

DIMORPHISME SEXUEL ET CINÉTIQUE DE CROISSANCE
ET DE MATURATION CHEZ *TESTUDO G. GRAECA*,
DANS LES JBILETS CENTRALES, MAROC

Khalid BEN KADDOUR¹, El Hassan EL MOUDEN¹, Tahar SLIMANI¹,
Frédéric LAGARDE^{2,3} & Xavier BONNET²

SUMMARY. — *Sexual dimorphism, growth and maturation patterns of Testudo g. graeca in the Central Jbilets, Morocco.* — Sexual size dimorphism and the growth and maturation patterns were studied in the Mediterranean Spur-thighed Tortoise (*Testudo g. graeca*), in the central Jbilets mountains (western Morocco). The number and width of scute growth annuli were respectively used as indicators of age at sexual maturity and of juvenile growth rates. Males reach their sexual maturity earlier than females but juvenile growth rates do not differ between sexes. Thence, when reaching sexual maturity males are smaller than females. However, important age and size inter-individual variations were observed at maturity. In both sexes, precocious individuals show high juvenile growth rates but reach a smaller body size at maturity than late individuals. Therefore, sexual maturity depends on juvenile growth rates. The important individual variations in age and size at maturity could reflect the plasticity of individual growth and maturation in response to changing environmental conditions.

RÉSUMÉ. — Le dimorphisme sexuel de taille (DST) et ses relations avec les patterns de croissance et de maturation ont été étudiés chez la Tortue mauresque (*Testudo g. graeca*), dans les Jbilets centrales (Maroc occidental). L'âge de maturité sexuelle et les taux de croissance ont été estimés à partir du nombre et de la largeur des anneaux de croissance ornant les écailles épidermiques de la carapace. La maturité sexuelle est plus précoce chez les mâles que chez les femelles bien qu'aucune différence de taux de croissance juvénile ne soit détectable selon le sexe. Les mâles atteignent ainsi à maturité sexuelle une taille plus petite que celle des femelles. Toutefois, il existe d'importantes variations individuelles dans l'âge et la taille à maturité. Chez les deux sexes, plus un individu montre une croissance juvénile rapide, plus il atteint la maturité sexuelle précocement et présente alors une taille plus faible. L'âge d'acquisition de la maturité sexuelle semble ainsi essentiellement déterminé par la cinétique de croissance juvénile. Les variations individuelles importantes d'âge et de taille observées à la maturité sexuelle semblent refléter la plasticité de croissance et de maturation que présentent les individus en réponse aux conditions variables du milieu.

Chez de nombreuses espèces animales, il existe des différences de taille marquées entre mâles et femelles adultes (Darwin, 1874 ; Selander, 1966, 1972 ; Ghiselin, 1974 ; Clutton-Brock *et al.*, 1977 ; Harvey *et al.*, 1978 ; Berry & Shine, 1980 ; Woolbright, 1983 ; Shine, 1989, 1994 ; Anderson, 1994). Ce dimorphisme sexuel de taille (DST) constitue un

¹ Laboratoire d'Ecologie Animale Terrestre, Département de Biologie, Faculté des Sciences Semlalia, Université Cadi Ayyad, 40000 Marrakech, Maroc.

² Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS, 79360 Villiers-en-Bois, France.

³ Correspondance à : lagarde@cebc.cnrs.fr

« modèle » privilégié en ce qui concerne l'étude des mécanismes évolutifs à l'origine des différences entre individus. En effet, limitée par définition au niveau intra-spécifique, l'étude des causes évolutives du DST s'affranchit des contraintes phylogénétiques (Bonnet *et al.*, 2001a). Ainsi différentes forces sélectives (sélection sexuelle, sélection pour la fécondité, divergence de niche ; Darwin, 1874 ; Arnold & Wade, 1984 ; Shine, 1989 ; Znari & El Mouden, 1997 ; Bonnet *et al.*, 2000, 2001a) ont été proposées comme causes possibles du DST. Ces pressions de sélection multiples peuvent être synergiques ou antagonistes, compliquant ainsi l'interprétation du dimorphisme sexuel au niveau intra-spécifique (Shine, 1988, 1989, 1994 ; Hedrick & Thelmes, 1989).

D'autre part plusieurs mécanismes peuvent affecter la direction et l'intensité du dimorphisme sexuel de taille : différences de taille à la naissance entre mâles et femelles (Kozlowski, 1989), différences dans les durées ou/et les taux de croissance juvéniles et adultes des deux sexes (Shirose *et al.*, 1993 ; Willemsen & Hailey, 1999), âge à maturité et survie différentielle des mâles et femelles (Dunham & Miles, 1985 ; St.-Clair *et al.*, 1994 ; Stamps & Krishnan, 1997 ; Lagarde *et al.*, 2001 ; Willemsen & Hailey, 2001). Ces facteurs (en particulier l'âge à maturité sexuelle) conditionnent fortement le succès reproducteur total des animaux (lifetime reproductive success) (Stearns, 1992) et sont donc des cibles privilégiées pour la sélection en ce qui concerne l'évolution du DST (Stearns & Koella, 1986 ; Stearns, 1992).

Les tortues semblent des modèles pertinents en ce qui concerne l'étude des causes évolutives et des mécanismes responsables du DST pour de multiples raisons (Berry & Shine, 1980 ; Bonnet *et al.*, 2001a). Le sens du dimorphisme est tout d'abord variable en fonction du groupe écologique (marine, terrestre, dulçaquicole) auquel appartient l'espèce à laquelle on s'intéresse (Berry & Shine, 1980 ; Wilbur & Morin, 1988). Les divergences de niches entre mâles et femelles sont modérées ou inexistantes (Bonnet *et al.*, 2001). L'absence de soins parentaux minimise le chevauchement des rôles reproducteurs des mâles et des femelles. Les caractères sexuels secondaires sont modérés (fort recouvrement dans la répartition des tailles des différentes structures morphologiques mâles et femelles) limitant ainsi les problèmes d'analyses liés à l'allométrie (Medawar, 1950 ; Fairbairn, 1997 ; Bonnet *et al.*, 1998, 2001a). Les histoires de croissance et de maturation peuvent ainsi être restituées à l'aide des stries d'arrêt de croissance ornant les écailles de la carapace (Castanet & Cheylan, 1979 ; Castanet, 1988 ; Zug, 1991 ; Germano, 1994 ; Lagarde *et al.*, 2001 ; Wilson *et al.*, 2003) permettant une analyse aisée des relations entre vitesse de croissance, taille et âge à maturité. Ces simplifications méthodologiques inhérentes au groupe étudié ont permis à plusieurs auteurs de proposer un cadre explicatif général satisfaisant du DST des Chéloniens (Berry & Shine, 1980 ; Wilbur & Morin, 1988 ; Gibbons & Lovich, 1990).

Chez la majorité des tortues terrestres (Testudinidae), les mâles sont plus grands que les femelles (Berry & Shine, 1980 ; Wilbur & Morin, 1988 ; Gibbons & Lovich, 1990). Ce dimorphisme sexuel de taille est interprété comme résultat d'une forte pression de sélection intra-sexuelle en faveur des mâles de grande taille, s'exerçant lors des combats entre mâles fréquents au moment de la saison des accouplements (Berry & Shine, 1980 ; Wilbur & Morin, 1988 ; Gibbons & Lovich, 1990). Cependant, les femelles du genre *Testudo* sont plus grandes que les mâles (Braza *et al.*, 1981 ; Lambert, 1982 ; Willemsen & Hailey, 1999 ; Andreu *et al.*, 2000 ; El Mouden *et al.*, 2002). Ce dimorphisme « inverse » est particulièrement difficile à expliquer au niveau d'un taxon peu diversifié ou *a fortiori* au niveau intra-spécifique. En effet, le dimorphisme sexuel de taille résulte de l'évolution simultanée des tailles adultes mâles et femelles, soumises à des pressions de sélection entraînant des trajectoires évolutives potentiellement parallèles, divergentes ou croisées. Dans le cas des tortues terrestres, on peut à la fois envisager l'existence d'une sélection intra-sexuelle en faveur des mâles de grande taille et d'une sélection pour la fécondité en faveur des femelles de grande taille. Pour pallier cette complexité, il est nécessaire de comprendre les mécanismes sous-tendant le DST.

Ainsi l'objectif de cette étude est de comprendre les divergences sexuelles dans les stratégies de croissance et de maturation chez *Testudo g. graeca*. Ces stratégies, déterminantes dans l'intensité et la direction du DST, conditionnent fortement le succès reproducteur à vie des animaux et constituent par conséquent un des éléments clés dans la compréhension des causes évolutives du DST chez les chéloniens en général et chez les *Testudo* en particulier.

