

Etude comparative de l'asymétrie fluctuante crânienne chez deux sous-espèces de la gazelle dorcas (*Gazella dorcas massaesyala* vs *G. d. neglecta*)

*A comparative study of the cranial fluctuating asymmetry in two Dorcas gazelle subspecies *Gazella dorcas massaesyala* vs. *G. d. neglecta**

Moulay Abdeljalil AIT BAAMRANE^{1*}, Mohammed ZNARI¹, Teresa ABÁIGAR²

1. Laboratoire Biodiversité et Dynamique des Ecosystèmes [BioDEcos], Faculté des Sciences-Semlalia, Université Cadi Ayyad, Marrakech, Maroc*(aitbaamrane.m.a@gmail.com)

2. Estación Experimental de Zonas Áridas (EEZA), CSIC, Carretera de Sacramento s/n, Almería, Espagne.

Résumé. L'un des objectifs majeurs de la biologie de la conservation est d'identifier les populations exposées au stress environnemental avant que ce dernier n'ait des effets néfastes sur ces populations. A cet égard, l'asymétrie fluctuante (AF) crânienne a été utilisée pour examiner les niveaux de stress développemental chez diverses populations animales et humaines. Ainsi, l'objectif de la présente étude est de comparer les degrés d'AF crânienne entre les adultes et entre les sexes de deux populations de deux sous-espèces distinctes de la gazelle dorcas, la gazelle dorcas du Maroc, *Gazella dorcas massaesyala* (la dernière population préservée en semi-captivité depuis près de 60 ans dans la réserve de M'Sabih Talaa, centre-ouest du Maroc) et la gazelle dorcas du Sahara, *G. d. neglecta* (mélange de fondateurs issus du Sahara atlantique marocain et d'individus nés et élevés en captivité à la Station expérimentale des Zones Arides d'Almeria, sud d'Espagne). Douze traits morphométriques ont été mesurés au niveau du crâne et des cornes d'un total de 90 spécimens adultes (dont 40 mâles et 50 femelles). L'ANOVA à deux critères de classification (origine (sous-espèce) et sexe) a été adoptée pour évaluer l'AF au niveau des populations. L'analyse a montré des niveaux d'AF crânienne statistiquement non significatifs entre les deux populations étudiées. Seuls trois caractéristiques craniométriques montrent une discrimination significative liée au sexe dans les deux populations. Il a été suggéré qu'un niveau de stress environnemental relativement élevé pourrait accroître l'AF entre les deux sexes pour certains caractères crâniens durant leur développement en relation avec la discrimination liée au sexe. Les résultats obtenus seraient utiles dans la comparaison et la reconstitution des conditions de vie de populations en déclin ou déjà éteintes à travers l'exploitation de collections de crânes issus de divers contextes écologiques avec différents niveaux de stress environnemental.

Mots-clés : Asymétrie fluctuante, Craniométrie, *Gazella dorcas*, Sexe, Stress environnemental, Conservation.

Abstract: Identifying populations under environmental stress before this latter has detrimental effects on them is one of the major goals in conservation biology. In this regard, the cranial fluctuating asymmetry (FA) was used to examine the levels of developmental stress in various animal and human populations. So, the present study is aimed at comparing the levels of cranial FA between adults and sexes in two populations of two distinct subspecies of the Dorcas gazelle, the Moroccan gazelle dorcas, *Gazella dorcas massaesyala* (from the last remnant semi-captive population from the M' Sabih Talaa reserve, west-central Morocco) and the Saharan gazelle dorcas, *G. d. neglecta* (a mixture of founders originated from the Moroccan Atlantic Sahara and captive-bred individuals from the experimental Station of Arid zones, Almeria, Southern Spain). Twelve morphometric characters were measured on skulls and horns of 90 adult specimens (40 males and 50 females). Two-way ANOVAs (origin (subspecies) and sex) were adopted to estimate the FA at the population level. The analysis showed the cranial FA levels between the two studied populations, statistically insignificant. Only three craniometric characters showed a significant sex-related discrimination in both populations. It was then suggested that a level of a relatively high environmental stress could increase the cranial FA between the two sexes during the development related to sex-related discrimination. The obtained results would be useful for deducing and comparing living conditions of declining or already extinct populations based on collections of skulls originated from various ecological contexts with different levels of environmental stress.

Keywords: Fluctuating asymmetry, Craniometry, *Gazella dorcas*, Sex, Environmental stress, Conservation.

Abridged English version

Fluctuating asymmetry (FA) refers to small random deviations from perfect symmetry in bilaterally paired structures expressed by a genome. These structures, apart from any genetic problem, are programmed genetically to develop in a symmetrical way. These random deviations may then occur because of variation among individuals in their ability to develop both sides of their bodies in an identical way due to exposure to environmental stress (Van Valen 1962, Palmer & Strobeck 1986, Leary & Allendorf 1989, Møller 1990, Parsons 1990).

FA has been proposed as a simple potential tool for assessing the stress level in natural populations (Leary & Allendorf 1989). Generally, in natural populations or in controlled laboratory experiments, the FA level increases with stress (Parsons 1990). Thus, FA has a considerable

potential for identifying populations experiencing adverse effects of genetic and/or environmental stresses.

The present study examined the cranial FA in two *Gazella dorcas* subspecies. A sample of 26 skulls of adult Moroccan Dorcas gazelle *Gazella dorcas massaesyala* (GDM) collected in the M'Sabih Talaa reserve, west-central Morocco and a sample of 64 skulls of adult Saharan Dorcas gazelle *G. d. neglecta* (GDN) of both founders, originated from Moroccan Atlantic Sahara, and captive bred individuals preserved in a collection based at the EEZA (Estacion Experimental of Zonas Aridas) Almeria in Spain.

The FA analysis focused on twelve morphometric traits in skull and horns (Figure 1). Measurements were made on both left and right sides of each specimen exclusively by the same person (MAAB) to avoid possible inter-observer variability (Lee 1990). Bilateral cranial (including horns) dimensions were measured twice over a 4-day interval using a

caliper to the nearest 0.01 mm except those exceeding 15cm which were measured to the nearest 0.05mm.

The distribution frequency of the difference between the right and left sides for a given sample of individuals, should approach a normal distribution with an average of zero (Palmer & Strobeck 1992). Thus, before assigning any difference between the left and right elements to the FA, some preliminary analyzes must be carried out in to highlight the existence of FA while eliminating the effect of measurement errors, and antisymmetry. Thus, a two-factor ANOVA (sides * individuals) was performed for each character in order to determine if the difference between the two sides is greater than the measurement error. We also examined the existence of directional asymmetry using Smirnov Kolmogorov's test for the frequency distribution of the difference between the right and left sides (Palmer & Strobeck 1986).

FA is size-dependent when there is a correlation between the asymmetry level and the character size. This size-dependence may influence the results of a developmental stability investigation (Palmer 1994). In the present study, we adopted two approaches for determining the FA index. In the first approach, we calculated an index of composite FA (CFA) for each specimen including all the measured character following the Leung *et al.*'s CFA2 procedure (Leung *et al.*, 2000). This procedure, called relative standard asymmetry (RSA), stipulates the division of individual RA values by the average RA of a given character across all individuals to control possible differences in the relationship between FA and developmental instability (DI) in different characters. A two-way ANOVA analysis was performed to test the impact of sex and animal origin (subspecies) on the RSA at each trait level but also on the CRSA of each studied population.

