

THÈSE de DOCTORAT d'ÉTAT  
ÈS SCIENCES NATURELLES

*présentée*

à l'UNIVERSITE  
PIERRE et MARIE CURIE

- PARIS VI -

*par*

**Michel VEUILLE**

*pour obtenir*

le grade de DOCTEUR ès SCIENCES



*sujet de la thèse :*

L'évolution des systèmes de reproduction,  
du dimorphisme sexuel et du comportement  
sexuel chez *Jaera* (Isopode; Asellote).



*soutenue le 24 mars 1982 devant le jury composé de*

MMrs DAVID  
DREUX  
Mme PETIT  
MMrs GENERMONT  
GUERDOUX  
JACQUARD  
LECHER  
VALDEYRON



THÈSE de DOCTORAT d'ÉTAT  
ÈS SCIENCES NATURELLES

*présentée*

à l'UNIVERSITE  
PIERRE et MARIE CURIE

- PARIS VI -

*par*

**Michel VEUILLE**

*pour obtenir*

le grade de DOCTEUR ès SCIENCES



*sujet de la thèse :*

**L'évolution des systèmes de reproduction,  
du dimorphisme sexuel et du comportement  
sexuel chez *Jaera* (Isopode; Asellote).**



*soutenue le mars 1982 devant le jury composé de*

MMrs DAVID  
DREUX  
Mme PETIT  
MMrs GENERMONT  
GUERDOUX  
JACQUARD  
LECHER  
VALDEYRON



## AVANT-PROPOS

J'évoquerai d'abord le souvenir de Charles BOCQUET, dont j'ai suivi l'enseignement de Génétique des Populations au DEA d'Evolution, avant que ses encouragements et sa confiance me valent d'être accueilli au laboratoire de Génétique Evolutive du C.N.R.S. . L'étude présentée ici sur les espèces méditerranéennes de Jaera est dans la lignée des travaux qu'il a conduits pendant de nombreuses années avec ses collaborateurs. Elle a bénéficié de ses recherches et de son expérience.

A la suite de sa disparition, J. DAVID m'encouragea dans la voie que j'avais ébauchée de l'étude des systèmes de reproduction, à une époque où l'évolution de la sexualité était au coeur des débats scientifiques posés par la sociobiologie. Je devais bénéficier des conseils de Ph. DREUX, qui accepta de diriger cette thèse à la suite de Charles BOCQUET.

P. LECHER me prodigua ses conseils qualifiés à mes débuts dans ce travail.

Madame C. PETIT m'a permis de mieux comprendre le sens de certaines notions, au cours de discussions, et à l'occasion d'un exposé organisé dans le cadre des séminaires du Laboratoire de Génétique des Populations, que j'ai toujours suivis avec profit.

Je les remercie de m'avoir suivi dans mon travail ou fait part de leur critiques à son sujet, et d'avoir accepté d'assister à sa soutenance.

J'exprime ma reconnaissance à Messieurs J. GENERMONT, J.L. GUERDOUX, A. JACQUARD et G. VALDEYRON, qui ont bien voulu participer à ce jury, et apporter le jugement de généticiens de diverses orientations à un travail qui reste à la fois très qualitatif et spéculatif.

De nombreuses personnes m'ont accueilli dans leur laboratoire au cours de cette étude : E.L. BOUSFIELD, du Museum National d' Ottawa, Z. STEVCIC, de la Station Marine de Rovinj (Yougoslavie), R.BAGUIROV et G. PLATAKOVA, de Bakou (Azerbaïdjan soviétique), J. BERGERARD, directeur de la Station de Biologie Marine de Roscoff, et I. PRIGOGINE, de

l'Université Libre de Bruxelles. Je leur exprime toute ma gratitude.

J'adresse mes remerciements à Th. MONOD, membre de l'Académie des Sciences, qui m'a facilité l'étude de la faune des Açores.

J'ai bénéficié pour ce travail d'un inappréciable climat d'échanges scientifique, intellectuel et humain. J'adresse mes remerciements à S. MAZEAU, qui a collaboré à la majeure partie de ce travail, ainsi qu'à P. CAPY, J.L. DENEUBOURG, D. LACHAISE, F. LEMEUNIER, V. PAYANT et J. ROUAULT, et à tous mes collègues du Laboratoire de Génétique Evolutive, auxquels je suis lié par une longue période de vie commune, chaleureuse et parfois difficile.

J'évoquerai aussi ceux et celles qui m'ont apporté soutien et amitié au cours de ces années.

Cette thèse a pu être achevée grâce aux soins de N. PASQUIER et J. LEROY, et du service de reprographie du C.N.R.S. à Gif-sur-Yvette, auxquels j'adresse mes remerciements.

## SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	1
Chapitre I : ORIGINE ET DIVERSIFICATION DES ESPECES	7
<u>Jaera hopeana</u>	8
Le groupe atlantique	11
Le groupe ponto-caspien	17
Le groupe méditerranéen	19
Histoire du genre <u>Jaera</u>	26
Chapitre II : LES SYSTEMES DE REPRODUCTION	31
Le cycle de ponte de la femelle	31
Le cycle de la spermathèque et de l'organe cuticulaire	33
Déroulement de la vie sexuelle des femelles	34
Fonctionnement des pièces copulatrices du mâle	39
La formation du couple	44
Chapitre III : L'EVOLUTION DU DIMORPHISME SEXUEL DE LA TAILLE :	
FACTEURS CONSTANTS	53
La distribution des tailles dans les couples spontanés	53
Décomposition des effets de la taille sur la formation des couples	57
L'avantage compétitif des grands mâles	60
Changements du comportement sexuel au cours de la vie adulte chez <u>Jaera italica</u>	62
Comparaison des facteurs conditionnant le comportement de <u>Jaera italica</u> et <u>Jaera istri</u>	69
Chapitre IV : L'EVOLUTION DU DIMORPHISME SEXUEL DE LA TAILLE :	
FACTEURS FLUCTUANTS	73
Matériel et méthodes	73

Evolution démographique des populations naturelles	76
Fluctuations saisonnières de la formation des couples chez <u>Jaera nordica</u>	85
Fluctuations saisonnières de la formation des couples chez <u>Jaera ischiosetosa</u>	90
L'EVOLUTION DU DIMORPHISME SEXUEL DE LA TAILLE	
CONCLUSION DES CHAPITRES III et IV :	
LE JEU DE L'AMOUR ET DU HASARD	101
Description de l'espace coadaptatif	103
Distribution des populations actuelles dans l'espace coadaptatif	104
Rétrospective de l'évolution des systèmes de reproduction	106
Chapitre V : SPECIATION ET MODIFICATIONS DE LA MORPHOLOGIE	
SEXUELLE	109
Matériel et méthodes	111
Le polytypisme des caractères sexuels des mâles de <u>Jaera italica</u>	113
La spéciation du complexe <u>nordmanni</u> aux Açores	123
Le déplacement des caractères sexuels des espèces sympatriques de Flores	130
Conclusion	138
DISCUSSION	141
Les modèles classiques de la sélection sexuelle	144
Le rôle de la variance phénotypique du partenaire : l'exemple de <u>Jaera</u>	149
Le modèle de la dyade	151
Population et organisme	156
Les composantes de la sélection épigamique	158
Les polémiques sur l'évolution du comportement	162
Conclusion	166
APPENDICES	171
BIBLIOGRAPHIE	175



## INTRODUCTION

"C'est le sexe aujourd'hui qui sert de support à cette vieille forme, si familière en Occident, de la prédication". Ce jugement sévère de Michel Foucault (1976) à l'égard de tout discours de révélation sur le sexe exprime sa méfiance pour la quête imaginaire qu'il suscite. Cette recherche, lorsqu'elle est scientifique, n'échappe pas toujours au mythe des vérités cachées, comme le suggèrent les réflexions de certains chercheurs sur la sexualité animale.

L'ouvrage de Wolfgang Wickler sur les "Lois Naturelles du Mariage" (1971) n'est pas seulement une synthèse inappréciable des travaux de l'école de "l'éthologie objective" de Konrad Lorenz. Ecrit dans les années soixante, le livre se veut une réponse à l'encyclique "Humanae Vitae". Sa séduction vient du parfum retrouvé à chaque page d'un idéal naturel du parfait amour. Quelques années plus tard, les théories cyniques des sociobiologistes sur la "bataille des sexes" (Dawkins, 1978) évoquent les outrances d'une autre génération, et les rapports de force au sein du couple moderne...

On hésite entre une lecture sociologique et la recherche du contenu cognitif de ces traités aux allures de contes philosophiques, mais qui reposent sur d'incontestables données d'observation. Peut-on parler de lien sexuel, de charme, ou de vigueur sexuelle dans le monde animal ? Georges Canguilhem estime que "ce que la science trouve n'est pas ce que l'idéologie donnait à chercher. La persistance des mots ne fait rien à l'affaire"(1977).

L'évolutionniste parle bien de même de "reproduction" ou "d'hérédité" hors de tout contexte animalculiste ou eugéniste. La publication des travaux de Darwin a pourtant été suivie au siècle dernier de 40 ans

de polémiques sur ce que l'on appelait par anticipation les lois de "l'hérédité". On découvrit celles de la "génétique" (Provine, 1971). Cette connaissance, frustrante pour le sens commun, ne peut être traduite en termes intuitifs que par les définitions contradictoires et simultanées de lois de l'hérédité, et de lois de la singularité de toute créature... Elle nous vaut parfois quelque débat de salon confus sur "l'hérédité" de ceci ou de cela.

Quand les formes spontanées de la représentation ont été remplacées par un savoir scientifique, ne nous reste-t-il pas quelque reflet de leur image ? C'est sans doute le problème que pose la sexualité, ouverte récemment à une recherche scientifique systématique, à travers des excès prenant prématurément l'opinion à témoin. La question du sexe est enveloppée au départ d'un brouillard de conceptions irrationnelles. Le chercheur ne sait jamais à quel moment il se situe dans l'histoire d'une idée. Il n'existe d'autre méthode, pour se garder de probables écueils, que le refus du sensationnel et la méfiance à l'égard des schémas trop évidents.

Une première question est d'oublier les définitions subjectives et de savoir ce qui légitime l'existence de ce domaine comme lieu d'une investigation scientifique. Il convient de remonter à Darwin, et à la présentation qu'il fait de la sélection naturelle (1859).

"... j'utilise le terme de lutte pour la vie dans un sens large et métaphorique, qui inclut l'interdépendance des organismes, et qui inclut (ce qui est plus important), non seulement la survie de l'individu, mais son succès dans la production d'une descendance".

Cette large définition, bien différente du schématisme malthusien que l'on devait lui prêter, prend garde de ne rien omettre des différents aspects du concept, mais les termes n'en sont pas équivalents. Le "succès dans la production d'une descendance" résume les autres termes. La génétique des populations redéfinit en effet la sélection en termes de reproduction différentielle, et toute composante de celle-ci, qu'elle se situe avant, pendant ou après l'union des gamètes, trouvera sa sanction par la descendance obtenue.

Voie de transmission obligée d'une génération à l'autre, la reproduction est l'objet de nombreuses forces sélectives, celles qui

règlent la densité des populations ou qui favorisent l'isolement des espèces.

C'est surtout à ce niveau que se produit la recombinaison génétique, qui a entraîné chez la plupart des métazoaires, l'existence de sexes séparés. Celle-ci est à l'origine d'un aspect majeur de l'évolution. Les pressions sélectives qui jouent sur le rapprochement des partenaires, le nombre et la taille des oeufs, les soins apportés aux jeunes ou la mobilisation des ressources de l'organisme diffèrent selon le sexe. Ainsi, la sexualité qui tire son existence de la recombinaison génétique et de la possibilité qu'elle offre de recombinaison entre eux des génotypes adaptés aux mêmes conditions de milieu, et donc semblables, entraînerait jusqu'à un certain point à préciser des dissemblances entre les sexes.

De l'ensemble de ces facteurs résulte un "système de reproduction" (mating system) particulier à chaque organisme. Par suite de son rôle central dans la biologie des populations naturelles, toute discipline axée sur l'étude des animaux dans la nature doit prendre en compte tel aspect ou tel autre de ce système, que nous connaissons donc par une diversité de descriptions reflétant une diversité semblable des approches adoptées par le biologiste.

- L'écologiste le considère sous l'angle des "stratégies démographiques" qui permettent aux populations d'ajuster leurs effectifs et leurs cycles d'expansion aux ressources exploitables. Cette notion ne nous renseigne pas cependant sur les mécanismes internes aux populations naturelles qui leur permettent d'acquérir cette forme d'adaptation.

- L'éthologue s'intéresse au comportement sexuel. Les individus échangent des signaux déclenchant une réponse chez le partenaire, inhibant par exemple la réaction d'agression ou de fuite que susciterait normalement l'approche d'un animal étranger, ou renforçant les liens entre les individus pendant leur période de coopération parentale. Le comportement sexuel est interprété comme un enchaînement de conduites élémentaires guidant les individus l'un vers l'autre pour la réalisation d'une fonction assurant la pérennité de l'espèce.

- Le généticien des populations, à la suite de Darwin (1871), considère la compétition sexuelle qui s'établit entre membres de la même

espèce, et qu'il nomme "sélection sexuelle" parce qu'elle n'implique pas nécessairement une meilleure adaptation à l'habitat. L'opportunité de cette distinction est toujours discutée ; c'est au moins une commodité de langage. Huxley (1938) envisage deux sortes de sélection sexuelle : elle est "épigamique" lorsqu'intervient le "choix" d'un individu parmi les membres de l'autre sexe, et "intrasexuelle" lorsqu'elle implique une compétition entre représentants du même sexe. Les travaux de Bateman (1948) ont repris l'idée initiale de Darwin selon laquelle la sélection intrasexuelle concerne généralement les mâles, les femelles étant le sexe "discriminant" de la sélection épigamique.

Les sociobiologistes utilisent ces idées pour reconsidérer l'interprétation que font les éthologues du comportement sexuel. Ils se refusent à y voir un mécanisme coopératif mis en oeuvre "pour le bien de l'espèce", puisque la compétition intraspécifique est le moteur de l'évolution. De la différence de "stratégie" parentale des mâles et des femelles découlent parfois des situations où l'acquisition d'un comportement est avantageuse pour l'un des sexes en termes de descendance, et désavantageuse pour l'autre. C'est la "bataille des sexes" selon Parker (1979). En règle générale, les sociobiologistes rejettent les explications des écologistes ou des éthologues basées sur l'avantage du groupe, qu'ils jugent finalistes et "group-selectionist"...

- Le systématicien qui adopte la définition mixiologique de l'espèce donné par Mayr (1963) aborde la question de la sexualité par l'étude des barrières précopulatoires (pre-mating barriers) et postcopulatoires (post-mating barriers) qui s'opposent à l'hybridation des espèces. Dobzhansky (1951) les définit comme les "procédés ad hoc qui préviennent l'échange génétique entre les espèces naissantes", sans considérer leur filiation possible avec les autres aspects du comportement sexuel.

Ces différentes approches envisagent un même objet sous des cadrages différents, et ne sont pas exclusives, en dépit de contradictions classiquement reconnues. Elles mettent à jour autant de phénomènes que l'on peut penser reliés entre eux par une série de relations causales. Cependant, le système de reproduction de chaque espèce apparaît comme un tout, et l'on ne saurait dire a priori dans quel sens jouent ces relations.

Une étude particulière ne fournira sur ces questions que des informations incomplètes et circonstanciées. L'utilisation du genre Jaera se justifie par rapport à d'autres systèmes par divers avantages.

C'est un ensemble homogène par son origine. Il est divisé en trois principaux groupes d'espèces qui diffèrent essentiellement par des caractères liés à la sexualité : physiologie, dimorphisme, comportement sexuels. Il existe par conséquent trois types de "systèmes de reproduction" différant entre eux dans l'ensemble de leurs composantes, et l'on cherchera à comprendre quel enchaînement de phénomènes a pu faire basculer d'un système en un autre.

Cette étude bénéficiera d'une originalité du matériel qui doit être appréciée en fonction d'une difficulté fréquente des travaux d'éthologie. Ce que l'on nomme comportement est par nature une notion abstraite, que l'on doit préciser dans chaque cas, et qui ne peut être généralement reliée à des caractères mesurés de façon rigoureuse. Chez Jaera, la réalisation des différents comportements observés d'une espèce à l'autre ne s'effectue qu'à des tailles précises. La taille est en outre le caractère essentiel du dimorphisme sexuel, qui s'inverse selon le groupe considéré : les mâles sont tantôt plus grands, plus petits, ou de taille égale aux femelles. Si par ailleurs la taille n'est pas en elle-même une cible de la sélection, elle intègre comme caractère global l'action de celle-ci sur plusieurs facteurs du succès reproductif, tels que la vigueur sexuelle ou la fécondité. Enfin, la taille présente cet avantage de permettre des comparaisons d'espèce à espèce.

Cette métrique sera utilisée pour la comparaison des systèmes de reproduction des trois différents groupes, qui sont très homogènes, donnant à penser que l'association de facteurs observée au sein de chacun d'eux n'est pas fortuite. Les multiples espèces en lesquelles chacun d'entre eux se décompose ne diffèrent que par les caractères sexuels primaires et secondaires des mâles, les femelles restant souvent indiscernables. Ceci permettra de distinguer l'étude du système général de reproduction de celle de l'impact qu'aura secondairement la spéciation sur la sexualité propre des espèces.

Ce travail suivra donc la démarche suivante :

- Une présentation des différents groupes définira le matériel, en insistant sur les particularités morphologiques et comportementales liées à la reproduction, mais sans rappeler tous les aspects de leur anatomie comparée. J'évoquerai aussi les informations historiques que suggère leur biogéographie (Chapitre I).

- Je présenterai ensuite le système de reproduction des trois principaux groupes, sous l'angle de la physiologie sexuelle et du comportement (Chapitre II). Afin de faciliter la lecture de ces deux premiers chapitres, un rappel de quelques termes techniques est placé en appendice (app. I).

- L'évolution de ces systèmes de reproduction sera étudiée expérimentalement au laboratoire (Chapitre III) et à partir d'échantillons récoltés dans la nature (Chapitre IV), afin de considérer simultanément les effets de la sélection sexuelle et de l'écologie des espèces sur le fonctionnement de ces systèmes. Je tenterai alors une synthèse de ces résultats.

- L'étude de la différenciation interne du groupe "méditerranéen" permettra de connaître l'incidence des spéciations et des mécanismes d'isolement sur l'évolution de la sexualité.

- Enfin, dans une discussion générale, je proposerai une intégration de ces données, en la situant par rapport aux diverses conceptions actuelles de l'évolution du comportement et aux polémiques auxquelles elles donnent lieu.

## CHAPITRE I

### ORIGINE ET DIVERSIFICATION DES ESPÈCES

Dans le sous-ordre des Isopodes Asellotes, considéré comme "primitif", les Jaera appartiennent aux Paraselloïdes. C'est un groupe diversifié en une multitude d'espèces encore incomplètement connues peuplant les plaines abyssales où ils constituent d'excellents marqueurs biogéographiques puisqu'ils ne nagent pas, n'ont pas de phase larvaire pélagique, et ont subi une spéciation intense.

Certaines familles peu spécialisées vivent dans les zones côtières. Les Jaera s'insèrent dans celle des Janirides, à proximité du genre Iais, dont la morphologie des pléopodes respiratoires est semblable, et qui a des affinités éthologiques avec Jaera hopeana, tel l'ectocommensalisme sur les Sphaeromes.

Cette dernière espèce peut être considérée comme la Jaera la plus primitive. Les autres formes sont libres, et vivent invariablement en populations denses sous les cailloux littoraux des mers et des rivières. C'est un genre presque exclusivement européen, qui peut vivre dans des conditions de salinité très variables. Cette euryhalinité est sans doute un caractère ancien du genre. Elle a dû lui permettre de survivre aux variations de salinité passées des mers méditerranéennes. Plusieurs espèces ont pu coloniser par voie marine les eaux douces des Açores.

En plus de Jaera hopeana, le genre comprend trois groupes d'espèces, homogènes et bien individualisés : le groupe atlantique d'une part, et d'autre part les groupes ponto-caspien et méditerranéen, qui sont apparentés.

L'anatomie comparée suggère que les formes anciennes se distinguaient des autres Paraselloïdes par un préopercule portant deux cornes

allongées et recourbées en "T", alors que le type général rencontré chez ceux-ci est une petite languette bifide. Ceci suggère l'acquisition d'un mode de copulation original. Elles se distinguaient aussi des autres Paraselloïdes par l'expansion des marges latérales du corps, faisant surplomb au-dessus des pattes : le corps des Jaera s'élargit et s'aplatit, sans doute en raison de leur mode de vie sous les cailloux, dans le milieu agité de la zone intertidale. Les femelles étaient plus grandes que les mâles, et une seule fécondation leur permettait de féconder l'ensemble des pontes de leur existence. Cette description correspond aujourd'hui à celles de Jaera hopeana et des espèces atlantiques.

Chez les espèces les plus transformées, le corps est encore plus aplati - et cet élargissement du corps aura une incidence sur le comportement sexuel -. Les femelles doivent s'accoupler avant chaque cycle ovarien. Les mâles sont de taille égale aux femelles (groupe ponto-caspien), ou plus grands (groupe méditerranéen). Dans les espèces méditerranéennes, le préopercule se réduit progressivement à un organe de faibles dimensions.

La revue qui suit sera une présentation du matériel plus qu'un exposé systématique, dont on trouvera les détails dans des publications techniques (Veuille, 1976, 1979 ; Veuille et Kocatas, 1979). L'espèce Jaera hopeana ne sera plus guère évoquée par la suite, et je rassemblerai à son sujet une collection d'informations qui pourront éclairer l'évolution des autres groupes. Je rappellerai ensuite les nombreuses connaissances acquises sur le groupe atlantique, dont ce travail a bénéficié. Quant à la présentation des espèces ponto-caspiennes et méditerranéennes, elle constituera une première approche, puisque c'est sur elles que portera la plus grande partie du reste de l'étude.

#### Jaera hopeana

Les adultes de cette espèce ne mesurent pas plus de 2 mm, les femelles étant plus grandes que les mâles.

Les Jaera hopeana vivent en ectocommensales sur les Isopodes Flabellifères de l'espèce Sphaeroma serratum, et ne s'observent qu'au contact de leurs populations. Les populations de la Manche sont très clairsemées, et l'on rencontre parfois un individu isolé sur un Sphaerome,



mais jamais au sol, ce qui peut tenir à leur rareté. Les populations méditerranéennes sont très denses. Jaera et Sphaeromes vivent mêlés, les individus des deux espèces restant serrés les uns contre les autres sous les mêmes cailloux. Une partie importante de la population se trouve sur les Sphaeromes nageant ou au repos, généralement sur la face ventrale - où les Jaera semblent se réfugier pendant la volvation -, souvent sur le dos ou sur les appendices. En élevage, on les voit se nourrir de la faune fixée à la cuticule des Sphaeromes. L'attraction de ces derniers est considérable. Peu habiles au sol, les Jaera montent sur un Sphaerome nageant à proximité avec une grande agilité. Au laboratoire, un individu peut être entièrement couvert de plusieurs centaines de Jaera. La spécificité de cette association a été étudiée expérimentalement par Le Hir (1967, non publié).

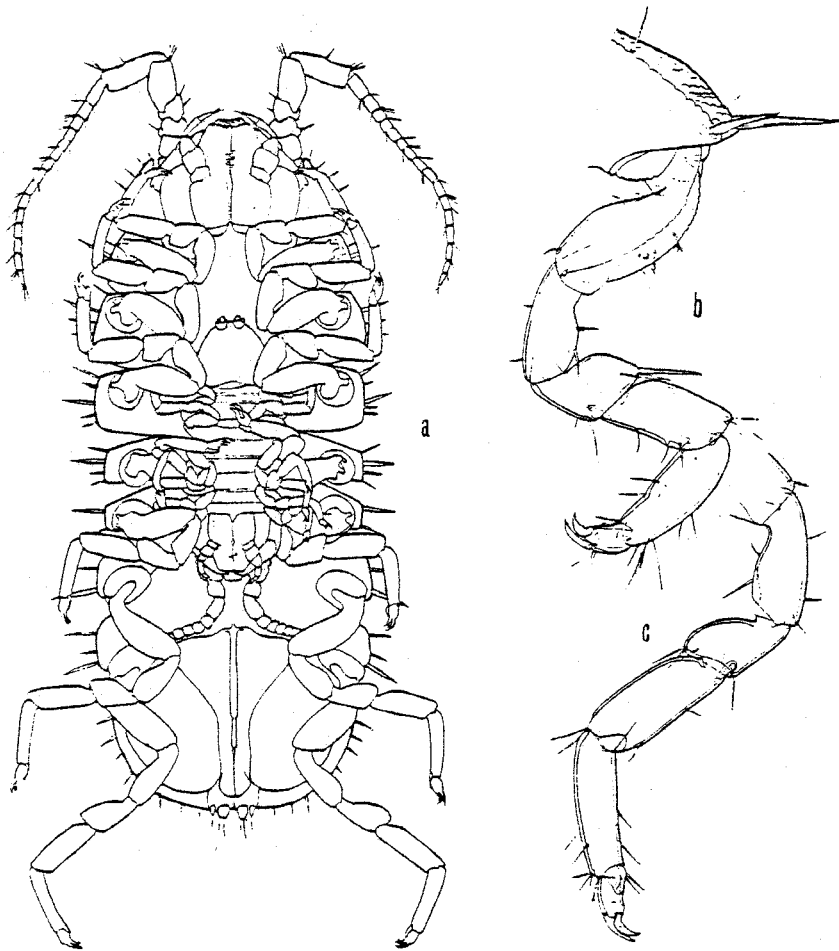


Figure 1. Jaera hopeana : a, mâle en vue ventrale tenant un jeune de stade 1 entre ses péréiopodes 4 ; b, péréiopode 4 d'un mâle ; c, péréiopode 4 d'une femelle. La patte du mâle, plus courte et trapue, est ici recourbée dans la position permettant de tenir le jeune.

Les mâles diffèrent des femelles par leur quatrième paire de pattes, transformées en crochets courts et trapus (fig. 1b). Ils les utilisent pour maintenir contre leur ventre dans une orientation antiparallèle (tête-bêche) les jeunes de stade 1, à leur sortie du marsupium. Les néonates tournent leur dos vers l'adulte, et se nourrissent sur le Sphaerome tandis que le mâle les maintient (fig. 1a). Il pourrait s'agir d'un comportement de soins (paternel ? alloparental ?) à des jeunes qui ne pourraient assurer seuls une prise suffisante sur ce substrat mobile. Des jeunes obtenus au laboratoire et séparés du mâle se sont avérés, après élevage, appartenir aux deux sexes. La parenté de ce comportement avec une phase caractéristique de la parade des autres Jaera suggère pourtant une possible fonction reproductrice. On sait que les femelles de certains Paraselloïdes peuvent être inséminées très tôt (N. Coineau et Renaud-Mormant, 1977). J'ai observé, rarement, des mâles de Jaera hopeana qui tenaient des femelles dans cette position, mais je n'ai jamais observé de copulation chez cette espèce. La difficulté d'expérimenter sur cet organisme n'a pas permis de répondre à ces questions.

Cette espèce est affine des Iais, qui sont également ectocommensales de Sphaeromides (Menzies et Barnard, 1951 ; Hurley, 1956 ; Rotramel, 1975), et chez lesquelles s'observe le même comportement "parental" du mâle (N. Coineau, 1971). Les Iais sont connus des océans Pacifique, Indien et Antarctique, tandis que Jaera hopeana ne vit que dans la Méditerranée et la zone tempérée et orientale de l'Atlantique nord :

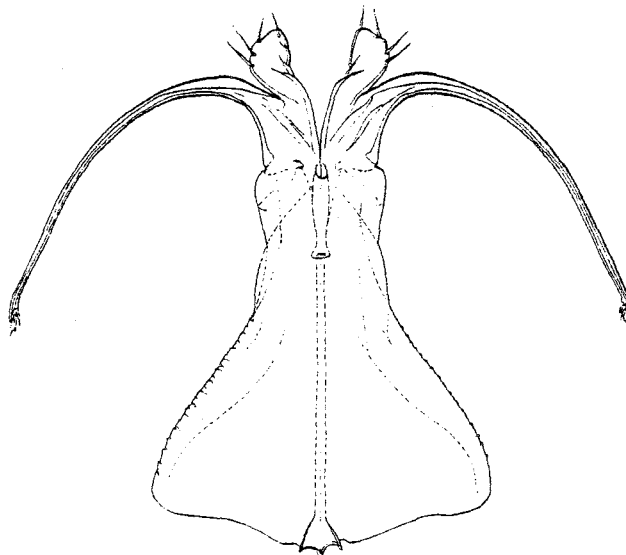


Figure 2. Préopercule (première paire d'appendices copulateurs) du mâle de Jaera hopeana.

Mer Egée (Veuille et Kocatas, 1979), Adriatique, Méditerranée occidentale (Prunus et Pantoustier, 1976 ; Veuille, 1979), côte marocaine de l'Atlantique (Monod, 1925), Manche (Le Hir, 1967 ; Naylor, 1972).

Cette vicariance entre des formes méditerranéennes, et d'autres vivant dans le reste des océans, remonte sans doute à l'origine européenne des Jaera. J. hopeana appartient sans conteste à ce dernier genre, par le préopercule du mâle, long et recourbé, qui contraste avec ceux des Iais, qui sont du modèle courant chez les autres Paraselloïdes. Il est donc possible que les Jaera actuelles descendent d'un ancêtre vivant sur les Sphaeromes. Ils ont le même mode de vie sous les rochers du littoral, qui est aussi l'habitat des Jaera hopeana elles-mêmes lorsqu'elles sont au sol. Leur liaison très lâche avec le flabellifère rend possible ce passage à une vie autonome. Une tendance à la phorésie se rencontre dans le comportement sexuel de toutes les espèces, qui comporte invariablement une phase où le mâle se tient sur le dos de la femelle en position anti-parallèle à l'aide de sa quatrième paire de pattes. Ce comportement pourrait avoir une filiation avec celui précédemment noté chez Jaera hopeana.

#### Le groupe atlantique

Les cinq espèces de ce groupe sont très proches, les femelles étant indiscernables. Ces dernières peuvent atteindre une taille de 4, parfois 5 mm. Les mâles sont nettement plus petits (2 à 3 mm).

Elles peuplent les zones intertidale, sublittorale, et la partie saumâtre et submersible du débouché des rivières, dans une aire géographique dessinant un fer à cheval comprenant les régions tempérée, boréale, et subarctique de l'Atlantique nord : l'Europe, du Pays Basque à la Mer Blanche, l'Islande, le Groënland, et l'Amérique, de Terre Neuve à la Nouvelle Angleterre.

Trois espèces couvrent la presque totalité de cette zone : Jaera albifrons, Jaera ischiosetosa, et Jaera praehirsuta. Les deux autres sont limitées à la partie boréale des côtes américaines (Jaera posthirsuta) et des côtes européennes (Jaera forsmani).

Abondantes sur les plages de l'Atlantique, elles sont décrites par Leach dès 1813, et feront l'objet de nombreuses mentions taxinomiques

sous le nom de Jaera albifrons, où on les confond jusqu'en 1953. Elles seront ensuite étudiées sous le vocable collectif de "super-espèce Jaera albifrons" ou de "complexe spécifique albifrons", qui laisse apparaître l'imprécision de leur statut taxinomique.

Les premiers travaux originaux auxquels elles donnent lieu portent sur leur anatomie interne. Sye (1887) découvre dans le corps des femelles une formation sclérifiée qui traverse le cinquième segment thoracique pour s'associer ventralement à la spermathèque. La fonction de cet organe inconnu chez les autres crustacés et que nous appellerons "organe cuticulaire" allait rester longtemps énigmatique. Mac Murrich (1895) croit y reconnaître un spermatophore cheminant à travers l'organisme. Forsman (1944) en précise la description : l'organe est constitué par l'empilement de couches successives de cuticule non rejetées à la mue. Il pense que le mâle féconde la femelle par ce canal, mais ne parvient pas à décrire le fonctionnement d'un organe copulateur dont la structure est très complexe.

En 1949, Forsman fait une découverte qui lance l'étude des Jaera sur une autre voie. L'espèce Jaera albifrons comprendrait en réalité quatre "races" pouvant cohabiter dans les mêmes stations. Elles se distinguent par les variants sexuels des mâles, des broches de soies différant par les péréiopodes et les articles sur lesquels elles sont implantées. Lors de la parade, ils les mettent diversement en action au contact du dos de la femelle. Mais cherchant à établir un parallèle fictif entre ces variations et celles du polychromatisme, pour lesquelles il obtient des "hybrides", il ne peut interpréter ces données à la lumière des conceptions tout juste contemporaines de Mayr sur "l'espèce biologique".

Bocquet, auteur de recherches déjà nombreuses sur le polychromatisme des invertébrés marins, s'intéressait à cet organisme depuis 1947. Il y découvre un riche polychromatisme (1953), dont l'étude poursuivie par Cléret (1968, 1969a, b, 1970a, b) permettra de caractériser jusqu'à 43 loci jouant sur la couleur ou les motifs mélaniques par diverses voies physiologiques. Les gènes les plus fréquents sont présents dans les différentes "races" de Forsman. Des difficultés de croisement entre celles-ci sont rencontrées pendant l'analyse génétique. Et bien qu'elles donnent au laboratoire des hybrides féconds, elles ne le sont pas dans la nature, où elles vivent pourtant en sympatrie. Ces faits suggèrent à

Bocquet (1950) qu'il existe chez cet organisme un "problème taxonomique" qui pourrait mettre à jour des aspects importants de la notion d'espèce. Il crée les cinq espèces ainsi qu'une sixième, syei, qui s'avèrera être une forme de Jaera albifrons (sensu stricto). Il entreprend alors un long programme de "systématique évolutive" qui fera intervenir tour à tour toutes les méthodes disponibles d'étude de la variation.

La biométrie pourrait être une première façon de distinguer les espèces. Bocquet (1953) fournit les "gradients d'allométrie" de chaque forme. Entretenant alors de situer par ce moyen la forme syei par rapport à Jaera albifrons, Prunus (1968, a et b) étudie la croissance chez 14 populations européennes de ces organismes, et chez certains de leurs hybrides. Les coefficients d'allométrie s'avèrent très variables d'une population à l'autre, et les formes syei sont incluses dans le domaine de variation des albifrons.

L'étude des caryotypes s'avère dépourvue elle aussi de portée diagnostique, car la variabilité intraspécifique est supérieure là aussi aux différences entre espèces (Staiger et Bocquet, 1956). Lécher constate que cette variabilité fait intervenir des fusions centriques de type "robertsonien", qui ne changent pas le nombre fondamental de bras chromosomiques, mais font varier la formule caryotypique des populations de l'espèce Jaera albifrons selon un cline régulier le long des côtes européennes (Lécher, 1964, 1967a, 1967b, 1968 ; fig. 3). Une étude détaillée des côtes bretonnes révèle d'importantes différences d'une population à la suivante (Lécher et Prunus, 1971).

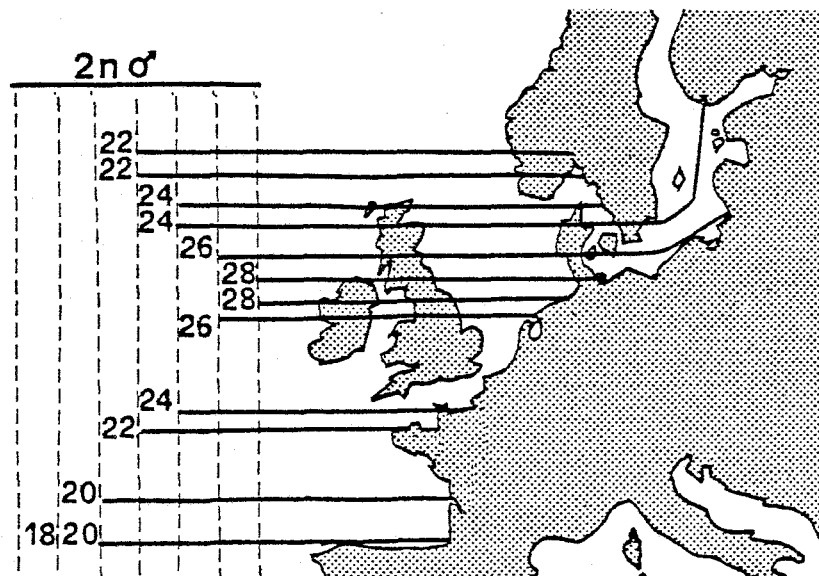


Figure 3. Polytypisme chromosomique de Jaera albifrons : caryotype mâle de populations originaires de divers points des côtes européennes. Le nombre de chromosomes forme un cline qui s'inverse au niveau de la Mer du Nord (d'après Lécher, 1964, 1968).