SITE D'ÉTUDE

Ce travail a été réalisé de février 2000 à juin 2003 dans les Jbilettes centrales, à 25 km au nord de Marrakech (31°49' N, 7°59' W, 580 m d'altitude), Maroc. La zone d'étude de 32,5 ha se situe sur un terrain structuré par des collines rocheuses, des plateaux pierreux à base de schistes et des lits d'oueds sablonneux. Le climat de la région est de type méditerranéen aride, avec une pluviométrie moyenne annuelle d'environ 240 mm et une saison pluvieuse s'étendant de septembre à février (El Mouden *et al.*, 1999 ; Znari *et al.*, 2002). Les températures moyennes ambiantes peuvent atteindre 39 °C au cours du mois le plus chaud (juillet) et les températures moyennes mensuelles minimales oscillent généralement aux alentours de 0 °C (janvier) (Emberger, 1933 ; Le Houérou, 1989). Le couvert végétal est de type steppique principalement dominé par des touffes éparées de jujubier (*Ziziphus lotus*) et de rétame (*Retama monosperma*). Au printemps, une strate d'herbacées diversifiée (approximativement 100 espèces végétales) se développe essentiellement sous les buissons d'épineux, où elle est à l'abri du surpâturage affectant la zone d'étude. Cette végétation herbacée disparaît rapidement en été, du fait de la sécheresse.

MODÈLE BIOLOGIQUE

De 2000 à 2003, nous avons capturé 110 individus juvéniles et 240 individus adultes et sub-adultes de *Testudo g. graeca*. Les animaux sont repérés lors d'une prospection intensive de la zone d'étude et capturés à la main. Les tortues capturées sont marquées individuellement par des incisions sur les écailles marginales de la carapace (Bury & Luckenbach, 1977 ; Stubbs *et al.*, 1984) et des numéros peints sur la dossière. La taille des animaux est estimée par mensuration de la longueur médiane de la carapace (LMC), à l'aide d'un pied à coulisse mécanique (précision $\pm 0,1$ mm). Le sexe des animaux est déterminé par les critères classiques utilisés pour le sexage des *Testudo* (Lambert, 1982 ; Andreu *et al.*, 2000 ; Bonnet *et al.*, 2001a ; El Mouden *et al.*, 2002 ; Slimani *et al.*, 2002). La surface du plastron et la forme de l'écaille supra-caudale sont les critères les plus utiles. En effet les mâles présentent un plastron avec une concavité marquée postérieurement et une écaille supracaudale fortement convexe, alors que chez les femelles le plastron et l'écaille supra-caudale sont plus plats. La queue des mâles est aussi plus longue que celle des femelles ; ce caractère supplémentaire nous a permis de déterminer le sexe des animaux au début de leur stade adulte. Le sexe est ainsi aisément identifié chez les animaux d'une taille supérieure à 100 mm.

DÉTERMINATION DE L'ÂGE

L'âge des animaux a été déterminé en comptant le nombre d'anneaux de croissance (AC) se formant périodiquement au niveau des écailles de la carapace. Ces dépôts se forment selon une périodicité annuelle pour les espèces des milieux méditerranéens ou désertiques (Stubbs & Swingland, 1985 ; Germano & Bury, 1988 ; Willemsen & Hailey, 1999 ; Lagarde *et al.*, 2001 ; voir Wilson *et al.*, 2003 pour une revue). Les femelles de *Testudo g. graeca* pondent leurs œufs d'avril à juin (Díaz-Paniagua *et al.*, 1995), et les juvéniles éclosent à l'automne (Bayley & Highfield, 1996 ; Keller *et al.*, 1997). Ils entament leur première phase de croissance avec le dépôt de leur premier anneau de croissance au cours du printemps suivant leur éclosion, marquant ainsi approximativement leur première année de naissance. Les anneaux de croissance successifs représentés sur la figure 1 correspondent donc à des marques annuelles de croissance depuis l'éclosion.

Nous avons dénombré les anneaux de croissance au niveau de la seconde écaille pleurale droite. Cette écaille a été choisie car elle souffre moins de l'érosion affectant les autres écailles de la carapace (Castanet & Cheylan, 1979), étant donné la forte propension à s'enterrer dans le substrat caillouteux que présente *T. gr. graeca*. Nous n'avons dénombré que les stries formant des anneaux complets autour des écussons (limités de l'écaille à l'éclosion). Nous avons vérifié la robustesse de notre estimation en comparant les résultats obtenus sur la seconde écaille pleurale droite et ceux obtenus à partir des autres écailles pleurales, abdominales ou marginales. Seules les données concordantes ont été validées et intégrées dans les analyses. Afin d'estimer les taux annuels de croissance, nous avons mesuré la largeur des stries (Fig. 1) à l'aide d'un pied à coulisse électronique (précision 0,01 mm) le long d'une ligne projetée parallèlement à la bordure caudale de l'écusson (EE, Fig. 1).

ÂGE ET TAILLE À LA MATURITÉ SEXUELLE

L'estimation de l'âge et de la taille à maturité a été réalisée en utilisant des critères indirects. En effet une diminution brutale de la largeur des stries de croissance peut être notée sur la partie externe des écailles des animaux adultes (après le point b, Fig. 1). Ce pattern de croissance caractéristique, déjà noté chez d'autres vertébrés et chéloniens, suggère une chute brutale de croissance annuelle (Fig. 1 ; Castanet & Cheylan, 1979 ; Castanet, 1988 ; Germano, 1994 ; Willemsen & Hailey, 1999) et correspond à une re-direction de l'allocation des nutriments des fonctions de croissance aux fonctions de reproduction au moment de la maturation sexuelle (maturation gonadique et autres coûts de la reproduction) (Kuchling, 1999 ; Andrews, 1982). Ainsi l'âge à maturité a été estimé en dénombrant les stries précédant cette chute brutale de croissance annuelle. Par exemple, dans la figure 1, nous avons estimé que l'animal atteignait la maturité sexuelle à l'âge de 7 ans. Enfin, la longueur médiane de la dossière (LMC) est fortement corrélée à la largeur cumulée des stries de la seconde écaille pleurale droite (LEP, distance a à c dans la figure 1, Fig. 2, $R^2 = 0,91$, $p < 0,001$). L'équation de la droite de régression reliant ces deux paramètres biométriques (Fig. 2) permet donc d'estimer la taille d'acquisition de la maturité sexuelle à partir la largeur cumulée des stries de croissance juvéniles (avant la chute brutale du taux de croissance annuel) (distance a à b, Fig. 1). Ces données indirectes concernant l'âge et la taille d'acquisition de la maturité sexuelle chez *T. g. graeca* ont été confrontées à celles obtenues par observation directe d'individus développant des comportements sexuels sur le terrain.

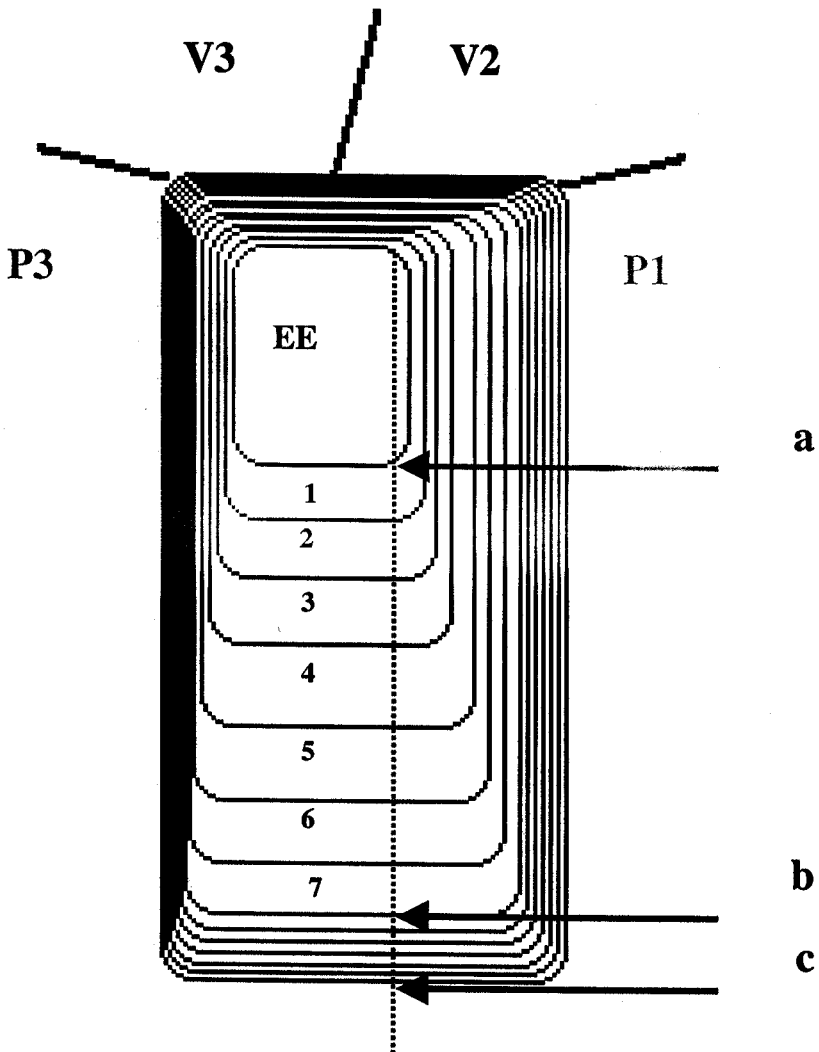


Figure 1. — Représentation schématique de la seconde écaille pleurale droite de *Testudo g. graeca*. V2, deuxième écaille vertébrale ; V3, troisième écaille vertébrale ; P1 et P3 respectivement, première et troisième écailles pleurales droites ; EE, écaille embryonnaire ; « a », limite initiale de l'écaille pleurale à l'éclosion ; « b », limite externe de l'écaille pleurale juste avant acquisition de la maturité sexuelle ; « c », limite externe actuelle de l'écaille pleurale. Avant la limite « b », les stries de croissance sont larges et bien visibles, mais après cette limite, les stries deviennent fines et difficilement dénombrables. Dans cet exemple, 7 stries larges peuvent être dénombrées de la naissance « a » à la chute de croissance « b ». L'acquisition de la maturité sexuelle est ainsi estimée à 7 ans chez cet animal.