The main obtained results indicate that the effect of measurement errors on asymmetry is not statistically significant (Tab. 1). This justifies the analysis of the FA in all the measured bilateral structures. A paired t-test was performed for each character on all specimens of the two populations in order to check whether one side is on average significantly different from the other side. Of all the traits examined (Tab. 1), only characters 2, 8 and 12 of the GDN population have a directional asymmetry ($t_{62} = 2.56$, $p < 0.05$, $t_{63} = 2.23$, $P < 0, 05$ and $t_{61} = 2.12$, $P < 0.05$

respectively). On average, the left side is 0.23 ± 0.70 , 0.22 ± 0.80 and 0.75 ± 2.78 mm longer than the right side respectively for these three characters. Consequently, these latter were excluded from the subsequent analyzes of FA. The Kolmogorov-Smirnov test showed that the frequency distribution of the differences (Right-Left) presented a normal distribution, which allowed us to eliminate the hypothesis of antisymmetry.

As for the FA index, the analysis using the general linear model (ANOVA) showed that there were no significant differences between the CRSA were neither related to gender nor to the origin (or subspecies) of animals ($F_{1.85} = 0.129$, $p = 0.721$, EA squared = 0.002, Animal origin, $F_{2.84} = 2.310$, $p = 0.106$, EA squared = 0.052, Interaction, $F_{2.81} = 1.859$, $p = 0.162$, Eta squared partial = 0.042). In other words, neither the sex nor the origin of the animals nor their interaction explained the variations in the observed RSA. However, the results of the RSA variance analysis of all characters measured (Tab. 3.) revealed that characters 1, 9 and 10 showed a significant sex-related discrimination ($F_{1.85} = 6.498$, $p = 0.013$, partial square Eta = 0.074 and $F_{1.88} = 4.560$, $p = 0.036$, Eta squared partial = 0.051 and $F_{1.88} = 4.933$, $p = 0.029$, Eta squared partial = 0.055 respectively). This discrimination is highly significant for character 1 compared to the interaction Sex * Origin of animals ($F_{2.81} = 7.6$, $p = 0.001$, Eta squared partial = 0.158). The other traits did not differ either according to the sex, the origin of the animals or to the interaction of these two factors.

We concluded that both the investigated GDM and GDN populations have rather quite similar FA levels despite their different taxonomic and geographic origins. Only three characters (namely, Infra-orbital Akrokranium, horn circumference and anteroposterior diameter) showed a significant sex-related discrimination in both populations combined. We suggested that a level of a relatively high environmental stress could increase the cranial FA between the two sexes during the development related to sex-related discrimination. The obtained results would be useful for predicting and comparing living conditions of declining or already extinct populations based on collections of skulls sampled from diverse ecological contexts with distinct levels of environmental stress.

INTRODUCTION

L'asymétrie fluctuante (AF) est définie comme de petites déviations non-directionnelles de la symétrie parfaite au niveau des structures bilatérales exprimées par un génome. Les dites structures, en dehors de tout problème génétique, sont programmées génétiquement pour se développer de façon symétrique. Ces déviations aléatoires peuvent alors survenir à cause des variations dans la capacité des individus à développer les deux côtés du corps de façon identique suite à une éventuelle exposition à un stress environnemental (Van Valen 1962, Palmer & Strobeck 1986, Leary & Allendorf 1989, Møller 1990, Parsons 1990).

En d'autres termes, cela est dû à une accumulation de processus affectant la communication intercellulaire et leur taux

de croissance ou de division (Palmer 1994). Ces processus favorisent les subtiles différences phénotypiques entre les deux côtés du corps (Palmer 1996).

Trois types d'asymétries bilatérales sont reconnus : l'asymétrie fluctuante (AF), l'asymétrie directionnelle (AD) et l'antisymétrie (AS). Toutefois, seule l'AF est considérée comme le reflet de perturbations au cours du développement (pré- et postnatal). D'ailleurs, c'est la seule forme d'asymétrie qui peut être considérée comme un indicateur utile du stress auquel les organismes sont sujets (Leary & Allendorf 1989). L'AD a lieu lorsqu'il y a, d'une façon normale, un plus grand développement pour un côté que pour l'autre. Celle-ci peut être détectée par la valeur moyenne du caractère qui diffère systématiquement entre les deux côtés (Van Valen 1962, Leary & Allendorf 1989) ; le cœur des mammifères en est un bon exemple. L'AS, quant à elle, elle se réfère à une

situation apparente mais moins commune que les autres types d'asymétrie. Elle se retrouve lorsque l'asymétrie est présente normalement mais que le côté ayant un plus grand développement est variable (Van Valen 1962).

Les variations de l'AF ont été examinées pour une variété de caractères et d'organismes (*e.g.* Valentine *et al.* 1973, Soulé 1982, Pankakoski 1985, Wayne *et al.* 1986, Leary & Allendorf 1989, Møller & Hoglund 1991, Markowski 1993, Alvarez 1995, Zachos *et al.* 2007). Plusieurs études ont considéré les variations de l'AF comme résultant de facteurs intrinsèques (génétiques) et extrinsèques (environnementaux) qui peuvent influencer la stabilité du développement (Soulé 1979, 1982, Parsons 1990, Hartlet *et al.* 1991, Zakharov 1992, Clarke 1993b, Markowski 1993, Merola 1994, Markow 1995, Folstad *et al.* 1996, Møller 1996, Palmer 1996) ou la fitness (ou valeur sélective) (Clarke 1995a, b, Markow 1995, Møller 1997), tandis que d'autres chercheurs proposent d'utiliser les mesures d'AF comme outil de gestion et de conservation des populations naturelles (Leary & Allendorf 1989, Clarke 1993a, 1995a, b, Palmer 1996).

L'un des plus importants et souvent des plus difficiles objectifs de la conservation est l'identification des populations sujettes au stress avant que ces derniers aient des effets irréversibles. Parmi les techniques actuelles de surveillance de l'environnement et des populations, un tel système susceptible d'identifier les populations vulnérables n'existe pas encore. Les changements dans la taille de la population ou dans les paramètres de l'histoire de vie, comme le taux de survie ou de fécondité ou du succès reproducteur, sont communément évalués dans des études reliées au domaine de la conservation. La difficulté principale de cette approche réside dans le fait que lorsque les espèces répondent négativement aux changements des conditions génétiques (consanguinité, perte d'hétérozygotie) et environnementales, il est souvent trop tard pour une action réparatrice (Clarke 1993a), d'où le besoin urgent d'une méthode simple et efficace pour obtenir d'une façon précoce une mesure du stress affectant la population concernée.

L'AF a été proposée comme un outil potentiel, pour l'évaluation du niveau de stress dans les populations naturelles, car elle offre une mesure de la symétrie du développement (Leary & Allendorf 1989). Même si la force de l'impact varie, l'importance de l'AF semble être corrélée avec une variété de stress (Palmer 1996). Généralement, dans les populations naturelles ou dans les expériences de laboratoire contrôlées, plus il y a de stress, plus le niveau d'AF est élevé (Parsons 1990). Ainsi, l'AF présente un potentiel considérable pour l'identification des populations exposées aux effets néfastes des stress génétiques et/ou environnementaux.