Bocquet avait noté que les différentes Jaera vivant dans la région de Roscoff semblaient s'étager dans l'espace intertidal, d'où un isolement possible au niveau de l'habitat qui l'avait conduit à avancer l'hypothèse d'un mécanisme de "spéciation écologique". De nombreux chercheurs anglo-saxons et d'Europe du nord devaient étudier cette possibilité au cours des années soixante. Les préférences de salinité et la résistance aux chocs osmotiques semblent conforter cette idée (M. Jones, 1972, a et b ; Forbes, 1974). Mais on ne retrouve pas de zonation dans les autres localités européennes (Haahtela, 1966 ; Naylor et Haahtela, 1966, 1967 ; Prud'homme Van Reine de Jager, 1966 ; Jazdzewski, 1969 ; Sjöberg, 1970). Les formes jumelles de Jaera vivent généralement en mélange.

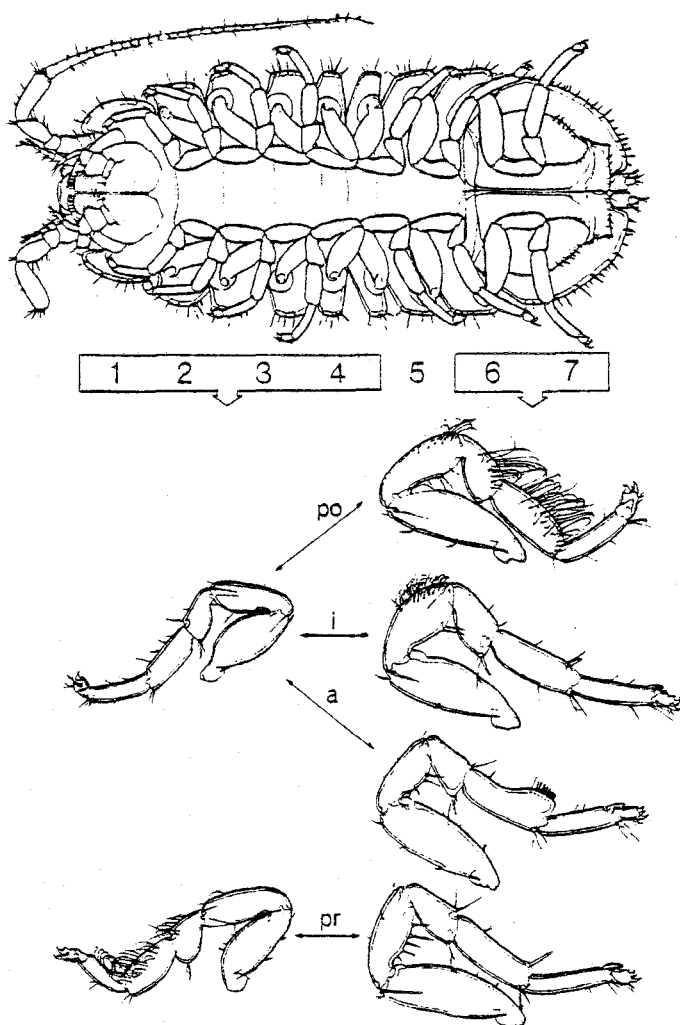


Figure 4. Caractères sexuels secondaires des mâles du groupe atlantique. Les peignes sexuels sont portés par les pattes postérieures (6 et 7) chez Jaera posthirsuta (po), J. ischiosetosa (i), et J. albifrons (a). Ils sont portés par les pattes antérieures (1 à 4) chez J. praehirsuta (pr) (d'après Bocquet, 1953). La morphologie de la cinquième espèce J. forsmanni (non figurée) ne diffère de J. praehirsuta que de manière quantitative (Payant, 1981).

Les seuls caractères permettant de les reconnaître sans ambiguïté sont les variants sexuels des mâles (fig. 4). Bocquet les redécrit en détail dans son mémoire doctoral. Il précise avec ses élèves les limites de leur variation (Bocquet et Prunus, 1963, 1967 ; Solignac, 1967 ; Bocquet et Veuille, 1975) et le phénotype des hybrides (Bocquet et Solignac, 1969 ; Bocquet, Lécher et Solignac, 1975). Tous les autres caractères morphologiques, y compris l'organe copulateur du mâle (préopercule) sont identiques (fig. 5).

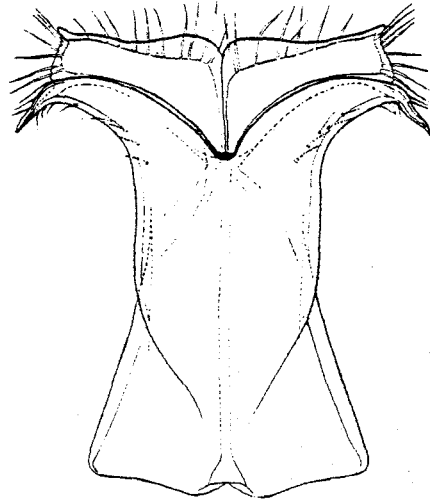


Figure 5. Préopercule (première paire d'appendices copulateurs) du mâle de Jaera albifrons.

Au terme de ces études, le critère mixiologique - l'absence de fait d'hybrides dans la nature - demeure le seul qui permette de définir des espèces. Pourtant, la découverte de cas d'hybridation naturelle à l'échelle de populations entières (Solignac, 1969) ajoute encore au paradoxe et suggère pour ces formes un niveau de différenciation "juxtaspécifique" (Bocquet, 1972).

Les caractères qui nous permettent de reconnaître les espèces pourraient être liés à des signaux par lesquels les animaux entrent en contact avec les partenaires de leur espèce. Solignac (1972) reprend en détail les observations éthologiques de Forsman. Il attribue aux femelles le pouvoir de discriminer les mâles sur la base de stimuli qu'ils émettent pendant la parade. Dans des conditions de choix expérimental, les mâles de Jaera ischiosetosa opéreraient eux aussi une discrimination incomplète (Solignac, 1977). Mais l'isolement comportemental et le "breakdown" hybride demeurent insuffisants pour expliquer l'isolement des espèces, qui n'est guère plus élevé qu'entre populations de même espèce (de 1 à 1,25).

De même, les distances génétiques calculées par Cariou (1978) à partir d'estimations du polymorphisme enzymatique sont à peine plus élevées entre espèces qu'entre populations de la même forme. L'application de la formule de Nei (1972) lui permet de dater de 2 millions d'années environ le plus ancien évènement cladogénétique subi par ces espèces. Leur origine daterait du quaternaire. Au cours des glaciations, les brassages de populations résultant des changements du climat et des lignes du rivage auraient créé de multiples situations d'allopatricité, telles qu'il est possible d'en observer aujourd'hui parmi les populations de Jaera posthirsuta d'Amérique du nord, réparties en deux îlots séparés depuis le dernier optimum climatique postglaciaire (Veuille, 1976 ; fig. 6).

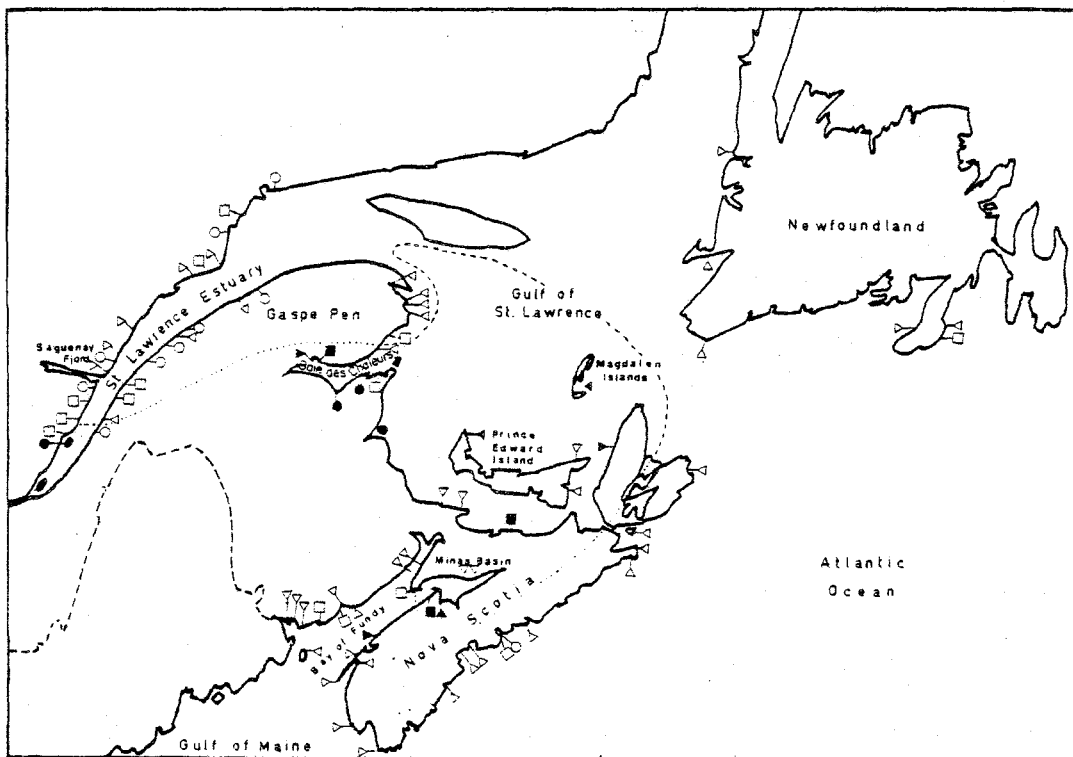


Figure 6. Isolats post-glaciaires de Jaera posthirsuta sur les côtes canadiennes. En noir : stations de Jaera comportant cette espèce : en blanc, stations de Jaera ne comportant pas cette espèce. Les triangles, les carrés et les cercles indiquent qu'une, deux ou trois espèces de Jaera ont été trouvées. En pointillé, isotherme de surface de 15°C en juillet. La distribution de Jaera posthirsuta est fractionnée en plusieurs isolats correspondant aux zones chaudes et abritées du sud de l'estuaire du St Laurent, du golfe du St Laurent, et du bassin des Mines. Un quatrième groupe de populations (non figurées) présentes sur les côtes américaines au sud du Massachussets, est coupé de ces isolats par le courant du Labrador.



Les travaux de Lécher, Prunus et Cariou sur la comparaison génétique de populations de même espèce montrent combien celles-ci se différencient aisément les unes des autres par suite de leur étirement le long des côtes (rappelons le fait déjà noté que les Paraselloïdes disposent de faibles moyens de dispersion). La succession de périodes d'isolement et de retours fréquents à des situations sympatriques aurait été à l'origine de mécanismes précopulatoires d'isolement comportemental, et expliquerait le parallélisme étroit des différenciations morphologiques portées par les mâles des cinq espèces.

Le bilan de ces études est d'avoir épuré la notion d'espèce jusqu'à l'ultime critère mixiologique, dont ce complexe spécifique est un exemple privilégié. Paradoxalement, le parfait achèvement de ce processus de spéciation ne nous permet guère de retracer que par des inférences les événements passés. Le groupe méditerranéen, où existent des situations semblables, mais moins achevées, fournira un complément d'analyse à ces études de spéciation.

#### Le groupe ponto-caspien

Les adultes de ce groupe ont une taille comparable dans les deux sexes (fig. 7) - jusqu'à 4 mm environ -. Leur corps est très comprimé dorso-ventralement et très élargi. Ce sont des animaux lents, qui s'aplatissent et s'accrochent au substrat au point qu'il est difficile de les détacher du sol ou de les séparer de leur partenaire sans les meurtrir. Les mâles présentent un préopercule typique en forme de "T" (fig. 8). Ils sont dépourvus de variants sexuels, bien qu'apparaissent sur les trois premières paires de pattes des grands individus quelques soies qui sont absentes chez les femelles.

Les trois espèces connues constituent des formes typiques de la "faune relictive ponto-caspienne", colonisant les milieux estuariens et dulçaquicoles des bassins de la Mer Noire et de la Caspienne, autrefois couverts par la mer Paratéthys (fig. 9).

Confondues jusqu'à présent sous le nom de Jaera sarsi, elles comprennent en réalité : Jaera caspica, qui vit dans les eaux saumâtres de la Caspienne ; Jaera sarsi, apparentée à la précédente, qui colonise

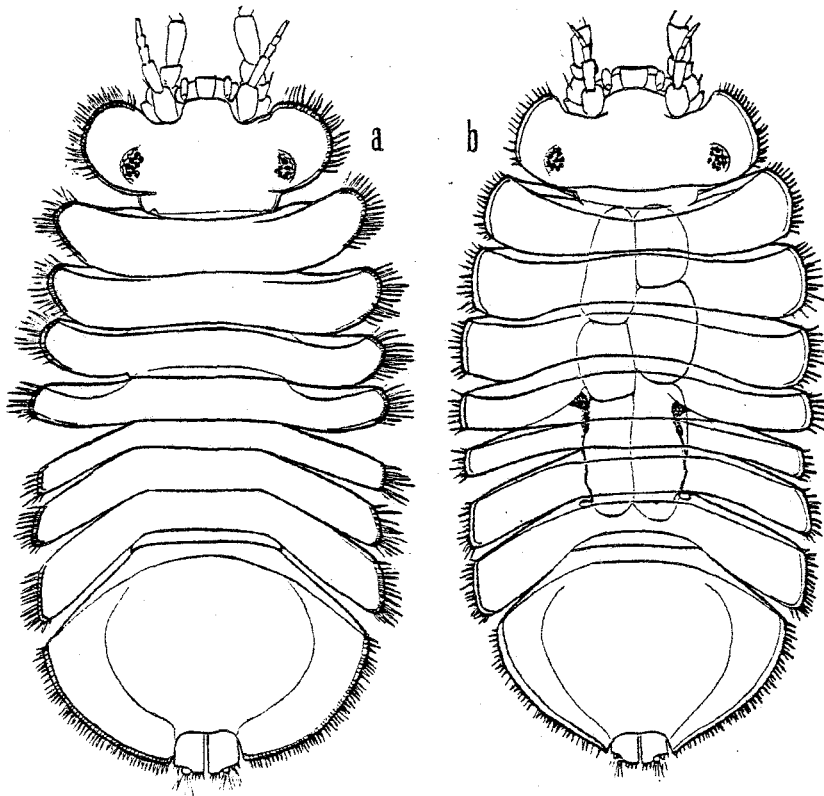


Figure 7. Jaera istri : a, mâle ; b, femelle montrant par transparence les ovocytes et les organes cuticulaires.

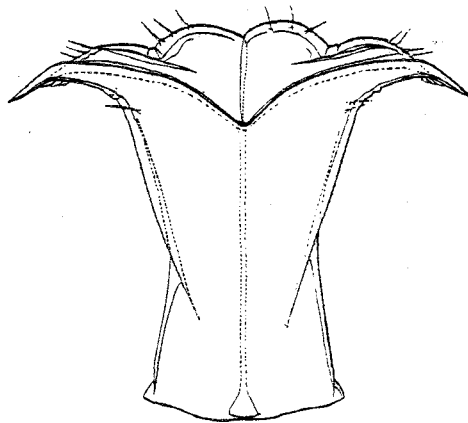


Figure 8. Préopercule du mâle de Jaera istri.

les lagunes saumâtres de la côte occidentale de la Mer Noire ; et Jaera istri, qui vit dans le Danube. Une population de cette espèce a été acclimatée au laboratoire, pour servir de référence du groupe dans le cadre de ce travail.

Des populations de ce groupe ont été signalées dans tous les grands fleuves ponto-caspiens (Bug, Dniestr, Dniepr, Don, Volga, Oural), mais leur appartenance spécifique est imprécise. La Jaera de Bakou figurée par G.O. Sars (1897) n'est manifestement pas une Jaera caspica. Tous ces éléments donnent à penser que les trois espèces connues de façon certaine ne représentent qu'une partie d'une faune plus importante. L'éloignement, et les limites des échanges scientifiques pour des recherches de terrain, ne permettent pas actuellement d'en faire un inventaire plus satisfaisant.

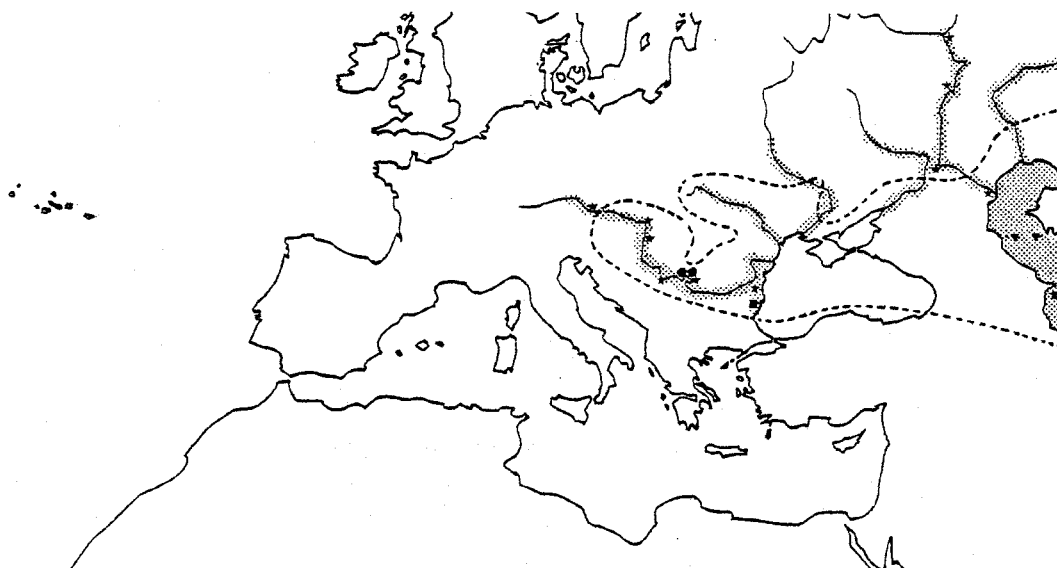


Figure 9. Distribution géographique des espèces du groupe ponto-caspien ; cercles, Jaera istri ; carrés, J. sarsi ; triangles, J. caspica ; étoiles et grisé : localités de populations du groupe ponto-caspien signalées avant la révision systématique. Le tracé en tireté indique les limites approximatives de la mer Paratéthys.

#### Le groupe méditerranéen

Les mâles de ce groupe atteignent des tailles bien supérieures à celles des femelles. Ce sont des animaux vifs, au corps assez mince au début de la vie adulte, surtout chez Jaera italica, mais qui s'élargit considérablement avec la taille au cours de la croissance post-pubérale des mâles (fig. 11a).

A l'inverse de ce que l'on observe dans le groupe atlantique, les espèces se distinguent essentiellement par la conformation du préopercule, les caractères sexuels secondaires étant d'une grande uniformité, qui n'est rompue que dans les deux régions où des espèces apparentées vivent en sympatrie (fig. 10) (Açores et Mer Egée). Typiquement, ceux-ci

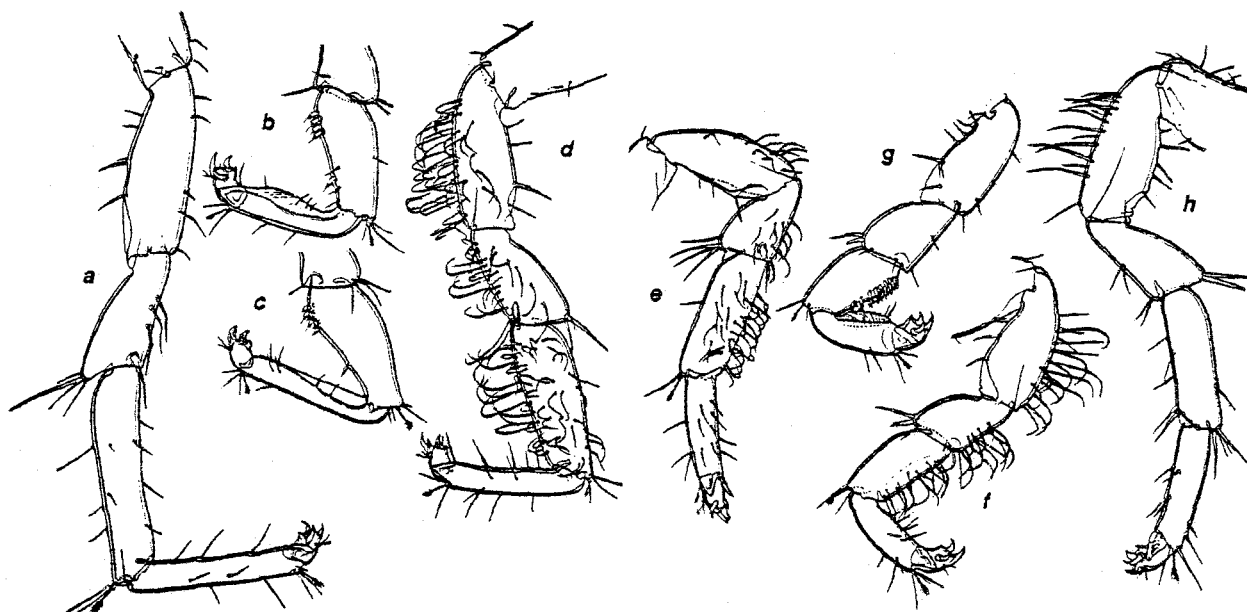


Figure 10. Caractères sexuels secondaires des péréiopodes dans les espèces du groupe méditerranéen : a, b-c, d, péréiopodes 7, 4 et 2 du mâle de Jaera guernei ; e, péréiopode 2 de la femelle de J. guernei ; f, g, h, péréiopodes 2, 4 et 6 du mâle de J. nordica insulana.

comportent d'épaisses brosses de soies sur les propodites, carpopodites, méropodites et ischiopodites des trois premières paires de pattes. La quatrième paire est transformée en organe préhensile, court et trapu, portant une râpe d'épines sur le carpopodite, qui forme pince avec le propodite. Les paires 6 et 7 portent une rangée de soies sur le méropodite ou l'ischiopodite, selon les espèces. L'utilisation de ces différenciations sera décrite au chapitre II.

Ce groupe comprend de nombreuses espèces vivant généralement en allopatrie dans le bassin méditerranéen et la zone tempérée de l'Atlantique. Plusieurs ont été décrites à l'occasion de cette étude, ce qui porte leur nombre à huit, dont l'une est en outre différenciée en variantes géographiques. Elles seront considérées ci-dessous dans l'ordre probable des cladogénèses, allant des lignées les plus anciennes (Jaera italica) aux plus récentes (Jaera nordmanni).

- Jaera italica est la seule à conserver un préopercule en forme de "T" (fig. 21) qui préfigure néanmoins celui des autres espèces méditerranéennes, en ce qu'il est petit, et ne recouvre plus l'ensemble de la chambre respiratoire logée sous le pléotelson.

C'est une espèce d'eau saumâtre, vivant dans les lacs côtiers ou au débouché des rivières. Elle possède une répartition méridionale

(fig. 12), couvrant la mer du Levant, le sud de la Mer Egée (Veuille et Kocatas, 1979), la Crète (Schmalfuss, 1975), la Grèce (Strouhal, 1942), le sud de l'Adriatique (Kesselyak, 1938 ; Karaman, 1953 ; Sket, 1969 ; Veuille, 1979), et la pointe nord-ouest de la Tunisie (Prunus et Pantoustier, 1976). Elle ne semble pas pénétrer dans la partie septentrionale des bassins, où d'autres espèces sont connues. Une population affine est cependant signalée dans les eaux saumâtres de Majorque par Magniez (Gourbault et Lescher-Moutoué, 1979).

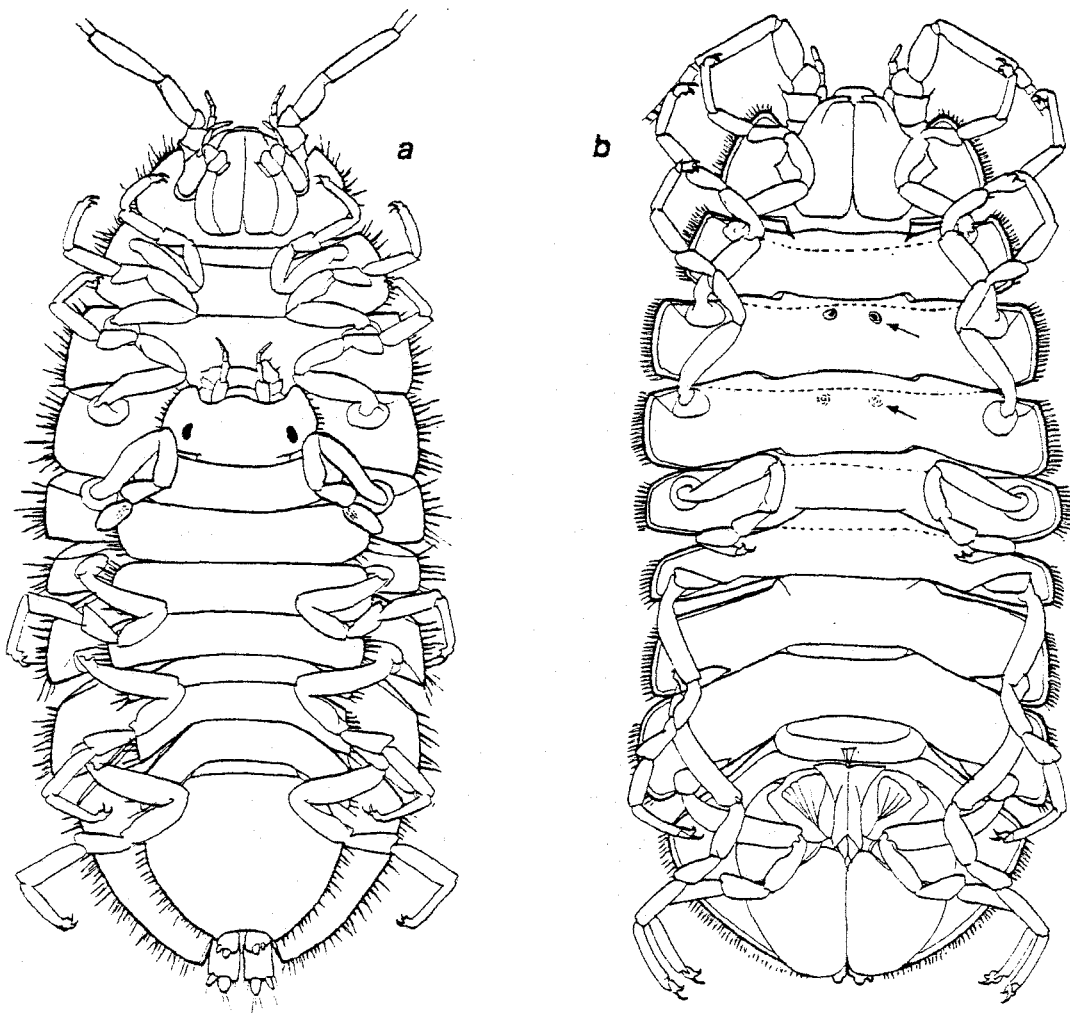


Figure 11. Espèces du groupe méditerranéen : a, mâle et femelle de Jaera italica. Les animaux, ici accouplés, sont vus de dessous. La femelle est tenue par les péréiopodes 4 préhensiles du mâle, et soutenue par le segment proximal (basipodite) des pattes postérieures. b, mâle de J. bocqueti en vue ventrale, montrant les tubercules ventraux des péréionites 2 et 3 (flèches).

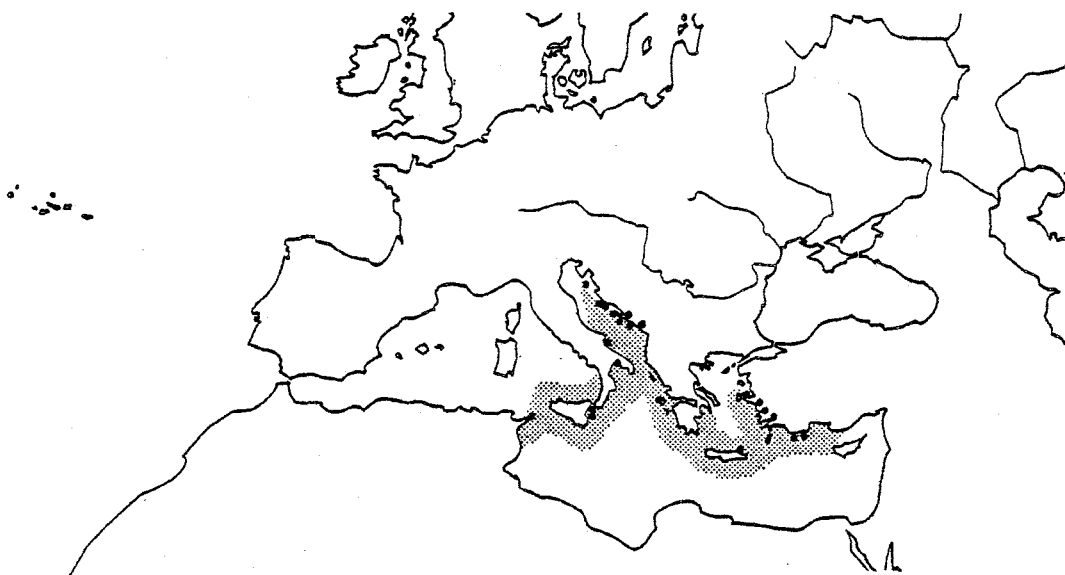


Figure 12. Distribution géographique de Jaera italica.

- Jaera schellenbergi semble en tous points intermédiaire entre Jaera italica et les espèces suivantes, mais pourrait également dériver de ces dernières, avec lesquelles elle partage un préopercule dirigé caudalement, en "Y" (fig. 22).

Elle colonise les lacs saumâtres et le débouché marin des sources karstiques du Kvarner et du golfe de Venise, dans l'extrémité nord de l'Adriatique. C'est une région aux hivers rudes et au climat plus froid que celle qu'habite Jaera italica. Les deux espèces, l'une au nord, l'autre au sud, semblent s'exclure mutuellement de part et d'autre d'une frontière passant par le lac de Proklian (Prokliansko Jezero), près de Šibenik (Yougoslavie), un bras de mer aux eaux saumâtres, où elles occupent des stations différentes. Au nord de cette zone, schellenbergi occupe la côte, tandis que italica colonise les îles dalmates.

Ces deux espèces semblent représenter des jalons anciens de la spéciation du groupe méditerranéen. Les espèces qui suivent possèdent en commun un préopercule réduit à une languette terminée par deux "mucrons" (Lemerrier, 1958) d'aspect variable selon les espèces. A son tiers distal pointent deux cornes copulatrices de petite taille, orientées vers l'extérieur ou vers le plan saggital, selon les formes (fig. 14). Ces espèces forment trois lignées. Jaera nordica reste du type généralisé commun à Jaera italica et Jaera schellenbergi avec une sétosité abondante sur les pattes portant les variants sexuels. Celle-ci est plus dispersée chez

Jaera nordmanni et ses espèces affines, qui constituent un complexe spécifique très diversifié. Enfin, Jaera massiliensis et Jaera bocqueti diffèrent de l'ensemble des autres espèces par une poussière de détails morphologiques, dont je n'exposerai que ceux qui correspondent à des caractères sexuels.

- Jaera massiliensis et l'espèce suivante (J. bocqueti) ont les pattes postérieures dépourvues de soies, mais leurs basipodites sont arqués, et permettent sans doute un meilleur maintien de la femelle pendant l'accouplement. Les mâles des deux espèces présentent en outre sur la face ventrale des segments 2 et 3 deux paires de tubercules en relief (fig. 11b). Leur fonction est inconnue. C'est à leur niveau que se trouve la tête de la femelle pendant l'accouplement, et ils jouent sans doute un rôle (trophique ? phéromonal ? de soutien ?) pendant celui-ci.

Cette espèce est exclusivement marine. Elle vit en pleine eau à proximité du littoral dans tout le bassin méditerranéen. Elle est signalée à Madère (Lemerrier, 1968).

- Jaera bocqueti diffère de la précédente par l'absence de peignes sexuels sur les trois paires de pattes antérieures, et par l'orientation mésiale des cornes du préopercule, qui sont tournées vers l'extérieur dans l'autre espèce (fig. 14, e, f).

Elle n'est connue actuellement que d'une seule station de l'île de Bozcaada (au sud des Dardanelles), où les deux formes sont sympatriques.



Figure 13. Distribution géographique de Jaera nordica (a), J. nordica insulana (b), et J. schellenbergi (c).

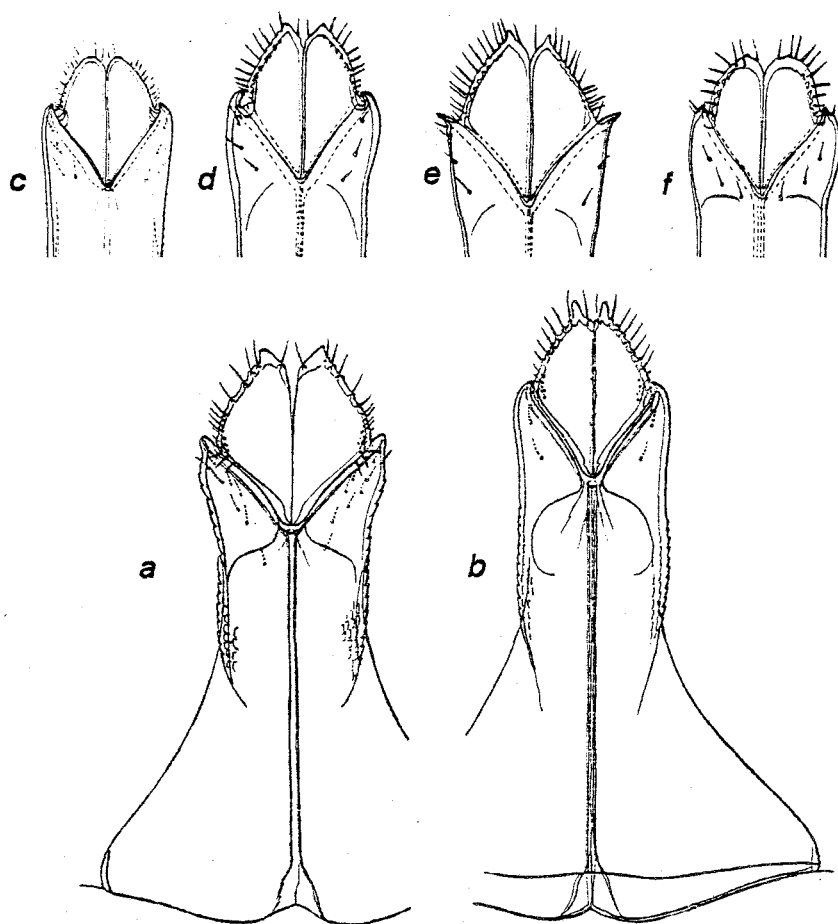


Figure 14. Préopercule (première paire d'appendices copulateurs) des mâles de plusieurs espèces méditerranéennes. a, Jaera nordica insulana ; b, J. guernei ; c, J. nordmanni illyrica ; d, J. nordmanni nordmanni ; e, J. massiliensis ; f, J. bocqueti.

- Jaera nordica possède un préopercule aux cornes orientées extérieurement.

Elle est connue des eaux saumâtres de la Manche (Lemercier, 1960), de la Mer d'Irlande (Naylor, 1971), et du golfe de Gascogne. Une sous-espèce Jaera nordica insulana vit dans les eaux douces de l'île de Flores (Açores). Elle en diffère peu : mucrons réduits, corps large, massif et aplati, pattes courtes. C'est par suite d'une confusion avec J. guernei que j'avais attribué à cette espèce des femelles pourvues de peignes sexuels (Veuille, 1976 ; Cf. infra).

- Jaera nordmanni diffère surtout de la précédente par l'orientation mésiale des cornes du préopercule. Elle présente de nombreuses variantes géographiques caractéristiques des différentes aires de la Méditerranée occupées par cette espèce. Les variations morphologiques sont



mineures, mais communes à l'ensemble des populations d'un même bassin, c'est pourquoi il a été jugé commode de leur attribuer des noms subspécifiques.

Par rapport aux exemplaires décrits par Lemerrier (1960), qui sont originaires de Méditerranée occidentale (Jaera nordmanni occidentalis), les trois populations de la côte dalmate présentent un préopercule aux cornes plus courtes et dont les mucrons terminaux sont totalement absents (fig. 14c). Elles correspondent à la forme Jaera nordmanni illyrica. Les populations de la Mer Egée et de la Mer Noire (Jaera nordmanni nordmanni) ont des mucrons de taille médiocre et des cornes très recourbées vers l'axe médian (fig. 14d). Les populations des Açores se distinguent par une faible sétosité des variants sexuels, qui sera étudiée en détail au chapitre V.