MODÈLE DE CROISSANCE

Nous avons pu faire correspondre l'âge (à partir du dénombrement des larges anneaux de croissance) et la taille (longueur médiane de la carapace LMC) chez 110 individus immatures, 128 mâles et 106 femelles. La relation entre âge et taille a été analysée à l'aide du modèle de croissance de Richards (Richards, 1959). Ce modèle est généralement préféré aux autres modèles de croissance fixes (modèle de Gompertz, modèle de von Bertalanffy ou modèle logistique) car il permet de déterminer *a posteriori* l'allure de la courbe de croissance (Germano, 1994 ; Lindeman, 1997). Afin d'établir la relation théorique entre la taille et l'âge, l'équation de Richards intègre la taille à la naissance (LMC_0). La LMC moyenne des nouveau-nés de *T. g. graeca* de notre population d'étude est de $34,6 \pm 0,1$ mm. Afin de tenir compte de la chute brutale de croissance à maturité, nous avons fixé la taille asymptotique (LMC_A) pour les mâles (146,4 mm) et pour les femelles (185,6 mm) en utilisant la moyenne du décile supérieur pour chaque sexe (Bradley *et al.*, 1984 ; Germano, 1994). Ainsi, le modèle de croissance utilisé dans cette étude est :

$$LMC = [LMC_A^{(1-m)} - (LCMA_A^{(1-m)} - LMC_0^{(1-m)})e^{-(2t/T)(1+m)}]^{1/(1-m)}$$

avec T : la période de croissance, équivalente à l'âge auquel l'animal présente une taille égale à 90 % de la taille asymptotique, t : l'âge et m : le paramètre de courbure.

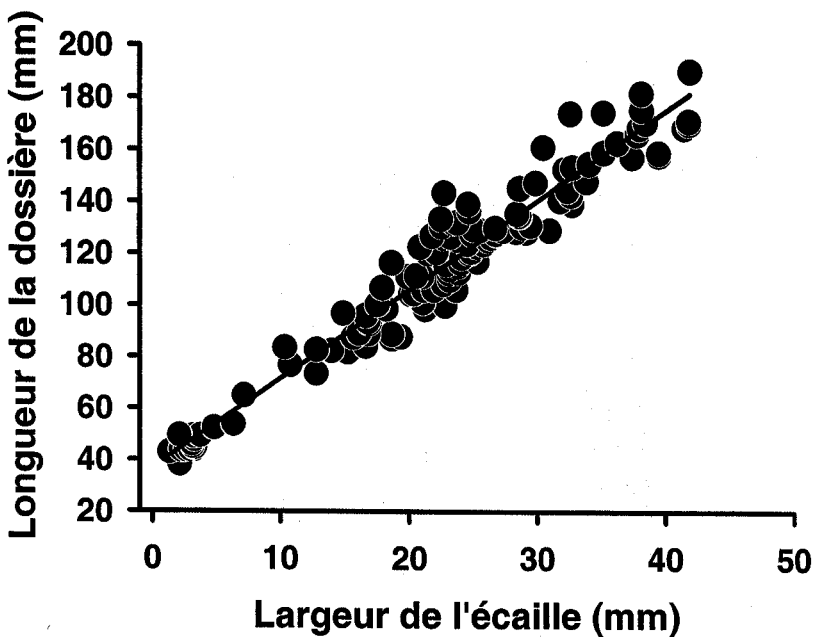


Figure 2. — Relation entre la longueur de la dossière (= longueur médiane de la carapace, LMC) et la largeur de la seconde écaille pleurale droite (distance « a-c » dans la figure 1) chez *Testudo g. graeca*. La droite représente la droite de régression d'équation $LMC = 3,36 LEP + 42,15$ ($r^2 = 0,91$, $p < 0,001$, $n = 123$).

ANALYSE STATISTIQUE

Les comparaisons de taille entre mâles et femelles ont été réalisées à l'aide d'analyses de variance (ANOVA). Nous avons testé la normalité des données avant analyse, bien que le test F soit remarquablement robuste aux déviations de la normalité et robuste aux violations de l'homogénéité des variances entre groupes (Lindman, 1974). Des régressions linéaires ont été réalisées pour étudier les relations existant entre la vitesse de croissance juvénile, l'âge et la taille à maturité.

Les patterns de croissance juvéniles ont été analysés à partir des trajectoires de croissance individuelle reconstituées par les mensurations de stries de croissance successives. Nous avons détecté une violation systématique de la sphéricité des données (perte d'indépendance) pour tous nos tests de données répétées (tests de sphéricité de Mauchley : $p < 0,01$), et nous avons par conséquent utilisé des analyses de variance pour données répétées afin de réaliser l'ensemble de ces analyses (O'Brien & Kaiser, 1985). Le seuil de significativité utilisé dans l'ensemble des tests est de 5 %.

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel Statistica 5.1.

RÉSULTATS

DIMORPHISME SEXUEL DE TAILLE ET MATURITÉ SEXUELLE

Dans notre population, les femelles de *Testudo g. graeca* présentent une longueur de carapace plus importante que celle des mâles (respectivement 147 ± 25 mm et 125 ± 10 mm, ANOVA : $F_{[1,241]} = 82,09$, $p < 0,001$) (Fig. 3). La taille maximale mesurée dans la population des Jbiletés centrales est de 190 mm pour les femelles et 155 mm pour les mâles.

La maturité sexuelle, estimée à partir des stries de croissance larges, est atteinte à un âge plus précoce chez les mâles ($7,1 \pm 1,0$ ans, valeurs extrêmes : 6 à 9 ans) que chez les femelles ($9,3 \pm 1,0$ ans, valeurs extrêmes : 8 à 11 ans) (ANOVA : $F_{[1,82]} = 95,07$, $p < 0,001$). Les mâles atteignent la maturité sexuelle à une taille plus petite (LMC : $109,7 \pm 10,0$ mm ; [91,4 – 131,4] mm) que les femelles (LMC : $146,2 \pm 16,5$ mm, [114,6 – 171,8] mm) (ANOVA : $F_{[1,61]} = 119,04$, $p < 0,001$). Plus de 60 % des mâles atteignent la maturité entre 6 et 7 ans avec une LMC de 100-120 mm, alors qu'environ 60% des femelles sont matures entre 9 et 10 ans avec une LMC de 140 à 170 mm.

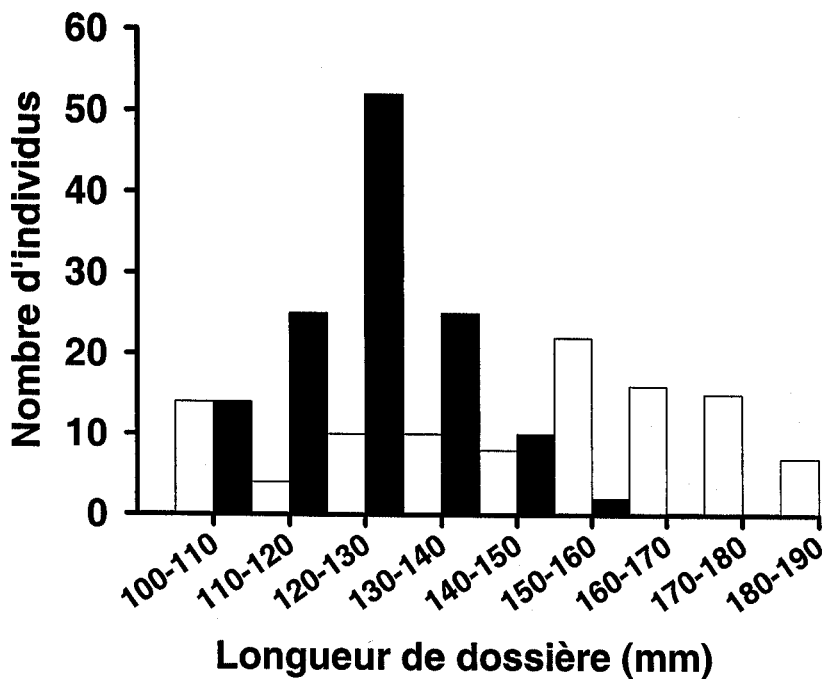


Figure 3. — Distribution des tailles chez les mâles (histogrammes noirs, n = 128) et les femelles (histogrammes blancs, n = 106) chez *Testudo g. graeca*.