La présente étude porte sur l'évaluation et la comparaison de l'AF crânienne chez deux sous-espèces de la gazelle dorcas, la gazelle du Maroc *Gazella dorcas massaesyla* (GDM) et la gazelle du Sahara *G. d. neglecta* (GDN). Les gazelles des zones arides, comme la gazelle dorcas, affectionnent des habitats caractérisés par une brève saison de croissance en dehors de laquelle la végétation est souvent rare, desséchée et de pauvre qualité nutritionnelle. De plus, le climat des régions arides est rude et imprévisible avec de grandes variations journalières, saisonnières et interannuelles de la température et des précipitations, qui pourraient être

amplifiées par l'effet des changements climatiques. Si l'on ajoute à cela toutes les perturbations d'origine anthropique (*e.g.*, destruction des habitats, chasse illégale et braconnage). Ainsi, les gazelles font continuellement face à des stress qui peuvent affecter la stabilité de leur développement et par conséquent leur niveau d'AF en fonction des différences entre les individus, les deux sexes et les conditions de vie des populations.

Un ensemble de structures bilatérales au niveau de l'ostéocrâne et des cornes des deux sous-espèces de gazelle dorcas, a été donc considéré. La mesure de l'AF au niveau de ces structures devrait donc représenter un indicateur des conditions présentes lors du développement (pré- et postnatal) de ces animaux dans leurs environnements d'origine. Ainsi, il serait possible d'identifier si ces gazelles étaient sujettes à l'effet d'un stress environnemental et s'il existe des différences éventuelles entre les populations et/ou entre les deux sexes des deux sous-espèces étudiées.

MATERIEL ET METHODES

Echantillons étudiés et populations cibles

L'étude a porté sur un total de 90 crânes de gazelles dorcas provenant de deux sous-espèces d'origines géographiques distinctes ; i) 26 crânes (dont 17 mâles et 9 femelles) de la GDM collectés dans la réserve M'Sabih Talaa, centre-ouest du Maroc (N 31°48' O 08°30'), ii) 64 crânes de la GDN provenant d'une collection de la Estacion Experimental de Zonas Aridas (EEZA) d'Almeria (N 36°50' O 02°28'), sud de l'Espagne. Les animaux fondateurs de cette dernière population maintenue en captivité, étaient représentés par 33 crânes (17 mâles et 16 femelles) provenant du Sahara Atlantique marocain vers la fin des années 1970 dans le but de la mise en place d'un programme d'élevage conservatoire (Abaigar 2002). Le reste de l'échantillon GDN était constitué de 31 crânes (dont 16 mâles et 15 femelles) d'animaux qui sont nés et ayant grandi en captivité à l'EEZA.

Analyse de l'asymétrie fluctuante (AF)

La présente étude s'est focalisée sur douze (12) traits morphométriques au niveau du crâne et des cornes d'individus adultes de la gazelle dorcas des deux sous-espèces susmentionnées (Fig. 1). Les mesures ont été prises sur le côté gauche et droit de chaque spécimen exclusivement par une seule personne (MA AB) pour éviter une éventuelle variabilité inter-observateur (Lee, 1990). Les traits bilatéraux ont été mesurés deux fois (sur un intervalle de 4 jours) au moyen d'un pied-à-coulisse à 0,01 mm près. Les caractères dépassant 15 cm de longueur ont, par contre, été mesurés à l'aide d'un pied à coulisse de 0,05 mm de précision.

La distribution des fréquences de la différence entre les côtés droit et gauche, pour un échantillon d'individus, devrait approcher une distribution normale avec une moyenne de zéro (Palmer & Strobeck 1992). Ainsi, avant d'attribuer toute différence entre les éléments droit et gauche à l'AF, il faudra, en premier lieu, effectuer certaines analyses qui mettront en exergue l'existence de ce type d'asymétrie.