Les Jaera nordmanni possèdent une distribution très originale en Méditerranée, qu'il faudra considérer ici comme un système de bassins fermés au nord et communiquant entre eux par le sud (fig. 15). Tandis que Jaera italica colonise le sud des bassins, Jaera nordmanni a une répartition septentrionale. Un premier îlot est présent dans le sud de la Mer Egée et sur la Mer Noire (Veuille et Kocatas, 1979). La région d'Izmir, sur la côte turque, semble être le point de démarcation entre les populations des deux espèces. Un second groupe de populations colonise une étroite bande côtière sur la côte dalmate de l'Adriatique, entre Jadrtovac et Drvenik (Yougoslavie). Des populations de Jaera italica existent au

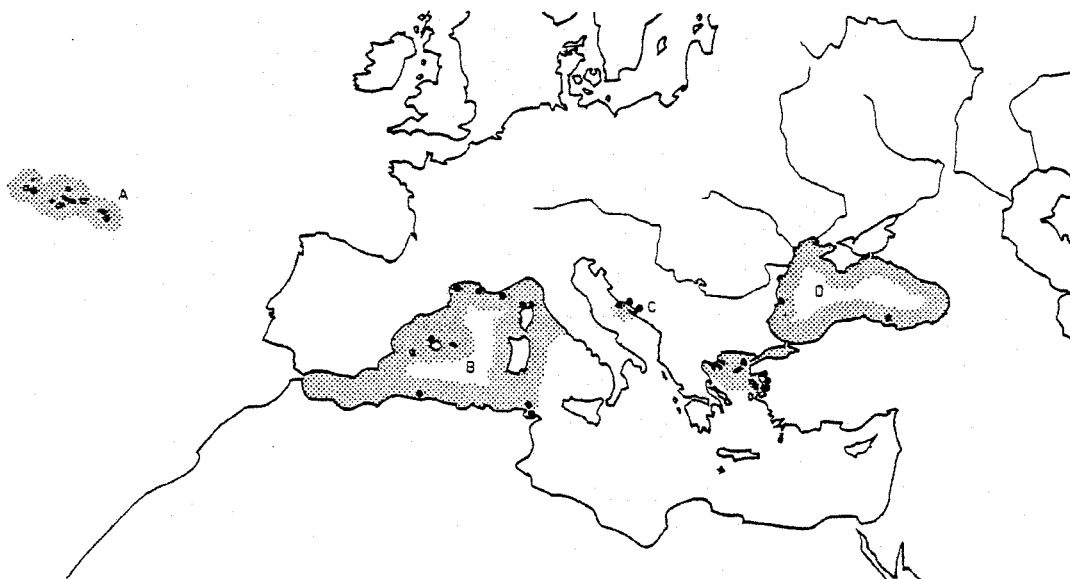


Figure 15. Distribution géographique de Jaera nordmanni. L'espèce est divisée en quatre groupes de populations disjointes présentes aux Açores (a), en Méditerranée occidentale (b, J. n. occidentalis), en Adriatique (c, J. n. illyrica), et en mer Egée et mer Noire (d, J. n. nordmanni).

nord et au sud. Les deux espèces sont même sympatriques sur la plage de Drvenik, où elles ont été trouvées dans le débouché marin du même ruisseau, les Jaera nordmanni se situant un ou deux mètres en amont des Jaera italica. Le troisième groupe de populations vit en Méditerranée occidentale, de Calvi (Lemerrier, 1960) aux Baléares (Margalef, 1952) et à Tunis (Prunus et Pantoustier, 1976). Elle est isolée des populations des bassins précédents.

Les diverses populations de l'archipel des Açores seront considérées dans une étude spécifique basée sur des méthodes biométriques (Chapitre V). Elles seront comparées aux deux dernières espèces du groupe méditerranéen, décrites ci-dessous, issues de Jaera nordmanni et endémiques des Açores.

- Jaera vulcana (inérite) possède, comme l'espèce suivante, une râpe d'épines réduite à un petit groupe de 6 à 9 éléments sur le tiers proximal du carpopodite de la quatrième paire de pattes, ainsi qu'une épine isolée au tiers distal. Le corps est assez effilé et peu pigmenté.

Elle est connue des îles de Saõ Miguel, Terceira et Flores. Elle habite le milieu saumâtre constitué par le débouché marin des rivières. A Flores, elle vit aussi en altitude, dans un torrent situé au nord de l'île. A Terceira et Flores, les populations littorales ont été trouvées en sympatrie avec Jaera nordmanni. Elles vivaient en amont de cette dernière dans deux populations de Flores.

- Jaera guernei n'est connue que de l'île de Flores. Elle diffère de Jaera vulcana par son corps large et massif. Dans certaines populations, les femelles de grande taille portent d'abondantes garnitures de soies sur les péréiopodes antérieurs, semblables à celles des mâles. Ces organismes n'ont pu être acclimatés au laboratoire, et la fonction de ces ornements demeure inconnue. Elles sont présentes dans des populations de l'ouest de l'île, sympatriques de Jaera nordica insulana. Les échantillons trouvés à l'est sont plus petits, et les femelles dépourvues de soies sur les péréiopodes.

#### Histoire du genre Jaera

L'homogénéité morphologique des espèces de chaque ensemble donne

à penser qu'elles ne représentent que les spéciations les plus récemment intervenues dans des groupes qui s'étaient déjà différenciés les uns des autres sur une longue période. Chacun est endémique d'une zone marine naturelle, avec peu de chevauchements, ce qui permet de supposer que cette évolution s'est faite en place. L'histoire des Jaera doit donc être recherchée dans des périodes d'isolement géographique qui auraient séparé durablement les mers européennes.

Le passé géologique de ces dernières commence à être connu, et offre une trame séduisante pour l'évolution des Jaera (Hsu et al., 1977).

C'est au Miocène que l'on fait remonter l'origine de la Méditerranée. Jusqu'alors dépendante de l'Indo-pacifique, la Téthys s'individualise par suite du rapprochement des continents africains et eurasiatique (20 millions d'années A.P.). Elle se sépare ensuite en deux mers, la Paratéthys et la Méditerranée, communicant entre elles et avec l'Atlantique. La Paratéthys qui couvre l'Europe orientale s'isole ensuite pour devenir un "lac-mer" dont la salinité s'abaisse par l'apport d'eaux continentales (15 M.A.). C'est alors que se constitue la "faune saumâtricole ponto-caspienne" qui s'est perpétuée jusqu'à notre époque. Une première transgression méditerranéenne la recouvre au Messinien (5,2 M.A.). Au Pléistocène, la régression de la Paratéthys la fractionne en un "Lac des Carpathes", vaste étendue d'eau douce correspondant à l'actuel bassin du Danube, (1,5 à 0,5 M.A.), un autre lac d'eau douce formé par la Mer Noire, tandis que la Caspienne sert de refuge aux formes d'eau saumâtre. Une communication s'ouvre entre ces deux dernières à l'interglaciaire Riss-Würm, par un détroit situé à l'emplacement de l'actuelle vallée de la Manytch (Mordukhai-Boltovskoi, 1964). Ce passage temporaire permet à la faune de la Caspienne de coloniser à nouveau la Mer Noire. Ceci expliquerait la parenté fréquente de couples d'espèces ou de sous-espèces vivant parallèlement dans les faunes relictées des deux bassins (Zenkevitch, 1957). L'ouverture du Bosphore au post-glaciaire, et une seconde transgression des eaux méditerranéennes, isole les populations de la Mer Noire dans les lagunes côtières aux eaux saumâtres.

Pendant cette période, la Méditerranée s'était d'abord isolée de l'Atlantique (6 M.A.). Elle devait subir ensuite une "crise de salinité", et un assèchement, considéré comme total par certains auteurs. Le

surcreusement des fleuves yougoslaves causé par la profondeur du bassin draine une partie des eaux ponto-caspiennes dans un "Lago-Mare" qui subsistera quelques 100 000 ans. Elles apportent une partie de la faune orientale, qui constituera la faune "relicte" d'origine marine du relief karstique des Balkans. Avec l'ouverture du détroit de Gibraltar et la transgression de l'Atlantique, la Méditerranée redevient une mer de salinité normale (5,2 M.A.).

L'histoire des Jaera semble suivre le cours de ces événements géologiques (fig. 16).

C'est vraisemblablement lorsque la Téthys se sépare de l'Indo-pacifique que la souche commune aux actuelles Jaera hopeana et aux formes libres s'est individualisée des Iais. La formation de la Paratéthys et le dessèchement de la Méditerranée scindent ensuite l'ancêtre commun des trois grands groupes en deux lignées. Une première donnera le groupe atlantique, qui connaîtra de nombreuses opportunités de spéciation avec les continuelles modifications du climat et des lignes du rivage consécutives aux glaciations du Pléistocène. Il faut voir dans la seconde lignée l'ancêtre commun aux groupes ponto-caspien et méditerranéen, qui aurait poursuivi dans la Paratéthys une adaptation poussée à la vie en eau saumâtre. Le premier événement cladogénétique subi par le groupe ponto-caspien individualise l'espèce danubienne Jaera istri, qui se forme sans doute dans le lac des Carpathes. L'autre lignée donnera Jaera caspica et Jaera sarsi, qui se séparent sans doute à l'interglaciaire Riss-Würm, avec le dédoublement de la faune ponto-caspienne dans la Mer Noire.

Des Jaera venues de la Paratéthys ont pu parvenir en Méditerranée par la communication établie au Messinien. Elles resteront principalement inféodées aux multiples poches d'eau saumâtre disséminées le long des rivages. Leur capacité à vivre en eau de mer (qu'atteste la possibilité de les élever dans ce milieu au laboratoire) leur donne une bonne aptitude à la colonisation ou au repeuplement d'un habitat souvent temporaire. La diversification du groupe méditerranéen ne doit donc pas être recherchée dans des mécanismes d'isolement de nature écologique.

Ces espèces ne se répartissent pas l'espace méditerranéen selon ses différents bassins, mais selon une zonation latitudinale : Jaera italica occupe la partie sud, Jaera nordmanni le nord ou la zone moyenne,

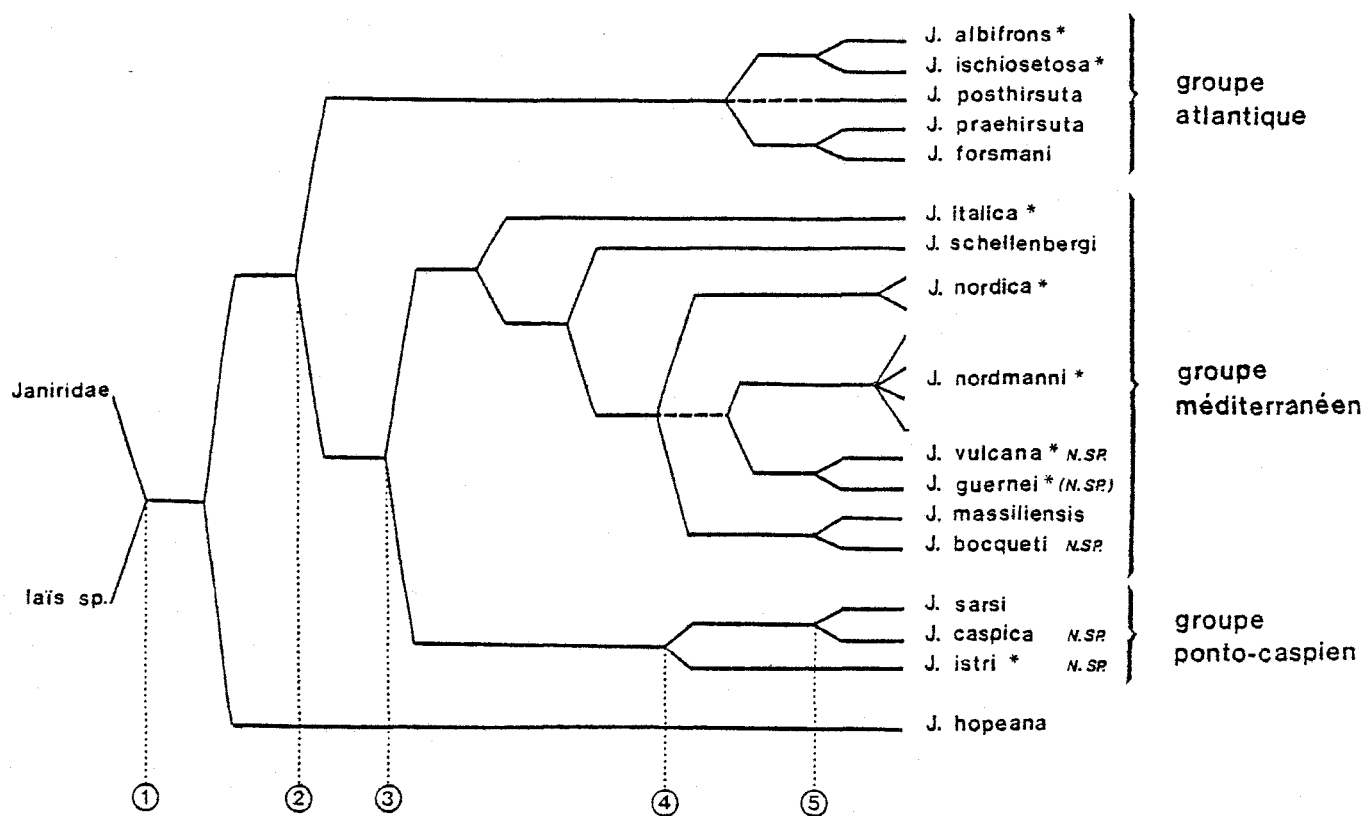


Figure 16. Relations phylogéniques vraisemblables des espèces du genre *Jaera*. Les droites n'ont pas valeur de distance.

Datations proposées pour les événements cladogénétiques : 1, isolement de la Méditerranée au Miocène (20 M.A.) ; 2, isolement de la Paratéthys (15 M.A.) ; 3, première transgression méditerranéenne dans le bassin ponto-caspien au Messinien (5,2 M.A.) ; 4, formation du lac des Carpathes (1,5 M.A.) ; 5, interglaciaire Riss-Würm.

Les étoiles désignent les espèces utilisées dans la partie expérimentale de l'étude.

*Jaera schellenbergi* colonise le cul-de-sac que forme le nord de l'Adriatique. Cette zonation est sans doute ancienne, mais la disposition actuelle des populations est nécessairement récente, car les parties septentrionale et moyenne de l'Adriatique étaient émergées pendant la glaciation de Würm, et l'ouverture du Bosphore n'a permis que récemment la colonisation de la Mer Noire à *Jaera nordmanni*. Les trois groupes de populations de *Jaera nordmanni* ont dû avoir autrefois une répartition plus méridionale permettant la jonction des différentes populations. Le réchauffement du climat a entraîné une remontée des peuplements vers le nord, la présence de *Jaera italica* plus au sud fermant alors la communication entre les populations entrées dans les différents bassins. Ceci

expliquerait la distribution disjointe des populations de Jaera nordmanni et le processus de sub-spéciation engagé. Les mêmes migrations doivent être postulées pour l'espèce Jaera schellenbergi. Sa parenté avec l'espèce Jaera nordmanni rend même envisageable l'hypothèse qu'elle tire son origine du même processus, advenu lors d'une glaciation antérieure. Enfin, il est possible que l'ensemble des espèces qui devaient constituer la riche faune méditerranéenne de cet organisme, se soit constitué par un semblable jeu de navette, sous l'influence croisée des mouvements faunistiques et du cloisonnement de la Méditerranée en des bassins ne communiquant entre eux que par le sud.

## CHAPITRE II

### LES SYSTEMES DE REPRODUCTION

Depuis 1887, plusieurs auteurs ont tenté sans succès de comprendre la fonction de l'organe cuticulaire des femelles et la morphologie fonctionnelle des pièces copulatrices des mâles de Jaera. Dans notre étude, ces curiosités anatomiques correspondent en fait à des maillons essentiels du dispositif de la reproduction. Un défaut d'interprétation de celui-ci eût sans doute hypothéqué un travail se donnant pour but de comparer l'accès des individus au processus reproductif.

Un premier examen de leur fonction sera fait en prenant l'exemple de Jaera italica, plus aisé à étudier. Il sera ensuite étendu aux autres espèces par voie comparative.

#### Le cycle de ponte de la femelle

La vie reproductive des femelles de Jaera est constituée d'une succession de cycles de ponte s'étendant chacun sur deux stades d'intermue. Le premier, le "stade sans oostégites", est une étape de maturation des ovocytes dans les deux cordons formés par les ovaires qui s'étirent à droite et à gauche du tube digestif dans toute la longueur du thorax. A la fin de ce stade, les oeufs acquièrent leur pigmentation verte et sont visibles par transparence en vue dorsale. Ils permettent de repérer les femelles "préovigères", qui préparent la mue de ponte.

Pendant ce premier stade, l'orifice de ponte est une petite fente close, située à gauche et à droite sur la face ventrale du cinquième segment thoracique (fig. 17b). Lors de la mue de ponte, cet organe s'étire en une fente aux rebords plissés, qui témoignent de l'élargissement qu'il

subit lors de l'émission des oeufs (fig. 17c). La faible sclérification de la cuticule au cours des quelques heures qui suivent l'exuviation lui confère alors une flexibilité suffisante pour permettre leur passage. Les oeufs sont émis par une paire d'oviductes qui naissent dans le cinquième segment thoracique aux côtés des ovaires, au niveau de deux bulbes que constituent les spermathèques. Les oeufs sont fécondés et émis dans un marsupium formé de quatre paires de lamelles cuticulaires, les oostégites, qui naissent à la base des quatre premières paires de pattes. Cette corbeille recouvre toute la face ventrale de l'animal, et déborde sous le cinquième segment thoracique jusqu'au débouché des organes de ponte dont elle recevra les oeufs.

Pendant la seconde étape du cycle, le "stade à oostégites", les jeunes se développent dans le marsupium des femelles ovigères. Ils en sortiront à la fin de l'intermue, juste avant la "mue parturienne", au cours de laquelle la femelle perdra ses oostégites pour commencer un nouveau cycle.

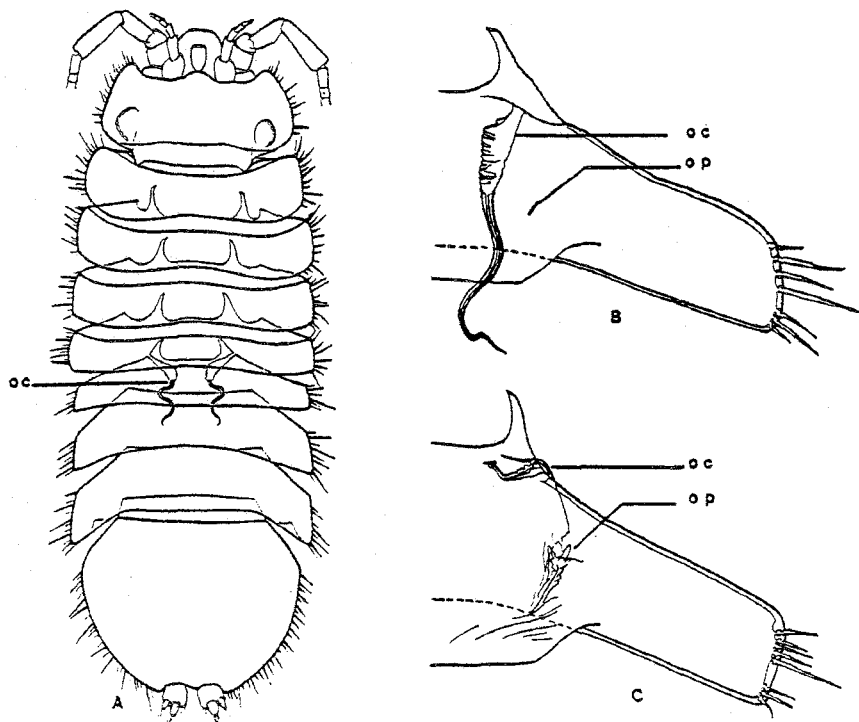


Figure 17. Organe cuticulaire (oc) et organe de ponte (op) de la femelle de *Jaera italica* ; a, position des organes cuticulaires supposés vus en transparence dans l'organisme ; b, segment thoracique 5 d'une femelle dans l'étape sans oostégites de son cycle sexuel : l'organe cuticulaire est développé, l'organe de ponte est clos ; c, segment thoracique 5 d'une femelle dans l'étape avec oostégites : l'organe cuticulaire est réduit, l'organe de ponte est développé.



Le cycle de la spermathèque et de l'organe cuticulaire

Les femelles de Jaera italica fertilisent leurs oeufs avec du sperme qu'elles ont emmagasiné à la mue précédente. Le cycle de la spermathèque précède donc d'un stade le cycle de ponte. Nous considérerons son évolution à partir du stade à oostégites.

La spermathèque a alors des dimensions réduites, et sa lumière est close par accollement des parois (fig. 18a). Sa section montre qu'elle est formée de deux épithéliums unistratifiés, indépendants et concentriques. Seule, l'assise la plus externe est en continuité avec la paroi de l'oviducte. L'autre couche est le prolongement d'un tissu tubulaire formé par un diverticule de l'épithélium ectodermique, qui naît à la jointure des segments thoraciques 4 et 5 (fig. 18a). Ce diverticule émane d'une

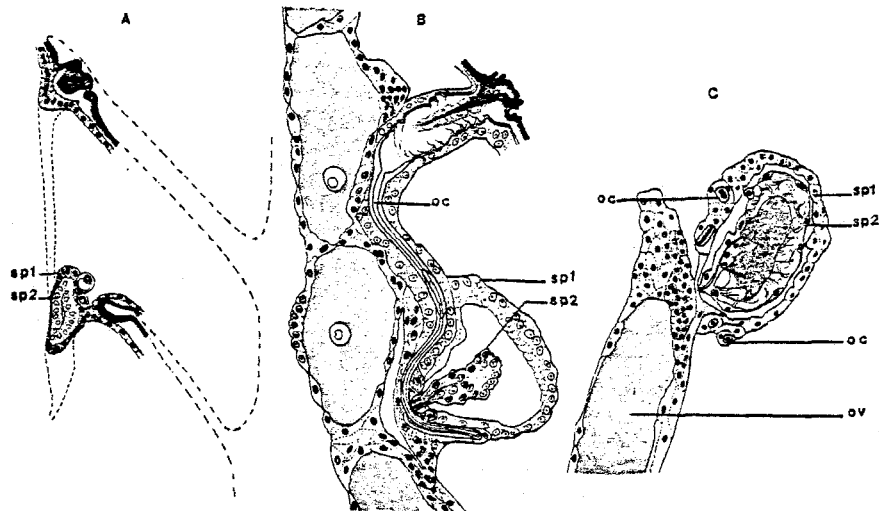


Figure 18. Cycle de la spermathèque et de l'organe cuticulaire de la femelle de Jaera italica : coupes histologiques au niveau du cinquième segment thoracique dans la partie droite du corps ; a, au début du stade à oostégites ; b, à la fin du stade à oostégites ; c, au début du stade sans oostégites, après copulation. oc : organe cuticulaire ; ov : ovaire ; sp1 : spermathèque primaire ; sp2 : spermathèque secondaire.

fossette de l'ectoderme, sous-jacente à un bouchon que forme la cuticule à cet endroit. La spermathèque se situant à la limite des segments 5 et 6, le cinquième segment thoracique est donc traversé d'avant en arrière par un cordon creux qu'il faut interpréter comme un prolongement interne de l'ectoderme qui ne sécrète pas de cuticule à ce stade, et pénètre à l'intérieur de la spermathèque.

J'ai appelé respectivement les parois externe et interne de celle-ci "spermathèque primaire" et "spermathèque secondaire" (Veuille, 1978 b).

Ces organes s'accroissent et sont profondément modifiés à la fin du stade à oostégites, alors que l'animal est engagé en stade D du cycle d'intermue et synthétise sa future cuticule sous l'ancienne.

La spermathèque primaire s'est élargie en une vésicule englobant la spermathèque secondaire qui forme un sac ramassé en son centre (fig. 18b). Le canal qui la prolonge s'est allongé et accolé à l'ovaire, mais il synthétise cette fois de la cuticule à l'instar du reste de l'ectoderme. Dans sa lumière se forme un "organe cuticulaire", long tube constitué de deux parties (fig. 17 a et b) : une zone à la paroi mince et flexible, montrant de nombreux replis, débouche sur l'extérieur, tandis que la partie profonde, lisse et sclérifiée, s'enroule en spirale.

Lors de l'exuviation, le rejet de l'ancienne cuticule permet à la lumière de l'organe cuticulaire nouvellement formé de s'ouvrir sur l'extérieur par un orifice virtuel caché dans des replis (planche 1), qui permettra au mâle de transmettre les spermatozoïdes à la femelle au début de la nouvelle intermue.

L'autre extrémité de l'organe cuticulaire plonge dans la spermathèque secondaire. Chez les femelles élevées en l'absence de mâle, celle-ci garde l'aspect que j'ai décrit. Chez les femelles fécondées, la spermathèque secondaire est dilatée et occupe toute la cavité de la spermathèque primaire (fig. 18c). L'espace ainsi ménagé est occupé par le sperme et par une masse homogène, le "corps éosinophile", dont Forsman (1944) signale qu'il est déjà présent dans les canaux déférents du mâle, sous une forme plus fluide, et transmis à la femelle lors de la fécondation. Il comble aussi la partie sclérifiée de l'organe copulateur, et pourrait être destiné à éviter le "déplacement spermatique", ou à assurer la conservation du sperme.

#### Déroulement de la vie sexuelle des femelles

L'organe cuticulaire des femelles de Jaera doit donc être interprété comme un organe copulateur. Celui-ci présente différents types de structure et de développement (fig. 19).

- Chez Jaera italica, l'organe cuticulaire synthétisé avant chaque mue parturienne est perdu à la mue de ponte suivante. Il est rejeté avec le reste de la cuticule. Simultanément, deux longs cordons correspon-

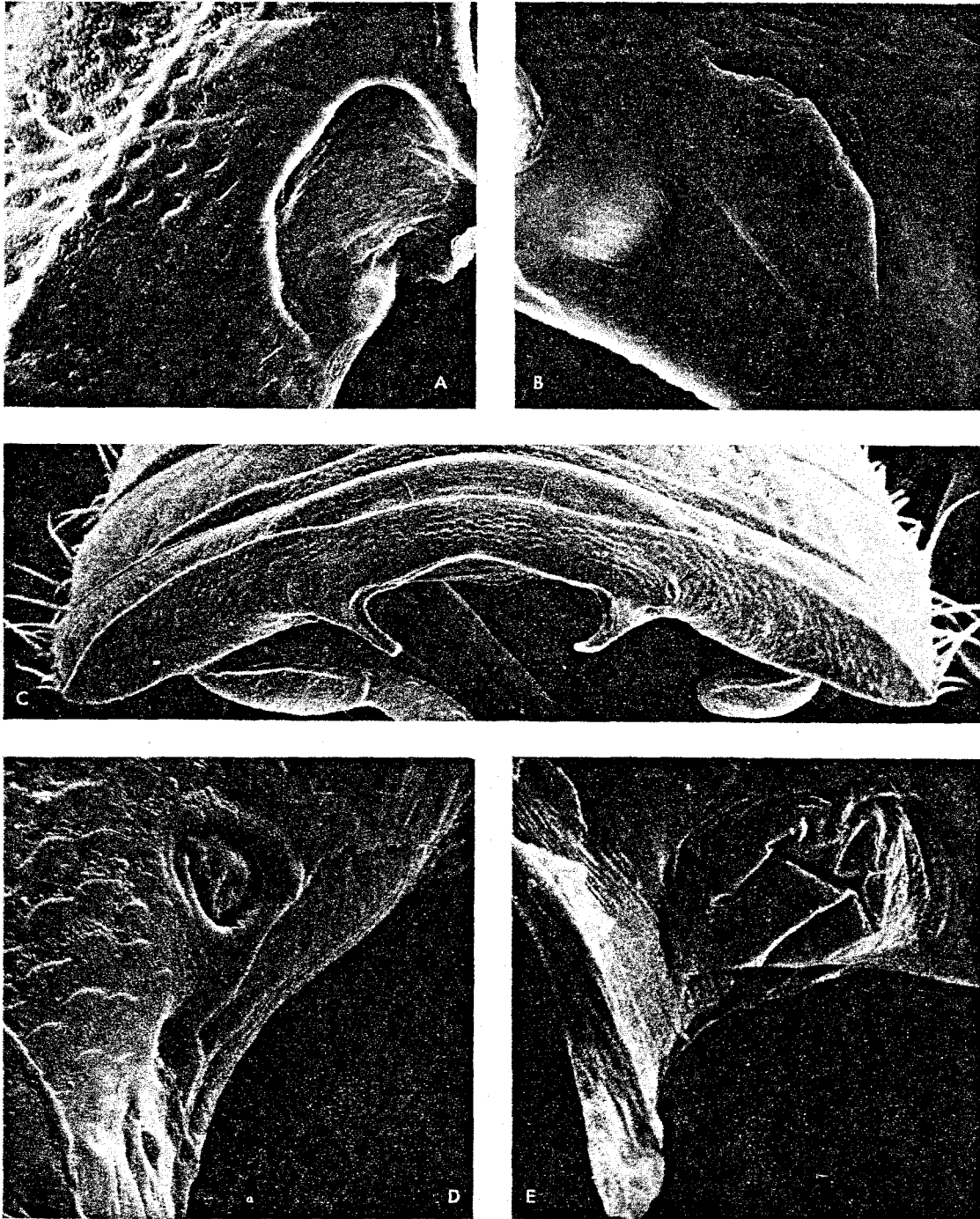


Planche 1. Débouché de l'organe cuticulaire sur le cinquième segment thoracique de femelles de plusieurs espèces : a, *J. istri* sans oostégites ; b, *J. istri* avec oostégites ; c, d, *J. nordmanni* sans oostégites ; e, *J. italica* sans oostégites. (Microscopie électronique à balayage, cliché Guillaumin).

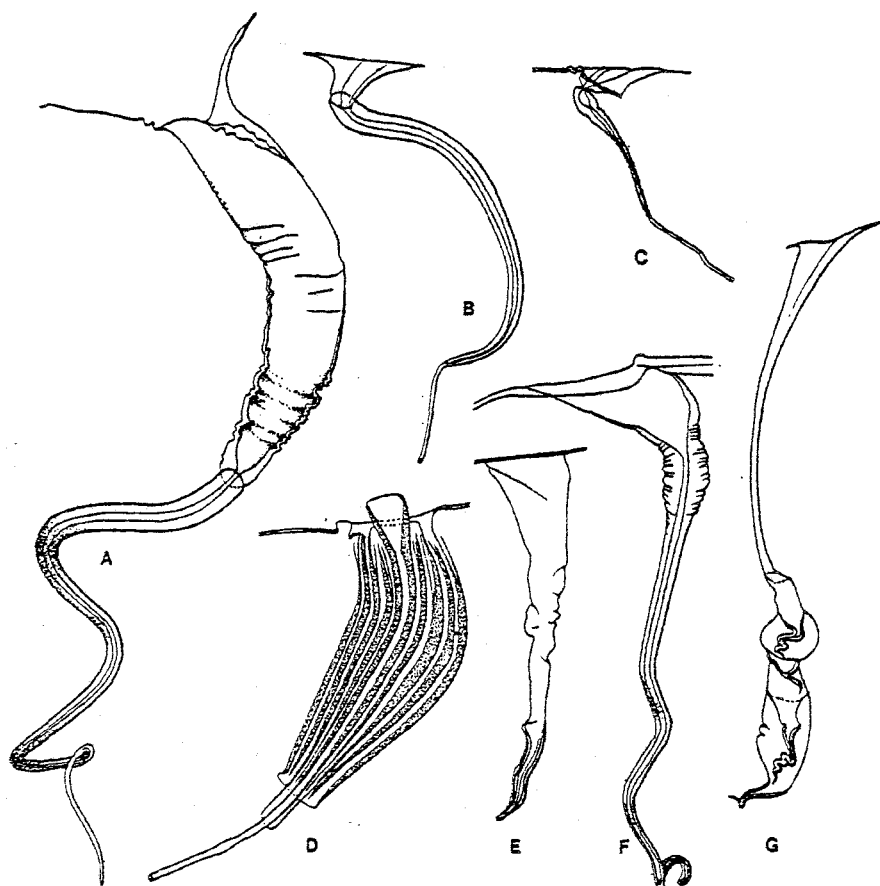


Figure 19. Organes cuticulaires des femelles de plusieurs espèces de Jaera, représentés à la même échelle ; a, J. italica ; b, J. schellenbergi ; c, J. nordmanni ; d, J. albifrons ; e, J. sarsi ; f, J. istri ; g, J. hopeana.

dant au sperme, toujours associé à la masse ovoïde des corps éosinophiles, sont évacués dans le marsupium en même temps que les oeufs. Les femelles ne conservent donc pas leur réserve de sperme d'un cycle à l'autre, et ne peuvent fertiliser leurs ovocytes que si elles se sont accouplées à la mue parturienne précédente. Ceci a été vérifié expérimentalement en comparant des femelles qui avaient été mises ou non mises en présence d'un mâle lors d'une première ponte, et en surveillant leur descendance éventuelle au cycle suivant.

Certaines femelles adultes ne présentent pas de cycle reproductif : elles ne pondent pas d'oeufs et ne possèdent pas d'organe cuticulaire. Cet état qui peut se reproduire en élevage sur plusieurs mues pourrait avoir la valeur d'une dormance reproductive dans la nature.

L'étude histologique et les expériences de rétention du sperme ont aussi été conduites chez Jaera nordmanni et Jaera istri. Elles permettent d'étendre les conclusions précédentes aux espèces méditerranéennes et ponto-caspiennes.

Si la forme de l'organe cuticulaire change peu d'une espèce à l'autre, sa taille varie considérablement en rapport avec des variations parallèles de l'organe copulateur du mâle (fig. 20). Elles sont indépendantes de la parenté phylogénique des espèces : il existe, par exemple, des différences de taille considérables au sein du groupe ponto-caspien entre Jaera istri et Jaera caspica, ou encore parmi les espèces méditerranéennes entre Jaera italica et Jaera nordmanni.

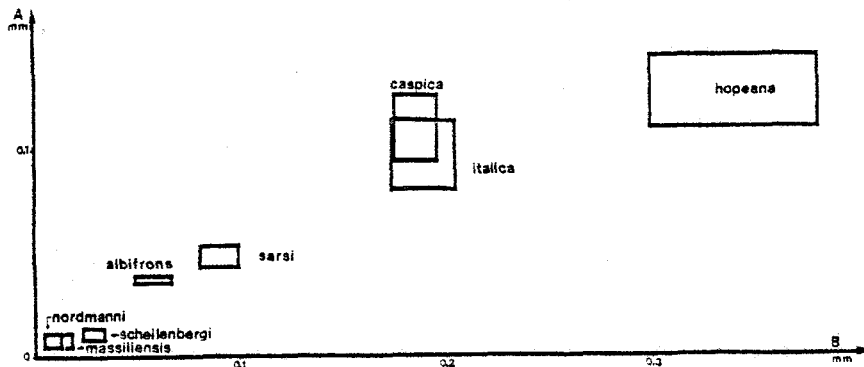


Figure 20. Coaptation de taille des organes copulateurs des deux sexes dans plusieurs espèces de Jaera. a, longueur de la partie non sclérisée de l'organe cuticulaire des femelles ; b, longueur des cornes du préopercule des mâles. Les rectangles représentent la combinaison des valeurs extrêmes relevées dans une population de chaque espèce.

- Les espèces atlantiques ont été étudiées par les mêmes méthodes. A la mue, l'organe cuticulaire se détache du reste de la cuticule. Il est toujours en place lorsque l'ectoderme sous-jacent synthétise la couche suivante. Ainsi se forme progressivement une structure constituée de l'empilement des organes successifs (fig. 19d). L'assise la plus interne est la plus ancienne. Elle forme le canal copulateur proprement dit. Elle s'ouvre en permanence à l'extérieur, bien que présentant généralement un bouchon de "corps éosinophile". L'autre extrémité débouche dans la spermathèque. Les couches cuticulaires qui l'enveloppent sont plus courtes et ne servent qu'à ancrer l'organe à la cuticule.

Les stades physiologiques femelle 1, 2 et 3 (caractérisés par le nombre de couches) correspondent aux stades post-nataux 4, 5 et 6 (caractérisés par le nombre d'intermues). Une nouvelle couche est donc synthétisée à chaque mue. Ces trois stades ne sont pas fertiles. Les premières femelles ovigères sont du stade 4. Comme chez le mâle (Bocquet,

1953 ), la vie adulte commence donc au stade 7 de la vie libre. Comme chez ceux-ci, certains individus peuvent présenter un retard d'un stade par rapport à la norme : la première couche cuticulaire est acquise au stade 5, et la fertilité commence au stade 8.

Dans les conditions du laboratoire, à 17°, chaque stade post-natal dure une moyenne de 6 jours chez les Jaera ischiosetosa de Roscoff (8 jours chez les Jaera italica de Risan). L'étape adulte est atteinte en 36 jours environ.