La taille minimum à la maturité, estimée en se basant sur les comportements sexuels observés sur le terrain (parades, copulations), est de 104,8 mm pour les mâles (N = 9) et de 152,0 mm pour les femelles (N = 8).

MODÈLE DE CROISSANCE

Les paramètres de croissance estimés à l'aide du modèle de Richards montrent que la courbe de croissance de *Testudo g. graeca* correspond à une courbe de croissance de type von Bertalanffy chez les mâles comme chez les femelles (m tend vers 0 ; Tableau I). La période de croissance (correspondant à l'âge auquel 90 % de taille asymptotique (LC) sont atteints) est retardée de 3 ans chez les femelles par rapport aux mâles (Tableau I ; Fig. 4).

TABLEAU I

Paramètres de croissance des mâles et des femelles de *Testudo g. graeca* estimés à partir du modèle de croissance de Richards. N est l'effectif, RMS est le « Residual Mean Square », r^2 est la variance expliquée de l'analyse de régression non linéaire, m est le paramètre de courbure et T est la période de croissance (années)

	r^2	RMS	m	T
Femelles (N = 207)	0,88	266,77	0,10	16,36
Mâles (N = 214)	0,91	102,93	0,07	13,27

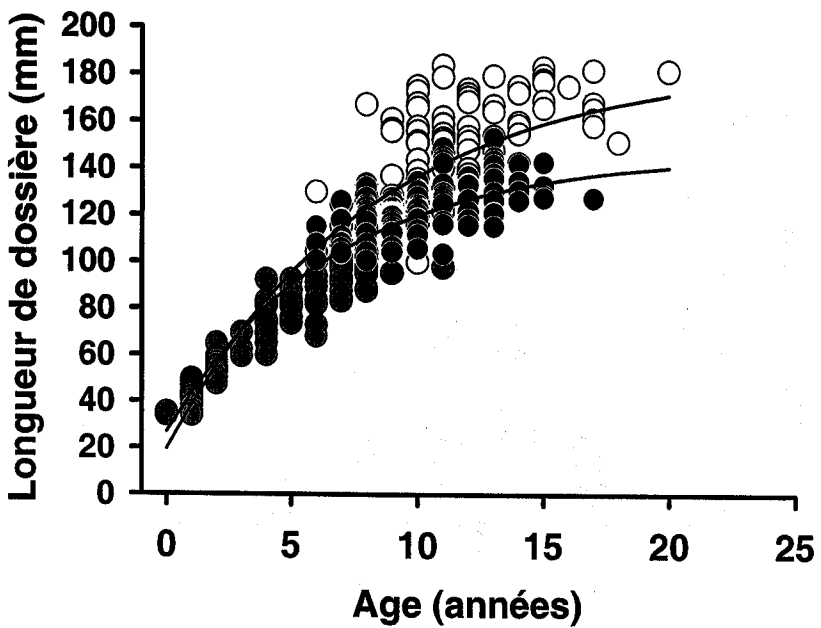


Figure 4. — Courbes de croissance de Richards en fonction de l'âge (établi à partir du dénombrement des stries de croissance) et du sexe chez *Testudo g. graeca* (juvéniles en gris, mâles en noir et femelles en blanc).

TAUX DE CROISSANCE JUVÉNILE

Les patterns de croissance mâles et femelles ont été comparés par tranches d'âge en prenant l'âge d'acquisition de la maturité sexuelle par les mâles et les femelles les plus précoces de la population comme « bornes » dans les analyses (respectivement 6 et 8 ans). Ainsi les patterns de croissance (Fig. 5) diffèrent significativement entre mâles et femelles âgés de moins de 8 ans (MANOVA en utilisant le sexe comme facteur et les largeurs des stries consécutives comme variables dépendantes : λ de Wilk = 0,45, $F_{[8,62]} = 9,64$, $p < 0,001$), mais aucune différence significative n'a été trouvée entre les deux sexes de 1 à 5 ans (MANOVA : λ de Wilk = 0,90, $F_{[5,81]} = 1,8$, $p = 0,12$). Par contre, une différence significative apparaît entre les trajectoires de croissance des deux sexes entre 5 et 8 ans (MANOVA : λ de Wilk = 0,48, $F_{[4,66]} = 18,17$, $p < 0,001$). A partir de 5 ans, une réduction des taux de croissance mâle est observée, alors que les taux de croissance femelle augmentent jusqu'à 6 à 7 ans puis diminuent fortement après. Les patterns de croissance des mâles et des femelles ne diffèrent pas significativement après 8 ans (MANOVA : λ de Wilk = 0,64, $F_{[4,12]} = 1,71$, $p = 0,21$).

PATTERNS DE CROISSANCE INDIVIDUELS

L'âge et la taille à la maturité sont fortement influencés par les vitesses de croissance juvénile à la fois chez les mâles et chez les femelles. Ainsi les individus qui atteignent la maturité sexuelle plus précocement sont ceux qui ont bénéficié d'une vitesse de croissance juvénile plus rapide que celle développée par les individus à maturation tardive (Fig. 7), mais leur taille à la maturité sexuelle sera plus faible (Fig. 6). Aucune différence n'est détectée entre les pentes des droites de régression reliant l'âge à la maturité et le taux de croissance juvénile des mâles et des femelles (comparaison de pentes : $F_{[1,59]} = 0,72$, $p = 0,49$; Fig. 7), mais les femelles atteignent la maturité sexuelle plus tardivement, indépendamment de leur vitesse de croissance juvénile (ANCOVA avec l'âge à maturité comme variable dépendante, le sexe comme variable indépendante et la vitesse de croissance juvénile moyenne comme co-variable : $F_{[1,60]} = 85,15$, $p < 0,001$).

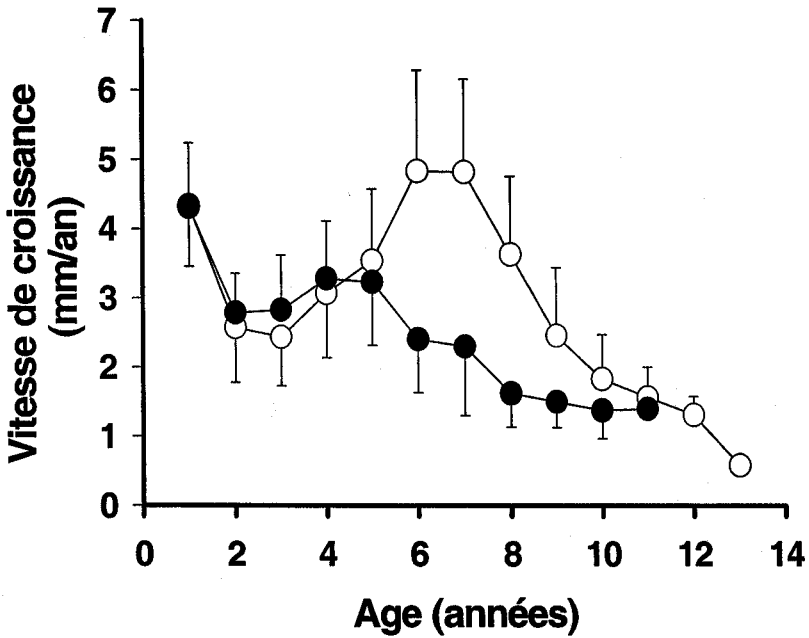


Figure 5. — Variations des taux de croissance juvénile des mâles (en noir) et des femelles (en blanc) en fonction de leur âge. Les taux de croissance annuels ont été estimés en mesurant la largeur des stries de croissance annuelles. Les valeurs sont données en moyenne \pm écart-type.

