nach dem Rang des Körperanhanges, dem es angehört. Man stellt die gleiche Regelmässigkeit fest bei den starken und den schwachen Männchen, und sie gestattet es, ein longitudinales und ein transversales Gradientensystem nachzuweisen, dessen Struktur sich nicht verändert durch die Imaginalhäutung.

Summary

The dimorphism of the males of *Macropodia rostrata* is not only concerning the size of the claws, but at a lower degree, the dimensions of the walking legs. The imaginal moulting is marked by a discontinuity of the relative growth of the cephalothorax for every segment of all the appendages.

Each of these segments has his own characteristics of growth, but these characteristics are not independant and vary in a regular way in connection with the rank of the appendage to whom it belongs. The same regularities are observed for the high and low males and for this reason it is possible to demonstrate the existence of a system of longitudinal and transversal gradients, which structure is not modified by the imaginal moulting.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- GUILLAUME, M.C., 1961. — Croissance relative des *Macropodia rostrata* (Mâles faibles). *Diplôme Etudes Sup. Zool. Paris* (non publié).
- HUXLEY, J.S., 1932. — Problems of Relative Growth. 276 pp. Methuen, London.
- HUXLEY, J.S., 1950. — Relative growth and form transformation. *Proc. Roy. Soc. B.* 137, pp. 465-470.
- KENDALL, M.G., 1948. — Rank correlation methods. Ch. Griffin and Co Ld Ed. London.
- REEVE, E.C.R. and HUXLEY, J.S., 1945. — Some problems in the study of allometric growth. In : "Essays on Growth and Form" (W.E. Le Gros Clark and P.B. Medawar, ed.), pp. 121-156. University Press, London.

- TEISSIER, G., 1933. — Etude de la croissance de quelques variants sexuels chez *Macropodia rostrata* L. *Bull. Biol. France-Belgique* 67, pp. 401-444.
- TEISSIER, G., 1935. — Croissance des variants sexuels chez *Maia squinado* L. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, 13, pp. 93-130.
- TEISSIER, G., 1955. — Allométrie de taille et variabilité chez *Maia squinado*. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, 92, pp. 221-264.
- TEISSIER, G., 1960. — Relative Growth. In : "Physiology of Crustacea" (Talbot H. Waterman ed.). Acad. Press. New-York, pp. 537-560.
- THIBAUD, J.M., 1961. — Croissance relative des *Macropodia rostrata* (Mâles forts). *Diplôme Etudes Sup. Zool. Paris* (non publié).