La femelle acquiert ensuite le rythme d'une ponte toutes les deux mues. L'observation de l'organe cuticulaire nécessitant de sacrifier l'animal, il n'est pas possible de dire si une nouvelle couche est synthétisée à chaque cycle ou à chaque mue. Les vieilles femelles, qui peuvent présenter jusqu'à 12 couches successives, montrent parfois un nombre de couches inégal d'une ou deux unités d'un côté sur l'autre. Ceci signifie que le rythme d'accroissement de l'organe n'est pas rigoureusement défini, et qu'il pourrait connaître des périodes de dormance, telles qu'observées dans le groupe méditerranéen.

Les femelles de Jaera atlantiques peuvent s'accoupler avant la vie adulte, et conserver toute leur vie le sperme reçu d'une seule insémination, l'utilisant pour féconder plusieurs pontes. Ce maintien semble rendu possible par la permanence de l'organe copulateur, qui jouerait alors un rôle de soutien de la réserve de spermatozoïdes. Toutefois, des fécondations multiples sont possibles. Le déplacement spermatique permet le remplacement des produits génitaux d'une première copulation par celui des copulations suivantes (Solignac, 1978).

- Jaera hopeana a été étudiée par les mêmes techniques. Les organes cuticulaires sont également conservés à l'intérieur du corps de la femelle, mais tandis qu'ils s'agençaient "en oignon" chez les formes précédentes, ils se succèdent ici "en chapelet" (fig. 19g). La partie la plus externe est un long canal de cuticule mince. A son extrémité s'emboitent une série de répliques d'une même structure, de taille croissante. Chacune est un organe cuticulaire élémentaire, formé d'un entonnoir de cuticule souple, terminé par une spirale de cuticule épaisse, qui semble dépourvue de canal.

Les femelles conservent les spermatozoïdes d'une mue à l'autre, et cet organe aurait ici encore un rôle de soutien. La copulation n'a pas été observée, mais il est peu probable qu'elle se fasse à travers l'ensemble de cet organe, qui n'est pas un conduit ; seule la portion externe,

dont la forme rappelle celle des cornes copulatrices du mâle, longues et recourbées, pourrait avoir cette fonction. Dans cette hypothèse, la fécondation s'effectuerait au premier stade de la vie adulte. Il eût été intéressant de savoir si les jeunes de stade 1 ou 2 possèdent déjà cet organe, mais leur observation s'est avérée peu concluante.

- La physiologie de la reproduction est inconnue chez les autres Paraselloïdes, par suite de leur mode de vie abyssal. Wolff (1962) signale néanmoins dans l'organisme de la femelle de Haploniscus helgei "un court canal bordé de cuticule (qui) conduit à un large bulbe", situé au même endroit que l'organe cuticulaire des Jaera, dont il pourrait être l'homologue.

Chez les autres Asellotes, l'insémination se fait par l'orifice ventral de ponte, et l'on imagine mal quelles ont pu être les modalités du passage d'un type de copulation à l'autre. L'aspect original du préopercule du mâle suggère l'acquisition par les Jaera d'un mode d'insémination nouveau.

#### Fonctionnement des pièces copulatrices du mâle

La grande variation de taille des organes copulateurs des deux sexes, d'une espèce à l'autre, rend nécessaire la compréhension du fonctionnement des pièces copulatrices du mâle. J'en ferai ici une description fonctionnelle, de plus amples détails morphologiques ayant été publiés par ailleurs (Veuille, 1978a).

Les canaux déférents mènent le sperme aux papilles génitales situées sur la face ventrale du premier segment thoracique. Celles-ci ne peuvent conduire les gamètes aux voies génitales de la femelle. Leur transmission requiert la mise en oeuvre d'un organe copulateur constitué par les deux premiers pléopodes (appendices abdominaux). La structure fondamentale des pléopodes est celle d'un appendice biramé, formé d'un sympodite portant un exopodite et un endopodite. Il en existe six paires. Les deux premières sont copulatrices. Au repos, elles ont un rôle operculaire et abritent les trois paires suivantes, les pléopodes respiratoires. La sixième paire est caudale (uropodes).

Bocquet a nommé "préopercule" la lame plate en forme de "T" constituée par la fusion bord à bord des pléopodes 1 (fig. 21a). Dans deux gouttières latérales courant sur la tranche du préopercule sont encastrés les sympodites des pléopodes 2, qui gardent une structure biramée (fig. 22).

Pour former l'organe copulateur, ces appendices abandonnent leur organisation en lame plate operculaire formée de trois éléments juxtaposés, et réalisent entre leurs diverses parties trois autres types de coaptation :

- Le préopercule se désolidarise de l'un des pléopodes 2. Il se redresse à angle droit le long de sa ligne d'insertion sur l'axe du corps, et prend une orientation perpendiculaire à celui-ci. Il emporte dans cette position celui des pléopodes 2 auquel il reste joint.

- L'endopodite du pléopode 2 constitue le fouet copulateur. Il est glissé dans les cornes du préopercule qui sont creuses par suite d'un enroulement en gouttière. Elles permettent de l'orienter vers les voies génitales de la femelle (fig. 21b).

- Le troisième type de coaptation est le crochetage d'une rainure située à la base du fouet copulateur par l'exopodite du pléopode 2, recourbé en crochet (fig. 22c). Cette rainure est constituée par un repli de cuticule formant une rampe le long de laquelle le crochet peut coulisser pour redresser le fouet. L'association de ces deux parties permettra à la rame interne d'être tirée vers l'extérieur par l'exopodite, doté d'un très puissant muscle, le "sterno-exopodial-externe".

L'appareil copulateur assemblé au cours de ces trois étapes réalise encore un quatrième type de coaptation, qui est l'introduction des cornes copulatrices dans l'organe cuticulaire de la femelle.

Le sperme suivra en son sein un parcours en deux temps :

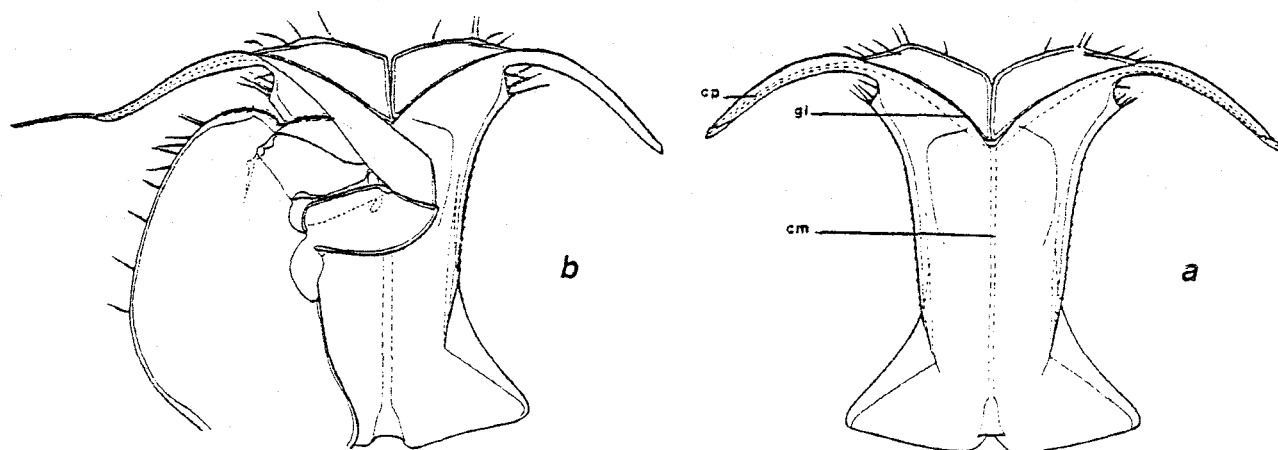


Figure 21. Préopercule du mâle de *Jaera italica* ; a, isolé ; b, coapté au pléopode 2 lors de la copulation. cm : canal médian ; cp: corne copulatrice ; gl : gouttière latérale.



- Emis par les papilles génitales, il est reçu par un entonnoir situé à la base du préopercule, sur l'axe médian du corps, et qui se prolonge par une gouttière suivant la ligne de jonction virtuelle des deux appendices formant le préopercule.

- Au sortir de ce conduit, il n'est pas transmis aux cornes copulatrices, dont la lumière est alors occupée par le fouet copulateur, mais à ce dernier, qui est alors placé immédiatement derrière le préopercule, face au débouché du canal. A cet endroit, le fouet copulateur présente une ouverture (planche 2), menant à une poche dont le repliement progressif forme le fouet proprement dit.

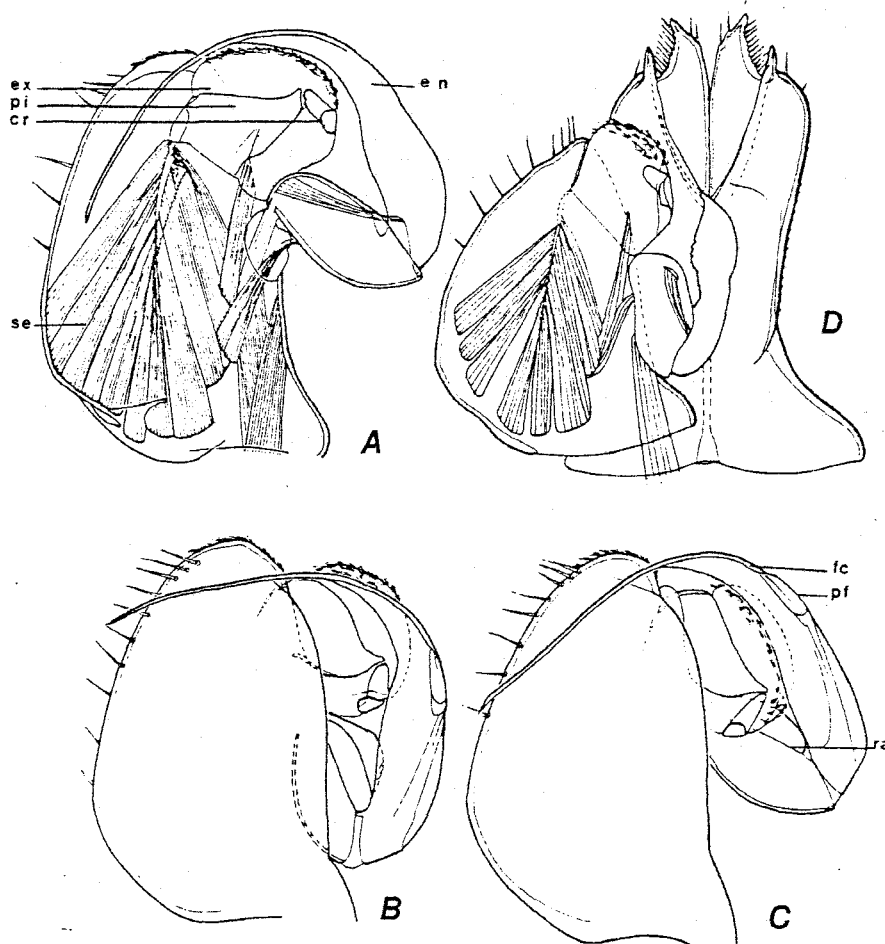


Figure 22. a, b et c : pléopode 2 de Jaera italica ; a, au repos, présenté en vue postérieure et montrant le système musculaire par transparence ; b, au repos, en vue antérieure ; c, en position fonctionnelle : le crochet de l'exopodite est associé à la rampe du fouet copulateur (flèche) ; d, préopercule et pléopode 2 de Jaera schellenbergi en position fonctionnelle. cr : crochet de l'exopodite ; en : endopodite ; ex : exopodite ; fc : fouet copulateur ; pf : poche réceptrice du fouet copulateur ; ra : rampe ; se : muscle sterno-exopodial-externe.

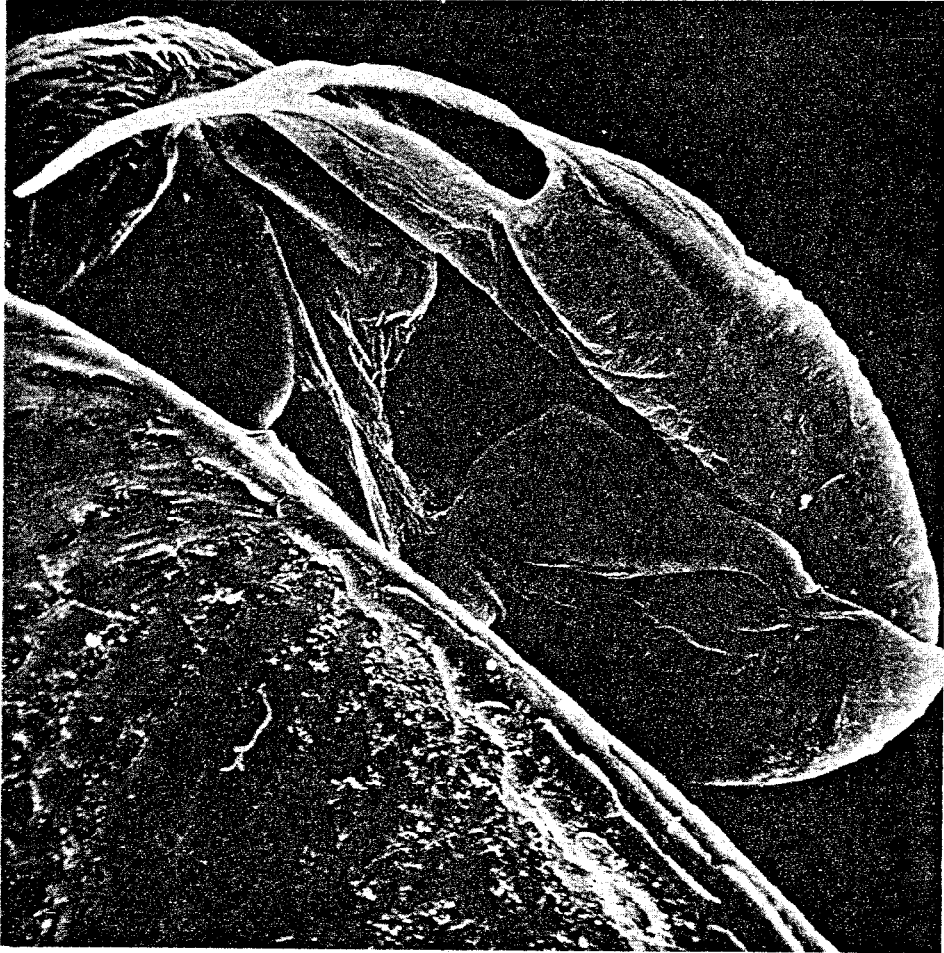


Planche 2. Fouet copulateur de Jaera nordmanni. Une invagination de la cuticule forme une poche qui se referme progressivement en un tube.

- Le sperme est donc reçu dans la poche et propulsé dans le fouet. Cette émission est réalisée par un mouvement de va-et-vient du fouet dans les cornes, provoqué par des contractions rapides du muscle sterno-exopodial-externe. A chaque mouvement, le fouet est forcé dans la corne, dont la section va s'amincissant, ce qui ferme la poche et en comprime le contenu.

La copulation est semblable dans toutes les espèces, où elle a été observée par fixation, en plongeant des couples dans l'azote liquide, et en durcissant ensuite les animaux au formol. Cette fixation instantanée a été réalisée chez Jaera italica, Jaera nordmanni, Jaera istri et Jaera albifrons.

Le mâle se tient sur le dos de la femelle en position anti-parallèle (fig. 23). Il féconde successivement les deux conduits génitaux de celle-ci au cours d'accouplement durant quelques dizaines de secondes. Dans les espèces chez lesquelles le mâle est plus petit ou de taille égale à la femelle, celle-ci le porte, ce qui nécessite leur ancrage mutuel par des cornes copulatrices recourbées. Dans les espèces méditerranéennes, l'orientation respective des deux partenaires reste fondamentalement la même, mais le mâle est plus grand que la femelle. Leur position ne semble

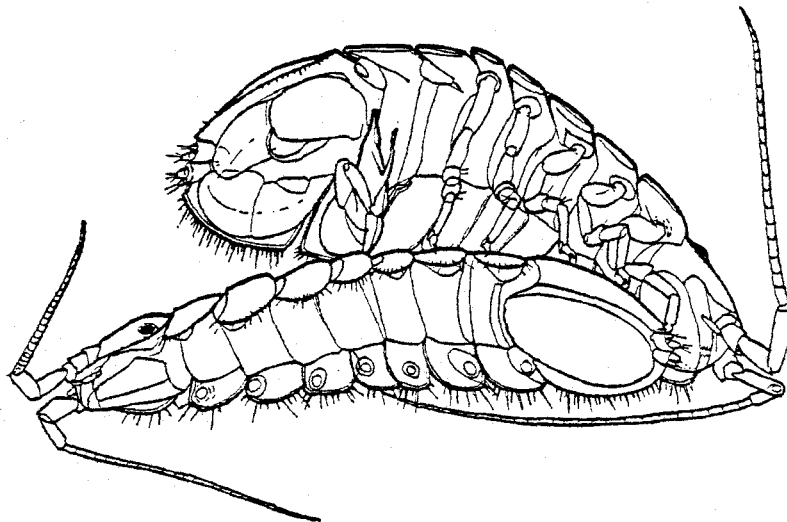


Figure 23. Copulation chez Jaera italica (de nombreuses pattes ne sont pas figurées, dont toutes celles de la femelle).

Le couple est vu de dessous et de biais. Le mâle se maintient par les dactylopodites sur le pourtour du dos de la femelle, le corps légèrement de côté. Son préopercule, abaissé à angle droit et associé au pléopode 2 de gauche, insère sa corne dans l'organe copulateur gauche de la femelle.

pas varier chez Jaera italica, mais chez Jaera nordmanni, le mâle soulève la femelle du sol et se couche souvent sur le dos. En s'arc-boutant, il introduit son préopercule dans l'organe copulateur de la femelle tenue entre ses pattes. Ceci est rendu possible par la forme courte et droite des cornes copulatrices de ces animaux.

D'un point de vue évolutif, la copulation est une phase très conservatrice du comportement sexuel, par suite sans doute de son haut degré de complexité. C'est antérieurement à celle-ci, lors de la formation du couple, qu'apparaissent les principales différences entre les groupes.

#### La formation du couple

Chez Jaera, le premier signe d'un lien objectif entre les partenaires sexuels est un contact physique qui se perpétuera jusqu'à la copulation proprement dite sans avoir toujours la signification d'une parade nuptiale. J'utiliserai ici le terme d'accouplement pour désigner la formation du couple, réservant celui de copulation à son sens habituel d'union des organes génitaux.

- Dans les espèces atlantiques, l'accouplement a été décrit par Solignac (1972 a et b, 1973). Le mâle monte sur le dos de la femelle et s'y maintient à l'aide des quatrième et cinquième paires de pattes dans une orientation antiparallèle. Plus petit que la femelle d'environ un tiers du corps, il se tient à l'arrière de celle-ci, sa tête surplombant la limite arrière du pléotelson de sa partenaire (fig. 24a). Dans cette position, les pièces copulatrices du mâle, repliées au repos contre sa face ventrale, sont situées au-dessus de l'organe copulateur de la femelle. Elle peut se déplacer et se nourrir, le mâle restant immobile et ne semblant pas s'alimenter. Un mouvement brusque de la femelle, telle une réaction de fuite, peut provoquer son départ.

Il se retourne parfois et s'avance pour placer sa tête au-dessus de celle de la femelle, effectue un toucher des antennes, puis se retourne pour reprendre la position antérieure.

Cette phase comportementale peut durer de quelques secondes à plusieurs heures. Elle prend fin soit par le départ du mâle, soit par des

"manoeuvres précopulatoires hautement spécifiques" effectuées par les péréiopodes du mâle au contact du dos de la femelle (Solignac, op. cit.). Il s'agirait d'un stimulus signal. La réponse de la femelle est soit un rejet caractérisé par des mouvements brusques du corps, soit l'ouverture de la jointure des segments thoraciques 4 et 5, mettant à découvert l'ouverture des organes génitaux. La copulation s'effectue alors sans changement de position du mâle (Cf. supra).

La phase précopulatoire de l'accouplement n'implique donc que des mouvements actifs du mâle, et n'est pas toujours suivie de la copulation. Selon Solignac, elle serait à l'initiative du mâle, et dans les élevages de laboratoire, 25 à 50 % de la population mâle l'effectuerait à un moment ou à un autre sur une période de 20 minutes (Solignac, 1973). L'initialisation de la copulation requiert par contre une initiative de la femelle (+).

Dans les groupes ponto-caspien et méditerranéen, la copulation s'effectue à la mue parturielle des femelles (ou, chez les femelles, deux mues avant la première mue parturielle). Les femelles accouplées sont toujours nettement engagées dans le stade D du cycle d'intermue précédant cette exuviation. Cette étape de préparation à la mue se caractérise par le retrait de l'assise cellulaire ectodermique du squelette externe, et le début de la synthèse de la future cuticule (Drach, 1939 ; Drach et Tchernigovtzeff, 1967 ; Tchernigovtzeff et Ragage-Willigens, 1968). Le corps des Jaera est transparent et il est facile de reconnaître ce stade, par le retrait des ongles dans les dactylopodites, ou par l'invagination des matrices génitrices des soies, qui dessinent une frise caractéristique sur le pourtour du pléotelson. Il est possible que les mâles reconnaissent ces femelles par une sécrétion d'ecdystéroïdes, connues pour jouer un rôle phéromonal chez divers crustacés (Kittredge et Takahashi, 1972).

---

(+) L'usage de ce terme n'implique évidemment aucun jugement sur le déterminisme mental ou mécaniste de la décision. Les problèmes d'interprétation liés à l'ambiguïté des termes usuels utilisés dans la description des comportements seront considérés dans la discussion générale.

Le stade D dure plusieurs jours (au laboratoire, où une femelle mue tous les 8 jours à 17°C, le stade D dure environ trois jours). L'accouplement lui-même s'étend invariablement sur plusieurs jours.

- Chez Jaera istri, la largeur du corps de la femelle offre au mâle une bonne assise, et une grande liberté de positionnement sur son dos. Il peut y être trouvé dans les deux positions précédemment décrites chez les espèces atlantiques, ou perpendiculairement au corps de sa partenaire (fig. 24b). Le couple est généralement immobile, mais la femelle peut se déplacer, entraînant le mâle dans l'une ou l'autre position.

- La précopulation des animaux méditerranéens peut s'effectuer selon deux positions en fonction de la taille respective des partenaires.

Les petits mâles sont dépourvus de variants sexuels. Ils sont généralement de taille inférieure à celle des femelles rencontrées et s'accouplent à la façon des mâles atlantiques. L'approche de la femelle a généralement lieu de face. Le mâle monte vivement sur son dos et s'immobilise à l'arrière de celle-ci dans une orientation antiparallèle que j'appellerai "position dorsale".

Les grands mâles sont pourvus de variants sexuels, et sont généralement de taille supérieure à celle des femelles rencontrées. L'approche de la femelle est également frontale.

Les élevages de laboratoire comprennent quelques mâles qui se déplacent rapidement d'un individu à l'autre, s'arrêtent à leur contact, puis s'écartent brusquement pour repartir dans une autre direction. Au contact de telle femelle, ils montent soudain sur son dos.

Ce comportement commence donc en position dorsale et antiparallèle. Le mâle saisit l'un des segments thoraciques antérieurs de la femelle (généralement le second) entre le carpopodite et le méropodite de ses péréiopodes 4 transformés en pinces. La grande mobilité des articles de ces pattes leur permet d'effectuer une demi-rotation ; elles pourront garder la prise pendant le retournement du corps de la femelle.

Prenant appui sur ses pattes postérieures, le mâle pousse la partie frontale du corps de la femelle. Ses trois paires de pattes

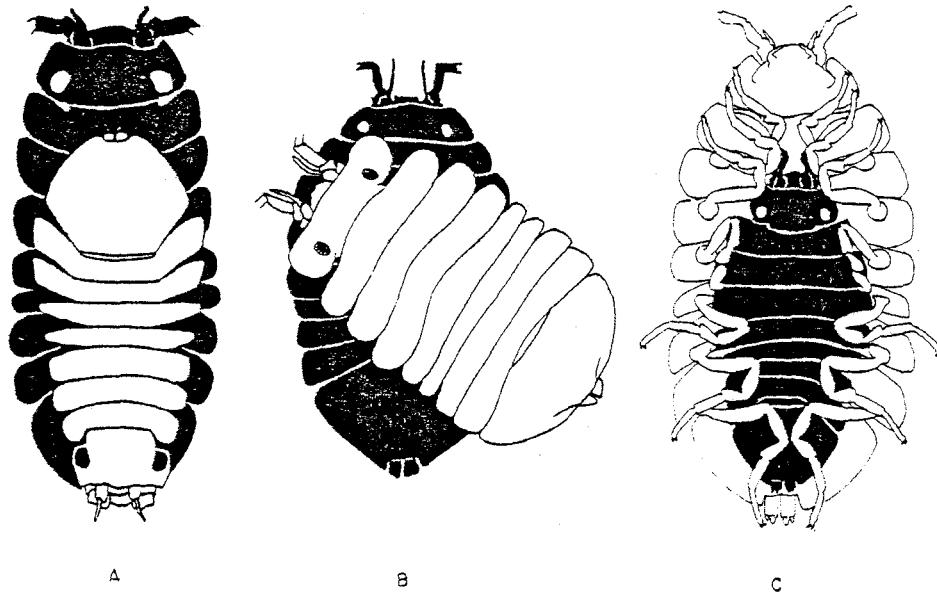


Figure 24. Position relative des partenaires pendant la phase précopulatoire de l'accouplement dans plusieurs espèces. La femelle est en noir et le mâle en blanc.  
a, position dorsale et antiparallèle de *Jaera albifrons* (groupe atlantique) ;  
b, position transversale de *J. istri* (groupe ponto-caspien) ; c, position ventrale et parallèle de *J. italica* (groupe méditerranéen) ; les animaux sont vus de dessous.

antérieures enveloppent simultanément les derniers segments thoraciques et le pléotelson de celle-ci, les incurvent et les empêchent de reculer. Le corps de la femelle est fléchi. Le mâle avançant, elle bascule en arrière. Elle se retrouve sur le dos, tournant sa face ventrale vers celle du mâle, qui avance toujours au-dessus d'elle. Son second segment thoracique se trouve maintenant sous le quatrième segment du mâle, dont les appendices préhensiles la maintiennent. La partie postérieure de son corps se loge entre les basipodites (articles proximaux) des péréiopodes postérieurs du mâle. Je qualifierai cette position de "ventrale" (fig. 24c). Elle n'est réalisée que si la femelle n'oppose pas de résistance à son retournement par le mâle, et se prolonge les quelques jours que dure le stade D du cycle d'intermue, le mâle se déplaçant librement avec la femelle suspendue entre ses pattes. Finalement, celle-ci libère les jeunes et se dégage de la vieille exuvie portant les oostégites. Le mâle la retourne

alors en sens inverse pour revenir à la position "dorsale" dans laquelle la copulation s'effectue (fig. 25).

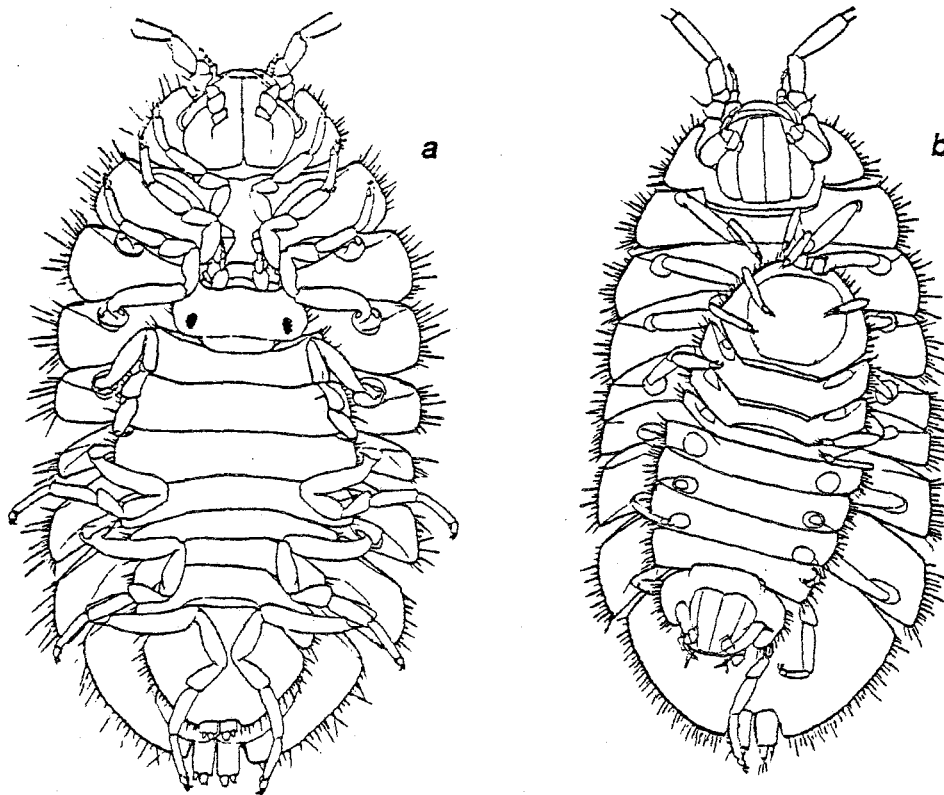


Figure 25. Retournement de la femelle de Jaera nordmanni de la position ventrale de la phase passive (a) à la position dorsale de la copulation (b). Noter la position transversale de la femelle.

Ces différents modes d'accouplement semblent correspondre à deux types d'adaptation distincts. L'association dorsale des espèces atlantiques et des jeunes mâles méditerranéens est très facile à rompre. Un simple toucher ou le passage d'un congénère suffisent à séparer les partenaires. Le mâle, plus petit que la femelle, peut prendre largement appui sur son dos, tout en mettant ses organes copulateurs en regard de ceux de la femelle, mais il ne peut s'alimenter. Cette position, peu apte à résister à des interventions agonistes des autres mâles, semble surtout destinée à inciter la femelle à la copulation à brève échéance.

La longue phase précopulatoire des espèces ponto-caspiennes et des grands mâles méditerranéens est au contraire très stable. Le mâle, qui pourrait abandonner facilement la femelle, résiste à des interventions



même brutales de l'expérimentateur, qui ne peut rompre l'association des animaux sans les blesser qu'en leur appliquant par effet de surprise une pression contrôlée qui provoque le départ de la femelle : à défaut d'un certain "coup de main", la prise du mâle ne fait que se renforcer, et il faut attendre quelques minutes avant de tenter un nouvel essai. L'association des animaux est stable, adaptée à une longue durée au cours de laquelle le mâle peut s'alimenter et résister à des interactions agonistes.

Bien qu'observés à l'occasion, et de façon non systématique, des conflits se rencontrent dans tous les groupes. Dans les espèces atlantiques et méditerranéennes, un second mâle peut se jucher sur le dos du mâle accouplé, surtout si ce dernier (dans le cas des espèces méditerranéennes) est encore dans la position dorsale par laquelle commence la prise de la femelle. Le compétiteur semble alors littéralement "manger sur la tête" de son adversaire, une technique toujours efficace pour provoquer son départ. Dans les espèces atlantiques, il est possible d'observer des joutes, où les mâles, opposés front contre front, se repoussent alternativement sur toute la longueur du dos de la femelle, tantôt en descendant à demi, tantôt reprenant possession du terrain selon un va-et-vient constant.

Chez les espèces ponto-caspiennes, le mâle résident s'accroupit de toute sa largeur sur la face dorsale de la femelle. Un tiers peut approcher et insérer les marges latérales de ses péréionites comme un coin entre le dos de la femelle et la face ventrale du mâle, le désarçonnant en le basculant à demi d'une poussée latérale du corps.

Dans tous les cas rencontrés, le déchu abandonne rarement du premier coup, et une succession de prises et de reprises où l'assaillant a l'avantage se succèdent avant que le conflit ne soit réglé par le départ de l'un des rivaux.

Ces épisodes sont rares. Il est à l'avantage des mâles et des femelles que les couples soient formés avant le stade critique de l'exuviation, où le corps des femelles est fragilisé. Se pose donc la question de savoir si de telles interactions agonistes ne sont pas à l'origine de comportements dont l'adoption serait une solution à l'agression.

Selon Maynard Smith (1974), "si dans les conflits pour un territoire, par exemple, les derniers arrivés s'effacent toujours devant le premier arrivant, une politique "rationnelle" existerait pour résoudre les conflits". Et un traitement mathématique inspiré de la théorie

des jeux lui permet de conclure : "en termes biologiques, une méthode de résolution des conflits prenant en compte quelque élément d'asymétrie qui ne pourrait lui-même en influencer l'issue, telle la priorité d'occupation des lieux, peut être évolutivement stable".

Parker (1970, 1974) étudie par une approche semblable la compétition entre les mâles de Scatophaga stercoraria. Il nomme "phase passive" une étape de l'accouplement qui se rencontre chez les espèces où les mâles sont en conflit pour l'accès à la copulation, et où la réceptivité des femelles peut être prévue de ceux-ci quelque temps avant l'insémination proprement dite. Il est alors avantageux pour les mâles de reconnaître ces femelles dès que le signal annonçant l'imminence de la réceptivité est émis. L'association des animaux est qualifiée de "passive", car elle n'implique alors ni parade sexuelle ni copulation. Elle est principalement dirigée contre les autres mâles, et ne comprend guère de communication entre partenaires.

Chez Jaera, une phase passive au sens donné par Parker se rencontre chez les espèces ponto-caspiennes et méditerranéennes. Elle se manifeste par la formation du couple au stade D du cycle d'intermue qui précède la copulation. Elle expliquerait l'acquisition d'organes préhensibles et l'adoption d'une position ventrale chez les formes méditerranéennes, ou la réalisation d'une forte liaison entre les deux sexes dans les espèces ponto-caspiennes.

Mais il est loisible d'imaginer qu'une relation tout aussi étroite se serait mise en place en l'absence même de toute compétition. Il est au bénéfice du mâle de rester en contact avec une femelle trouvée en stade D, car la probabilité d'en rencontrer une autre en cours d'exuviation est faible. Bien que le nombre de mâles soit supérieur à celui des femelles en fin de cycle reproductif, il est également à l'avantage des femelles de recruter un partenaire avant la phase fugace de la mue, au cours de laquelle leur corps est fragile. Le fait que les mâles puissent reconnaître les femelles en stade D suggère l'existence de signaux émis par celles-ci avant d'aborder l'instant crucial de l'exuviation.

L'existence d'une phase passive tiendrait d'abord aux probabilités de rencontres entre les sexes. La compétition intrasexuelle entre les mâles n'interviendrait qu'en second lieu dans l'évolution du comportement.

Darwin écrit en 1871 que la possession d'organes préhensiles destinés à tenir la femelle s'explique d'abord par la sélection naturelle, mais que s'ils permettent "d'empêcher la femelle de s'échapper avant l'arrivée d'autres mâles, ou lors de conflits avec eux, ces organes se trouveront perfectionnés par la sélection sexuelle" (cité par O'Donald, 1980).

Ces considérations s'appliquent aux espèces ponto-caspiennes et méditerranéennes. En dépit d'un lien phylogénique incontestable avec le comportement précopulatoire des espèces atlantiques, il existe des différences fondamentales.

Chez les premières, le mâle s'accouple à une femelle dont la réceptivité est imminente et certaine. La formation du couple est provoquée par la femelle à une étape précise de son cycle. Le faible nombre des femelles disponibles à un instant donné est la cause d'une compétition directe entre les mâles.

Dans les espèces atlantiques, les femelles peuvent être fécondées de manière définitive bien avant leur première portée. La copulation n'est pas restreinte à une période privilégiée, et, le sperme déjà présent dans leurs spermathèques pouvant être déplacé lors d'un autre accouplement, le succès reproductif des mâles ne dépend que de la disposition des femelles à copuler. Le comportement précopulatoire des mâles s'interprète donc ici comme une tentative d'inciter la femelle à la copulation. La compétition entre mâles est indirecte et s'effectue par des mécanismes épigamiques.

L'hypothèse que je chercherai maintenant à vérifier est que les modifications observées d'un groupe à l'autre dans la physiologie reproductive des femelles est à l'origine d'un renversement des "règles du jeu" de la compétition sexuelle. Les différences de comportement précopulateur en découleraient. D'un groupe à l'autre, la réalisation des comportements implique une inversion du rapport des tailles entre les sexes. Y a-t-il eu concomitance entre l'évolution de la taille et celle du comportement, et ont-ils la même cause sélective ?

Répondre à cette question requiert d'étudier l'effet de la sélection sexuelle sur la taille de chaque sexe. Le fait que l'essentiel de la compétition entre les mâles se concentre sur la phase précopula-

toire de l'accouplement, joint à la facilité de caractériser les couples sans ambiguïté, fait de ce caractère un critère pertinent pour une telle étude.