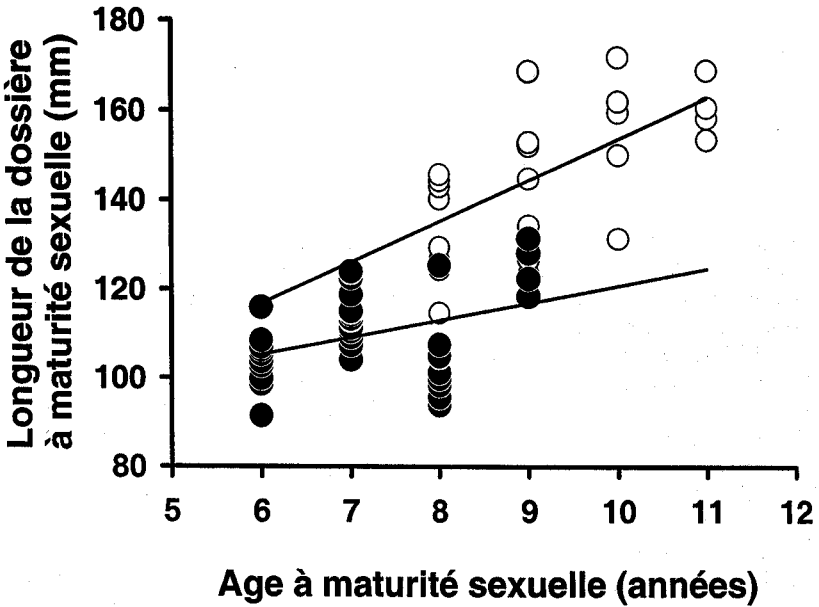


Figure 6. — Relation entre la taille et l'âge d'acquisition de la maturité sexuelle chez les mâles (en noir) et les femelles (en blanc) de *Testudo g. graeca*. Les équations des droites de régression sont $Y = 61,59 + 9,2 X$ pour les femelles ($r_{\text{spearman}} = 0,60$, $p < 0,001$, $N = 25$) et $Y = 81,93 + 3,88 X$ ($r_{\text{spearman}} = 0,37$, $p < 0,001$, $N = 38$) pour les mâles.

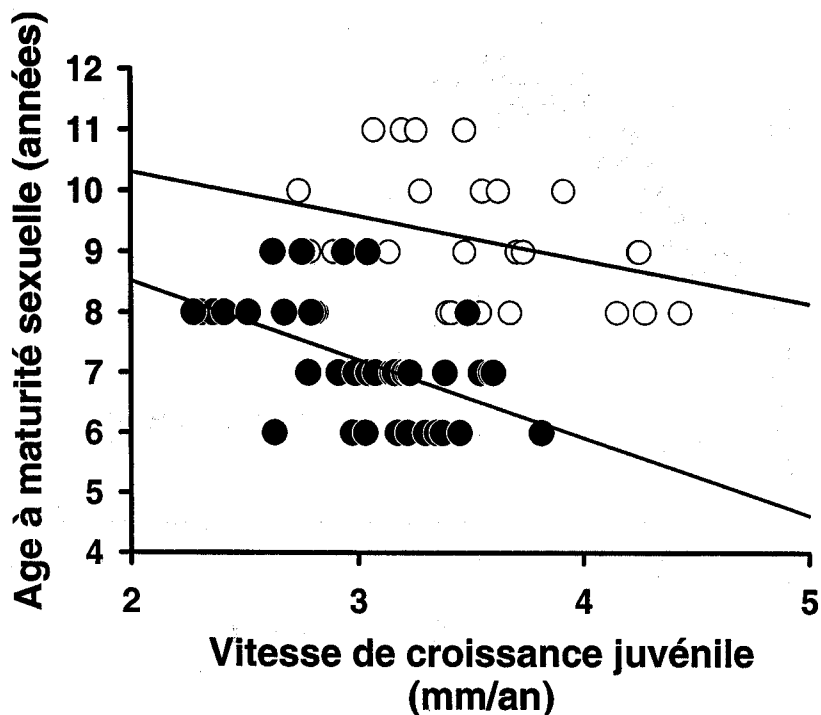


Figure 7. — Relation entre l'âge de l'acquisition de la maturité sexuelle et les taux de croissance juvénile chez *Testudo g. graeca*. Les équations des droites de régression sont $Y = 11,75 - 0,72 X$ pour les femelles ($r_{\text{spearman}} = -0,32$, $p < 0,001$, $N = 25$) et $Y = 11,11 - 1,30 X$ ($r_{\text{spearman}} = -0,51$, $p < 0,001$, $N = 38$) pour les mâles.

DISCUSSION

DIMORPHISME SEXUEL DE TAILLE

Les femelles de la population de *Testudo g. graeca* des Jbilettes centrales sont plus grandes que les mâles et suivent la même tendance du DST que d'autres populations de la même espèce (Braza *et al.*, 1981 ; Lambert, 1982 ; Bayley & Highfield, 1996 ; Andreu *et al.*, 2000) et d'autres espèces du même genre (Mendelssohn, 1982 ; Stubbs & Swingland, 1985 ; Willemsen & Hailey, 1999, 2001 ; Bonnet *et al.*, 2001a ; Lagarde *et al.*, 2001). Par contre chez la majorité des tortues terrestres (Testudinidae), les mâles sont plus grands que les femelles (Berry & Shine, 1980 ; Wilbur & Morin, 1988 ; Gibbons & Lovich, 1990 ; Lambert, 1995 ; Lambert *et al.*, 1998). Ce dimorphisme de taille a été interprété comme le résultat d'une pression de sélection intra-sexuelle en faveur des mâles de grande taille : les mâles combattent fréquemment lors des périodes d'accouplement et les grands mâles sont avantagés lors de ces confrontations, ce qui augmente leur succès à l'accession aux femelles (Auffenberg, 1977 ; Berry & Shine, 1980 ; Gibbons & Lovich, 1990). Chez les mâles de *T. g. graeca*, comme chez les autres *Testudo*, les combats sont aussi observés (Braza *et al.*, 1981 ; Swingland & Stubbs, 1985 ; Díaz-Paniagua *et al.*, 1995 ; Willemsen & Hailey, 1999 ; Andreu *et al.*, 2000 ; Lagarde *et al.*, 2001 ; obs. pers.). Un tel scénario évolutif explique les avantages que confère une grande taille corporelle entre mâles d'une même population mais n'explique pas en quoi il peut être bénéfique pour un mâle d'être plus grand qu'une femelle. Le dimorphisme observé va dépendre des mécanismes de sélection agissant simultanément sur l'évolution de la taille des femelles.

La grande taille des femelles est généralement expliquée comme le résultat de la sélection pour la fécondité : les femelles de grande taille présentent une fécondité annuelle plus importante (Gibbons & Green, 1990 ; Congdon & Tinkel, 1982 ; Gibbons *et al.*, 1982 ; Wilbur & Morin, 1988 ; Gibbons & Lovich, 1990 ; Iverson, 1992), car elles sont capables de stocker une plus grande quantité d'œufs ou de réserves pour la fabrication des oeufs. Des corrélations positives ont été notées entre la taille des femelles et la taille des pontes chez *T. graeca* (Andreu & Villamor, 1986 ; Díaz-Paniagua *et al.*, 1996) ainsi que chez les autres espèces de *Testudo* (Swingland & Stubbs, 1985 ; Hailey & Loumbourdis, 1988, 1990 ; Henen *et al.*, 2002). Cette grande taille pourrait aussi leur permettre éventuellement d'éviter les menaces de dessiccation et de stress thermique (Meek & Avery, 1988 ; Gibbons & Lovich, 1990) auxquelles les femelles de *T. graeca* sont surtout confrontées au moment de la saison des pontes (entre mai et juin) (Díaz-Paniagua *et al.*, 1995 ; Andreu *et al.*, 2000 ; Ben Kaddour, 2000), période d'intense activité de déplacements (Díaz-Paniagua *et al.*, 1995). Par contre les mâles émergent plus tôt de leur hibernation et leur activité maximale (comportements sexuels) se situe en début de cycle (février à mars) (Díaz-Paniagua *et al.*, 1995 ; Ben Kaddour, obs. pers.). Leur petite taille corporelle, associée à une inertie thermique plus faible, leur permet une thermorégulation comportementale plus efficace quand les températures ambiantes sont plus faibles et les fenêtres de températures compatibles avec l'activité de courte durée (conditions qui prévalent en début de saison d'activité, au printemps).

Ainsi, des pressions de sélection en faveur des mâles de grande taille et en faveur des femelles de grande taille peuvent agir sur les tortues du genre *Testudo*, rendant le sens du dimorphisme hautement problématique d'un point de vue évolutif. Il est difficile d'évaluer l'intensité relative de ces pressions de sélection, agissant de façon synchrone à la fois sur les mâles et les femelles. De la même façon il est difficile d'évaluer les trajectoires relatives d'évolution des tailles mâles et femelles, dont dépend cependant *in fine* le dimorphisme observé.

La direction et le degré du dimorphisme sexuel de taille peuvent cependant aussi dépendre de mécanismes de sélection inter-sexuelle, rarement étudiés chez les chéloniens et jamais chez les *Testudo*. Enfin les mâles de petite taille peuvent présenter une mobilité plus importante augmentant ainsi leur chance d'accéder à une partenaire sexuelle (Berry & Shine, 1980 ; Gibbons & Lovich, 1990).

Il est par conséquent très difficile de comprendre le dimorphisme sexuel de taille à l'échelon spécifique, car, pour cela, il faudrait pouvoir quantifier l'importance de multiples pressions de sélection, synergiques et/ou antagonistes, actives à la fois sur les mâles et sur les femelles (Lande, 1980 ; Price, 1984).