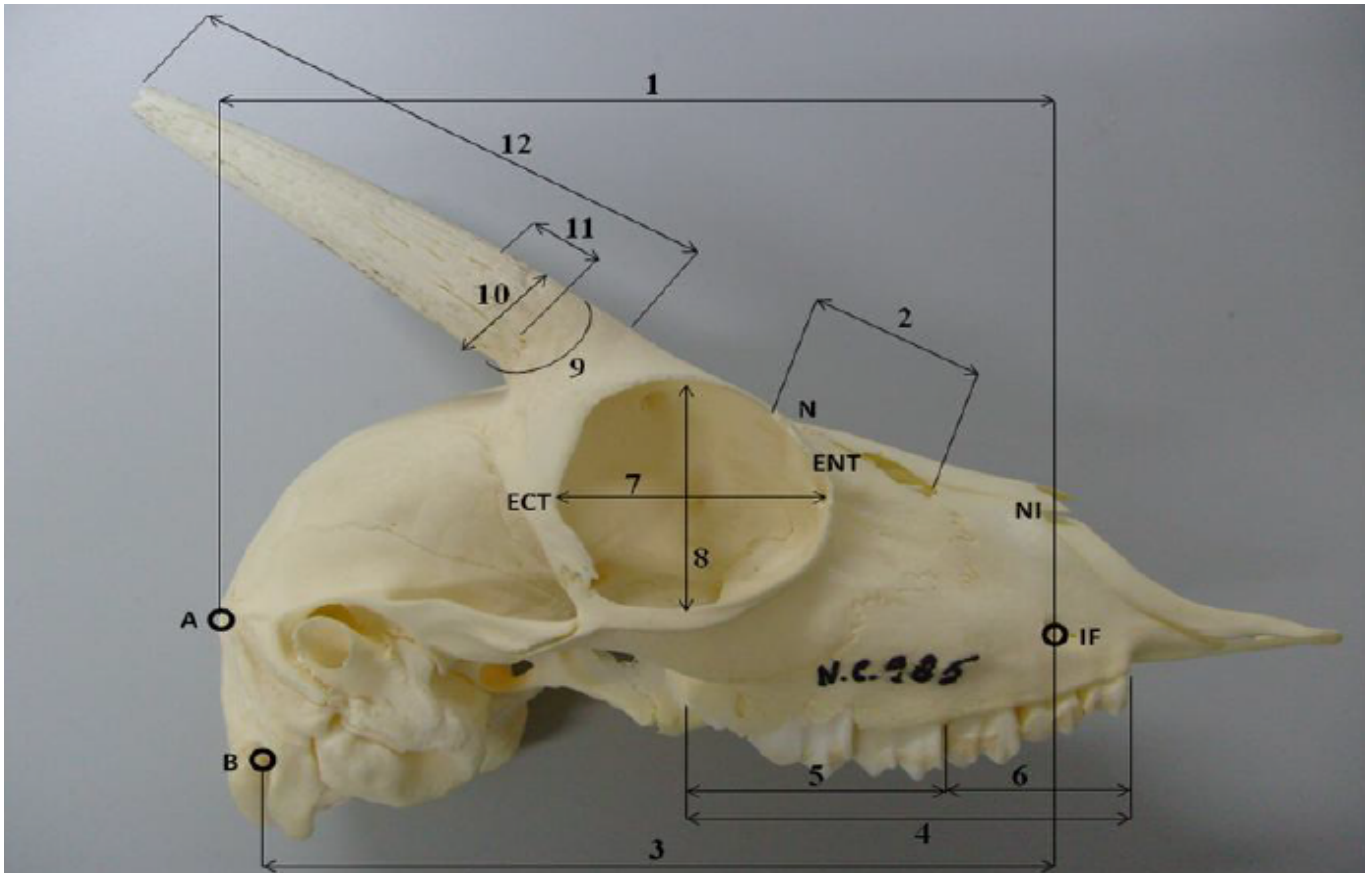


Figure 1. Mensurations prises sur les structures crâniennes paires chez la gazelle dorcas (vue latérale droite) - Voir légendes ci-dessous pour plus de détails. 1 : Akrokranion infra-orbitale ; 2 : la plus grande longueur du lacrymal ; 3 : Distance condyle occipital infra-orbitale ; 4 : longueur de la rangée molaire/prémolaire ; 5 : longueur de la rangée molaire ; 6 : longueur de la rangée prémolaire ; 7 : la grande longueur de l'orbite ; 8 : la grande hauteur de l'orbite ; 9 : la circonférence de la corne ; 10 : le diamètre antéropostérieur de la corne ; 11 : le diamètre latéro-médian de la corne ; 12 : la longueur de la corne (face antérieure). A: Akrokranion, B: Basion, Ect: Ectorbitale, Ent: Entorbitale, If: Infraorbitale, N: Nasion, Ni: Nasointermaxillaire.

Figure 1. Measurements taken on the cranial paired structures in the dorcas gazelle (right lateral view) – See legends below for more details. 1: infra-orbital Akrokranion; 2: the longest length of the lacrimal; 3: sub-orbital occipital condyle distance; 4: length of the molar / premolar row; 5: length of the molar row; 6: length of the premolar row; 7: the great length of the orbit; 8: the great height of the orbit; 9: the circumference of the horn; 10: the anteroposterior diameter of the horn; 11: the latero diameter -median of the horn; 12: the length of the horn (anterior side). A: Akrokranion, B: Basion, Ect: Ectorbital, Ent: Entorbital, If: Infraorbital, N: Nasion, Ni: Nasointermaxillary.

Erreurs de mesure

Théoriquement pour estimer les erreurs de mesure, tous les caractères devraient être mesurés au moins deux fois par la même personne en temps différents, pour être certain que l'on n'introduise pas d'erreurs supplémentaires imputables aux différentes personnes qui prennent les mesures et que les mesures soient faites sans aucune référence avec des mesures prises précédemment (Lee 1990).

Pratiquement, une ANOVA à deux critères de classification (côtés * individus) a été effectuée pour chaque caractère dans le but de déterminer si la différence entre les deux côtés était plus grande que l'erreur de mesure. Si l'interaction n'est pas significative pour un caractère donné, l'étude de l'AF n'est donc pas justifiée pour ce caractère (Palmer & Strobeck 1986).

Asymétrie directionnelle et l'antisymétrie

L'asymétrie directionnelle est définie comme étant une différence entre les côtés mais où le côté le plus développé est toujours le même pour l'ensemble de la population (Palmer & Strobeck 1992). Ainsi, afin de vérifier si en

moyenne un côté est significativement plus long que l'autre (moyenne différente de zéro), un test-t de Student d'échantillons appariés a été effectué pour chaque caractère. Tous les caractères qui démontraient de l'asymétrie directionnelle étaient exclus de cette étude.

Les distributions des fréquences des écarts entre côté droit et côté gauche (D-G), peuvent montrer une différence par rapport à la normalité. Dans la présente étude, l'antisymétrie a été examinée à l'aide du test Kolmogorov Smirnov de la distribution des fréquences de la différence entre les côtés droit et gauche (Palmer & Strobeck 1986).

L'indice de l'asymétrie fluctuante

L'AF est dépendante de la taille lorsqu'il y a une corrélation entre le niveau d'asymétrie et la taille du caractère. Une dépendance de l'asymétrie vis-à-vis de la taille d'un caractère, peut influencer les conclusions dégagées dans une étude sur la stabilité du développement (Palmer 1994). Dans cette étude, nous avons adopté deux approches pour la détermination de l'indice de l'AF. Pour la première approche, nous avons calculé un indice de l'asymétrie fluctuante composite (AFC) pour chaque individu en fonction de tous les caractères (Leung *et al.* 2000).

Cet indice, qui permet de prendre en compte le nombre d'individus pour chaque caractère (Werner *et al.* 1991, Herczeg *et al.* 2005), est définie par la formule suivante :

$$ARI_{i,j} = |Gi_{i,j} - Di_{i,j}| / ((Gi_{i,j} + Di_{i,j}) / 2)$$

où l'asymétrie relative (AR) pour l'individu *i* et pour le caractère *j* est fondée sur les mesures des côtés gauche (G) et droit (D). Nous avons ensuite suivi la procédure AFC2 établie par Leung *et al.* (2000). Cette procédure, appelée asymétrie relative standard (ARS), stipule la division des valeurs AR individuelles par l'AR moyenne d'un caractère donné sur l'ensemble des individus afin de contrôler les différences possibles dans la relation entre l'AF et l'instabilité du développement (ID) dans différents caractères. L'ARS est exprimée par la formule ci-après :

$$ARSi_{i,j} = ARI_{i,j} / \overline{ARj}$$

Ensuite, les valeurs de l'ARS de tous les caractères sont combinées pour chaque individu ; c'est l'asymétrie relative standard composite (ARSC):

$$ARSCi = \sum ARSi$$

Une ANOVA à deux critères de classification a été réalisée afin de mettre en exergue l'impact du sexe et de l'origine (sous-espèces) des animaux sur l'ARS au niveau de chaque caractère mais aussi sur l'ARSC de chaque population.

Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel SPSS (V.21; SPSS Inc., Chicago, IL, U.S.A.) avec un niveau de signification *p* : 5%. L'ampleur de l'AF a été estimée à partir de la valeur absolue de la différence de longueur entre les côtés droit et gauche (D-G). Il a été décidé que les mesures (D-G) > 5mm soient exclus de l'analyse car plusieurs études (Jagoe & Haines 1985, Palmer & Strobeck 1986, Jones 1989, Leary & Allendorf 1989) ont conclu qu'il s'agit de malformations plutôt que de l'AF.

RESULTATS

Évaluation des erreurs de mesure

L'effet des erreurs de mesure sur l'asymétrie a été évalué pour chaque caractère par une ANOVA à deux critères de classification. L'interaction côtés*individus est significative pour tous les caractères étudiés, aussi bien pour GDM que GDN (Tab.1), ce qui justifie l'étude de l'AF au niveau de toutes les structures bilatérales prédéfinies. Les différences observées entre les degrés de liberté sont dues à la différence dans la taille des échantillons. En effet, certains crânes, généralement ceux collectés dans la réserve M'Sabih 4Tala, présentent des cassures ce qui rend impossible la prise de mesures de certains caractères. Ainsi, les degrés de liberté représentent le nombre d'individus différents ayant été mesurés et le nombre total de mesures faites.

Asymétrie directionnelle

Un t-test apparié a été réalisé pour chaque caractère sur l'ensemble des échantillons (90 crânes) dans le but de vérifier si en moyenne un côté est significativement différent

de l'autre. Parmi tous les caractères étudiés (Tab. 1.), seuls les caractères 2, 8 et 12 de la population GDN présentent une asymétrie directionnelle ($t_{62} = 2,56$; $p < 0,05$, $t_{63} = 2,23$; $P < 0,05$ et $t_{61} = 2,12$; $P < 0,05$ respectivement). En moyenne le côté gauche est de $0,23 \pm 0,70$, $0,22 \pm 0,80$ et $0,75 \pm 2,78$ mm plus long que le côté droit respectivement pour les caractères 2, 8 et 12. En conséquence, ces trois caractères étaient exclus des analyses ultérieures de l'AF.