## CHAPITRE III

### L'ÉVOLUTION DU DIMORPHISME SEXUEL DE LA TAILLE :

#### FACTEURS CONSTANTS.

Un dimorphisme sexuel de la taille existe dans de nombreuses espèces animales, mais les auteurs sont divisés quant à l'explication évolutive qu'il faut en donner. Un avantage compétitif des grands mâles, attribué à la "vigueur sexuelle" a été mis en évidence dans nombre d'organismes, tels des lézards (Trivers, 1972), des amphibiens (Wilbur, Rubinstein et Fairchild, 1978), des primates (Clutton-Brock et Harvey, 1977), ou des oiseaux (Verner et Wilson, 1969). Il est généralement associé à des conditions de compétition accrue entre les mâles : les cas où la taille des mâles surpasse celle des femelles sont notamment la règle chez les espèces à système de reproduction polygynique (Clutton-Brock et Harvey, 1978 ; Leutenegger, 1978 ; Le Boeuf, 1972, 1974). L'inverse apparaît dans les espèces polyandres (Jenni, 1974).

La sélection sexuelle ne saurait être le seul facteur agissant sur la taille. D'autres auteurs privilégient les aspects écologiques ou bioénergétiques. L'effort reproductif fourni par la femelle pourrait expliquer des situations où celle-ci est de taille supérieure au mâle (Ralls, 1976, 1977 ; Myers, 1978 ; Downhower, 1976). Enfin, le dimorphisme sexuel peut aussi n'avoir aucun rapport avec la sexualité. Chez les espèces aviennes dont les mâles et les femelles ont des becs de longueur différente, le dimorphisme permettrait de réduire la compétition alimentaire intra-spécifique (Selander, 1966).

#### La distribution des tailles dans les couples spontanés

J'examinerai dans ce chapitre l'hypothèse d'une compétition entre les mâles. La facilité d'élever les Jaera au laboratoire permet

d'étudier la formation des couples dans des conditions contrôlées.

Ceux-ci furent relevés quotidiennement à heure fixe (10 h) dans quatre souches appartenant respectivement aux groupes atlantique (Jaera albifrons de Haiçabia), ponto-caspien (Jaera istri de Kladovo) et méditerranéen (Jaera italica de Siponto et Jaera nordmanni de Calvi). Ces souches comprenaient de plusieurs centaines à plusieurs milliers d'individus, répartis dans des cuvettes dont le contenu avait été préalablement homogénéisé.

La taille a été définie comme la longueur des animaux vivants, maintenus entre lame et lamelle, et mesurés entre le rebord antérieur du labre et l'extrémité distale du pléotelson. Les mâles et les femelles des couples et d'un échantillon témoin prélevé simultanément étaient remis dans la souche après mesure, afin de ne pas altérer les conditions de compétition.

Les résultats sont présentés sur le tableau 1 et la figure 26.

- Chez Jaera albifrons, le dimorphisme mesuré dans les couples est plus important que dans la population d'origine. Ceci est dû à une différence de taille des femelles, celle des mâles restant la même.

- Chez Jaera istri, il n'y a pas de modification de la taille des animaux. La moyenne des couples et du témoin sont superposées sur la première bissectrice des axes, qui correspond à une longueur égale des membres des deux sexes. La variance des femelles est cependant plus faible dans l'expérience que dans le témoin. Ceci signifie que les femelles de taille intermédiaire sont plus souvent trouvées accouplées que les petites ou grandes femelles, dont les écarts à la moyenne s'équilibrent.

- Chez Jaera italica et Jaera nordmanni, cette réduction de la variance de la taille des femelles se retrouve, mais deux autres phénomènes s'y adjoignent : l'échantillon des mâles accouplés est fortement déplacé vers les grandes tailles. Il existe par ailleurs une corrélation significative entre la taille des mâles et des femelles accouplés en position ventrale.

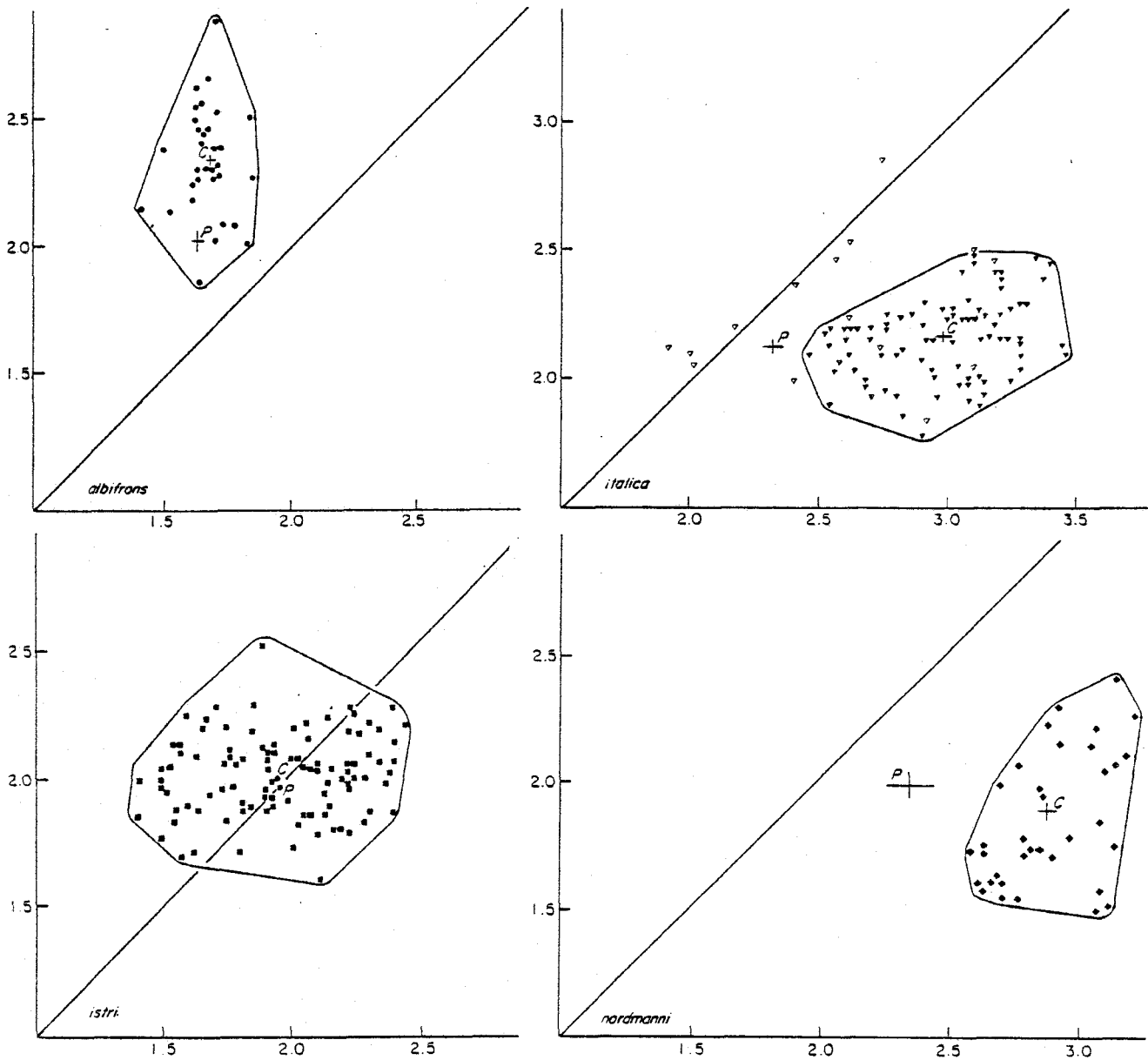


Figure 26. Distribution de taille dans les couples formés dans quatre souches appartenant aux espèces Jaera albifrons (a), J. istri (b), J. italica (c) et J. nordmanni. Horizontalement, longueur des mâles ; verticalement, longueur des femelles (mm). Chaque point représente un couple. Pour J. italica, les triangles pleins désignent les accouplements ventraux ; les triangles vides représentent les accouplements dorsaux. La première bissectrice des axes correspond à l'égalité de taille des mâles et des femelles. c : moyenne des couples ; p : moyenne de la population témoin.

Tableau 1 - Comparaison de la taille des individus adultes de l'échantillon témoin et de l'échantillon des couples, dans quatre souches de laboratoire. (\*) = écart hautement significatif entre les deux échantillons.

Espèce (Population)	Effectif exp./témoin	Mâles				Femelles				Corrélation δ / ρ
		Moyenne témoin	Moyenne couples	Variance témoin	Variance couples	Moyenne témoin	Moyenne couples	variance témoin	variance couples	
<u>albifrons</u> (Haigabias)	30/30	1,65 ±0,02	1,69 ±0,02	0,009	0,008	2,06 ±0,05	2,36* ±0,02	0,071	0,044	0,090
<u>istri</u> (Kladovo)	103/110	1,97 ±0,03	1,96 ±0,03	0,079	0,078	1,96 ±0,03	2,02 ±0,02	0,061	0,025*	0,090
<u>italica</u> (Siponto) en position typique	99/100/83	2,32 ±0,04	2,92* ±0,03*	0,155	0,097	2,13 ±0,03	2,19 ±0,02	0,063	0,029*	0,017
<u>nordmanni</u> (Calvi)	36/40	2,36 ±0,08	2,90* ±0,04	0,249	0,040	1,98 ±0,05	1,88 ±0,04	0,093	0,065	0,586*
			2,98* ±0,03		0,061		2,17 ±0,02		0,022*	0,317*



Décomposition des effets de la taille sur la formation des couples.

Ces expériences tendent à restituer des conditions existant dans la nature. Elles reflètent moins un processus évolutif en cours qu'une situation stabilisée. Il convient donc de faire deux remarques préalables sur les paramètres utilisés.

L'écart mesuré entre la distribution de taille des animaux sexuellement actifs et les individus de contrôle ne correspond pas à ce que l'on appellerait habituellement un "écart à la panmixie". Ce terme s'appliquerait à des génotypes. Chez les Isopodes, la croissance est continue au cours de la vie adulte. Le dimorphisme sexuel de la taille correspond à une différence de taux de croissance dans les deux sexes, et la variabilité de taille de chaque sexe traduit essentiellement des différences d'âge des individus. Les différences sélectives observées correspondent à une inégalité d'accès des classes d'âge à la reproduction.

Par ailleurs, ces expériences ne mesurent pas le succès reproductif des individus, mais la probabilité de les trouver accouplés. Celle-ci dépend de l'association préférentielle à tel ou tel partenaire, et du temps plus ou moins long que dure cette association, dont on postule simplement qu'ils sont adaptatifs.

Il est maintenant possible de formuler ainsi l'hypothèse à vérifier : si dans telle espèce et dans tel sexe, l'acquisition d'une taille donnée confère un avantage pour l'accès à la reproduction, la sélection résultante modifiera en conséquence la croissance dans ce sexe. Dans le cas d'une augmentation de la taille, celle-ci ne peut être obtenue que par une augmentation de croissance qui oblige les individus à passer par des tailles intermédiaires entre l'étape juvénile et l'âge de reproduction. Une fois ce processus évolutif parvenu à l'équilibre, une variation phénotypique due à des facteurs non génétiques persistera donc dans ce sexe, dont les plus grands individus montreront toujours un avantage, bien que sans conséquences génétiques. Il en résultera une particularité du comportement sexuel : le dimorphisme sexuel de la taille sera plus accentué dans les couples que dans le reste de la population. Cette information nous renseigne sur le sens passé de l'évolution.

Le phénomène recherché s'observe dans les groupes atlantique et méditerranéen, dont les situations sont symétriques. Il nous faut pourtant, à ce stade de l'étude, réserver notre jugement pour ce qui concerne Jaera albifrons, puisqu'une fécondation unique permet aux femelles de fertiliser toutes les pontes de leur existence, et qu'il n'y a pas de stade défini pour cette première fécondation. Où se place la période réelle des fécondations par rapport au stade physiologique 4 des femelles, auquel commence la production des oeufs ? Ces questions ne pourront être résolues que par une étude écologique de terrain (chapitre IV), et c'est alors seulement qu'il sera possible d'y répondre.

Ces réserves ne s'appliquent pas aux trois autres espèces, chez lesquelles la sélection sur la taille peut être décomposée en trois phénomènes (fig. 27) :

- un premier effet concerne la taille des femelles, dont la variance est plus faible dans les couples, tandis que la moyenne n'est pas affectée. Les femelles de taille intermédiaire sont plus souvent trouvées accouplées que les petites ou les grandes. Le même phénomène est signalé chez Asellus par Manning (1975), qui y voit le résultat d'un choix du mâle pour maximiser sa descendance. Chez cet Isopode, comme chez Jaera, le nombre d'oeufs produit par les femelles est une fonction croissante de la taille. Au laboratoire, la corrélation trouvée est de 0,75 chez Jaera istri, de 0,87 chez Jaera italica, et de 0,93 chez Jaera nordmanni. Les petites femelles ont donc moins d'oeufs. Les grandes femelles produisent un plus grand nombre d'oeufs, mais elles sont plus âgées et ont une forte probabilité de mortalité au cours des deux cycles d'intermue nécessaires à la maturation des ovocytes et l'incubation des oeufs, et qui séparent donc la transmission du sperme de l'obtention d'une descendance.

Le désavantage des petites et des grandes femelles ne signifie pas nécessairement qu'elles s'accouplent moins souvent, mais qu'elles trouvent un partenaire moins longtemps à l'avance. Le résultat en est que les femelles le plus souvent trouvées accouplées sont les femelles de taille intermédiaire, c'est-à-dire celles dont la probabilité de production de jeunes au cours du cycle sexuel à venir est la plus élevée.

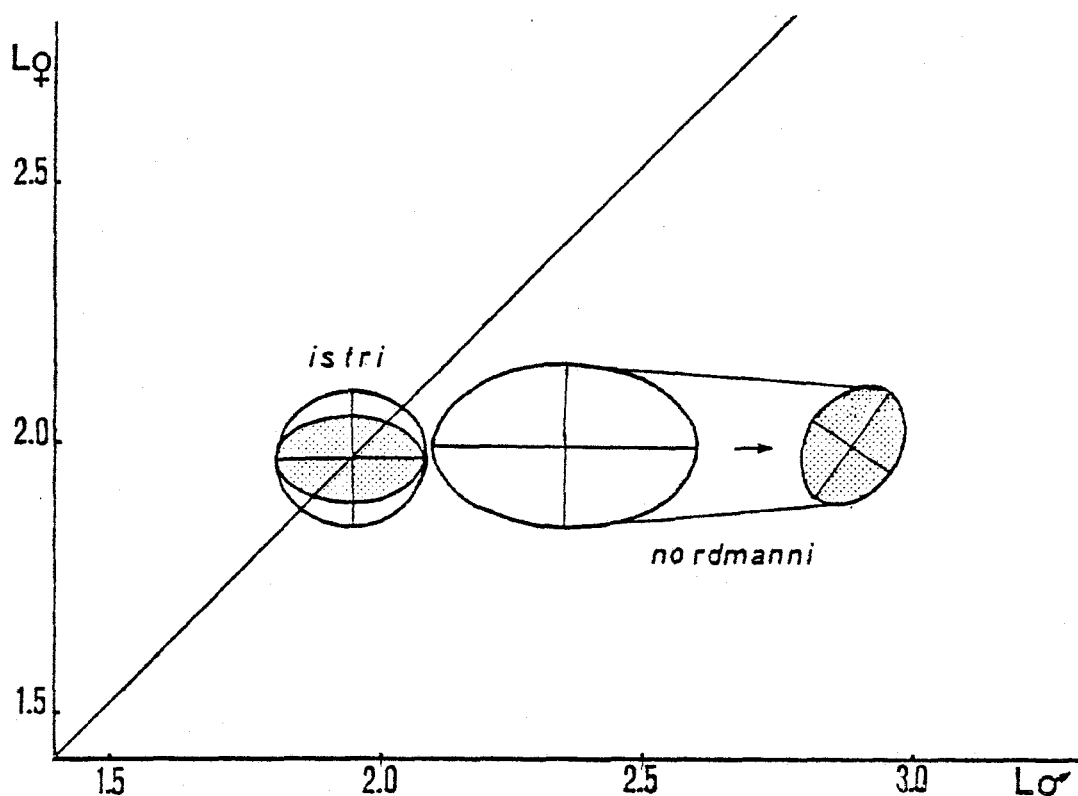


Figure 27. Moyenne et écart-type de la longueur des partenaires des couples attendus (ellipse vide) et observés (ellipse pleine) chez Jaera istri et J. nordmanni.

- le second effet est un déplacement de la taille des grands mâles dans les espèces méditerranéennes, la plupart étant accouplés en position ventrale. C'est le phénomène recherché dans l'hypothèse d'une sélection directionnelle accroissant le dimorphisme sexuel de la taille par suite d'un avantage compétitif des grands mâles.

- le troisième effet est l'existence d'une corrélation positive entre la taille des mâles et des femelles accouplés en position ventrale ("positive assortment"). Tandis que l'effet précédent déterminait un avantage absolu en distinguant les mâles ayant accès ou non à la copulation, celui-ci détermine un avantage relatif qui est médiatisé par la fécondité différentielle des femelles. Comme celle-ci, la distribution de l'avantage des mâles en fonction de la taille passe par un maximum, et ne peut donc s'accroître indéfiniment.

Cette décomposition de la sélection sexuelle en trois composantes distinctes est évidemment artificielle, mais elle permet de considérer séparément leurs conséquences sur la taille des individus. Il n'existe pas de sélection directionnelle sur la taille des femelles, mais les second et troisième effets, qui ne s'observent que dans le groupe méditerranéen, retentiront sur la taille des mâles et sont en accord avec notre hypothèse sur l'origine évolutive du dimorphisme sexuel trouvé chez ces animaux. L'absence de ces deux derniers effets chez Jaera istri, qui est une espèce monomorphe, constitue une sorte de contre épreuve. Elle permet d'avancer l'hypothèse qu'il existe chez les espèces méditerranéennes, mais non chez les espèces ponto-caspiennes, un avantage compétitif des grands mâles lors de la formation des couples.

L'avantage compétitif des grands mâles.

Pour vérifier cette hypothèse, des expériences de compétition ont été réalisées chez Jaera istri (souche de Kladovo) et Jaera italica (souche Risan). Des triades constituées de deux mâles et d'une femelle ont été réparties dans des gobelets d'élevage suffisamment petits pour que les mâles soient avertis simultanément de la réceptivité de la femelle, puis surveillés quotidiennement. Au premier jour de l'accouplement, la

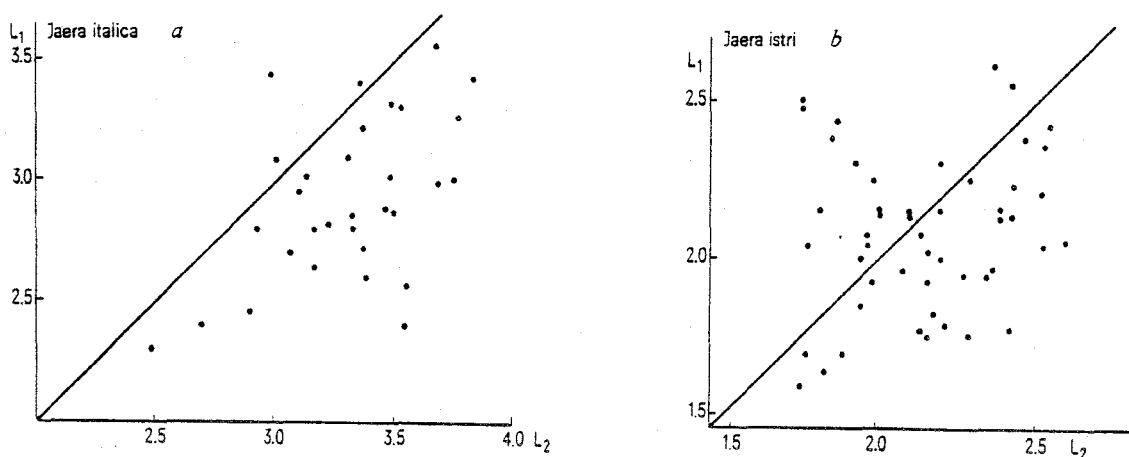


Figure 28. Expériences de compétition entre deux mâles mis en présence d'une femelle chez Jaera italica (a) et J. istri (b). Horizontalement, longueur du mâle accouplé ; verticalement, longueur du mâle non accouplé. Les points situés sous la bissectrice des axes correspondent aux essais pour lesquels le mâle accouplé était plus grand que son concurrent.

taille des trois animaux était mesurée. Les essais où l'un des mâles était en période de mue ont été exclus de l'expérience. En observant la corrélation des tailles, il est alors possible de savoir si l'issue de la compétition dépend d'une interaction entre les tailles de certains individus : soit une concordance entre la taille de la femelle et du mâle accouplé, soit une répulsion entre la taille de la femelle et celle du mâle non accouplé, soit une confrontation entre la taille des deux mâles.

La seule corrélation significative relie la taille des mâles de l'expérience portant sur Jaera italica ( $r = 0,51$ ). Sur 31 essais, le plus grand mâle l'a emporté dans 28 cas (fig. 28). Parmi les trois cas restant, la taille des compétiteurs était très similaire dans deux essais.

Chez Jaera istri, le plus grand mâle s'est accouplé dans 32 cas sur 50, ce qui est insuffisant pour exclure l'hypothèse de croisements au hasard. Ces expériences ne correspondent pas à un modèle gaussien, et l'existence d'interactions non-linéaires était envisageable. C'est en vain que nous avons tenté, avec Jacques Rouault, de les mettre en évidence par une analyse non paramétrique (analyse des correspondances).

Ces résultats sont en accord avec l'hypothèse que l'avantage des grands mâles de Jaera italica dans la sélection sexuelle dépend d'une confrontation directe entre les mâles. Ils semblent illustrer la règle souvent invoquée selon laquelle une sélection intrasexuelle accrue, due ici au faible nombre de femelles disponibles à un instant donné, accroît la compétition entre mâles, et entraîne l'apparition d'un dimorphisme sexuel. Cependant, les mêmes conditions de compétition virtuelle existent chez Jaera istri, qui ne présente ni avantage lié à la taille, ni dimorphisme sexuel. Il n'y aurait donc pas de relation de cause à effet entre un système compétitif et une augmentation de la taille des mâles, tout au plus peut-on dire que l'un autorise l'émergence de l'autre. Le terme de "sélection" ne désigne pas un principe immanent, ce n'est qu'un bilan de la reproduction différentielle qui ne préjuge pas des mécanismes en cause. Son existence est fonction du contexte biologique. Chez Jaera, ce contexte est celui des comportements réalisés lors de la reproduction. Est-il possible que les registres comportementaux apparus ici dans les espèces méditerranéennes et là dans les espèces ponto-caspiennes, se prêtent ou non selon le cas à l'apparition des différences sélectives dépendant

de la taille ? Ayant examiné le rôle possible des comportements d'agonisme, j'étudierai maintenant les rapports existant entre l'acquisition d'une taille et la réalisation des comportements épigames.

Changements du comportement sexuel au cours de la vie adulte chez *Jaera italica*.

Cette étude cherchera à préciser quelle est l'influence de la taille sur le choix d'un accouplement de type ventral ou dorsal. Elle portera sur une même souche de *Jaera italica* originaire de Risan.

Il convient d'abord de connaître l'ordre d'apparition des caractères sexuels primaires et secondaires au cours de la croissance.

Le plus grand prémâle (dernier stade juvénile. Cf. Bocquet, 1953) observé dans cette souche mesurait 1,74 mm. C'est aussi la taille du plus petit mâle trouvé avec un préopercule fonctionnel. On peut donc considérer que la maturité est acquise vers 1,80 mm.

Pour savoir à partir de quelle taille un mâle est fécond, il suffit de constituer des couples dans des gobelets d'élevage, de mesurer les mâles après la première mue parturienne de la femelle, puis de surveiller une ponte éventuelle à la mue parturienne suivante, pour savoir si le mâle avait fécondé celle-ci ou non. Le plus petit mâle fécond mesurait 1,92 mm. C'est une limite supérieure, car il s'agissait du plus petit mâle de l'échantillon.

L'apparition des caractères sexuels secondaires des mâles est plus tardive. Ce sont des caractères quantitatifs, qui doivent être appréhendés par des méthodes biométriques (fig. 29).

Les péréiopodes des petits mâles sont encore glabres, comme ceux des femelles. Les peignes sexuels qui garnissent les trois paires de pattes antérieures et les épines des péréiopodes 4 apparaissent simultanément vers une taille de 2,1 mm. Ils atteignent leur plein développement à 2,6 mm environ, puis n'augmentent plus que modérément avec la taille comme n'importe quel autre caractère. Ils sont devenus fonctionnels.

Pour réaliser un accouplement ventral, il ne suffit pas qu'apparaissent ces variants. Il faut encore que le corps du mâle se transforme. Celui des petits mâles est étroit, ce qui permet leur maintien sur le dos des femelles. Chez les grands individus, le thorax

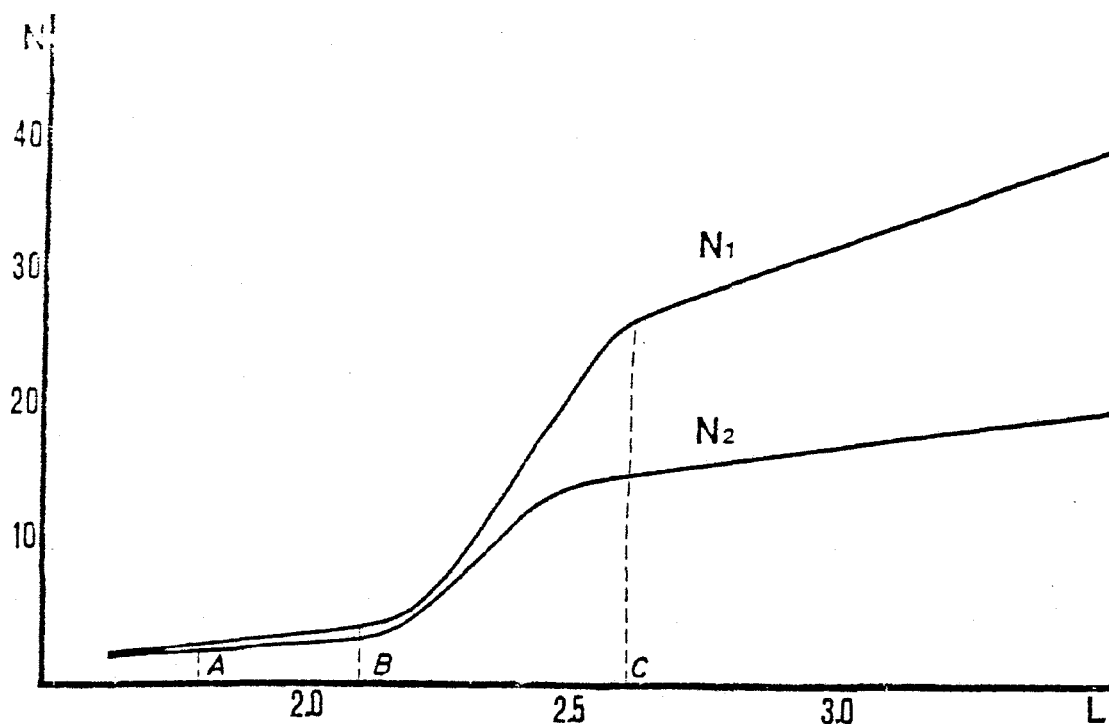


Figure 29. Croissance du nombre de soies portées par le carpopodite de la deuxième paire de pattes (N1) et du nombre d'épines portées par le carpopodite de la quatrième paire de pattes (N2) en fonction de la longueur du corps chez les mâles de *Jaera italica* (population de Risan). a, puberté ; b, apparition des variants sexuels ; c, acquisition définitive des variants sexuels.

s'élargit. Ainsi se creuse entre les insertions des pattes alignées de chaque côté du corps un espace où viendra se loger la femelle.

La figure 30 et le tableau 2 indiquent les résultats d'une analyse biométrique de la largeur du corps dans les deux sexes. Chez le mâle, la variable aléatoire est l'écartement entre les coxa (articles proximaux) des péréiopodes 4 qui tiennent la femelle. Chez la femelle, la variable étudiée est la largeur du thorax au niveau du second segment : c'est celui qui est en ligne avec les coxa 4 du mâle lorsque la femelle est parfaitement enveloppée entre les pattes de son partenaire (fig. 31b).

Les relations recherchées sont des droites de régression à la taille, puisque l'on désire savoir en quoi la taille conditionne l'adoption d'un comportement.

La croissance du mâle n'est bien restituée qu'en séparant les individus mesurés en deux lots de taille inférieure ou supérieure à une valeur de 2,6 mm (fig. 30). La pente de la droite de régression est faible

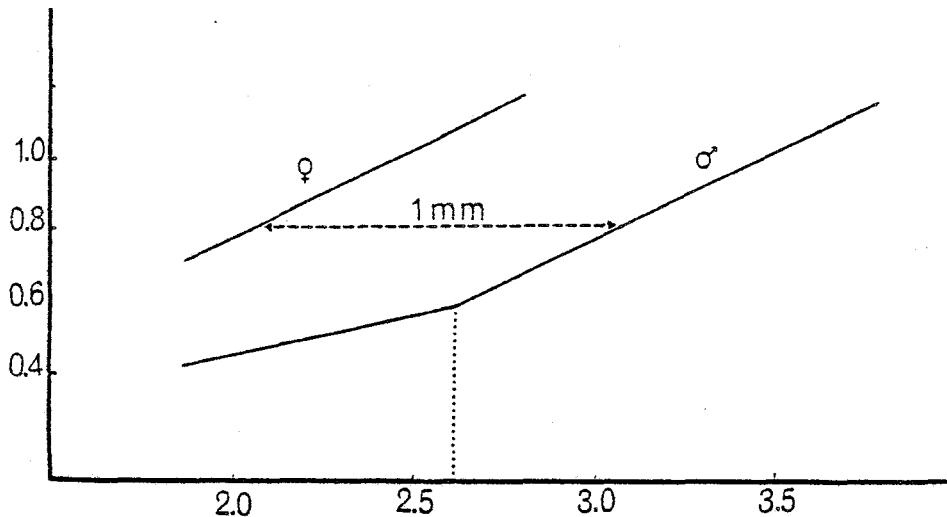


Figure 30. Croissance de la largeur en fonction de la longueur chez le mâle et la femelle de *Jaera italica* (population de Risan).  
♀ : largeur du second segment thoracique de la femelle ; ♂ : largeur de l'espace séparant l'insertion des pattes (coxa) du mâle, présentant une inflexion à 2,6 mm.

chez les petits mâles. Son coefficient double de valeur au-delà du seuil de 2,6 mm (tableau 2). La pente de la droite devient alors parallèle à celle qui décrit l'élargissement du thorax des femelles. L'écart entre les deux droites est d'environ 1 mm : c'est pour une telle différence de taille entre les partenaires que sera réalisée la coaptation que j'ai définie subjectivement comme la meilleure. Cette résolution graphique est corroborée par le résultat du calcul prenant comme hypothèse l'égalité des deux largeurs (tableau 2).

Cependant, un mâle peut s'accoupler à des femelles de taille variable. Si elles sont plus petites, elles seront moins étroitement insérées entre ses pattes. Si elles sont trop grandes, elles ne pourront engager que leur tête ou leur premier segment thoracique entre les périopodes 4, une partie de leur corps dépassant à l'arrière (fig. 31c).

Afin de déterminer la limite réelle au-delà de laquelle la taille des partenaires ne leur permet plus de s'accoupler ventralement, des couples sont placés dans des gobelets d'élevage. Lorsque la femelle entre en stade D de l'intermue préparturienne, l'accouplement s'effectue. En l'absence de compétition, il est alors possible d'observer des couples qui ne se forment pas en élevage de masse.

Les animaux sont séparés et mesurés. Le type d'accouplement,



Tableau 2 - Equation de plusieurs droites exprimant des contraintes morphologiques sur la réalisation des comportements  
(ces droites sont représentées fig. 48a p. 105).

Espèces (Population)	Régression		Pente	Origine
	Variable 1	Variable 2		
<u>J. Italica</u> (Risan)	Petits mâles	= longueur $\delta$	(0,290 $\pm$ 0,021)	- (0,178 $\pm$ 0,049)
	Grands mâles	= longueur $\delta$	(0,493 $\pm$ 0,026)	- (0,710 $\pm$ 0,066)
	Femelles	= longueur $\varphi$	(0,500 $\pm$ 0,035)	- (0,227 $\pm$ 0,083)
	<u>Coaptation</u>			
<u>J. istri</u> (Kladovo)	Petits mâles	= longueur $\varphi$	(0,580)	+ (0,098)
	Grands mâles	= longueur $\delta$	(0,996)	- (0,960)
			$\approx$ 1,00	$\approx$ 1 mm
	<u>Régression</u>			
<u>J. ischiosetosa</u> (Le Gouinél)	Mâles	= longueur $\delta$	(0,272 $\pm$ 0,014)	- (0,073 $\pm$ 0,028)
	Femelles	= longueur $\varphi$	(0,553 $\pm$ 0,038)	- (0,235 $\pm$ 0,085)
	<u>Coaptation</u>	= longueur $\delta$	(0,432)	+ (0,163)
	<u>Régression</u>	longueur $\delta$	= longueur $\varphi$	(0,591 $\pm$ 0,079)

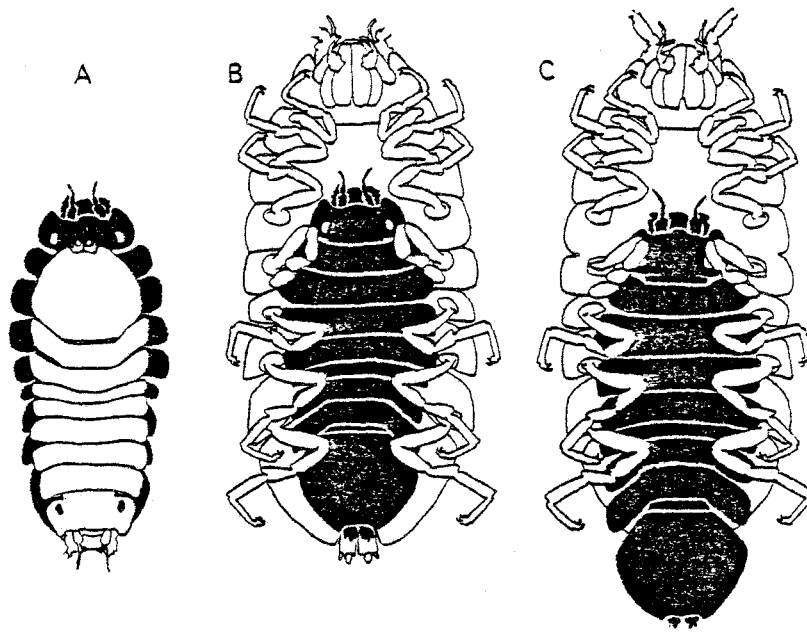


Figure 31. Modes d'accouplement chez *Jaera italica* ; a, accouplement dorsal et antiparallèle d'un petit mâle ; b, accouplement ventral et parallèle d'un grand mâle ; c, accouplement ventral et parallèle d'un grand mâle et d'une grande femelle.

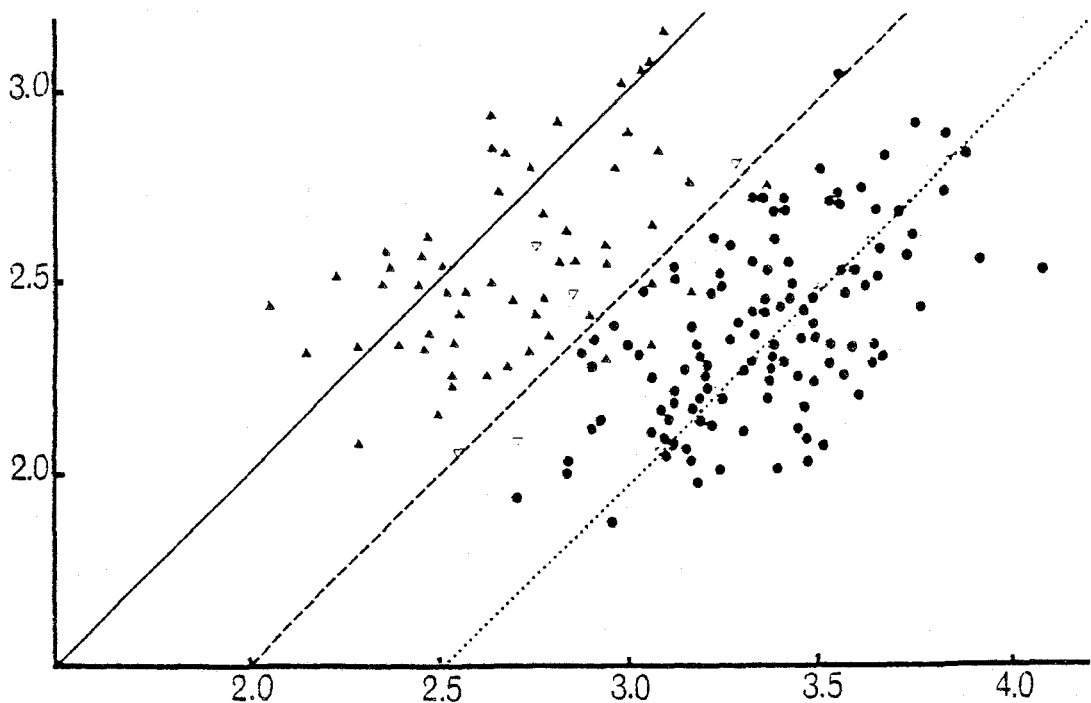


Figure 32. Mode d'accouplement réalisé en fonction de la longueur du mâle (horizontalement) et de la femelle (verticalement), en l'absence de choix du partenaire.