PATTERNS DE CROISSANCE ET DE MATURATION

La croissance chez *Testudo g. graeca* suit le même schéma de croissance que celui des autres espèces de tortues (Andrews, 1982 ; Frazer & Ehrhat, 1985 ; Dunham & Gibbons, 1990 ; Germano, 1994 ; Mushinsky *et al.*, 1994 ; Kennett, 1996 ; Litzgus & Brooks, 1998 ; Germano *et al.*, 2000 ; Hailey & Lambert, 2002) et de *Testudo* en particulier (Braza *et al.*, 1981 ; Stubbs & Swingland, 1985 ; Andreu *et al.*, 2000 ; Willemsen & Hailey, 2001 ; Lagarde *et al.*, 2001) avec une croissance rapide des juvéniles, identique entre mâles et femelles, et une chute des taux de croissance après acquisition de la maturité sexuelle. Une croissance juvénile optimisée peut permettre d'atteindre plus rapidement une taille seuil au dessus de laquelle les risques de prédation seront minimisés (Wilbur & Morin, 1988 ; Gibbons & Lovich, 1990 ; Zug *et al.*, 1995). Un tel bénéfice, identique *a priori* chez les deux sexes, peut expliquer la similitude des taux de croissance juvénile mâle et femelle. De la même façon qu'en Espagne (Andreu *et al.*, 2000 ; Díaz-Paniagua *et al.*, 2001, 2002), la maturité sexuelle des femelles dans les Jbiletés est retardée (9 ± 1 ans) par rapport à celle des mâles (7 ± 1 ans). Cette maturation différée des femelles est responsable d'une période de croissance juvénile rapide plus longue que celle des mâles et donc d'une taille plus importante à l'âge adulte. En effet, la maturation sexuelle entraîne une déviation vers les fonctions de reproduction d'une grande part des ressources dirigées jusqu'alors vers les fonctions de croissance, (Andrews, 1982 ; Bernardo, 1993 ; Stearns, 1992). Les tailles minimales à maturité sexuelle, estimées

par analyse des stries de croissance sont inférieures chez les mâles et surtout chez les femelles à celles obtenues par observations comportementales (91,4 mm vs 104,8 mm et 114,6 mm vs 152,0 mm respectivement). Ceci peut être lié d'une part à la faible taille de l'échantillon des tortues observées et d'autre part au fait que les cycles de vitellogenèse peuvent commencer quelques années avant une reproduction effective (Kuchling, 1999).

VARIATION INDIVIDUELLE

La population de *Testudo g. graeca* dans les Jbillets centrales montre des variations individuelles importantes dans l'âge et la taille à maturité sexuelle (âge : 6-9 et 8-11 ans ; taille : 91,4-131,4 mm et 114,6-171,8 mm, respectivement pour les mâles et les femelles). De telles variations ont été également mises en évidence pour cette espèce en Espagne (Andreu *et al.*, 2000 ; Díaz-Paniagua *et al.*, 2001, 2002) et chez d'autres espèces de tortues (Gibbons & Greene, 1990 ; Congdon & van Loben Sels, 1993 ; Wood & Wood, 1993 ; St.-Clair *et al.*, 1994 ; Lagarde *et al.*, 2001). Dans notre population d'étude, plus la croissance juvénile d'un individu est lente, plus la maturité sexuelle sera atteinte tardivement mais plus aussi cet individu présentera une grande taille à l'âge adulte. Inversement, les individus présentant une croissance juvénile rapide atteindront leur maturité sexuelle plus tôt et présenteront une petite taille à l'âge adulte. De telles relations entre vitesse de croissance, âge et taille à maturité ont déjà été notées chez d'autres espèces de tortues (Congdon & van Loben Sels, 1993) et de *Testudo* (Lagarde *et al.*, 2001) et suggèrent l'existence de compromis adaptatifs entre l'âge et la taille à maturité, variables en fonction de la croissance juvénile. Ce pattern de croissance et de maturation correspond au quatrième modèle de Stearns & Koella (1986), qui s'applique aux organismes à croissance ralentie et à taux de mortalité variable en fonction des taux de croissance (Stearns & Koella, 1986) comme c'est le cas chez les tortues (Iverson, 1990 ; Shine & Iverson, 1995). Une maturation sexuelle précoce augmente la probabilité de survie jusqu'à l'âge de première reproduction (Bell, 1980) et augmente aussi potentiellement la durée de vie reproductrice (augmentation du nombre d'épisodes de reproduction) (Lewontin, 1965 ; Hamilton, 1966). Par contre cette maturation sexuelle précoce s'accompagne d'une petite taille corporelle qui entraîne une diminution potentielle du succès reproducteur annuel des deux sexes. En effet, chez les femelles de tortues en général et chez les *Testudo* en particulier, la fécondité est hautement dépendante de leur taille corporelle (sélection pour la fécondité, Andreu & Villamor, 1986 ; Hailey & Loumbourdis, 1988 ; Díaz-Paniagua *et al.*, 1996). En ce qui concerne les mâles, l'efficacité de l'accès à la reproduction est, elle aussi, dépendante de leur taille adulte (sélection intra-sexuelle, Auffenberg, 1977 ; Gibbons & Lovich, 1990 ; Niblick *et al.*, 1994 ; Lagarde *et al.*, 2001). Ainsi, chez *T. graeca*, la maturité sexuelle dépend de l'histoire de la croissance juvénile et non pas de l'acquisition d'une taille seuil anti-prédation comme cela a longtemps été supposé chez les tortues (Wilbur & Morin, 1988). Chez les ectothermes, si la vitesse de croissance juvénile possède potentiellement une composante génétique, elle demeure en tout cas fortement conditionnée par les conditions environnementales (ressources trophiques, conditions climatiques) auxquelles sont soumis les individus au cours de leur développement (Andrews, 1982 ; Shine, 1990 ; Berrigan & Charnov, 1994 ; Bonnet *et al.*, 2001b). La variété des patterns de croissance et de maturation observée pourrait refléter largement la plasticité phénotypique dont font preuve ces organismes face aux conditions variables du milieu dans lequel ils vivent.

REMERCIEMENTS

Ce programme d'étude sur l'écologie de la Tortue grecque au Maroc bénéficie du soutien financier apporté dans le cadre de l'action intégrée MA/02/54 (Programme international de collaboration scientifique entre le Maroc et la France) par le Comité Mixte Inter Universitaire Franco-Marocain. Nous remercions aussi le Conseil Général des Deux-Sèvres pour le soutien logistique qu'il nous apporte. Nous tenons à exprimer notre gratitude à A. Sekabave pour ses discussions et commentaires fructueux. Le groupe 211 a été aussi d'une aide précieuse, aussi bien sur le plan logistique que conceptuel. Nos remerciements chaleureux vont à Hussein Boujoudi et à sa famille pour leur aide considérable apportée sur le terrain et pour leur amitié.