Déviations de la normalité (antisymétrie)

L'antisymétrie a été examinée en utilisant le test Kolmogorov-Smirnov de la distribution des fréquences des écarts (D-G) par rapport à une distribution normale attendue. Si elle existe l'antisymétrie accroîtra artificiellement les niveaux de l'AF. Les distributions des fréquences de données pour chaque caractère ont été inspectées pour la présence de bimodalité ou de données aberrantes. Les différences (D-G) de la dimension de tous les caractères retenus présentent une distribution normale (Tab. 2.) puisque les résultats des tests Kolmogorov-Smirnov ne sont pas significatifs. Ceci nous a permis d'éliminer l'hypothèse de l'antisymétrie.

L'indice de l'asymétrie fluctuante

L'objectif de cette analyse était de vérifier si le sexe (comme première variable indépendante) et/ou l'origine (ou la sous-espèce) des animaux constituant l'échantillon (comme deuxième variable indépendante) présentent la même asymétrie relative standard (comme variable dépendante). L'analyse réalisée au moyen du modèle linéaire général (ANOVA) a montré que l'ARSC ne présentait pas de différences significatives ni par rapport au sexe ni par rapport à l'origine des animaux (Sexe ; $F_{1,85} = 0,129$, $p = 0,721$, Eta au carré partiel = 0,002, Origine des animaux ; $F_{2,84} = 2,310$, $p = 0,106$; Eta au carré partiel = 0,052, Interaction ; $F_{2,81} = 1,859$, $p = 0,162$, Eta au carré partiel = 0,042). Autrement dit, ni le sexe ni l'origine des animaux ni leur interaction ne permettent d'expliquer les variations de l'ARSC observées.

Cependant, les résultats de l'ANOVA de l'ARS des différents caractères considérés dans cette étude (Tab. 3.) montrent que les caractères 1, 9 et 10 présentent des différences significatives liées au sexe ($F_{1,85} = 6,498$, $p = 0,013$, Eta au carré partiel = 0,074 et $F_{1,88} = 4,560$, $p = 0,036$, Eta au carré partiel = 0,051 et $F_{1,88} = 4,933$, $p = 0,029$, Eta au carré partiel = 0,055). Cette différence est largement significative pour le caractère 1 par rapport à l'interaction Sexe*Origine des animaux ($F_{2,81} = 7,600$, $p = 0,001$, Eta au carré partiel = 0,158). Les autres caractères ne présentent pas de différence liée au sexe, à l'origine des animaux et à l'interaction de ces deux facteurs.

Du fait, les individus de GDM et de GDN considérés dans cette étude, présentent des niveaux d'AF non significativement différents. Seuls trois caractères en l'occurrence l'Akrokranion infra-orbital, la circonférence et le diamètre antéropostérieur de la corne montrent une discrimination significative liée au sexe des individus des deux populations combinées.

Tableau 1. Effet des erreurs de mesure et la différence moyenne ($\mu \pm \text{écartype}$) en mm entre les côtés droit et gauche du crâne et tests statistique sur la présence de l'asymétrie directionnelle au niveau de certaines structures bilatérales du crâne chez la gazelle dorcas (GDM et GDN)

Table 1. Effect of measurement errors and the mean difference ($\mu \pm SD$) in mm between the right and left sides of the skull and statistical tests on the presence of directional asymmetry in some bilateral structures in the gazelle dorcas (GDM and GDN)

Caractère	Erreurs de mesure						Asymétrie directionnelle					
	GDM			GDN			GDM			GDM		
	F	ddl	p	F	ddl	p	μ	t (ddl)	p	μ	t (ddl)	p
1	0,279	45	0,600	0,007	127	0,935	0,30±0,94	1,56 (22)	0,134	0,07±0,75	0,75 (63)	0,46
2	0,047	27	0,830	0,482	125	0,489	0,20±0,63	1,17 (13)	0,262	0,23±0,70	2,56 (62)	0,01
3	0,017	45	0,896	0,0003	127	0,987	0,26±1,08	1,14 (22)	0,268	-0,01±0,70	-0,15 (63)	0,88
4	0,030	39	0,863	0,119	123	0,731	0,10±1,05	0,44 (19)	0,667	0,17±0,71	1,83 (61)	0,07
5	0,118	45	0,733	0,003	121	0,954	0,13±0,91	0,69 (22)	0,500	-0,02±0,54	-0,24 (60)	0,81
6	0,005	39	0,946	0,258	121	0,612	-0,05±0,86	-0,25 (19)	0,808	-0,02±0,97	-0,15 (60)	0,89
7	0,420	45	0,520	0,011	127	0,916	0,33±1,27	1,24 (22)	0,228	-0,03±0,99	0,22 (63)	0,83
8	0,236	43	0,630	0,859	127	0,356	0,20±1,19	0,80 (21)	0,431	0,22±0,80	2,23 (63)	0,03
9	0,056	51	0,814	0,003	127	0,958	0,03±1,21	0,12 (25)	0,904	-0,08±0,95	-0,65 (63)	0,52
10	0,046	49	0,830	0,005	127	0,947	0,11±0,99	0,54 (24)	0,597	-0,07±1,04	-0,55 (63)	0,59
11	0,082	51	0,776	0,034	127	0,855	-0,14±1,04	-0,71 (25)	0,487	0,13±0,65	1,55 (63)	0,13
12	0,023	49	0,881	0,007	123	0,934	1,42±4,76	1,49 (24)	0,148	0,75±2,78	2,12 (61)	0,04

Tableau 2. Asymétrie fluctuante de certaines structures crâniennes paires chez la gazelle dorcas

Table 2. Fluctuating asymmetry of some paired cranial structures in the Dorcas gazelle

Caractère	N		(D+G)/2 ± SD		(D-G) ± SD		p		Index AF ± SD	
	GDM	GDN	GDM	GDN	GDM	GDN	GDM	GDN	GDM	GDN
	1	23	64	128,33±4,82	120,61±5,12	-0,30±0,94	-0,15±0,85	0,200*	0,200*	0,006±0,005
3	23	64	125,59±6,61	117,73±4,30	-0,26±1,08	0,08±0,75	0,200*	0,200*	0,007±0,005	0,005±0,004
4	20	62	51,71±1,80	52,45±2,60	-0,10±1,05	-0,17±0,54	0,200*	0,173	0,014±0,014	0,009±0,006
5	23	61	31,78±1,20	32,64±1,66	-0,13±0,91	0,04±0,58	0,072	0,200*	0,019±0,022	0,013±0,011
6	20	61	20,28±2,18	19,59±1,64	0,05±0,86	-0,05±1,00	0,200*	0,200*	0,034±0,029	0,038±0,037
7	23	64	35,22±1,60	34,50±1,44	-0,33±1,27	0,19±1,10	0,156	0,051	0,027±0,026	0,023±0,023
9	26	64	75,73±20,65	64,10±17,27	-0,03±1,21	0,005±0,89	0,200*	0,200*	0,012±0,009	0,011±0,011
10	25	64	24,18±7,26	21,03±6,33	-0,11±0,99	0,04±1,03	0,200*	0,200*	0,035±0,027	0,037±0,036
11	26	64	19,10±4,82	17,12±3,92	0,14±1,04	-0,22±0,83	0,200*	0,200*	0,045±0,041	0,035±0,034

* Il s'agit d'une borne inférieure de la signification réelle. n : taille de l'échantillon, (D+G)/2 : longueur moyenne du caractère (en mm), D-G : différence entre les côtés droit et gauche du caractère considéré (en mm), SD : déviation standard ou écartype, p : signification du test Kolmogorov-Smirnov.