Triangles pleins, couples en position dorsale ; cercles, couples en position ventrale ; triangles clairs, couples en position atypique. Ligne continue, droite d'isomorphie ; ligne en tireté, droite où les mâles sont de 0,5 mm plus grands que les femelles ; ligne pointillée, droite où les mâles sont de 1 mm plus grands que les femelles.

ventral (fig. 31 b et c) ou dorsal (fig. 31a) est noté. Une troisième classe regroupe les accouplements "atypiques" : ce sont des couples qui se séparent spontanément, ou dont la position s'inverse en permanence, ou qui tentent vainement d'adopter une position ventrale, ou qui adoptent une orientation simultanément dorsale et parallèle. Les cinq couples atypiques trouvés pourraient être "à la limite" des deux grands types de comportement, mais leur nombre est insuffisant pour permettre d'y voir un phénomène commun.

Les résultats sont présentés sur la figure 32. Les couples en position ventrale ou dorsale occupent dans le plan deux domaines distincts, dont la limite est constituée par une droite parallèle à la ligne d'isométrie, et décalée de 0,5 mm environ vers les grands mâles. Les couples atypiques se distribuent à proximité de celle-ci.

Une condition pour que les partenaires puissent s'accoupler ventralement est donc que la taille du mâle soit de 0,5 mm au moins supérieure à celle de la femelle.

Au début de leur vie adulte, les mâles ne peuvent s'accoupler que dorsalement. Le premier couple trouvé en position dorsale associe une femelle très petite à un mâle de 2,6 mm environ. Les mâles de taille moyenne disposent des deux comportements. Ventral si la femelle est petite, dorsal si elle est trop grande : ils sont capables d'adopter l'une ou l'autre position selon la partenaire rencontrée. La décision dépend de la position respective du couple et du seuil dans le plan. Les grands mâles s'accouplent systématiquement en position ventrale.

L'importance relative des deux comportements est inversée au cours de la vie des femelles. Elles ont plus de chances de s'accoupler en position ventrale lorsqu'elles sont jeunes que lorsqu'elles sont âgées.

L'obliquité de la ligne de changement de phase fournit une explication aux résultats des expériences de compétition en élevage de masse. Elle rend compte aussi bien de l'avantage absolu des grands mâles (que j'avais appelé "effet 2"), que de la corrélation observée entre la longueur des mâles et des femelles accouplés ventralement ("effet 3"). Il suffit d'admettre comme seules hypothèses qu'une position ventrale est plus stable qu'une position dorsale, et que la séparation des phases suit une droite dont l'origine et la pente sont non nulles, ce qui explique respectivement les effets 2 et 3.

Si seule une position ventrale permet au couple de se maintenir jusqu'à la copulation, les seuls mâles de grande taille pourront s'accoupler. Les moins grands d'entre eux se limiteront à des femelles petites et peu fertiles, les autres disposeront d'un plus large éventail de partenaires, dont les plus fécondes. Ceci ne peut que favoriser l'accroissement de la taille des mâles, jusqu'au point toutefois où la probabilité de mortalité élevée de partenaires trop grandes et trop âgées inverse l'avantage conféré par la taille. Le dimorphisme sexuel de la taille chez Jaera italica peut donc être décrit comme un simple mécanisme homéostatique régulé passivement à l'échelle de la population.

C'est ici un mécanisme épigamique, la concordance de taille entre le mâle et la femelle, qui explique l'avantage des grands mâles et le dimorphisme sexuel. Dans l'expérience précédente, ces faits étaient expliqués par des interactions agonistes où n'intervenait aucune corrélation entre la taille des mâles et des femelles accouplés. Deux hypothèses apparemment contradictoires s'accordent ainsi l'une et l'autre aux faits expérimentaux à expliquer, c'est-à-dire à ceux des expériences en élevage de masse, qui correspondent aux conditions naturelles de choix du partenaire et de compétition.

Les éthologues estiment que les hiérarchies qui s'instaurent dans des conditions de laboratoire ou de captivité sont souvent artificielles. De même, les expériences de compétition réalisées ici ne peuvent-elles qu'amplifier le rôle effectif des affrontements. Ceux-ci s'observent rarement dans les élevages de masse où les individus ont un large choix de partenaires. Ces protocoles expérimentaux ont été établis pour analyser isolément les facteurs à étudier : compétition, ou comportement libre en l'absence de compétition. Ils en révèlent l'existence en en caricaturant délibérément les effets.

Ramenées à leurs proportions, ces hypothèses restent contradictoires dans une perspective synchronique, mais ne le sont pas dans une optique diachronique. L'avantage compétitif des grands mâles permet l'accroissement de la taille ; l'apparition de l'accouplement ventral la présuppose. Le premier facteur a pu jouer un rôle dans l'évolution passée du dimorphisme sexuel. L'état de compétition virtuelle qui existait entre les mâles n'a pas disparu, mais le simple jeu des mécanismes épigamiques

de choix du partenaire apparus depuis l'existence d'un dimorphisme sexuel de la taille suffit au maintien de ce dernier. Il permet en effet de réaliser l'avantage compétitif des grands mâles sans recours aux confrontations. A ce stade d'équilibre, la coaptation de taille entre mâles et femelles pourrait constituer l'un de ces signaux conventionnels prédits, selon Maynard Smith (1974) par la théorie des jeux. Elle permet aux rivaux de sceller l'issue d'un conflit sans engagement physique. Pour un jeune mâle, les engagements sexuels profitables sont encore dans l'avenir. De même, un mâle de taille moyenne, qui commence à réaliser l'accouplement ventral avec de petites femelles, pourra ultérieurement s'accoupler à des femelles plus grandes. La fécondité des accouplements croît avec l'âge des mâles. Une retraite dans un contexte défavorable n'est alors qu'une "stratégie conditionnelle", où un effacement momentané préserve les chances d'un gain futur.

Une question subsiste pourtant : pourquoi les jeunes mâles ont-ils conservé la faculté de s'accoupler en position dorsale ? Ces accouplements sont fonctionnels, féconds, et la faible largeur du thorax des petits individus semble liée à la possibilité de réaliser ces accouplements. La valeur adaptative d'un génotype embrasse l'ensemble des inséminations réalisées au cours de l'existence, y compris les rares accouplements obtenus précocement, qui ont l'avantage de réduire le temps de génération. Mais les jeunes mâles échappent-ils à la compétition dans les conditions naturelles ? Seule une étude de terrain permettra de savoir si la structure des populations offre de telles opportunités (voir chapitre IV).

#### Comparaison des facteurs conditionnant le comportement de *Jaera italica* et *Jaera istri*.

Il est désormais possible de répondre à la question posée sur la divergence biométrique et comportementale des groupes ponto-caspien et méditerranéen.

Chez *Jaera italica*, l'insertion de la femelle entre les pattes du mâle requiert que le corps de ce dernier s'élargisse, celui de la femelle gardant ses proportions d'origine. Chez *Jaera istri* au contraire, le corps des animaux des deux sexes est élargi. La transformation porte

sur les marges latérales du corps, l'espace entre les pattes restant stable (fig. 33b). Cet écartement suit la même loi de croissance chez le mâle de Jaera istri et chez les petits mâles de Jaera italica. Si, dans la première espèce, on compare cette croissance à la croissance relative de la largeur de la femelle en fonction de la taille, on constate que dans les limites de tailles considérées, il n'existe pas de mâle assez grand pour tenir entre ses pattes la plus petite des femelles. Un autre caractère différenciant les espèces est l'absence de péréiopode préhensile.

L'évolution de la phase passive a dû diverger très tôt dans les deux groupes. Chez les formes ponto-caspiennes, l'évolution morphologique a joué sur un élargissement du corps dans les deux sexes. Il permet

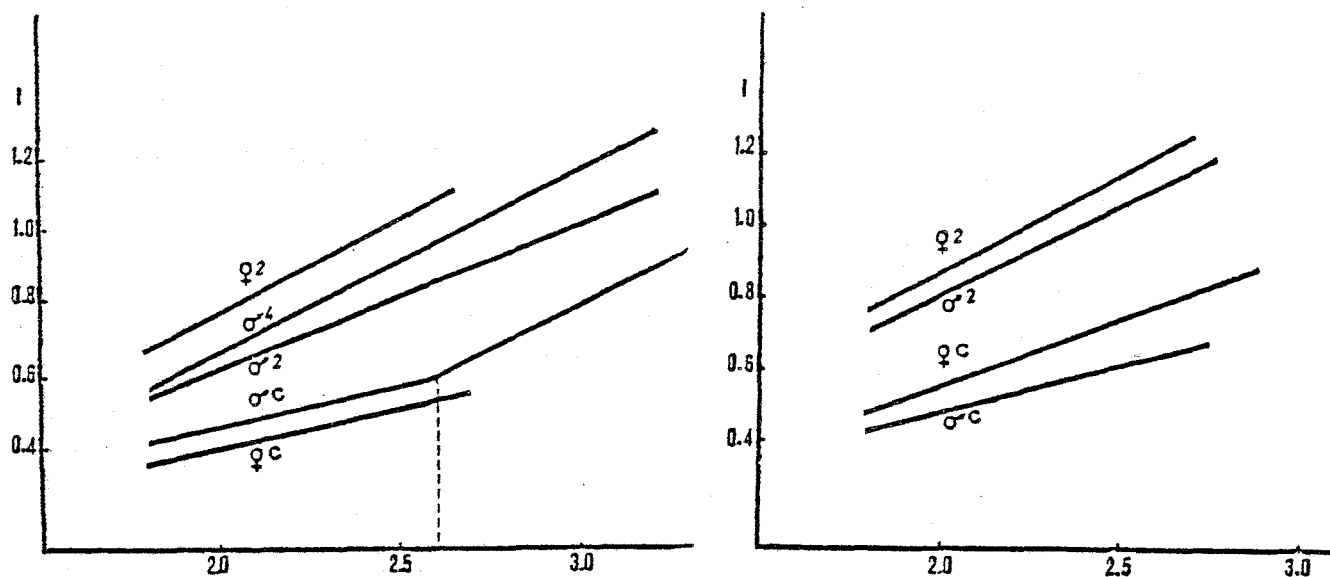


Figure 33. Comparaison des droites de régression de plusieurs variables de largeur en fonction de la longueur du corps chez Jaera italica (a) et J. istri (b). ♀2, largeur du second segment thoracique (péréionite) de la femelle ; ♂2, largeur du second segment thoracique du mâle ; ♂4, largeur du quatrième segment thoracique du mâle ; ♀c, espace séparant l'insertion des pattes (coxa) de la quatrième paire chez la femelle ; ♂c, espace séparant l'insertion des pattes de la quatrième paire chez le mâle. On voit que (1) la largeur du corps (♀2, ♂2) est plus faible et croît moins fortement chez J. italica que chez J. istri, dans l'un ou l'autre sexe, et que (2) l'écartement entre les pattes (♀c, ♂c) croît de façon semblable chez les mâles J. istri et les jeunes mâles J. italica. Le taux de croissance augmente chez les grands mâles J. italica et devient parallèle au taux de croissance du thorax (♂4). Aucun mâle J. istri ne peut tenir de femelle entre ses pattes, puisque  $sup(\delta c) < inf(\varphi 2)$ . Ce n'est pas le cas chez J. italica.

au mâle d'occuper une vaste surface sur le dos de la femelle, devenue quasiment circulaire. La "clé" permettant de résoudre les litiges n'est plus alors la taille respective des adversaires. Selon un modèle qualifié de "guerre d'usure" par Maynard Smith (1974), les deux protagonistes auraient le choix entre le respect du statu-quo et un conflit sans fin. Il n'y a pas d'autre alternative, car si un individu acceptait d'engager le conflit en se fixant un temps de lutte limité, il suffirait à l'autre de se fixer un temps plus long. La seule solution, hormis une stratégie mixte déterminant au hasard le choix des concurrents, est l'existence entre eux d'une asymétrie qui peut être quelconque, pourvu qu'elle soit systématique et puisse être reconnue sans équivoque par les deux. La plus courante serait de céder la priorité au premier arrivé. Elle constitue une stratégie "évolutivement stable". C'est la meilleure hypothèse qui permette d'interpréter les observations réalisées chez Jaera istri.

Ces études de laboratoire permettent donc d'avancer des hypothèses concernant la biologie reproductive actuelle des groupes ponto-caspien et méditerranéen. J'ai reporté aux études de terrain les conclusions concernant le comportement des espèces atlantiques et des petits mâles du groupe méditerranéen. Elles concernent l'une et l'autre l'accouplement dorsal, et sont nécessaires avant de conclure sur l'évolution des systèmes de reproduction.





## CHAPITRE IV

### L'ÉVOLUTION DU DIMORPHISME SEXUEL DE LA TAILLE : FACTEURS FLUCTUANTS

La reproduction n'a pas pour seule fonction d'assurer le renouvellement des individus. Elle doit aussi conduire les populations naturelles à travers des rythmes saisonniers, au cours desquels se modifient leur structuration en classes d'âge - et de taille -, le taux de remplacement des individus, la mortalité, la physiologie sexuelle des mâles et des femelles. Pourquoi les "préférences" sexuelles devraient-elles rester constantes dans ces circonstances ? Si des expériences réalisées au laboratoire dans des conditions contrôlées peuvent éclairer l'évolution des populations naturelles, elles ne sauraient remplacer les observations de terrain.

Dans la région de Roscoff cohabitent des espèces atlantiques et l'espèce du groupe méditerranéen Jaera nordica. Il est ainsi possible de décrire in situ le fonctionnement de deux systèmes de reproduction dans l'ensemble de leurs composantes éco-physiologiques et comportementales, et de comparer leur évolution sur un cycle annuel en des stations voisines.

#### Matériel et méthodes

Les populations étudiées devaient être monospécifiques et suffisamment abondantes pour permettre des relevés réguliers. Trois populations ont été retenues.

Les Jaera nordica (groupe méditerranéen) ont été récoltées à l'embouchure de la rivière du Diben, dans la baie de Primel-Trégastel. Elles vivent dans le courant d'eau douce à marée basse, et immergées dans l'eau de mer à marée haute.

Les Jaera ischiosetosa (groupe atlantique) forment une population nombreuse dans l'anse de Forban, située à l'est du promontoire dominé d'un menhir, près du lieu-dit Le Gouinel, au nord de Plouescat.

Les Jaera albifrons (groupe atlantique) viennent de la population des Hôtels, à droite du premier épi rencontré au sortir de la Station Biologique de Roscoff. A marée basse, les adultes restent au sec à la face inférieure des galets.

Toutes ces populations vivent à proximité d'autres espèces de Jaera, sans s'y mélanger.

Des échantillons ont été pris tous les deux mois, pendant une période de 13 mois pour la première espèce (un premier choix d'une autre population ayant été inapproprié), pendant 18 mois pour la seconde, et pendant 17 mois pour la troisième.

Au cours de cette période, chacune a connu une "catastrophe écologique", qui n'a pas eu de conséquence sur la continuation de l'expérience, mais qui vaut d'être signalée.

La population du Diben a été entièrement anéantie en novembre 1980 par le passage d'un bulldozer dans le ruisseau. Au relevé suivant, elle était totalement reconstituée, tant par son abondance que par la structure des tailles.

L'anse de Forban a été victime de la marée noire du Tanio, recouvrant toute la surface des rochers et du littoral, s'infiltrant même sous les pierres où vivent les Jaera. Elles ne semblent pas avoir souffert du pétrole, de composition non toxique, et les épandages de sable et de détergents n'ont pas suffi à les recouvrir.

La population des Hôtels, comme celle du Diben, a entièrement disparu, mais pour des raisons inconnues, en août 1980 (épandage de détergents ? saison touristique ? coup de chaleur, les adultes vivant à l'air libre à marée basse ?). Comme celle du Diben, elle était parfaitement reconstituée au relevé suivant.

Je ne cite ces sinistres que parce qu'ils témoignent d'une remarquable reprise des populations de Jaera. De telles décimations ne sont sans doute pas des événements extraordinaires dans cet habitat.

Les échantillons ont été pris en frappant à plat des pierres portant des Jaera contre la surface de l'eau contenue dans une cuvette. Cette méthode permet de récupérer l'ensemble des individus en évitant le biais des habituelles méthodes visuelles. Elle fournit des échantillons de plusieurs milliers d'individus. Les stades juvéniles manquent systématiquement dans les relevés, et n'ont pu être retrouvés à la surface des cailloux. Il est possible que les petits individus vivent sur ou dans le gravier sous-jacent aux pierres portant les adultes.

Les échantillons sont ramenés au laboratoire, à une température de 17° et sous une photopériode constante lumière/obscurité de 16/8 h : plutôt que de chercher à reproduire les saisons, j'ai préféré travailler dans des conditions comparables.

Pendant 48 h d'acclimatation, il est procédé au comptage des animaux, les différents échantillons d'une même population sont vérifiés pour écarter les mélanges plurispécifiques, et les souches sont réparties en plusieurs cuvettes homogénéisées et de densités comparables.

Puis les couples sont relevés tous les matins à 10 h pendant une semaine. Les animaux sont mesurés, ainsi que le contenu d'une cuvette servant de témoin. La taille a un peu augmenté entre temps, mais de manière identique. Les oeufs des femelles sont comptés. Celles-ci sont tuées, éclaircies à la potasse et au toluène, puis montées entre lame et lamelle. Leur stade physiologique est estimé par dénombrement des couches de l'organe cuticulaire. Cette opération qui n'est possible que dans les espèces atlantiques a été faite sur Jaera ischiosetosa (en raison du travail matériel considérable qui est nécessaire, elle concerne seulement sept échantillons témoins et cinq échantillons expérimentaux).

Le nombre de couples obtenus en une semaine chez Jaera albifrons s'étant avéré systématiquement trop bas, les données n'en sont pas exploitables et elles ne seront pas considérées ici. Elles n'ajoutent rien aux observations faites sur Jaera ischiosetosa.

Les paramètres étudiés se décomposent en indicateurs éco-physiologiques de la dynamique des populations, et en paramètres de la sélection sexuelle.

Une étude causale de la dynamique des populations de Jaera demanderait un travail d'ensemble qui n'est pas dans la perspective de

cette étude. Par exemple, aucune mesure d'abondance n'a été faite, les techniques adéquates étant encore à inventer. Les méthodes utilisées jusqu'ici chez Jaera par de nombreux auteurs (nombre d'individus capturés à vue en un temps défini par un observateur muni d'une pince) n'ajoutent pas d'information nouvelle à la constatation empirique que les Jaera sont plus abondantes au printemps et en été. De même, il n'est guère possible d'étudier le taux de remplacement des individus.

Au reste, ces paramètres importaient peu dans une étude se limitant à quelques variables opératoires permettant de savoir (sinon comprendre) quelles "stratégies" démographiques étaient suivies par les populations, et qui soient aussi des variables pertinentes dans un travail portant sur la sélection sexuelle.

Les paramètres démographiques considérés sont les suivants :

- distribution des tailles dans les deux sexes,
- distribution des stades physiologiques des femelles,
- relation taille-stade physiologique,
- relation taille-fécondité.
- trois coefficients d'état de la population dans son ensemble : pourcentage de mâles, pourcentage de femelles ovigères, et nombre total d'oeufs pour l'effectif total des femelles.

Ces paramètres sont étudiés sur les échantillons témoins et comparés d'un relevé sur l'autre pour décrire l'évolution de la population. Les couples formés sont ensuite comparés au témoin.

#### Evolution démographique des populations naturelles

Dans la population de Jaera nordica du Diben (tableau 3 ), la moitié des femelles sont ovigères dans la plupart des relevés, ce qui correspond à un rythme de ponte d'une mue sur deux au cours de leur vie adulte. Une dormance reproductive hivernale à lieu en janvier : 10 % seulement des femelles sont ovigères.

La reproduction reprend en février. La taille des adultes reste élevée pendant tout l'hiver, les mâles étant plus grands que les femelles. La taille maximale est atteinte en avril, avec une fécondité accrue.

L'été est une période d'expansion démographique où la structure de la population est très différente. Les grands individus de l'hiver ont

Tableau 3 - Fluctuations saisonnières de la structure de la population et de la distribution des couples dans la population de Jaera nordica du Diben.

	Février 79 (20)	Avril 80 (20)	Juin 80 (21)	Août 80 (21)	Novembre 80 (5)	Janvier 81 (8)	Février 81 (20)
<u>Mâles</u>							
Témoin : effectif	94	48	71	54	---	88	39
moyenne	2,97	2,97	2,22	2,00	---	2,57	2,77
écart-type	0,70	0,75	0,53	0,52	---	0,48	0,60
Couples : effectif	85 + 1	41 + 2	43 + 5	34 + 2	---	25 + 1	9
moyenne	3,42	3,71	3,00	3,09	---	3,11	3,59
écart-type	0,26	0,35	0,44	0,33	---	0,15	0,38
<u>Femelles</u>							
Témoin : effectif	112	57	86	78	---	88	24
moyenne	2,39	2,78	2,35	2,02	---	2,17	2,46
écart-type	0,42	0,36	0,56	0,36	---	0,33	0,32
Couples : effectif	85 + 1	41 + 2	43 + 5	34 + 2	---	25 + 1	9
moyenne	2,40	2,52	1,95	1,95	---	1,95	2,43
écart-type	0,34	0,33	0,34	0,28	---	0,12	0,44
Corrélation $d/\varphi$	0,61	0,67	0,77	0,53	---	0,00	0,91
Pourcentage $d/d+\varphi$	0,46	0,46	0,45	0,41	---	0,50	0,62
Pourcentage $\varphi_w/d$	0,53	0,49	0,48	0,53	---	0,10	0,50
nb. d'oeufs/ nb. $\varphi$	5,61	9,99	4,51	3,37	---	1,28	5,42

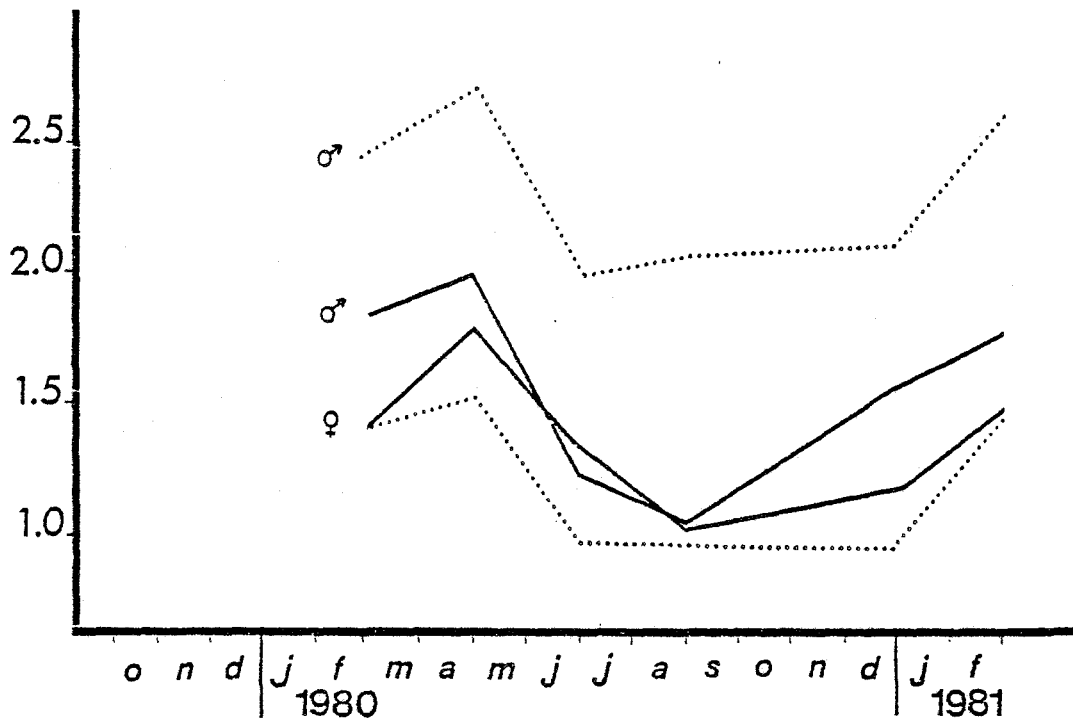


Figure 34. Evolution saisonnière de la moyenne de taille du témoin (lignes continues) et des couples en position ventrale (lignes pointillées) dans la population de J. nordica du Diben.

disparu et la taille moyenne est très basse, sans dimorphisme sexuel de la taille (fig. 34). Le nombre d'oeufs par femelle est donc faible. Ces caractéristiques s'accroissent de juin à août. Les données manquent en automne, par suite de la disparition de la population.

La population de Jaera ischiosetosa du Gouinel (tableau 4 ) suit des fluctuations parallèles à celles de Jaera nordica, mais les modalités physiologiques en sont différentes. Il est ici possible de connaître l'âge physiologique des femelles. Le pourcentage de chaque stade ne présente pas de cycles très importants (fig. 35). Le nombre de stades ovigères est toujours de trois, correspondant à la présence de 4, 5 et 6 couches dans les organes cuticulaires. En hiver apparaissent, en 1980 comme en 1981, des femelles plus âgées pouvant présenter jusqu'à 10 couches, mais elles restent peu nombreuses. Ces femelles de stade supérieur à 6 ne dépassent jamais 10 % de la population. Elles disparaissent à la belle saison, de juin à août, devant l'arrivée de femelles plus jeunes. Celles-

Tableau 4 - Fluctuations saisonnières de la structure de la population et de la distribution des couples dans la population de Jaera ischiosetosa du Gouinet.

	Octobre 79 (5)	Novembre 79 (5)	Février 80 (20)	Avril 80 (20)	Juin 80 (21)	Août 80 (21)	Novembre 80 (5)	Janvier 81 (8)	Février 81 (20)
<u>Mâles</u>									
Témoin : effectif moyenne	58 1,81	110 1,68	82 1,96	83 1,74	69 1,70	65 1,65	69 1,81	96 2,08	50 1,83
écart-type	0,16	0,22	0,30	0,27	0,25	0,18	0,30	0,26	0,29
Couples : effectif moyenne	84 1,82	73 1,85	85 2,05	93 1,95	108 1,76	89 1,73	58 1,95	50 2,04	32 2,01
écart-type	0,16	0,17	0,24	0,25	0,19	0,14	0,17	0,24	0,28
<u>Femelles</u>									
Témoin : effectif moyenne	122 2,45	115 2,51	169 2,88	173 2,81	172 2,49	124 2,22	122 2,55	152 2,96	134 2,82
écart-type	0,35	0,49	0,62	0,63	0,50	0,43	0,44	0,69	0,74
Couples : effectif moyenne	84 2,47	73 2,37	85 2,71	93 2,62	108 2,40	89 2,34	58 2,68	50 2,84	32 2,79
écart-type	0,28	0,35	0,52	0,46	0,38	0,32	0,39	0,46	0,49
Corrélation $d/\varphi$	0,37	0,50	0,58	0,62	0,52	0,32	0,34	0,55	0,79
Pourcentage $d/\delta + \varphi$	0,32	0,48	0,33	0,32	0,29	0,34	0,36	0,39	0,27
Pourcentage $\varphi_w/\varphi$	0,36	0,35	0,39	0,54	0,51	0,40	0,46	0,45	0,43
nb. d'oeufs/nb. $\varphi$	3,56	3,04	6,93	10,99	6,42	3,45	6,45	10,51	9,54

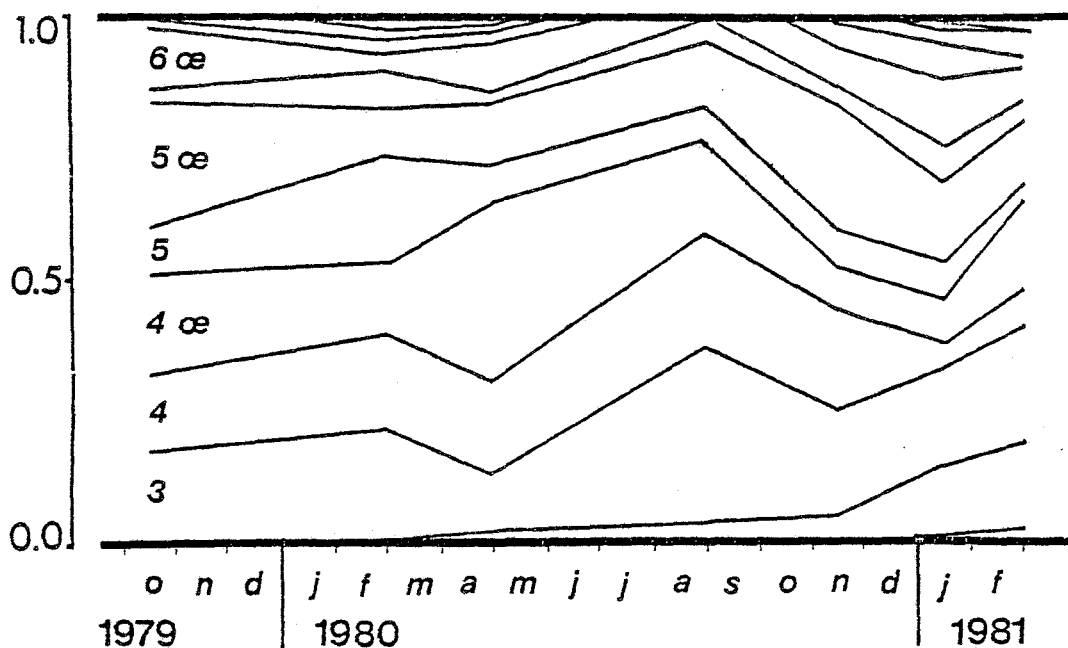


Figure 35. Fluctuations saisonnières de la fréquence des stades physiologiques des femelles dans la population de *Jaera ischiosetosa* du Gouinel. Les stades sont définis par le nombre de couches de l'organe cuticulaire : De bas en haut : stade 3 sans oostégites (3), stade 4 sans oostégites (4), stade 4 avec oostégites (4 oe), stade 5 sans oostégites (5), stade 5 avec oostégites (5 oe), stade 6 sans oostégites, stade 6 avec oostégites (6 oe), etc...

ci présentent également peu de fluctuations dans leur répartition, en dépit du rajeunissement estival qui voit les femelles de stade 3 dominer en août, tandis que les stades 4 et 4-ovigère dominaient en avril.

Dans l'ensemble, la population est donc très stable quant à la répartition des stades physiologiques des femelles adultes, et le nombre de pontes successives attendues d'une femelle doit être assez constant. Il n'en va pas de même de l'évolution des tailles.

Paradoxalement, la taille moyenne de chaque stade varie de façon très régulière, en parallèle à la taille moyenne de la population (fig. 36). Cette variation pourrait être due à un taux de croissance différent selon la saison, mais elle pourrait correspondre aussi à un retard



hivernal de la maturité sexuelle : chez Jaera, le nombre de stades juvéniles n'est pas constant, et les individus parviennent à l'âge adulte au terme d'un nombre variable de mues post-natales. L'existence de femelles dont le nombre de couches cuticulaires varie à gauche et à droite rend également possible l'existence d'un arrêt du cycle reproducteur pendant l'âge adulte, à l'instar de la dormance reproductrice observée chez Jaera italica et Jaera nordica, dont il pourrait être l'analogue éco-physiologique.

Cependant, il n'y a pas d'arrêt de la reproduction chez Jaera ischiosetosa, et le nombre de femelles ovigères reste élevé. La fécondité est médiocre, en dépit de la grande taille des adultes : les femelles

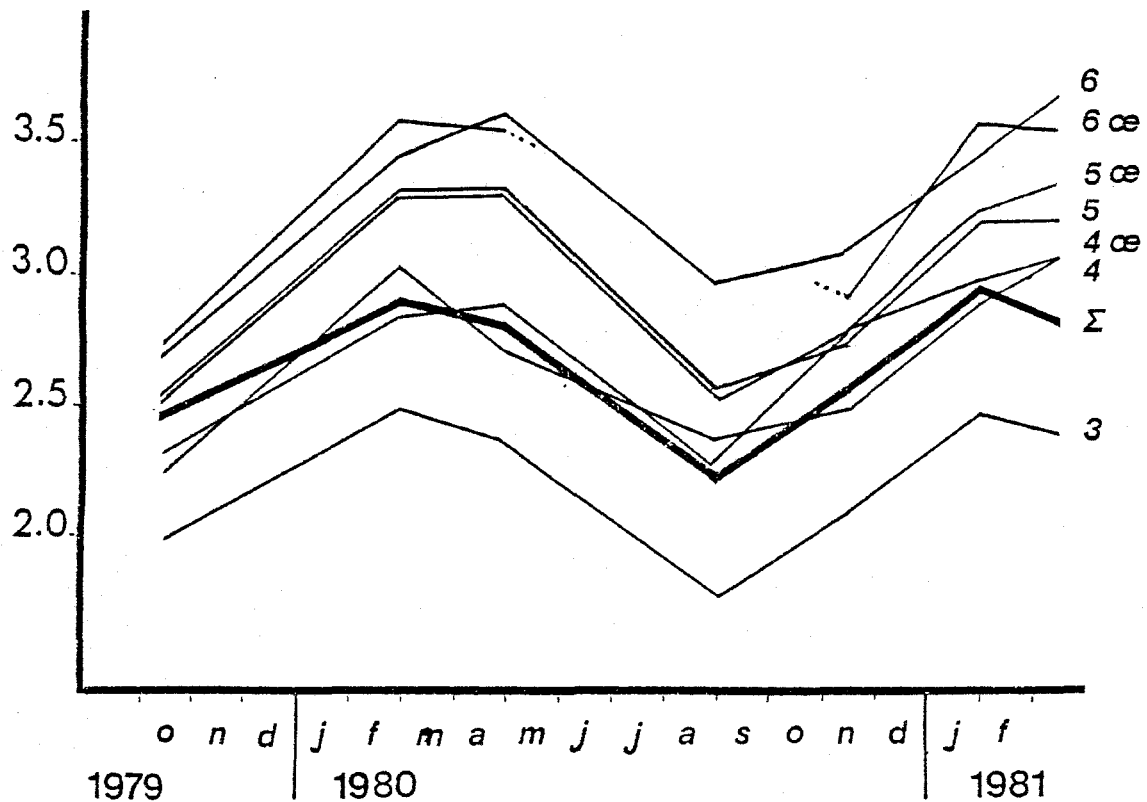


Figure 36. Fluctuations saisonnières de la longueur moyenne des femelles de même stade physiologique dans les populations de Jaera ischiosetosa du Gouinel. Les légendes sont les mêmes que pour la figure 35 ;  $\Sigma$ , moyenne générale des femelles.

semblent grandir, plus qu'elles ne produisent d'oeufs. Couplé au ralentissement du métabolisme dû aux basses températures hivernales, ce phénomène pourrait entraîner un faible taux de reproduction, expliquant la plus faible abondance de la population.

En avril, les femelles sont toujours de grande taille. Plus de la moitié d'entre elles sont ovigères, et le taux de fécondité augmente.

Les mois suivants sont une période de forte densité. La taille des individus est faible, par suite du renouvellement de la population, d'où les grands adultes ont disparu. La fécondité est en conséquence peu élevée. Le dimorphisme sexuel de la taille se maintient.

Le cycle saisonnier des Jaera ischiosetosa semble constitué de deux périodes : en hiver-printemps, la densité est faible, la taille des animaux élevée. La période été-automne est celle d'une forte densité, avec de petits individus. Elles sont réunies au printemps par une période charnière de forte fécondité et d'expansion démographique.

Le nombre d'oeufs incubés dans le marsupium croît linéairement en fonction de la taille (fig. 37). La fécondité suit la droite de régression :

nombre d'oeufs =  $16,332 \times \text{longueur (mm)} - 31,915$  ; ( $r = 0,94$  ;  $N = 333$ ).

Cette croissance linéaire se retrouve dans les autres espèces observées (Jaera hopeana, Jaera nordmanni, Jaera italica, Jaera istri, Jaera albifrons). Elle provient du fait que les ovaires ont la forme de deux cordons traversant le thorax d'avant en arrière. Leur largeur correspond au diamètre d'un oeuf. Ceux-ci forment deux chapélets : le nombre d'ovocytes dépend de la longueur de l'ovaire.