RÉFÉRENCES

- ANDERSON, M. (1994). — *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton.
- ANDREU, A.C. & VILLAMOR, M.C. (1986). — Reproduction of *Testudo g. graeca* in Doñana, SW Spain. Pp. 589-592 in : Z. Rozek (ed.), *Studies of Herpetology*. Charles University, Prague.
- ANDREU, A.C., DÍAZ-PANIAGUA, C. & KELLER, C. (2000). — *La tortuga mora (Testudo graeca L.) en Doñana*. Asociación Herpetológica Española, Monografías de Herpetología, 5.
- ANDREWS, R.M. (1982). — Patterns of growth in reptiles. Pp. 273-320 in : C. Gans (ed.), *Biology of the reptilia. Vol 13. Physiology D*. Academic Press, New York.
- ARNOLD, S.J. & WADE, M.J. (1984). — On the measurement of natural and sexual selection theory. *Evolution*, 38 : 709-719.
- AUFFENBERG, W. (1977). — Display behavior in tortoises. *Am. Zool.*, 17 : 241-250.
- BAYLEY, J.R. & HIGHFIELD, A.C. (1996). — Observations on ecological changes threatening a population of *Testudo g. graeca* in the Souss Valley, Southern Morocco. *Chelonian Cons. Biol.*, 2 : 36-42.
- BELL, G. (1980). — The costs of reproduction and their consequences. *Am. Nat.*, 116 : 45-76.
- BEN KADDOUR, K. (2000). — *Contribution à l'étude de la biodémographie et de l'écologie de la Tortue mauresque, Testudo g. graeca L., 1758 (Chelonia : Testudinidae) dans les Jbillets centrales (Maroc)*. Mémoire de DESA, Université Cadi Ayad, Marrakech, Maroc.
- BERNARDO, J. (1993). — Determinants of maturation in animals. *TREE*, 8 : 166-173.
- BERRIGAN, D. & CHARNOV, E.L. (1994). — Reaction norms for age and size at maturity in response to temperature : a puzzle for life historians. *Oikos*, 70 : 474-478.
- BERRY, J.F. & SHINE, R. (1980). — Sexual size dimorphism and sexual selection in turtles (order Testudines). *Oecologia*, 44 : 185-191.
- BONNET, X., SHINE, R., NAULLEAU, G. & VACHER-VALLAS, M. (1998). — Sexual dimorphism in snakes : different reproductive roles favour different body plans. *Proc. R. Soc. Lond. Sci.*, 265 : 1-5.
- BONNET, X., NAULLEAU, G., SHINE, R. & LOURDAIS, O., R. (2000). — Reproductive versus ecological advantages to larger body size in female *Vipera aspis*. *Oikos*, 89 : 509-518.
- BONNET, X., SHINE, R., NAULLEAU, G. & THIBURCE, C. (2001b). — Plastic vipers : influence of food intake on the size and shape of Gaboon vipers, *Bitis gabonica*. *J. Zool.*, 255 : 341-351.
- BONNET, X., LAGARDE, F., HENEN, B.T., CORBIN, J., NAGY, K.A., NAULLEAU, G., BALHOUL, K., CHASTEL, O., LEGRAND, A. & CAMBAG, R. (2001a). — Sexual dimorphism in steppe tortoises : influence of the environment and sexual selection on body shape and mobility. *Biol. J. Linn. Soc.*, 72 : 357-372.
- BRADLEY, D.W., LANDRY, R.E. & COLLINS, C.T. (1984). — The use of jackknife confidence intervals with the Richards curve for describing avian growth patterns. *Bull. South. Calif. Acad. Sci.*, 83 : 133-147.
- BRAZA, F., DELIBES, M. & CASTROVIEJO, J. (1981). — Estudio biométrico y biológico de la tortuga mora (*Testudo g. graeca*) en la Reserva Biológica de Doñana. Huelva. *Doñana Acta Vertebr.*, 8 : 15-41.
- BURY, R.B. & LUCKENBACH, R.A. (1977). — Censusing desert tortoise populations using a quadrat and grid location system. *Proc. Symp., The Desert Tortoise Council* : 169-178.
- CASTANET, J. (1988). — Les méthodes d'estimation de l'âge chez les chéloniens. *Mésogée*, 48 : 21-28.
- CASTANET, J. & CHEYLAN, M. (1979). — Les marques de croissance des os et des écailles comme indicateur de l'âge chez *Testudo hermanni* et *Testudo g. graeca* (Reptilia, Chelonia, Testudinidae). *Can. J. Zool.*, 57 : 1649-1655.
- CLUTTON-BROCK, T., HARVEY, P.H. & RUDDER, B. (1977). — Sexual dimorphism, socioeconomic sex ratio and body weight in primates. *Nature*, 269 : 797-800.
- CONGDON, J.D. & TINKEL, D.W. (1982). — Reproductive energetics of the painted turtle (*Chrysemys picta*). *Herpetologica*, 38 : 228-237.
- CONGDON, J.D. & VAN LOBEN SELS, R.C. (1993). — Relationships of reproductive traits and body size with attainment of sexual maturity and age in Blanding's turtles (*Emydoidea blandingii*). *J. Evol. Biol.*, 6 : 547-557.
- DARWIN, C. (1874). — *The descent of man, and selection in relation to sex*. Murray, London. [Reprinted by Rand, McNally and Co., Chicago, 1974].
- DÍAZ-PANIAGUA, C., KELLER, C. & ANDREU, A.C. (1995). — Annual variation of activity and daily distances moved in adult Spur-thighed Tortoises, *Testudo g. graeca*, in south-western Spain. *Herpetologica*, 51 : 225-233.
- DÍAZ-PANIAGUA, C., KELLER, C. & ANDREU, A.C. (1996). — Clutch frequency, egg and clutch characteristics, and nesting activity of spur-thighed tortoises, *Testudo g. graeca*, in south-western Spain. *Can. J. Zool.*, 74 : 560-564.
- DÍAZ-PANIAGUA, C., KELLER, C. & ANDREU, A.C. (2001). — Long-term demographic fluctuations of spur-thighed tortoise *Testudo g. graeca* in SW Spain. *Ecography*, 24 : 707-721.
- DÍAZ-PANIAGUA, C., KELLER, C. & ANDREU, A.C. (2002). — Life history and demography of *Testudo g. graeca* in south-western Spain. *Chelonii*, 3 : 214-222.
- DUNHAM, A.E. & MILES, D.B. (1985). — Pattern of covariation in life history traits of squamates reptiles : the effects of size and phylogeny reconsidered. *Am. Nat.*, 126 : 231-257.
- DUNHAM, A.E. & GIBBONS, J.W. (1990). — Growth of the slider turtle. Pp. 135-145 in : J.W. Gibbons (ed.), *Life history and ecology of the slider turtle*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- EL MOUDEN, E., ZNARI, M. & BROWN, R.P. (1999). — Skeletochronology and mark-recapture assessments of growth in the North African agamid lizard, *Agama impalearis*. *J. Zool., Lond.*, 249 : 455-461.

- EL MOUDEN, E.H., SLIMANI, T. & BEN KADDOUR, K. (2002). — Croissance et dimorphisme sexuel chez la Tortue mauresque (*Testudo g. graeca* L. 1758). *Chelonii*, 3 : 325-330.
- EMBERGER, L. (1933). — Nouvelle contribution à l'étude de la classification des groupements végétaux. *Revue Générale de Botanique*, 45 : 473-486.
- FAIRBAIRN, D.J. (1997). — Allometry for sexual size dimorphism : pattern and process in the coevolution of body size in males and in females. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 28 : 659-687.
- FRAZER, N.B. & EHRHART, L.M. (1985). — Preliminary growth models for green, *Chelonia mydas*, and loggerhead, *Caretta caretta*, turtles in the wild. *Copeia*, 1985 : 73-79.
- GERMANO, D.J. (1994). — Growth and age at maturity of North American tortoises in relation to regional climates. *Can. J. Zool.*, 72 : 918-931.
- GERMANO, D.J. & BURY, R.B. (1998). — Age determination in turtles : evidence of annual deposition of scute rings. *Chelonian Conserv. Biol.*, 3 : 123-132.
- GERMANO, D.J., BURY, R.B. & JENNINGS, M. (2000). — Growth and population structure of *Emydoidea blandingii* from Western Nebraska. *Chelonian Conserv. Biol.*, 3 : 618-625.
- GHISELIN, M.T. (1974). — *The economy of nature and the evolution of sex*. University of California Press, Berkeley.
- GIBBONS, J.W., & GREENE, J.L. (1990). — Reproduction in the slider and other species of turtles. Pp. 124-134 in : J.W. Gibbons (ed.), *Life history and ecology of the Slider turtle*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- GIBBONS, J.W., & LOVICH, J.E. (1990). — Sexual dimorphism in turtles with emphasis of the slider turtle (*Trachemys scripta*). *Herpetol. Monogr.*, 4 : 1-29.
- GIBBONS, J.W., GREENE, J.L. & PATTERSON, K.K. (1982). — Variation in reproductive patterns of freshwater turtles. *Herpetologica*, 35 : 86-89.
- HAILEY, A. & LOUMBOURDIS, N.S. (1988). — Egg size and shape, clutch dynamics and reproductive effort in European tortoises. *Can. J. Zool.*, 66 : 1527-1536.
- HAILEY, A. & LOUMBOURDIS, N.S. (1990). — Population ecology and conservation of tortoises : Demographic aspects of reproduction in *Testudo hermanni*. *Herpetol. J.*, 1 : 425-434.
- HAILEY, A. & LAMBERT, M.R.K. (2002). — Comparative growth patterns in Afrotropical giant tortoises (Reptilia Testudinidae). *Trop. Zool.*, 15 : 121-139.
- HAMILTON, W.D. (1966). — The moulding of senescence by natural selection. *J. Theor. Biol.*, 12 : 12-45.
- HARVEY, P.H., KAVANNAGH, M. & CLUTTON-BROCK, T.H. (1978). — Sexual dimorphism in canine teeth. *J. Zool. (Lond.)*, 186 : 817-818.
- HEDRICK, A.V. & TEMELES, E.J. (1989). — The evolution of sexual dimorphism in animals : hypotheses and tests. *TREE*, 4 : 136-138.
- HENEN, B.T., NAGY, K.A., BONNET, X. & LAGARDE, F. (2002). — Clutch size and fecundity of wild Horsfield's Tortoises (*Testudo horsfieldi*) time and body size effects. *Chelonii*, 3 : 135-143.
- IVERSON, J.B. (1992). — Correlates of reproductive output in turtles (order Testudines). *Herpetol. Monogr.*, 6 : 25-42.
- IVERSON, J.B. (1990). — Patterns of survivorship in turtles (order Testudines). *Can. J. Zool.*, 69 : 385-389.
- KELLER, C., DÍAZ-PANIAGUA, C. & ANDREU, A.C. (1997). — Post-emergent field activity and growth rates of hatchling spur-thighed tortoises, *Testudo g. graeca*. *Can. J. Zool.*, 75 : 1089-1098.
- KENNETT, R. (1996). — Growth and maturity of two freshwater turtles, *Chelodina rugosa* and *Elseya dentata*, from the wet-dry tropics of Northern Australia. *Herpetologica*, 52 : 383-395.
- KOZLOWSKI, J. (1989). — Sexual size dimorphism : a life history perspective. *Oikos*, 54 : 253-255.
- KUCHLING, G. (1999). — *The reproductive biology of the Chelonia*. Springer-Verlag, Berlin.
- LAGARDE, F., BONNET, X., HENEN, B.T., CORBIN, J., NAGY, K.A. & NAULLEAU, G. (2001). — Sexual size dimorphism in steppe tortoises (*Testudo horsfieldi*) : growth, maturity and individual variation. *Can. J. Zool.*, 79 : 1433-1441.
- LAMBERT, M.R.K. (1982). — Studies on the growth, structure and abundance of the mediterranean spur-thighed tortoise, *Testudo g. graeca*, in field populations. *J. Zool., Lond.*, 196 : 165-189.
- LAMBERT, M.R.K. (1995). — On geographical size variation, growth, and sexual dimorphism of the Leopard Tortoise, *Geochelone pardalis*, in Somaliland. *Chelonian Conserv. Biol.*, 4 : 269-278.
- LAMBERT, M.R.K., CAMPBELL, K.L.I. & KABIGUMLA, J.D. (1998). — On growth and morphometrics of Leopard tortoises, *Geochelone pardalis*, in Serengeti National Park, Tanzania, with observations on effects of bushfires and latitudinal variation in populations of Eastern Africa. *Chelonian Conserv. Biol.*, 3 : 46-57.
- LANDE, R. (1980). — Sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in phylogenetic characters. *Evolution*, 34 : 292-305.
- LE HOUÉROU, H. (1989). — Classification éoclimatique des zones arides (s. l.) de l'Afrique du Nord. *Ecologia Mediterranea*, 15 : 95-144.
- LEWONTIN, R.C. (1965). — Selection for colonizing ability. Pp. 77-91, in : H.G. Baker & G.L. Stebbins (eds), *The genetics of colonizing species*. Academic Press, New York.
- LINDEMAN, P.V. (1997). — Contributions toward improvement of model fit in nonlinear regression modelling of turtle growth. *Herpetologica*, 53 : 179-191.
- LINDMAN, R.H. (1974). — *Analysis of variance in complex experimental designs*. W.H. Freeman and Co., San Francisco.
- LITZGUS, J.D. & BROOKS, R.J. (1998). — Growth in cold environment : body size and sexual maturity in a northern population of spotted turtles, *Clemmys guttata*. *Can. J. Zool.*, 76 : 773-782.