Tableau 3. Statistiques de l'asymétrie relative standard et analyse de la variance par rapport au sexe et à l'origine de deux populations de la gazelle dorcas.

Table 3. Statistics of the relative standard asymmetry and analysis of the variance related to the sex and origin of two Dorcas gazelle populations.

	ARSmoy ± SD		Effet du sexe		Effet de l'origine de l'animal		Interaction sexe et origine	
	GDM	GDN						
ARSC	10,64±3,86	12,20±3,25	F1.85 = 0,129	p = 0,721	F2.84 = 2,310	p = 0,106	F2.81 = 1,859	p = 0,162
ARS 1	1,01±0,86	0,99±0,85	F1.85 = 6,498	p = 0,013	F2.84 = 0,730	p = 0,485	F2.81 = 7,600	p = 0,001
ARS 3	1,00±0,71	1,01±0,69	F1.88 = 0,935	p = 0,336	F2.87 = 0,490	p = 0,614	F2.84 = 2,422	p = 0,095
ARS 4	1,00±0,98	1,00±0,90	F1.80 = 0,291	p = 0,591	F2.79 = 0,816	p = 0,446	F2.76 = 0,545	p = 0,582
ARS 5	1,00±1,11	1,00±0,84	F1.88 = 2,055	p = 0,155	F2.87 = 2,535	p = 0,085	F2.84 = 1,754	p = 0,179
ARS 6	1,00±0,87	1,00±0,91	F1.78 = 0,586	p = 0,447	F2.77 = 0,038	p = 0,963	F2.75 = 0,043	p = 0,958
ARS 7	1,00±0,96	1,00±0,94	F1.88 = 1,476	p = 0,228	F2.87 = 0,235	p = 0,791	F2.84 = 0,776	p = 0,463
ARS 9	1,00±0,76	1,00±0,88	F1.88 = 4,560	p = 0,036	F2.87 = 0,578	p = 0,563	F2.84 = 1,631	p = 0,202
ARS 10	0,97±0,78	1,00±0,93	F1.88 = 4,933	p = 0,029	F2.87 = 1,049	p = 0,355	F2.84 = 1,599	p = 0,208
ARS 11	1,00±0,91	1,00±0,98	F1.88 = 1,817	p = 0,181	F2.87 = 1,804	p = 0,171	F2.84 = 0,297	p = 0,744

DISCUSSION

Etant donné que l'AF est définie comme étant des déviations non-directionnelles de la symétrie parfaite, un très grand soin a été consacré à l'obtention des différents indices de l'AF dans la présente étude. Ainsi, l'obtention des résultats finals a été précédée par des étapes de vérification et de validation des données comme l'avaient suggéré Palmer & Strobeck (2002). En premier lieu, lors de la collecte et prise de mesures, nous avons pris beaucoup de précautions pour que toutes les mesures soient prises deux fois par le même opérateur et à que les répétitions soient distancées chronologiquement dans le but de minimiser autant que possible l'impact des erreurs de mesure sur les résultats des analyses de l'AF. Par la suite, nous avons soigneusement vérifié le fichier de données en : (i) supprimant tous les individus présentant moins de huit caractères, et (ii) détectant les valeurs aberrantes et erreurs de saisie par l'inspection visuelle des diagrammes de dispersion pour chacun des caractères étudiés. Les analyses statistiques proposées par Palmer & Strobeck (1986, 2002) et effectuées dans ce sens ne permettent pas de conclure que l'impact des erreurs de mesure soit insignifiant. D'autres analyses statistiques nous ont permis d'éliminer les caractères dont les variations correspondent à une autre forme de déviation que l'AF. Finalement, vu que cette dernière est, dans la majorité des cas, dépendante de la dimension du caractère, nous avons utilisé un indice AF composite qui tamponne cet effet comme a été recommandé par Leung *et al.* (2000).

La plupart des études sur l'AF chez les ongulés, se sont focalisées sur l'asymétrie au niveau des bois ou des cornes. Cependant, certaines de ces études n'ont trouvé aucune relation entre l'AF et la fitness (i.e., valeur sélective ou capacité d'un individu d'un certain génotype à se reproduire (Pélabon & Joly 2000)), la plupart de ces études ont montré une relation négative significative entre l'AF et des substituts de la valeur sélective tels que la taille corporelle, la dominance ou le succès reproducteur (Côté & Festa-Bianchi *et al.* 2001). Chez le renne (*Rangifer tarandus*), l'AF des bois s'est révélée être liée à la fois à la charge parasitaire (Folstad *et al.* 1996) et à l'immunité (Lagesen & Folstad 1998). L'AF a été également étudiée chez les gazelles d'Afrique du Nord, particulièrement en relation avec la consanguinité. L'AF au niveau du crâne était positivement reliée à la consanguinité chez la gazelle dama Mohr *Nanger dama* (anciennement *Gazella dama*) et la gazelle dorcas *G. dorcas* (Alados & Escos 1991), tandis que celle au niveau des cornes était positivement en relation avec la consanguinité chez la gazelle de cuvier *G. cuvieri* et *N. dama* (Roldan *et al.* 1998, Gomendio *et al.* 2000) et *G. dorcas*, notamment chez les mâles (Cuervo *et al.* 2011). Ceci suggère que l'AF pourrait être considérée comme un bon indicateur de la qualité génétique des individus. Plus intéressant, chez *G. cuvieri*, la consanguinité était reliée à la qualité du sperme, elle-même reliée à l'AF des cornes (Roldan *et al.* 1998, Gomendio *et al.* 2000). L'effet de la consanguinité sur la valeur sélective s'est révélé important chez ces populations captives étant donné que la consanguinité était en relation à la fois avec la charge parasitaire (Cassinello *et al.* 2001) et la longévité (Cassinello 2005). Il a été montré que la consanguinité chez les trois

espèces de gazelles (y compris *G. dorcas*) en captivité affectait plusieurs paramètres du sperme (i.e., motilité, morphologie des spermatozoïdes, intégrité de l'acrosome) (Roldan *et al.* 2006). Plus récemment, une relation directe de l'AF avec l'état de santé (évalué sur la base de paramètres sanguins) a été mise en évidence chez *G. cuvieri*, *N. dama* et *G. dorcas* (Cuervo *et al.* 2011). Ainsi, l'AF pourrait fournir une information utile sur de la qualité individuelle.