La courbe est d'origine 1,95 mm (0 oeuf), l'état ovigère commençant en théorie à 2,00 mm (1 oeuf). La plus petite femelle ovigère observée avait une taille de 2,06 mm et portait 4 oeufs. Une seule femelle a été trouvée avec 2 oeufs ( $L = 2,22$  mm). Les plus grandes femelles ovigères rencontrées dans la population naturelle ont une taille double de celle-ci. Leur portée, sans doute la dernière de l'existence, est d'un effectif supérieur à la moyenne. La plus grande femelle mesurait 4,36 mm et portait 60 oeufs (exclue du calcul de la régression).

Ces limites sont des valeurs extrêmes qui varient selon la saison. Si la mesure de la régression ne varie pas d'un relevé à l'autre,

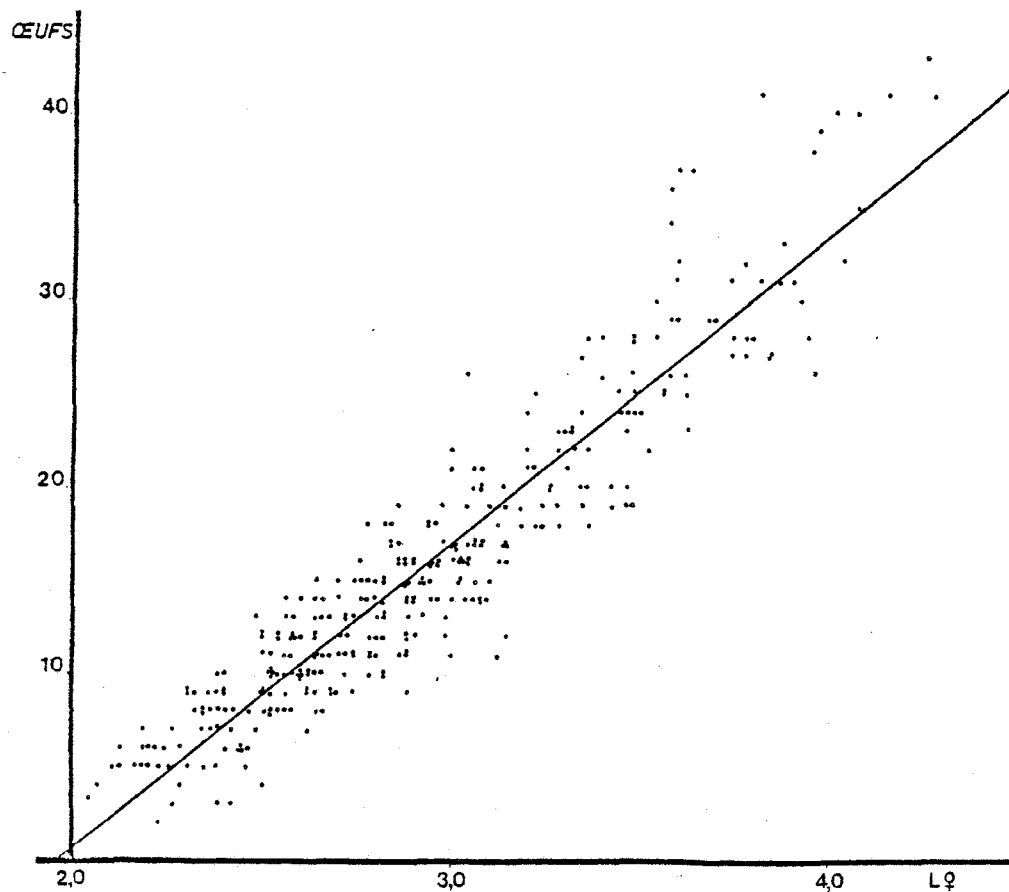


Figure 37. Nombre d'oeufs dénombrés dans le marsupium en fonction de la longueur des femelles J. ischiosetosa du Gouinel. Les données de l'ensemble des relevés ont été groupées.

la taille de la plus petite femelle ovigère rencontrée passe de 2,06 - 2,10 mm (juin-août) à 2,36 - 2,40 mm (février-avril), avec des valeurs intermédiaires dans les autres relevés. Ceci provient du fait que les femelles atteignent le stade physiologique 4-ovigère à une taille plus élevée en hiver-printemps qu'en été-automne.

On peut proposer l'explication suivante à ce retard d'acquisition de la fertilité : si le nombre d'oeufs produits est une fonction croissante de la taille acquise, l'acquisition de la taille varie en fonction inverse de la quantité d'énergie allouée à la production d'ovocytes. L'acquisition d'une taille minimum de 2 mm est nécessaire pour entrer dans la période reproductive. Tout retard de reproduction ne peut qu'accroître

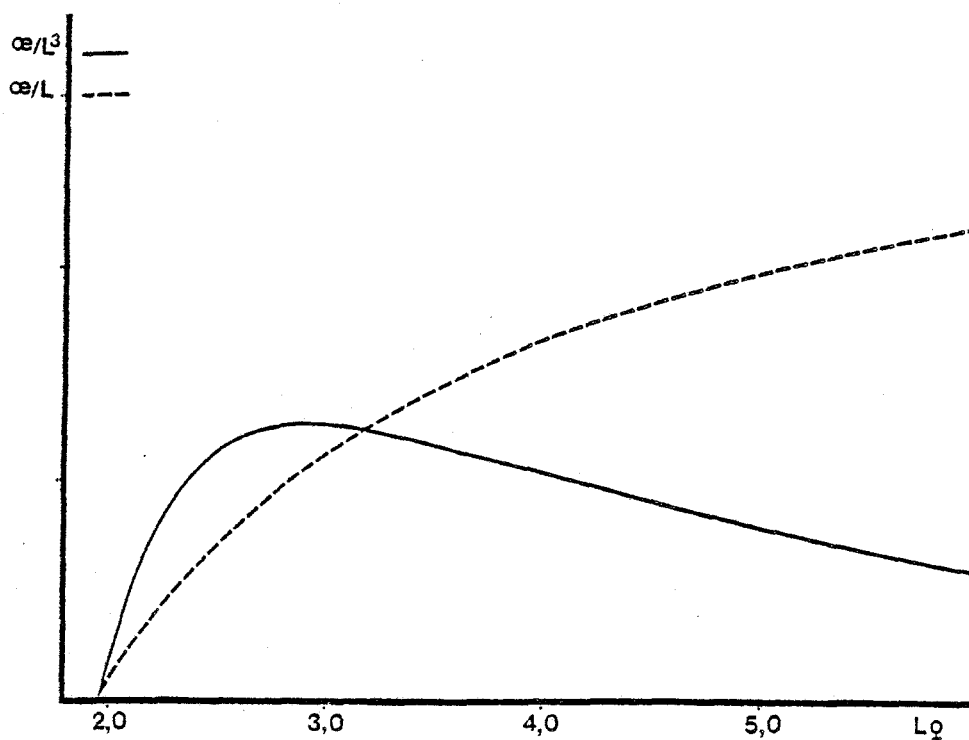


Figure 38. Energétique de la fécondité en fonction de la taille et du volume, à un facteur près, chez Jaera ischiosetosa. Horizontalement, longueur des femelles ; verticalement :  $oe/L$ , nombre d'oeufs dénombrés dans le marsupium rapporté à la taille ;  $oe/L^3$ , nombre d'oeufs rapportés au cube de la taille. Le maximum de  $oe/L^3$  est pour une taille de 2,90 mm.

le nombre d'oeufs produit par un individu. C'est pourquoi le rapport de la fécondité à la taille acquise est une fonction croissante et continue de la taille (ligne tiretée ; fig. 38). Cependant, la fécondité dépend de la taille, et non de la biomasse. Le rapport du nombre d'oeufs à une fonction cubique de la taille (ligne continue, fig. 38) passe par un maximum à 2,90 mm puis décroît. Cette courbe représente une maximisation de l'énergie utilisée pour la reproduction.

Cette maximisation de l'effort reproductif ne se rencontre qu'en été-automne, lorsque la population est dense, la compétition élevée, et le taux de renouvellement des femelles rapide. En hiver-printemps, la compétition serait moins forte. A l'approche de la poussée démographique de printemps, les femelles alloueraient leur énergie à l'accroissement de la taille et du nombre absolu d'oeufs à produire ultérieurement. Ce retard de maturité a tous les caractères d'une mise en réserve d'énergie. Elle sera utilisée lors de l'explosion démographique que ces femelles provoqueront au printemps.

Ces fluctuations annuelles se retrouvent, plus accentuées, sur les côtes britanniques (Jones et Naylor, 1971 ; Jones, 1974). Dans la Baltique, les femelles des espèces atlantiques ne sont ovigères que d'avril à septembre (Jazdzewski, 1969 ; Sjöberg, 1970). Les conditions les plus sévères se rencontrent dans les eaux subarctiques de Terre Neuve, où les femelles sont dépourvues d'oostégites de septembre à mars. La reproduction commence en juin avec une explosion démographique. Elle est due à de très grandes femelles hivernantes qui ne survivront pas à la saison reproductive, qui ne dure que trois mois (Steele et Steele, 1972). Ces études ne présentent malheureusement aucune donnée sur la distribution des stades physiologiques.

Les populations bretonnes de Jaera ischiosetosa occupent une zone marginale dans l'aire de répartition géographique des espèces atlantiques, et ne sont sans doute pas les plus représentatives.

De même, Jaera nordica est-elle la plus septentrionale des espèces méditerranéennes.

La première semble mieux adaptée aux conditions hivernales que la seconde, qui connaît un arrêt de la reproduction bien plus important. Sur le reste de l'année, le nombre d'oeufs par femelle est similaire, en dépit de modalités physiologiques différentes. Ceci est dû au fait qu'elles vivent dans des stations semblables, et explique aussi le fait que la taille des femelles est très comparable dans les deux populations.

La différence la plus étrange entre les deux espèces concerne le sex-ratio. Chez Jaera nordica, le nombre de mâles est constamment égal à celui des femelles (ce qui est contradictoire avec l'échantillonnage fluctuant du simple au double, donné par Jones, 1974). Chez Jaera ischiosetosa, ce rapport reste constamment de un mâle pour deux femelles. Pourtant, le déterminisme chromosomique du sexe est du type hétérohomogamétique (Staiger et Bocquet, 1954), et Cléret (1966) a vérifié que le rapport à la naissance est de un mâle par femelle.

#### Fluctuations saisonnières de la formation des couples chez Jaera nordica.

Les modalités de l'accouplement rencontrées dans cette espèce sont très proches de celles des Jaera italica. Les couples en position dorsale ou ventrale sont séparés par la même limite à 0,5 mm de la bissectrice (fig. 39), et les couples "ventraux" se distribuent parfaitement

autour de la droite de coaptation "optimale" à 1 mm.

Il existe trois types d'accouplements hétérosexuels, que nous allons considérer tour à tour. Les accouplements homosexuels ne représentent que 1,21 % du total (deux accouplements dorsaux mâle-mâle et un accouplement dorsal femelle-femelle).

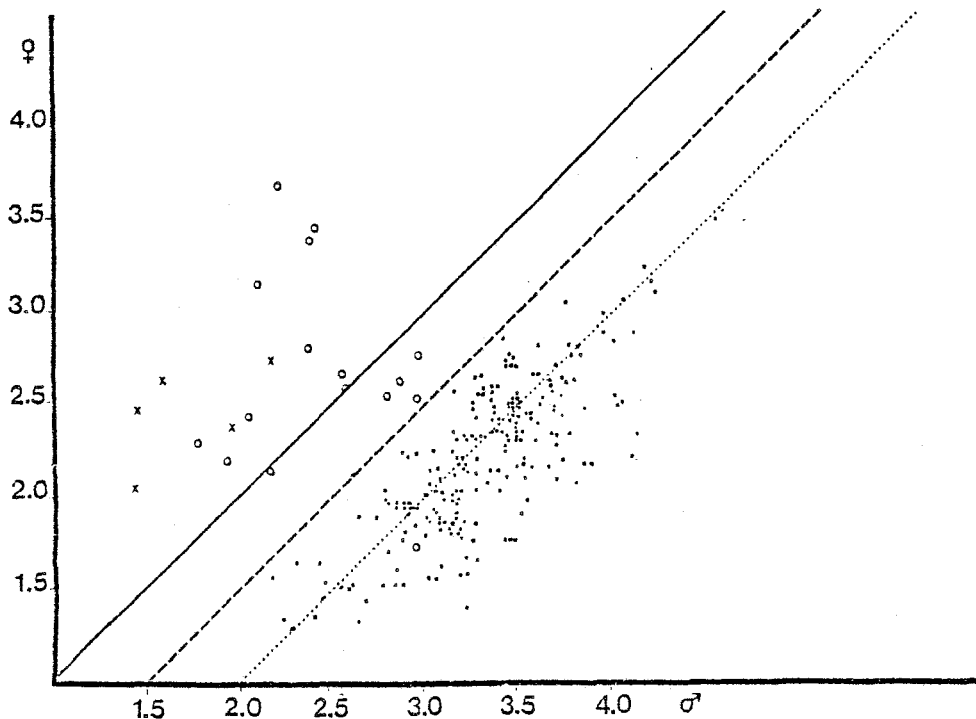


Figure 39. Taille des mâles et des femelles accouplés dans l'ensemble des relevés de la population de Jaera nordica du Diben.  
Croix : accouplements dorsaux où la femelle n'est pas dans une période de réceptivité ; cercles : accouplements dorsaux avec des femelles réceptives ; points : accouplements ventraux.

- Les couples en position ventrale sont les plus nombreux. La taille des partenaires fluctue avec les tailles moyennes de la population. Dans les relevés estivaux (juin et août) où le dimorphisme sexuel disparaît dans la population par suite de son renouvellement démographique, il existe encore de grands mâles pour s'accoupler dans cette position. L'écart de leur taille à la moyenne est élevé (fig. 40).

Les résultats fournis par les femelles sont différents de ceux des expériences réalisées au laboratoire sur Jaera italica, puisque la taille des femelles accouplées est constamment plus faible que la moyenne de la population, sans être toujours significativement différente. Ceci

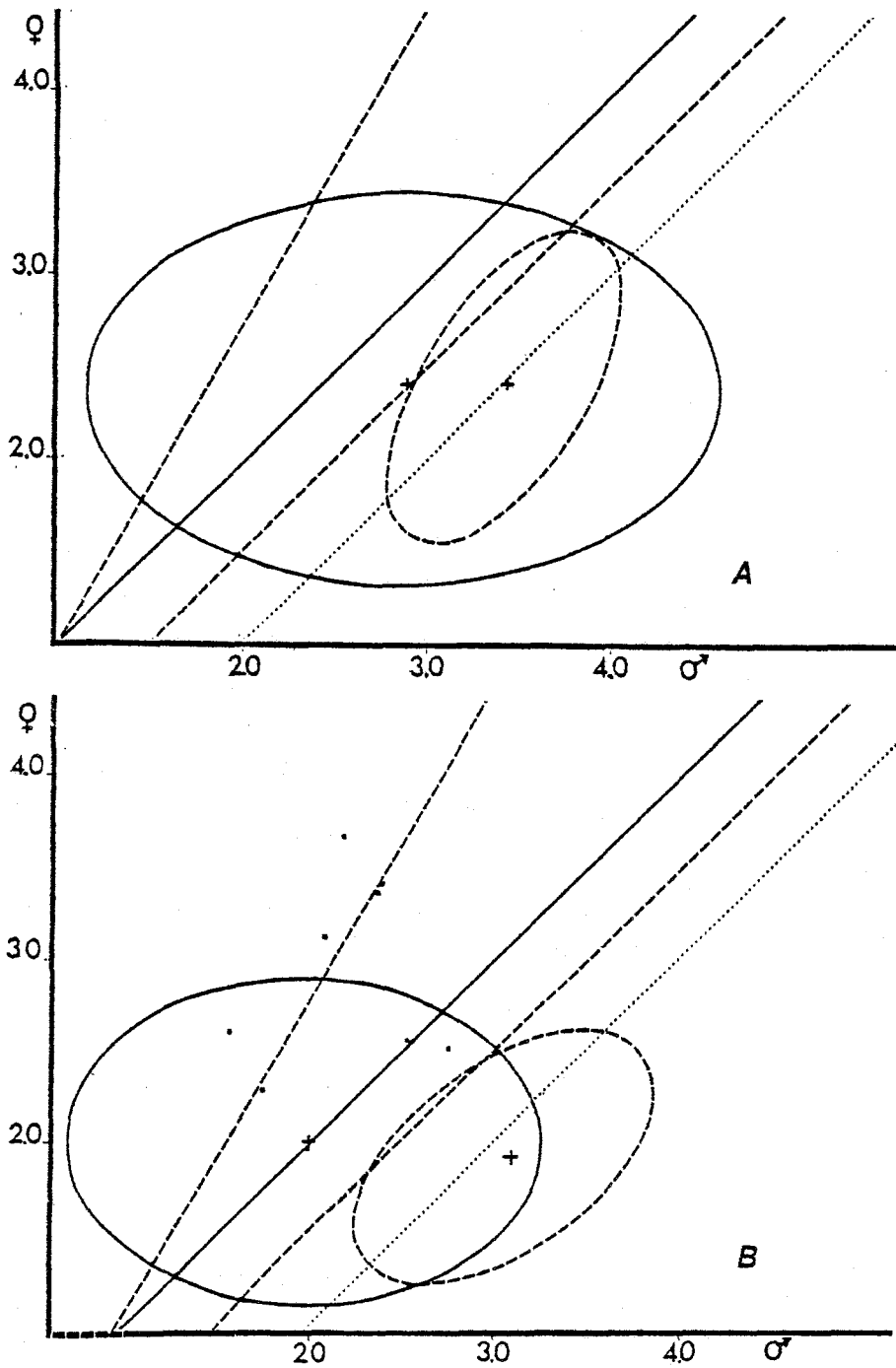


Figure 40. Ellipses d'équiprobabilité ( $P = 0,95$ ) des couples théoriques (trait plein) et des couples observés en position ventrale (tireté) dans la population de *Jaera nordica* du Diben en avril (a) et en août (b). Les distributions sont supposées gaussiennes. Points : couples dorsaux observés en juin et en août. Les lignes correspondent aux droites de la figure 32 (voir aussi tableau 2).

est dû au fait que seules les grandes femelles sont exclues des couples "ventraux".

Les femelles s'accouplent dès le début de l'âge adulte, à partir d'une taille de 1,25 mm. La première cohorte est celle des femelles dépourvues d'oostégites, qui abordent leur premier cycle reproducteur. Elles sont nombreuses dans les relevés de février et juin, où elles constituent une classe de taille bien séparée de celle des autres femelles accouplées, qui ont des oostégites. Sur la figure 41, il s'agit du premier pic de la distribution bimodale de ces deux échantillons. Leur taille varie entre 1,25 et 1,80 mm. Le mode plus élevé ne comprend que des femelles ovigères, et apparaît dans l'ensemble des relevés. En avril, un troisième mode se sépare du précédent, entre 2,88 et 3,24 mm. Deux intermues séparent les accouplements successifs d'une même femelle. En admettant que cette nette distinction des femelles accouplées en trois classes de taille corresponde à autant de cycles reproductifs, ces femelles connaîtraient trois cycles de ponte successifs, comme celles de l'espèce étudiée précédemment.

- Les couples formés en position dorsale ne comprennent que des femelles ovigères, dont la taille est supérieure ou égale à celle des second et troisième modes (jusqu'à 3,68 mm).

Les mâles sont plus petits que ceux des couples ventraux (fig. 39). Leur taille doit être considérée dans chacun des relevés en comparaison de la distribution des mâles accouplés ventralement (fig. 41). Il apparaît alors clairement que ces mâles sont toujours situés en début de distribution, parmi les plus petits des individus accouplés. A l'inverse, les femelles accouplées dorsalement sont toujours les plus grandes des femelles en stade D préparturriel. La seule exception (en janvier 81) est sans doute due à un couple prélevé alors qu'il s'apprêtait à réaliser le retournement dorso-ventral par lequel commence la phase passive.

- Le troisième type d'accouplement (fig. 39) associe de très petits mâles (1,40 à 2,22 mm) à des femelles qui ne sont pas en stade D de l'intermue préparturrielle, mais en stade C (la phase la plus longue) de l'intermue avec ou sans oostégites.



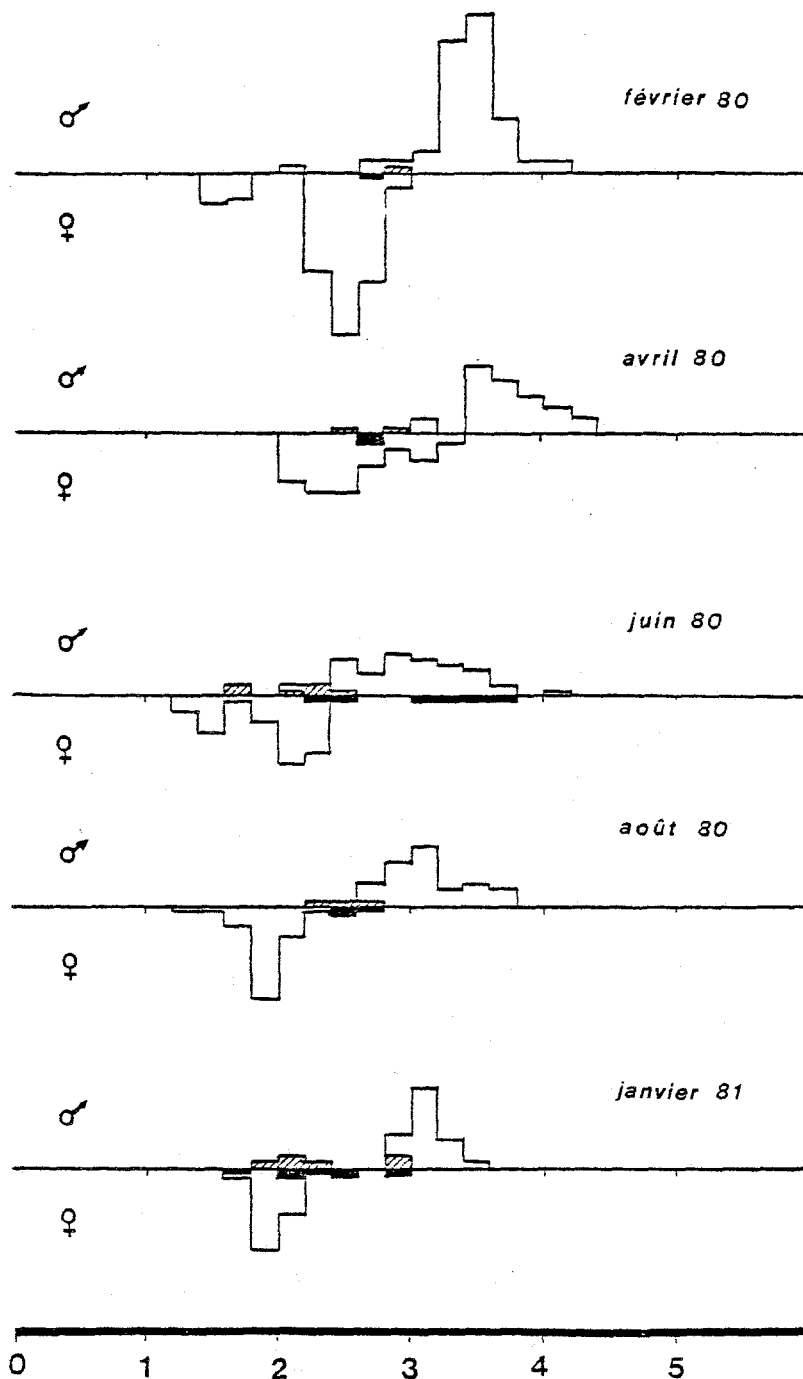


Figure 41. Distribution de taille des mâles et des femelles accouplés dans les différents relevés de la population de *Jaera nordica* du Diben. Les individus hachurés ou en noir correspondent respectivement aux mâles et aux femelles accouplés dorsalement. Il n'y a pas de couples dorsaux en février 81.

L'ensemble de ces observations peut s'interpréter ainsi : l'existence des femelles comporterait trois cycles de reproduction. Elles atteindraient des tailles très grandes, identiques à celles des femelles Jaera ischiosetosa des populations voisines. Elles suivraient les mêmes "stratégies" démographiques, et leur taille ne dépendrait que des contraintes bioénergétiques liées à la production et l'incubation des oeufs. Toutes s'accoupleraient avec une probabilité égale, soit une fois par cycle reproductif. La plus grande partie d'entre elles s'apparie en position ventrale avec de grands mâles. Les plus âgées s'accouplent en position dorsale avec des individus plus jeunes.

La vie adulte des mâles comprend trois phases successives : dans un premier temps, ils s'accouplent dorsalement à des femelles non disponibles pour l'insémination. On ne saurait décider qu'il s'agit d'une phase ontogénique de maturation du comportement sexuel, ou d'une activité de remplacement chez des individus privés de partenaires du fait de la compétition. Ils ont ensuite accès aux femelles de grande taille qui ne peuvent s'accoupler qu'en position dorsale. La faible taille des mâles leur assure sur le dos de ces femelles une aire de sustentation supérieure à celle qu'auraient des mâles plus grands. L'accouplement dorsal reste néanmoins d'une stabilité moindre que l'accouplement ventral. Le nombre de couples trouvés dans cette position ne rend sans doute pas compte de leur importance numérique réelle. Ces couples sont relativement peu féconds par suite de la mortalité des femelles âgées.

La croissance continue fait accéder les mâles à la phase passive. Elle commence à 2,18 mm, plus tôt que chez Jaera italica (la maturité sexuelle est plus précoce dans les deux sexes). Ils s'apparient d'abord exclusivement aux femelles pubères, puis à des partenaires plus âgées. Il en découle une corrélation positive toujours significative entre la taille des mâles et des femelles (tableau 3 ). Les effets 2 et 3 signalés dans les populations expérimentales de Jaera italica se retrouvent donc dans les populations naturelles de Jaera nordica.

#### Fluctuations saisonnières de la formation des couples chez Jaera ischiosetosa

Les femelles de Jaera ischiosetosa gardent ouvert en permanence un organe copulateur constitué par la première couche cuticulaire. Contrairement à l'espèce précédente, elles peuvent donc s'accoupler

n'importe quand, indépendamment du stade d'intermue ou de la période de leur cycle.

Pourtant, l'accouplement ne se fait pas au hasard. Sur l'ensemble des couples obtenus au laboratoire, tous relevés groupés, 28,4 % ( $\pm 1,7$ ) seulement correspondaient à des femelles pourvues d'oostégites, pour une proportion de 53,7 % ( $\pm 1,6$ ) dans le témoin. Ceci pouvant être dû au fait que les femelles accouplées sont plus jeunes que la moyenne, on ne considère alors que les femelles d'une taille supérieure à 2,40 mm, qui ont atteint la période fertile dans tous les relevés. La proportion reste encore de 36,1 % ( $\pm 2,3$ ) de femelles ovigères dans les couples, pour 65,9 % ( $\pm 1,7$ ) dans le reste de la population. Il y a donc un déficit de femelles ovigères dans l'échantillon expérimental.

Il y a aussi moins de femelles en préparation à la mue. Les femelles sans oostégites qui préparent la mue de ponte deviennent pré-ovigères : leurs ovocytes se pigmentent en vert dans les ovaires et deviennent visibles par transparence à travers la cuticule. Chez les femelles ovigères, la préparation de la mue se reconnaît au contenu du marsupium : le corps des embryons, jusqu'alors recourbé dans l'enveloppe de l'oeuf, se déploie et prend une posture allongée. Les embryons quittent ensuite le marsupium, qui est vide à la fin de l'intermue.

Ces stades ont été systématiquement relevés d'avril 1980 à février 1981. 4,8 % ( $\pm 1,2$ ) seulement des femelles sans oostégites accouplées étaient préovigères, contre 13,4 % ( $\pm 1,6$ ) dans le témoin. De même, 7,5 % ( $\pm 2,3$ ) seulement des femelles accouplées pendant leur phase à oostégites montraient des jeunes prêts à sortir du marsupium ou déjà nés, contre une proportion de 25,8 % ( $\pm 2,1$ ) parmi les femelles du témoin. Ces phénomènes se retrouvent dans tous les relevés.

Les femelles accouplées sont donc plus souvent en stade C du cycle d'intermue, et dans l'étape sans oostégites. Cette situation est l'inverse de celle trouvée dans le groupe méditerranéen. Mais elle ne résulte pas ici d'une contrainte physiologique absolue. Si les femelles accouplées sont le plus souvent en cours de production d'ovocytes, c'est parce que le sperme reçu sera utilisé dès la fin de l'intermue pour féconder les oeufs.

Le plus grand nombre d'accouplements observés en stade C peut s'expliquer par le fait que le comportement des Jaera ischiosetosa comprend une parade sexuelle. Les mâles posent les peignes sexuels de leurs périéo-

podés 6 et 7 à la surface du dos de la femelle. Solignac (1972) estime que la réception sensorielle de ce signal par la femelle conditionne la copulation. Le stimulus doit être très précis, car l'espèce Jaera albifrons, souvent sympatrique de Jaera ischiosetosa manifeste un comportement très proche. Il est possible que cette perception soit plus aisée à travers une cuticule en continuité avec l'ectoderme (au stade C), que lorsque l'ectoderme se détache du squelette externe pour sécréter la couche cuticulaire suivante (en stade D).

L'accouplement ne se fait pas non plus à une taille quelconque (tableau 4, fig. 42).

Dans l'échantillon témoin, la taille moyenne des mâles et des femelles varie de façon synchrone au cours de l'année. Ils sont plus grands en hiver-printemps qu'en été et en automne, mais sans réelle harmonie : de janvier à avril, la taille des mâles reste faible par rapport à l'accroissement considérable de celle des femelles. Ils ne semblent pas suivre des évolutions rigoureusement semblables.

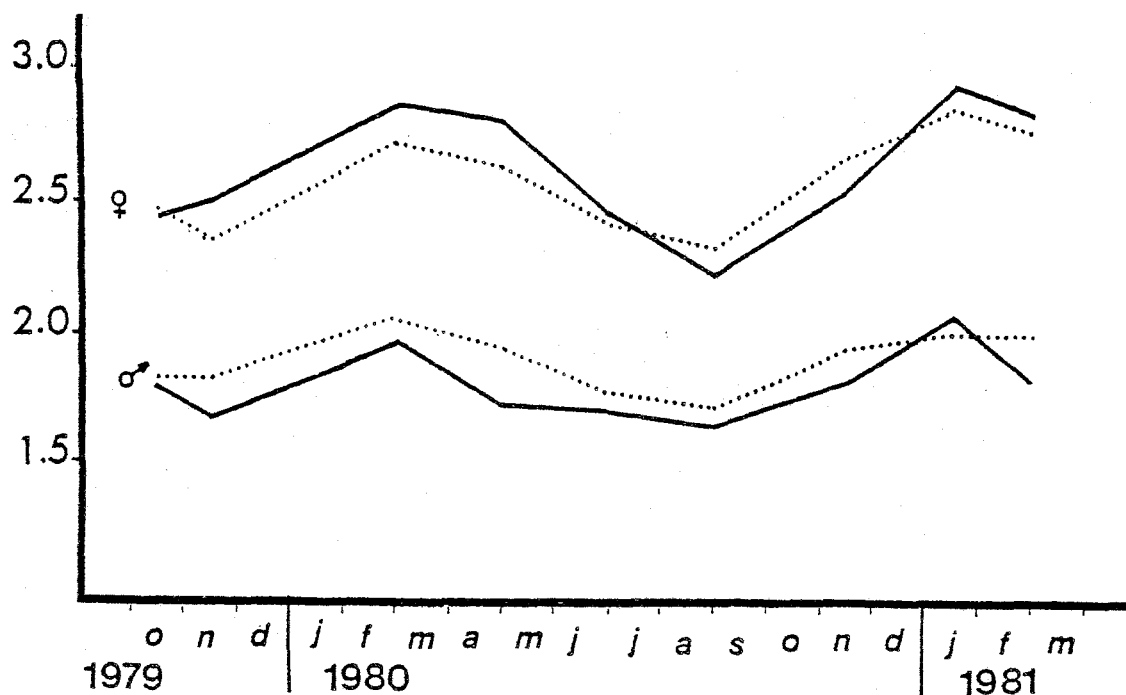


Figure 42. Evolution saisonnière de la moyenne de taille du témoin (lignes continues) et des couples (lignes pointillées) dans la population de Jaera ischiosetosa du Gouinel.

Par contraste, la taille moyenne des mâles et des femelles accouplés est exactement parallèle (fig. 42). Celle des mâles est égale aux trois-quarts de celle des femelles ( $\delta/\varphi = 0,74 \pm 0,02$  ; en réalité, la régression de la taille moyenne des mâles à celle des femelles est de pente  $a = 0,590 \pm 0,078$ , et d'origine  $b = 0,382 \pm 0,204$ ).

Une corrélation positive et significative entre la taille des individus des deux sexes est présente dans tous les relevés. Elle découle de deux contraintes. Le mâle doit être plus petit que la femelle pour disposer sur son dos d'une assise suffisante. Elle lui permettra de rester en place en dépit des déplacements de celle-ci. Par ailleurs, les organes copulateurs des deux animaux doivent être en regard l'un de l'autre au moment de la copulation. De cette double nécessité résulte la corrélation observée dans chaque échantillon (tableau 4). Celle-ci a pour résultat global que tout au cours de l'année, la taille moyenne des mâles accouplés est égale aux trois-quarts de celle de leurs partenaires.

Un autre effet sélectif influence la taille absolue des femelles accouplées. En hiver et au printemps (janvier, février, avril), elle est plus faible que dans le témoin (fig. 43). En été et en automne (juin, août, novembre), les femelles accouplées sont d'une taille moyenne plus élevée que dans le reste de la population. C'est ce dernier phénomène qui avait été observé dans les expériences de laboratoire chez Jaera albifrons.

En première analyse, ceci semble découler des fluctuations annuelles de la taille dans les deux sexes. En hiver, la taille moyenne des mâles croît moins fortement que celle des femelles. Le fait que les femelles accouplées soient plus petites que la moyenne résulterait de la combinaison passive des deux distributions sous la contrainte de la coaptation des tailles. Le phénomène symétrique se produirait en été.

Cette explication reste insuffisante, car si l'acquisition par le mâle d'une taille appropriée est une condition nécessaire à son accouplement à telle ou telle partenaire, la formation du couple dépend aussi du stade auquel la femelle se place dans sa vie reproductive. Il faut donc rechercher si la fécondation se fait à une période physiologique privilégiée, à laquelle sa taille serait corrélée. Les fluctuations annuelles de la taille des femelles accouplées détermineraient ensuite celles des mâles, par le jeu de la coaptation des tailles.

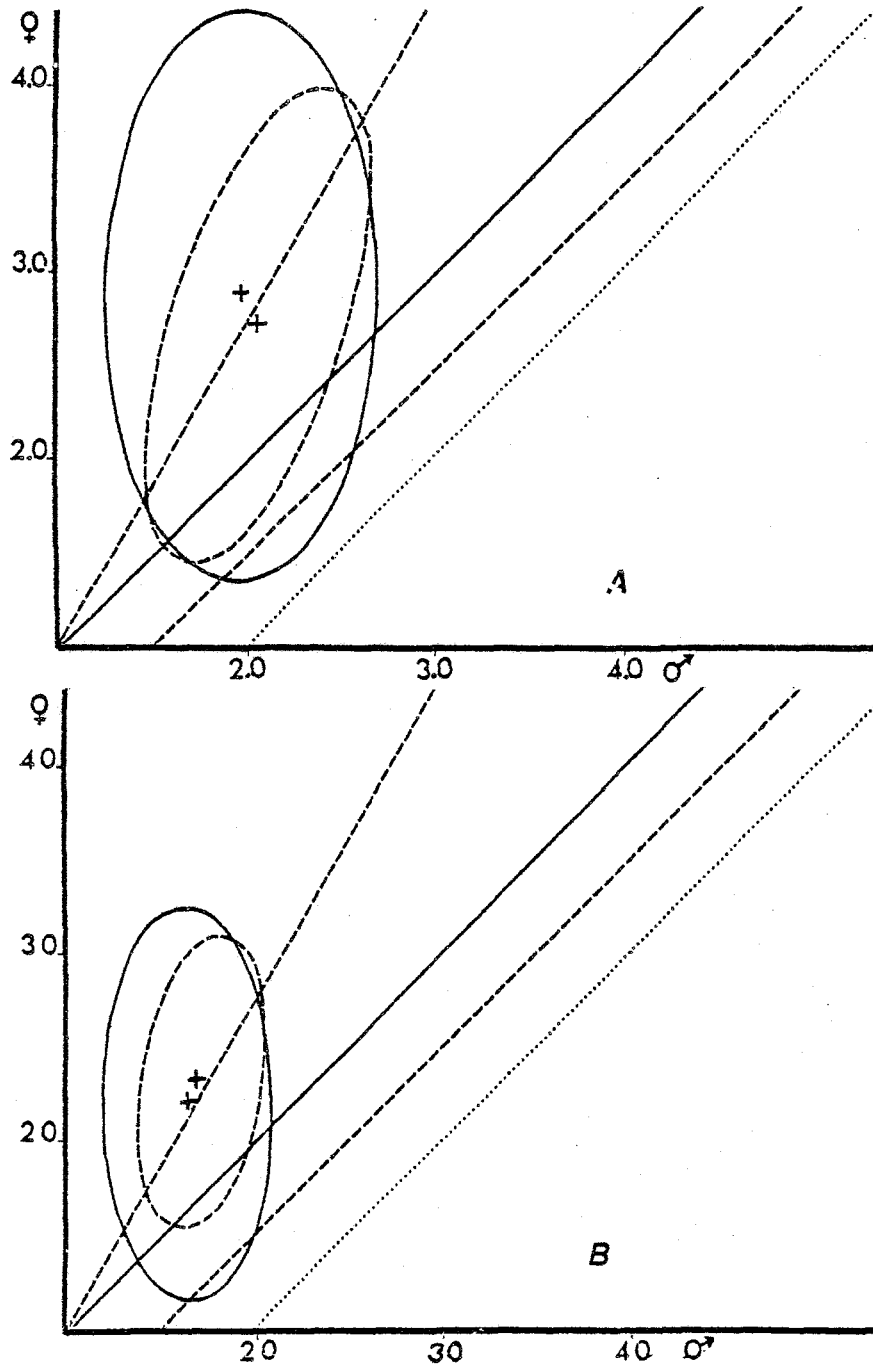


Figure 43. Ellipses d'équiprobabilité des couples théoriques (ligne continue) et des couples observés (ligne pointillée) dans la population de Jaera ischiosetosa du Gouinel en avril (a) et en août (b). Mêmes légendes que pour la figure 40.