- MEDAWAR, P.B. (1950). — Transformation of shape. *Proc. Roy. Soc. Lond. B., Biol. Sci.*, 137 : 474-479.
- MEEK, R. & AVERY, R.A. (1988). — Thermoregulation in chelonians. *Herpetol. J.*, 1 : 253-259.
- MENDELSSOHN, H. (1982). — Egyptian tortoise. Pp. 133-136, in : B. Groombridge (ed.), *The IUCN Amphibia-Reptilia Red Data Book, 1*. Switzerland, Gland, IUCN.
- MUSHINSKY, H.R., WILSON, D. S. & MCCOY, E.D. (1994). — Growth and sexual dimorphism of *Gopherus polyphemus* in Central Florida. *Herpetologica*, 50 : 119-128.
- NIBLICK, H.A., ROSTAL, D.C. & CLASSEN, T. (1994). — Role of male-male interactions and female choice in the mating system of the desert tortoise, *Gopherus agassizii*. *Herpetol. Monogr.*, 8 : 124-132.
- O'BRIEN, R.G., & KAISER, M.K. (1985). — MANOVA method for analysing repeated measures designs : An extensive primer. *Psychol. Bull.*, 97 : 316-333.
- PRICE, T.D. (1984). — The evolution of sexual size dimorphism in Darwin's finches. *Am. Nat.*, 123 : 500-518.
- RICHARDS, F.J. (1959). — A flexible growth function for empirical use. *J. Exp. Bot.*, 10 : 290-300.
- SELANDER, R.K. (1966). — Sexual dimorphism and differential niche utilisation in birds. *Condor*, 68 : 113-151.
- SELANDER, R.K. (1972). — Sexual selection and dimorphism in birds. Pp. 180-230, in : B. Campbell (ed.), *Sexual selection and the descent of Man 1871-1971*. Aldine Publ. Co., Chicago.
- SHINE, R. (1988). — The evolution of large body size in females : a critique of Darwin's 'fecundity advantage' model. *Am. Nat.*, 131 : 124-131.
- SHINE, R. (1989). — Ecological causes for the evolution of sexual size dimorphism : a review of the evidence. *Q. Rev. Biol.*, 64 : 419-461.
- SHINE, R. (1990). — Proximate determinants of sexual differences in adult body size. *Am. Nat.*, 135 : 278-283.
- SHINE, R. (1994). — Sexual size dimorphism in snakes revisited. *Copeia*, 1994 : 326-346.
- SHINE, R. & IVERSON, R. (1995). — Patterns of survival, growth and maturation in turtles. *Oikos*, 72 : 343-348.
- SHIROSE, L.J., BROOKS, R.J., BARTA, J.R. & DESSER, S.S. (1993). — Intersexual differences in growth, mortality, and size at maturity in bullfrogs in central Ontario. *Can. J. Zool.*, 71 : 2363-2369.
- SLIMANI, T., EL MOUDEN, E.H. & BEN KADDOUR, K. (2002). — Structure et dynamique d'une population de *Testudo g. graeca* L. 1758 dans les Jbillets centrales, Maroc. *Chelonii*, 3 : 200-207.
- STAMPS, J.A. & KRISHNAN, U.V. (1997). — Sexual bimaturation and sexual size dimorphism in animals with asymptotic growth after maturity. *Evol. Ecol.*, 11 : 21-39.
- ST-CLAIR, R., GREGORY, P.T. & MACARTNEY, J.M. (1994). — How do sexual differences in growth and maturation interact to determine size in northern and southern painted turtles ? *Can. J. Zool.*, 72 : 1436-1443.
- STEARNS, S.C. (1992). — *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford.
- STEARNS, S.C. & KOELLA, J.C. (1986). — The evolution of phenotypic plasticity in life history traits : predictions of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution*, 40 : 893-913.
- STUBBS, D., HAILEY, A., PULFORD, E. & TYLER, W. (1984). — Population ecology of European tortoises : review of field techniques. *Amphibia-Reptilia*, 5 : 57-68.
- STUBBS, D. & SWINGLAND, I.R. (1985). — The ecology of the Mediterranean tortoise (*Testudo hermanni*) : a declining population. *Can. J. Zool.*, 63 : 169-180.
- SWINGLAND, I.R. & STUBBS, D. (1985). — Ecology of Mediterranean tortoise (*Testudo hermanni*) : Reproduction. *J. Zool. Lond.*, 205 : 595-610.
- WILBUR, H.M. & MORIN, P.J. (1988). — Life history evolution in turtles. Pp.387-437, in : D.C. Gans, B. Huey & A. Riss (eds), *Biology of the reptilia. Vol 16. Ecology B*. Academic Press, New York.
- WILLEMSEN, R.E. & HAILEY, A. (1999). — Variation of adult body size of the tortoise *Testudo hermanni* in Greece : proximate and ultimate causes. *J. Zool.*, 248 : 379-396.
- WILLEMSEN, R.E. & HAILEY, A. (2001). — Variation in adult survival rate of the tortoise *Testudo hermanni* in Greece : implications for evolution of body size. *J. Zool., Lond.*, 255 : 43-53.
- WILSON, D.S. & TRACY, C.R. (2003). — Estimating age of turtles from growth rings : A critical evaluation of the technique. *Herpetologica*, 59 : 178-194.
- WOOD, F. & WOOD, J. (1993). — Growth curve for captive-reared Green Sea Turtles, *Chelonia mydas*. *Herpetol. J.*, 3 : 49-54.
- WOOLBRIGHT, L. L. (1983). — Sexual selection and size dimorphism in anuran amphibia. *Am. Nat.*, 121 : 110-119.
- ZNARI, M. & EL MOUDEN, E. (1997). — Sexual dimorphism, reproductive and fat body cycles in Bibron's agama (*Agama impalearis*, Boettger, 1874). *Herpetologica*, 53 : 411-422.
- ZNARI, M., EL MOUDEN, E. & FRANÇILLON-VIEILLOT, H. (2002). — Long-term variation in reproductive traits of Bibron's Agama, *Agama impalearis*, in Western Morocco. *Afr. J. Herpetol.*, 51 : 57-68.
- ZUG, G.R. (1991). — Age determination in turtles. *Herpetol. Circular* No. 20. J.T. Collins (ed.), Society for the study of Amphibians and Reptiles, Lawrence, Kans.
- ZUG, G.R., BALAZS, G.H. & WETHERALL, J.A. (1995). — Growth in juvenile Loggerhead Seaturtles (*Caretta caretta*) in the North Pacific pelagic habitat. *Copeia*, 1995 : 484-487.