L'effectif actuel de la population captive de *G. dorcas* à l'EEZA est d'environ 85 individus (fondée dans les années 1970 à partir d'un groupe de 11 mâles et 13 femelles) de la sous espèce saharienne *G. d. neglecta* provenant du sud marocain et de divers zoos en Espagne, maintenue à l'EEZA en Espagne (Cassinello 2005). Cet effectif est comparable à celui évalué à M'Sabih Talaa en 2009-2010 (<90 individus (Ait Baamrane *et al.* 2013)); le nombre d'individus fondateurs initiaux étant inconnu, avec un grand déclin de la population par rapport aux effectifs (autour de 200 individus) des années 1980s rapportés par Loggers (1992). De plus, des niveaux d'AF similaires à ceux de la population de l'EEZA ont été détectés chez la population de M'Sabih Talaa. On pourrait donc supposer que les relations entre l'AF et la consanguinité et l'état de santé observées en captivité sont applicables au cas de la population semi-captive de M'Sabih Talaa. Toutefois, il n'y a malheureusement aucune information sur les paramètres sanguins (et donc sur l'état de santé) de cette population, mais des conditions de santé plus variables seraient plus probables qu'en captivité du fait que certains individus pourraient être sujets à des restrictions alimentaires et/ou de sévères infections parasitaires. Cependant, certains animaux en mauvais état de santé, pourraient être éliminés par des prédateurs ou des parasites. De plus, la population de M'Sabih Talaa présente une faible diversité génétique ce qui pourrait induire une faible variation phénotypique. Cuervo *et al.* (2011) ont suggéré que l'AF, du fait de sa relation avec les paramètres sanguins et par conséquent avec l'état de santé, pourrait être utilisée comme un estimateur de la qualité individuelle. Ceci peut être d'un grand intérêt en biologie de la conservation car aussi bien la gestion des populations captives que leur éventuelle réintroduction en milieu naturel, nécessitent l'évaluation de la qualité individuelle. Dans tous les cas, l'AF devrait être utilisée comme un estimateur supplémentaire de la qualité individuelle.

Gazella d. neglecta montre des taux de survie (en %) en captivité, respectivement jusqu'à l'âge d'un mois et jusqu'à la maturité sexuelle, et selon les rapports mâles/femelles, de 71/76 et 55/62 chez les consanguins contre 80/81 et 58/72 chez les non-consanguins (Cassinello 2005). Dans les conditions naturelles, ces taux de survie seraient encore plus faibles en raison de l'impact de la prédation, de la restriction alimentaire, des aléas climatiques et probablement aussi des charges parasitaires plus importantes ainsi que la transmission de germes pathogènes (e.g; Peste des Petits Ruminants ou PPR) liée à l'incursion du bétail (ovins et caprins) dans la réserve M'Sabih Talaa. En effet, une évaluation du taux de survie durant la période de 1985 à 2009 chez *G. d. massaesyla* de M'Sabih Talaa, a donné des valeurs beaucoup plus importantes que celles calculées par Kohler *et al.* (2006) pour *G. dorcas* en captivité d'une manière globale.

Si la présente étude a montré des niveaux d'AF crânienne statistiquement non significatifs entre les deux populations étudiées, seules trois caractéristiques craniométriques montrent une discrimination significative liée au sexe dans les deux populations étudiées. Il a été suggéré qu'un niveau de stress environnemental relativement élevé pourrait accroître l'AF entre les deux sexes pour certains caractères crâniens durant leur développement en relation avec la discrimination liée au sexe. En effet, les individus des deux populations de gazelle dorcas étudiées, ont montré une discrimination de l'AF lié au sexe ; vraisemblablement avec l'un des deux sexes plus résistant ou plus sensible au stress environnemental au cours du développement. La relation entre l'AF au niveau des cornes et certaines composantes de la fitness a été précédemment étudiée chez d'autres ongulés, y compris la gazelle dorcas (voir ci-dessus). Un meilleur exemple est celui de l'Oryx gazelle *Oryx gazella*, vivant en milieux arides et chez lequel les deux sexes possèdent des cornes comme chez la gazelle dorcas. Møller *et al.* (1996) ont étudié une population de cette espèce dans le Parc national Etosha en Namibie, en mesurant la longueur, la largeur et l'épaisseur des cornes et la longueur du crâne qui ont montré une AF. Les animaux des deux sexes qui avaient des cornes asymétriques présentaient une condition corporelle plus faible que celle des individus symétriques. Les individus des deux sexes avec des cornes symétriques remportaient le plus souvent les interactions agressives au niveau des points d'eau. De plus, les individus asymétriques montraient un taux de vigilance plus faible que celui chez les individus symétriques bien que ces derniers passent plus de temps dans la végétation dense. Les mâles territoriaux isolés avaient des cornes plus symétriques que les mâles vivant en groupe dans les hordes, suggérant que le succès d'appariement était inversement lié à l'asymétrie des cornes. Les femelles avec des cornes symétriques donnaient plus souvent naissance à des faons que les femelles asymétriques. L'asymétrie des cornes apparaît ainsi un indicateur fiable de la qualité phénotypique des individus comme cela a été confirmée par une série de composantes de la fitness. On peut conclure que l'instabilité du développement des cornes chez les deux sexes de la gazelle dorcas, pourraient également constituer un indicateur phénotypique d'une mauvaise condition corporelle et un faible statut social. Les femelles ayant des cornes plus symétriques tendant à avoir une plus progéniture plus importante et les mâles symétriques pourraient avoir accès à un territoire et par conséquent à des femelles, tandis que les individus asymétriques pourraient produire plus souvent moins de jeunes ou constitueraient plutôt des hordes d'animaux non reproducteurs. Ceci aurait un impact sur le statut de conservation des populations en déclin et au bord de l'extinction.

Enfin, Les résultats obtenus au terme de la présente étude seraient utiles dans la comparaison et la reconstitution des conditions de vie de populations en déclin ou déjà éteintes à travers l'exploitation de collections de crânes issus de divers contextes écologiques avec différents niveaux de stress environnemental.

REFERENCES

- Abaigar T. A. 2002. *Management and conservation of an endangered species in captivity. Gazella dorcas neglecta, International studbook*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Biblioteca de Ciencias 8, 111 p.
- Ait Baamrane M. A., M. Znari C. Loggers S. *et al.* 2013. Demographic decline of the last surviving Moroccan dorcas gazelles *Gazella dorcas massaesyla* in M'Sabih Talaa Reserve, Morocco. *Oryx* 47, 78-83.
- Alados C. L. & J. Escos 1991. Phenotypic and genetic characteristics affecting lifetime reproductive success in female Cuvier's, dama and dorcas gazelles (*Gazella cuvieri*, *G. dama* and *G. dorcas*). *Journal of Zoology*, London 223, 307-321.
- Alvarez F. 1995. Functional directional asymmetry in fallow deer (*Damadama*) antlers. *Journal of Zoology* 236, 563-569.
- Cassinello J. 2005. Inbreeding depression on reproductive performance and survival in captive gazelles of great conservation value. *Biological Conservation* 122, 453-464.
- Cassinello J., Gomendio M. & Roldan E. R. S. 2001. The relationship between coefficient of inbreeding and parasite burden in endangered gazelles. *Conservation Biology* 15, 1171-1174.
- Clarke G. M. 1993a. Fluctuating asymmetry of invertebrate populations as a biological indicator of environmental quality. *Environmental Pollution* 82, 207-211.
- Clarke G. M. 1993b. The genetic basis of developmental stability. 1. Relationships between stability, heterozygosity and genomic coadaptation. *Genetica* 89, 15-23.
- Clarke G. M. 1995a. Relationships between developmental stability and fitness: application for conservation biology. *Conservation Biology* 9, 18-24.
- Clarke G. M. 1995b. Relationships between fluctuating asymmetry and fitness: how good is the evidence? *Pacific Conservation Biology* 2, 146-149.
- Côté S. D. & Festa-Bianchet M. 2001. Reproductive success in female mountain goats: the influence of maternal age and social rank. *Animal Behaviour* 62, 173-181.
- Cuervo J. J., Dhaoui M. & Espeso G. 2011. Fluctuating asymmetry and blood parameters in three endangered gazelle species. *Mammalian Biology* 76, 498-505.
- Folstad I., Arenberg P. & Karter A. J. 1996. Antlers and parasites. *Oecologia* 105, 556-558.
- Gomendio M., Cassinello J. & Roldan E. R. S. 2000. A comparative study of ejaculate traits in three endangered ungulates with different levels of inbreeding: fluctuating asymmetry as an indicator of reproductive and genetic stress. *Proceedings. Biological sciences*, 267(1446), 875-882.
- Hartl G. B., Lang, G., Klein F. *et al.* 1991. Relationships between allozymes, heterozygosity and morphological characters in red deer (*Cervus elaphus*), and the influence of selective hunting on allele frequency distributions. *Heredity* 66, 343-350.
- Herczeg G., Szabó K., & Korsós Z. 2005. Asymmetry and population characteristics in dice snakes (*Natrix tessellata*): an interpopulation comparison. *Amphibia-Reptilia* 26, 422-426.
- Jagoe, C. H. & Haines T. A. 1985. Fluctuating asymmetry in fishes inhabiting acidified and unacidified lakes. *Canadian Journal of Zoology* 63, 130-138.
- Jones J. S. 1989. An asymmetrical view of fitness. *Nature* 325, 298-299.

- Kohler I., S. Preston H. & Lakey L. B. 2006. Comparative mortality levels among selected species of captive animals. *Demographic Research* 15, 413-434.
- Lagesen K. & Folstad I. 1998. Antler asymmetry and immunity in reindeer. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 44, 135-142.
- Leary R. F. & Allendorf F. W. 1989. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: implications for conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 4, 7, 214-217.
- Lee J. C. 1990. Sources of extraneous variation in the study of meristic characters: the effect of size and inter-observer variability. *Systematic Biology*, 39, 1, 31-39.
- Leung B., Forbes & Houle D. 2000. Fluctuating asymmetry as a M. R. bioindicator of stress: Comparing efficacy of analyses involving multiple traits. *American Naturalist* 155, 101-115.
- Loggers C.O. 1992. Population characteristics of dorcas gazelles in Morocco. *African Journal of Ecology*, 30, 301-308.
- Markow T. A. 1995. Evolutionary ecology and developmental instability. *Annual Review of Entomology* 40, 1, 105-120.
- Markowski J. 1993. Fluctuating asymmetry as an indicator for differentiation among roe deer *Capreolus capreolus* populations. *Acta Theriologica* 38, 19-31.
- Merola M. 1994. A reassessment of homozygosity and the case for inbreeding depression in the cheetah, *Acinonyx jubatus*: implications for conservation. *Conservation Biology* 8, 961-971. doi:10.1046/j.1523-1739.1994.08040961.x.
- Møller A. P. 1990. Fluctuating asymmetry in male sexual ornaments may reliably reveal male quality. *Animal Behaviour* 40, 6, 1185-2187.
- Møller A. P., Cuervo J., Soler J. J. and Zamora-Munoz C. 1996. Horn asymmetry and fitness in gemsbok, *Oryx g. gazella*. *Behavioral Ecology* 7, 3, 247-253
- Møller A. P. 1996. Parasitism and developmental instability of hosts: a review. *Oikos* 77, 189-196.
- Møller A. P. 1997. Developmental stability and fitness: a review. *The American Naturalist* 149, 5, 916-932.
- Møller A. P. & Hoglund J. 1991. Patterns of fluctuating asymmetry in avian feather ornaments: implications for models of sexual selection. *Proceedings of the Royal Society, London B* 245, 1-5.
- Palmer A. R. 1994. Fluctuating asymmetry analyses: a primer. In: *Developmental instability: its origins and evolutionary implications* Ed. T.A. Markow, Dordrecht, Netherlands, 335-364.
- Palmer A. R. 1996. Waltzing with asymmetry. Is fluctuating asymmetry a powerful new tool for biologists or just an alluring new dance step? *BioScience Journal* 46, 518-532.
- Palmer A. R. & Strobeck C. 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17, 1, 391-421.
- Palmer A. R. & Strobeck C. 1992. Fluctuating asymmetry as a measure of developmental stability: implications of non-normal distributions and power of statistical tests. *Acta Zoologica Fennica* 191, 57-72.
- Palmer A. R. & Strobeck C. editors. 2003. *Fluctuating Asymmetry Analyses Revisited, In: Developmental Instability (DI): Causes and Consequences*. Michal Polak edition. Oxford University Press, 279-319.
- Pankakoski E. 1985. Epigenetic asymmetry as an ecological indicator in muskrats. *Journal of Mammalogy* 66, 1, 52-57.
- Parsons P. A. 1990. Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress. *Biol Rev Camb Philos Soc* 65, 2, 131-145.
- Pélabon C. & Joly P. 2000. What, if anything, does visual asymmetry in fallow deer antler reveal? *Animal Behaviour* 59, 193-199.
- Roldan E. R., Cassinello J., Abaigar T. *et al.* 1998. Inbreeding, fluctuating asymmetry, and ejaculate quality in an endangered ungulate. *Proceeding of Biological Sciences*, 7, 265, 1392, 1243-1398.
- Roldan E. R. S., Gomendio M., Garde J. J. *et al.* A. Del Olmo, A. J. Soler, L. Arregui, C. Crespo, and R. Gonzalez. 2006. Inbreeding and reproduction in endangered ungulates: preservation of genetic variation through the organization of genetic resource banks. *Reproduction in Domestic Animals* 41, 82-92.
- Soulé M. E. 1979. Heterozygosity and developmental stability: another look. *Evolution* 33, 396-401.
- Soulé M. E. 1982. Allometric variation. 1. The theory and some consequences. *The American Naturalist* 120, 751-764.
- Valentine, D. W., M. E. Soulé, and Samollow P.. 1973. Asymmetry analysis in fishes: a possible statistical indicator of environmental stress. *Fishery Bulletin* 71, 2, 357-370.
- Van Valen L. 1962. A study of fluctuating asymmetry. *Evolution* 16, 125-142.
- Wayne, R. K., Modi W.S., and S. J. O'Brien. 1986. Morphological variability and asymmetry in the cheetah (*Acinonyx jubatus*), a genetically uniform species. *Evolution* 40, 1, 78-85.
- Werner Y. L., Rothenstein D. and Sivan N. 1991. Directional asymmetry in reptiles (Sauria: Gekkonidae: *Ptyodactylus*) and its possible evolutionary role, with implications for biometrical methodology. *Journal of Zoology* 225, 647-658.
- Zachos F. E., Hartl G. B. and F. Suchentrunk 2007. Fluctuating asymmetry and genetic variability in the roe deer (*Capreolus capreolus*): a test of the developmental stability hypothesis in mammals using neutral molecular markers. *Heredity* 98, 392-400.
- Zakharov V. M. 1992. Population phenogenetics: analysis of developmental stability in natural populations. *Acta Zoologica Fennica* 191, 7-30.

Manuscrit reçu le 22/11/2017

Version révisée acceptée le 11/03/2019

Version finale reçue le 25/03/2019

Mise en ligne le 26/03/2019