Au cours des cinq relevés, il a été possible de déterminer le stade physiologique des femelles accouplées pour les comparer au témoin. Quatre de ces relevés concernent la période "hiver-printemps" (février 80, avril 80, janvier 81, février 81), un seul correspond à la période "été-automne" (novembre 80).

Les résultats sont présentés figure 44 sur une série de diagrammes qui donnent pour chaque campagne la fréquence cumulée des stades dans les couples en fonction de la fréquence cumulée des mêmes stades dans les témoins. Cette représentation permet de visualiser les résultats : si les femelles sont accouplées au hasard, la courbe suivra la bissectrice des axes. Si elles sont plus jeunes que la moyenne, la courbe sera convexe. Si elles sont plus âgées, elle sera concave.

Les résultats montrent que ce facteur intervient dans la formation des couples en hiver-printemps. Dans les quatre relevés, les

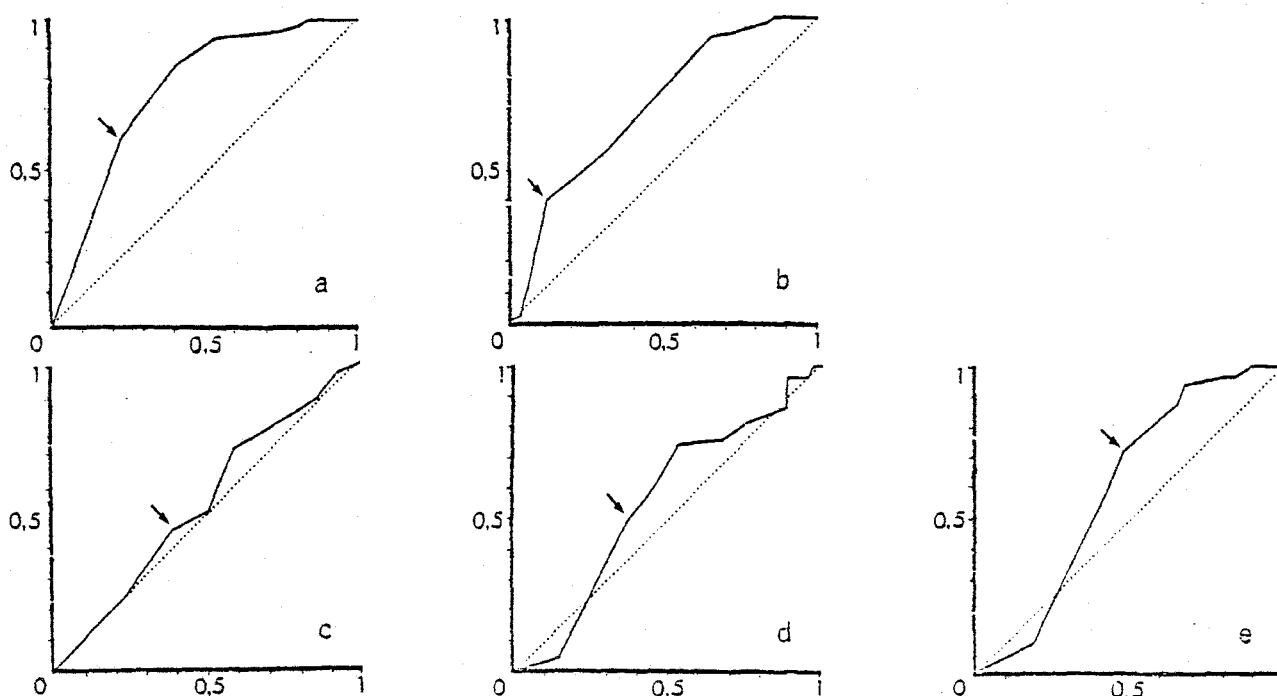


Figure 44. Fréquence cumulée des stades physiologiques des femelles dans le témoin (horizontalement) et dans les couples (verticalement) dans sept relevés annuels de la population de *Jaera ischiosetosa* du Gouinel. a, février 1980 ; b, avril 1980 ; c, novembre 1980 ; d, janvier 1981 ; e, février 1981. L'ordre de succession des stades est le même que celui de la figure 35. La flèche désigne le stade 3.

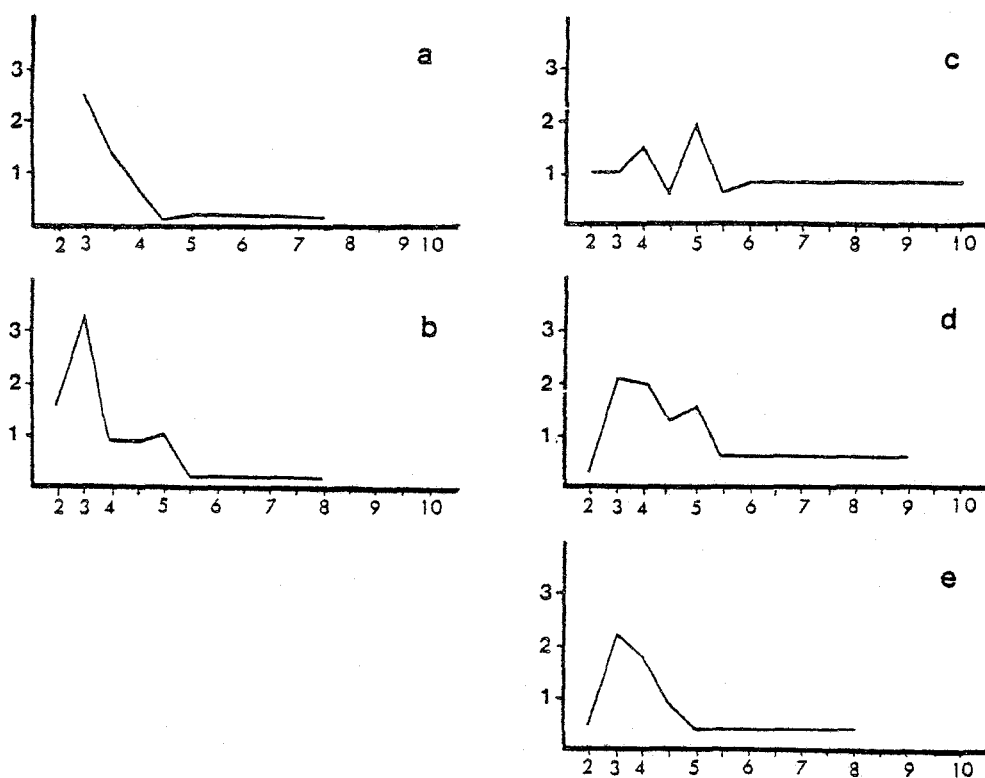


Figure 45. Rapport des fréquences des stades physiologiques dans les couples et dans la population : ("attractivité des femelles") dans sept relevés annuels de la population de *Jaera ischiosetosa* du Gouinel. Les stades sont présentés dans l'ordre du nombre de couches, avec ou sans costégites. Les stades de faible effectif ont été cumulés.

femelles accouplées sont par ordre de priorité, les stades 3, 4 et 4-ovigère. Les femelles plus petites ou plus grandes ne contribuent guère aux accouplements. Cette disparité de fréquence des différents stades apparaît sous un autre mode de représentation sur la figure 45. L'importance relative des stades physiologiques des femelles (leur attractivité ?) est représentée par le rapport de leur fréquence dans les expériences et dans le témoin. Les femelles de stade 3 se révèlent très privilégiées en hiver-printemps. Leur "attractivité" est de 2 à 3 fois la moyenne.

En novembre, le stade n'est pas un facteur de sélection sexuelle. La taille moyenne des femelles accouplées est supérieure à la moyenne de la population d'origine pour tous les stades physiologiques. Cet écart n'est toutefois significatif que pour le total de l'échantillon.

L'inversion de la sélection sur la taille moyenne des femelles au cours des deux périodes de l'année n'est donc pas due aux fluctuations d'un même facteur sous-jacent. Leur déterminisme serait différent.



Un autre type de sélection opère sur la fécondité des femelles : la droite de régression du nombre d'oeufs en fonction de la taille fournit une estimation de la fécondité moyenne dans le témoin. En reportant cette droite sur le graphique donnant la fécondité des femelles accouplées en fonction de leur taille (fig. 46), il est possible de savoir si ces dernières sont plus fécondes que celles de la population d'origine.

Le nombre de femelles situées au-dessus et au-dessous de la droite de fécondité est de 100/68 dans l'expérience, contre 157/175 dans l'échantillon ( $X^2 = 6,68$  ;  $P(X^2) = 0,990$ ).

Ce résultat ne pourrait être un artefact que si la courbe était concave, avec des extrémités relevées. Le total des femelles accouplées est plus petit que le total des témoins, et une plus forte

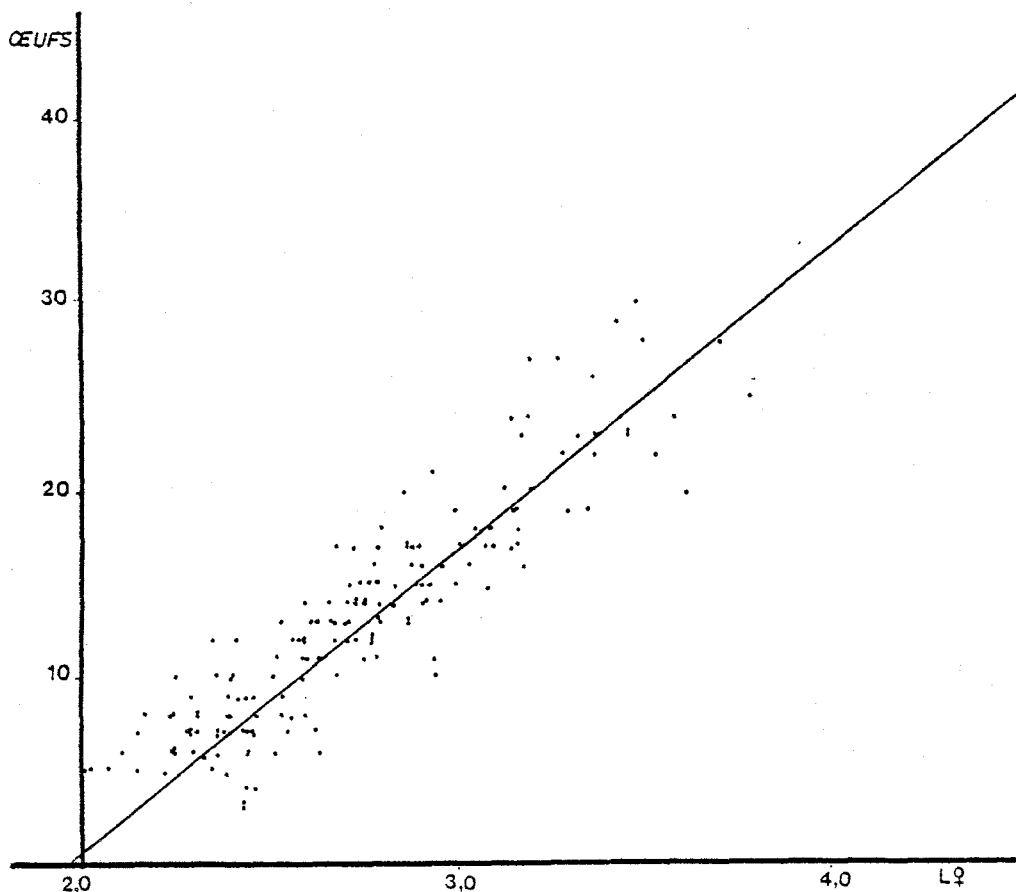


Figure 46. Nombre d'oeufs dénombrés dans le marsupium en fonction de la longueur des femelles accouplées de Jaera ischiosetosa du Gouinel. Les données de l'ensemble des relevés ont été groupées. La droite de régression est celle de la figure 37.

"fécondité" apparaîtrait en bout de distribution. On peut tester cette hypothèse par l'expérience réciproque : sur la droite calculée à partir de l'expérience, les témoins devraient sembler plus "féconds". Il n'en est rien. Les résultats sont encore de 93/75 dans l'expérience, et de 138/194 dans le témoin ( $X^2 = 8,54$  ;  $P(X^2) = 0,997$ ).

Le même phénomène apparaît lorsque l'on compare les expériences des relevés successifs par la droite de régression obtenue de chaque témoin. Les différents résultats des expériences sont alors du premier au neuvième :

4/6, 18/10, 12/7, 16/7, 17/11, 15/8, 16/3, 8/3, 2/5 = 108/60

Le nombre d'oeufs moyen de ces femelles est de 12,73. Pour la même taille, il serait de 11,98 dans la population. L'écart correspond à un gain de 6,17 % (moyenne non pondérée sur l'ensemble des relevés).

En conclusion, l'accouplement des Jaera ischiosetosa ne se fait pas au hasard. Bien que les individus des deux sexes puissent s'accoupler à n'importe quel moment, et que l'on rencontre tous les types d'appariements possibles, certains se forment de manière préférentielle.

En ce qui concerne les femelles, sont accouplées de façon privilégiées :

- les femelles en stade C d'intermue, qui sont sans doute plus sensibles aux stimuli de la parade sexuelle.
- les femelles non ovigères, qui ont les ovocytes en voie de maturation, qu'elles fertiliseront à la mue suivante,
- les femelles qui, à taille égale, produisent un plus grand nombre d'oeufs.

Il est possible que cette aptitude corresponde à une plus grande "vigueur", et à un plus fort succès reproductif. Une anecdote vient à l'appui de ce jugement. Tant dans l'étude de la physiologie des femelles que dans l'examen des stades physiologiques des femelles témoins, il n'a jamais été trouvé de stade 3-ovigère. Trois femelles de ce stade ont été trouvées dans les couples. Elles avaient donc été trouvées en réalité par les mâles.

- les femelles de stade 3 ou 4, en hiver et au printemps. Elles abordent la période fertile de leur existence, et produisent leurs premiers oeufs. Le sperme contenu dans leurs

spermathèques peut être utilisé sur plusieurs pontes. Les accouplements concerneront plutôt ces femelles, qu'il s'agisse d'un premier accouplement, ou d'une tentative de déplacement spermatique.

- les femelles plus grandes que la moyenne, indépendamment de leur stade, en novembre. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées : disparition des stades physiologiques élevés ; forte compétition due à la densité, privilégiant les femelles dont la taille supérieure à la moyenne est l'indice d'une certaine "vigueur",...

Les trois premiers de ces critères (stade C, intermue sans oostégites, fécondité élevée à taille égale) ne sont pas liés à la taille. Les deux autres le sont. Par la contrainte de la coaptation de la taille des partenaires sexuels, la distribution de taille de ces femelles déterminera celle des mâles ayant accès à la reproduction.



## L'ÉVOLUTION DU DIMORPHISME SEXUEL DE LA TAILLE

### CONCLUSION DES CHAPITRES III ET IV

#### LE JEU DE L'AMOUR ET DU HASARD

Dans le système de reproduction des Jaera, la taille est au carrefour de plusieurs facteurs de la vie reproductive : comportement, physiologie, cycle de vie. Ce caractère est mesurable, et permet d'évaluer les contributions de ses diverses composantes sur une échelle unique.

Le diagramme de la figure 47 rappelle les relations causales qui relient les différents paramètres.

La copulation est vraisemblablement déclenchée par les femelles, qui peuvent alors féconder leurs oeufs. L'effectif de chaque ponte dépend d'une relation complexe qui s'établit entre la taille et la fécondité, puisque l'effort reproductif dépend de la taille acquise, mais s'oppose à l'accroissement de celle-ci. Le succès reproductif des femelles dépend en dernière instance de l'âge auquel elles abordent la vie reproductive, et d'une différence de vigueur qui distingue les individus.

Le succès reproductif des mâles dépend de leur accès à l'accouplement et de la fécondité des femelles auxquelles ils s'associent.

Dans le groupe méditerranéen, toute fécondation d'une femelle assure le mâle de la paternité des oeufs de la prochaine ponte. Il n'existe donc de compétition entre les mâles qu'avant l'accouplement. Dans la réalité, les mécanismes épigamiques de choix du partenaire diminuent cette compétition. Leur succès reproductif croît au cours de l'existence. L'absence de compétition et le retard de l'âge de reproduction pourraient rendre compte du rapport de un mâle par femelle observé tout au long de l'année dans les populations naturelles.

Dans le groupe atlantique, il n'existe pas de stade défini pour l'accouplement et le déplacement spermatique est possible. Une

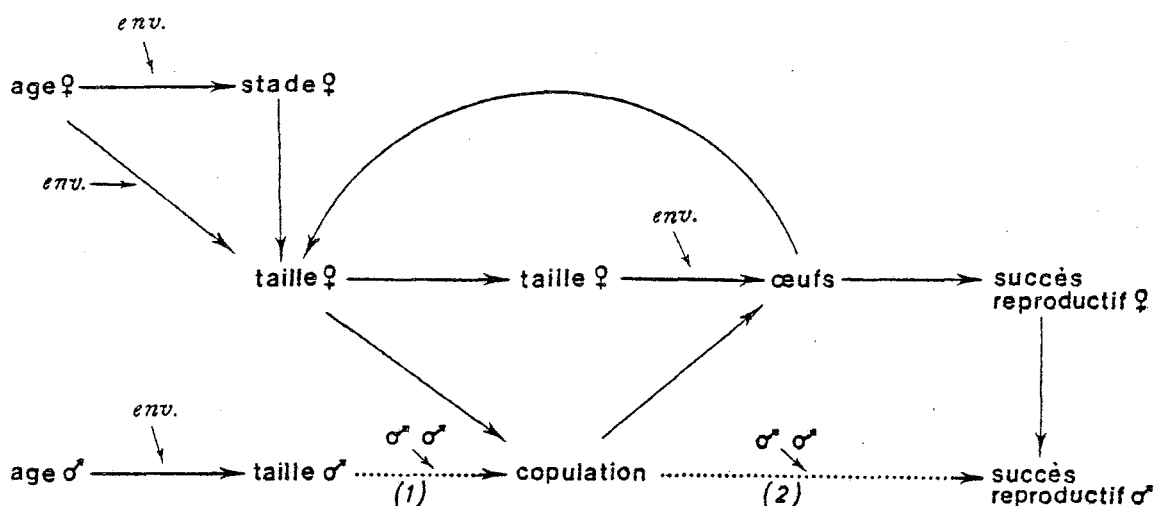


Figure 47. Diagramme des relations causales entre les paramètres du succès reproductif des mâles et des femelles de *Jaera*. Les lignes pointillées indiquent les étapes où joue la compétition entre les mâles dans les espèces méditerranéennes (1) et atlantiques (2).

insémination n'assure pas le mâle de la descendance de la ponte suivante, car la "garde de la femelle" (female-guarding, Weibchenbewachung) n'est pas possible. Le système de reproduction ne semble pas offrir de solution d'équilibre stabilisée par des conventions comportementales à un état de compétition virtuelle entre les mâles. Le rapport de un mâle pour deux femelles rencontré tout au long de l'année dans les conditions naturelles pourrait conforter la thèse selon laquelle la compétition sexuelle entre les mâles augmente la sex-ratio (Trivers, 1972).

La structure des populations de *Jaera* répond à ce que les auteurs anglo-saxons appellent des conditions de "promiscuité". Les animaux vivent en mélange et ne s'apparient qu'en prélude à la copulation. La formation d'un couple suppose l'établissement d'un lien physique accompagné de contraintes sur la taille des partenaires. Cette propriété du système permet de visualiser la formation des couples dans un plan défini par deux axes figurant la taille des mâles et des femelles. Ce plan n'est pas homogène ; il présente différents lieux : zones de stabilité des couples, ligne de changement de phase. Je décrirai ci-après la structuration de cet espace, puis la position des populations actuelles de *Jaera* dans celui-ci, et enfin la manière dont ces populations ont pu se déplacer d'un point d'équilibre du plan à un autre.

1) Description de l'espace coadaptatif (fig. 48a, tableau 2 ).

A) Une première zone de stabilité correspond à la taille pour laquelle un mâle tient en position dorsale sur une femelle de taille donnée. Une taille réduite lui permet de tenir en longueur sur le dos de celle-ci, de disposer ses pattes sur le pourtour du thorax, et d'orienter ses pièces copulatrices au-dessus des organes cuticulaires de la femelle. Je définirai cette zone par la droite de régression de la taille moyenne des mâles à la taille moyenne des femelles au cours de différents relevés annuels. Elle correspond à un état d'équilibre des tailles dans la population qui est remarquablement constant au cours des saisons.

B) La première bissectrice des axes est un lieu remarquable du plan, où mâles et femelles sont de même longueur (droite de monorphie).

C) La droite sur laquelle les mâles sont de 0,5 mm plus grands que les femelles est un seuil au-delà duquel les couples des espèces méditerranéennes peuvent réaliser la phase passive ventrale.

D) La droite selon laquelle les mâles sont de 1 mm plus grands que les femelles correspond à la meilleure coaptation de taille des couples en phase passive. Bien que définie de façon subjective, elle s'avère être le domaine des centres de gravité des accouplements ventraux de Jaera italica et Jaera nordica.

E) Il est possible de calculer de la même manière la droite fictive qui correspondrait à un accouplement ventral chez Jaera istri. Par suite de la largeur du corps des femelles, elle est très basse dans le plan, et n'offre pas de possibilités réelles de comportement.

Les différents lieux de cet espace diffèrent par la cohésion des couples qui s'y forment. Ils ont une signification morphologique. Le corps des Isopodes est comprimé dorso-ventralement. Les mâles ne disposent que de deux points stables autour du corps des femelles : sur le dos, ou contre le ventre. La première position est adaptée à une copulation à brève échéance avec une femelle dont la réceptivité n'est pas certaine. La seconde ne permet pas la copulation, mais elle est plus stable et con-

vient pour une phase passive avec une femelle dont la réceptivité est attendue à échéance reculée.

Dans l'espace coadaptatif des interactions entre partenaires, les droites A et D correspondent à des attracteurs dont les bassins d'attraction sont séparés par le seuil de 0,5 mm.

## 2) Distribution des populations actuelles dans l'espace coadaptatif.

Les populations ont été récoltées à la même saison (septembre-octobre). Elles sont représentées par les ellipses d'équiprobabilité à 95 % des couples virtuels qui se constitueraient par des rencontres au hasard. Cette figuration est idéalisée, les distributions réelles étant asymétriques et aplaties. Dans le cas d'une distribution normale, elle signifie que 95 % des couples sont situés dans l'ellipse, et que, lorsque l'ellipse est tangente à une droite, 0,7 % des couples sont situés au-delà de celle-ci.

- Les espèces atlantiques (fig. 48b) forment des ellipses étroites et allongées. La variation de taille des mâles est faible, car elle ne dépend pas de la distribution de taille de l'ensemble des femelles, mais de celle plus réduite des femelles auxquelles ils s'accouplent. Les points de l'ellipse situés entre la droite de monomorphie et la limite de 0,5 mm correspondent à des mâles plus grands que les femelles juste pubères, mais ces couples sont virtuels ; ces femelles sont très éloignées de l'âge de la première ponte, qui advient à une taille d'au moins 2 mm. Le seuil de 0,5 mm n'est donc jamais franchi. Les populations du groupe atlantique tendent à converger vers le lieu d'équilibre où la taille des mâles est environ des trois-quarts de celle des femelles accouplées.

- Les espèces ponto-caspiennes forment des ellipses circulaires ou subcirculaires. Leurs centres de gravité s'alignent sur la droite de monomorphie. Ce n'est pas un attracteur, mais une zone d'échouage, car l'accouplement de ces organismes n'est pas conditionné par la taille. Les couples se constituent au hasard par rapport à ce facteur.

- Les populations méditerranéennes présentent un dimorphisme sexuel de la taille, avec une variabilité des mâles très étendue sur l'axe



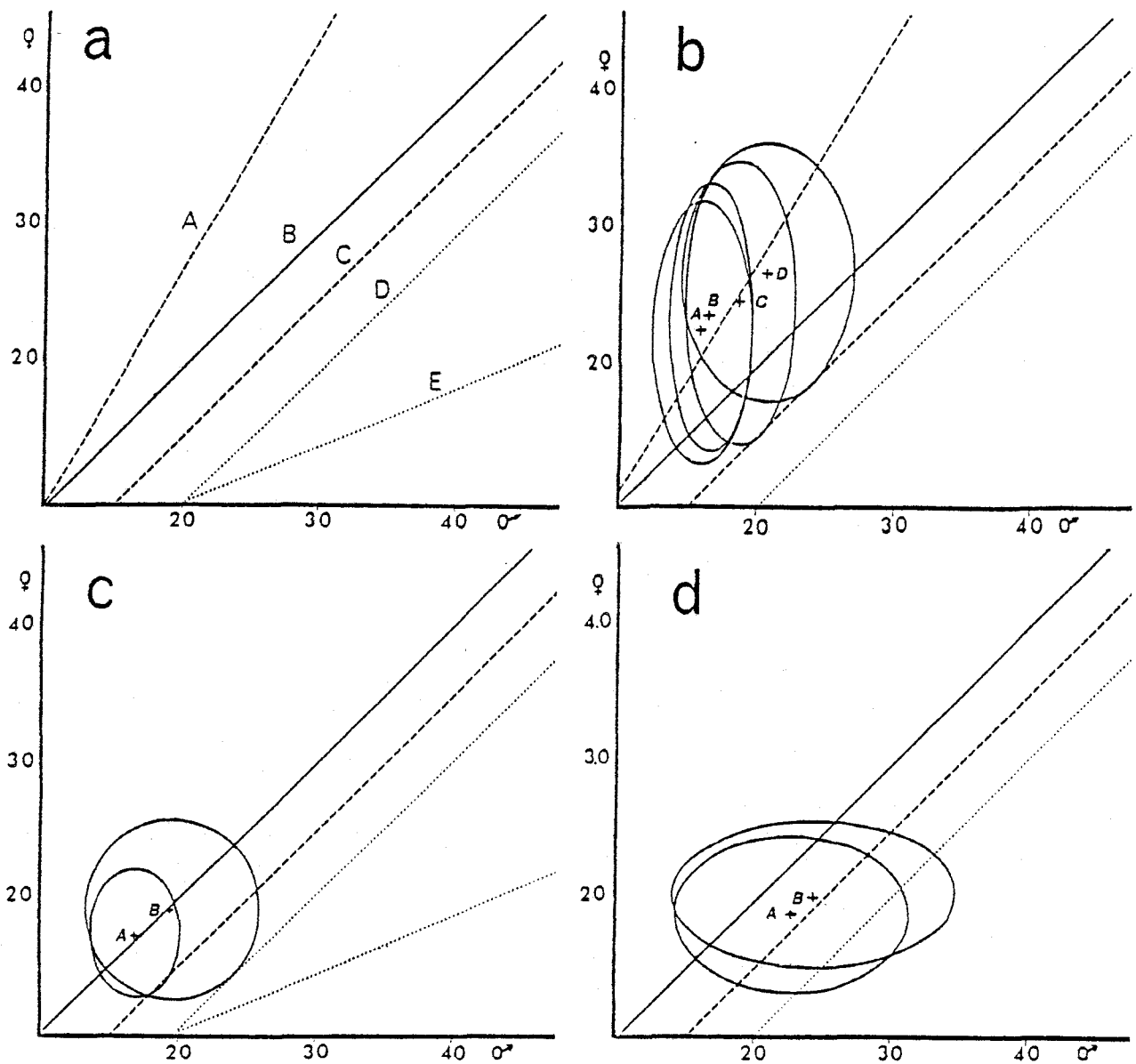


Figure 48. Evolution du dimorphisme sexuel de la taille dans le plan des axes de la longueur des mâles (horizontalement) et des femelles (verticalement). a, espace coadaptatif ; les lignes correspondent aux droites du tableau 2. b, c, d, ellipses d'équiprobabilité ( $P = 0,95$ ) de diverses populations de *Jaera* récoltées en automne.

b, populations du groupe atlantique : A, *J. ischiosetosa* de Roc'Hievec ; B, *J. ischiosetosa* de l'Aber de Roscoff ; C, *J. forsmanni* de Roc'Hievec ; D, *J. albifrons* de la population des Hôtels.

c, populations du groupe ponto-caspien : A, *J. sarsi* de Schabla (Bulgarie) ; B, *J. istri* de Kladovo (Yougoslavie).

d, populations du groupe méditerranéen : A, *J. italica* de Risan ; B, *J. italica* de Zatom (Yougoslavie).

horizontal, due au fait que la distribution intègre les jeunes mâles qui n'ont pas atteint l'âge de la reproduction.

### 3) Rétrospective de l'évolution des systèmes de reproduction.

La condition ancestrale est vraisemblablement celle rencontrée dans le groupe atlantique. Le passage au système de reproduction méditerranéen requiert un mouvement de bascule autour du seuil de 0,5 mm.

Supposons que dans une espèce de type atlantique, les femelles cessent de conserver les couches successives de leurs organes cuticulaires. Leur organe copulateur n'est plus le premier canal cuticulaire, mais chaque organe nouvellement formé. Elles ne gardent plus les spermatozoïdes reçus lors d'un cycle sexuel antérieur, mais s'accouplent tout au long de leur vie, qui comprend environ trois portées. Ce changement aura deux conséquences sur la distribution des couples :

- la distribution des femelles accouplées correspond maintenant à celle de l'ensemble des femelles, et la distribution de taille des mâles va donc s'élargir aussi par suite de la coaptation de taille,

- les femelles pubères étant maintenant fécondées deux mues avant la libération des jeunes, les couples situés dans le bas de l'ellipse seront féconds.

L'ellipse des couples formés s'étend donc à la fois vers le bas selon l'axe vertical, et en largeur selon l'axe horizontal, et pourra franchir le seuil de 0,5 mm.

A ce phénomène s'ajoute une autre conséquence du changement de physiologie reproductive, qui jouera également dans le sens d'un dépassement du seuil de 0,5 mm. La compétition entre les mâles ne dépend plus seulement de mécanismes épigamiques. Elle se concentre sur la phase précopulatoire, avec un faible nombre de femelles susceptibles de s'accoupler à un instant donné, leur insémination assure de la paternité de la ponte suivante. La compétition entre les mâles peut prendre la forme d'une interaction directe, telle qu'elle apparaît aujourd'hui dans les conditions expérimentales de confrontation entre deux mâles, où l'avantage revient au plus grand. Ceci contribuera encore à l'accroissement de la taille des mâles.

Cependant, des combats se produisant pendant la période de mue de la femelle peuvent la blesser, et il est douteux qu'ils aient pu pren-

dre une forme aiguë. Il est possible que soit apparu assez tôt le signal indiquant que la femelle est entrée en stade D de l'intermue préparturienne, déplaçant la période de formation du couple dans les quelques jours précédant la copulation. Ceci permet d'une part à la femelle de recruter un partenaire avant l'instant crucial de l'insémination, et d'autre part de réduire la compétition existant entre les mâles, par l'intermédiaire d'une phase passive, qui devait être primitivement dorsale.

Ici diverge l'évolution des groupes méditerranéen et pontocaspien. Dans les espèces méditerranéennes, les mâles ont acquis des péréiopodes préhensiles, et le corps des femelles est resté étroit. Dans le plan de la figure 48d, la distribution des couples s'est étendue vers la droite et se situe entre deux attracteurs. La portion située à gauche du seuil de 0,5 mm s'accouple en position dorsale. Elle associe plutôt de petits mâles à de grandes femelles, mais tous les couples peuvent y accéder. Une autre partie de la population est située à droite. L'accapement des femelles en position ventrale interdit leur insémination par les autres mâles. Le seuil n'est donc pas une simple ligne de partage entre deux domaines du plan. Son franchissement procure un avantage absolu, et il suffit qu'une portion significative de la population soit captée au-delà de cette frontière pour qu'elle entraîne l'ensemble du groupe dans une évolution irréversible. La taille des mâles va s'élever jusqu'au point d'équilibre de la droite de coaptation de 1 mm. La taille des femelles dépend de contraintes bioénergétiques en rapport avec l'effort reproductif. Au-delà d'une certaine taille et d'un certain âge, leur taux de mortalité régule l'augmentation de la taille des mâles. Le processus évolutif se stabilise. A l'équilibre, la fécondité des accouplements réalisés par un mâle ne fait que croître au cours de l'existence. Une "stratégie évolutivement stable" est de s'effacer dans une situation de conflit défavorable, et d'attendre d'avoir une taille adaptée pour l'accouplement avec telle femelle. En dépit d'un contexte de compétition virtuelle, les conflits intrasexuels s'atténuent et les mécanismes épigamiques suffisent à régler la formation des couples.

Dans la lignée pontocaspienne, les couples ont conservé la position dorsale ancestrale. L'élargissement du corps des animaux stabilise les couples par un autre moyen que la mise en oeuvre d'appendices préhensiles spécialisés. Il n'y a pas de corrélation entre la taille des partenaires, et si d'autres critères de "choix" président à la formation

des couples, ils nous ont échappé. La meilleure hypothèse que l'on puisse faire est que les conflits, certainement épuisants, sont réglés par la priorité laissée au premier arrivant.

## CHAPITRE V

### SPÉCIATION ET MODIFICATIONS DE LA MORPHOLOGIE SEXUELLE

Les trois systèmes de reproduction constituent des complexes intégrés dans l'ensemble de leurs composantes physiologiques, comportementales et coadaptatives, qui interviennent lors de la formation des couples. Ils totalisent 16 espèces connues. De quelle marge disposent-elles pour acquérir les mécanismes d'isolement nécessaires, selon Mayr, pour éviter l'hybridation ou le gaspillage des produits génitaux qu'entraîneraient des accouplements hétérospécifiques ?

Les cinq espèces sympatriques du groupe atlantique sont bien étudiées. Elles ne diffèrent pas par leur système de reproduction ou par les caractères sexuels primaires, mais par les variants sexuels utilisés par les mâles lors de la parade qui précède immédiatement la copulation. Malheureusement, il n'existe dans ce groupe aucune forme transitoire entre l'état ancestral et le stade actuel. Le cas des espèces méditerranéennes est différent.

La plupart sont allopatriques. Jaera nordica est isolée. Jaera nordmanni, Jaera schellenbergi et Jaera italica sont allopatriques dans la plus grande partie de leur aire de répartition en Méditerranée, avec quelques zones de contact. Elles sont partout sympatriques avec Jaera massiliensis qui vit en eau de mer, mais leurs populations ne se mélangent jamais.

A l'inverse des espèces atlantiques, elles diffèrent entre elles par la morphologie du préopercule. Il en va de même des différentes populations d'une même espèce, comme celles de Jaera italica, ou celles des différents isolats méditerranéens de Jaera nordmanni.

Leurs variants sexuels secondaires varient peu, avec deux

exceptions. Jaera bocqueti qui est sympatrique de la forme jumelle Jaera massiliensis en mer Egée ne possède pas de peignes sexuels sur les trois paires de péréiopodes antérieurs. Elle en diffère aussi par le nombre et la disposition des épines sur le carpopodite 4 (fig. 49) et par la morphologie du préopercule. Aux Açores, Jaera vulcana, Jaera guernei et Jaera nordmanni sont sympatriques de Jaera nordica insulana. Elles diffèrent des Jaera nordmanni continentales, dont elles dérivent, par le faible nombre et la disposition des épines du péréiopodes 4, une plus faible sétosité des péréiopodes antérieurs, et la morphologie du préopercule. En outre, les femelles de Jaera guernei possèdent des brosses de soies analogues à celles des mâles sur les péréiopodes antérieurs (fig. 10c).

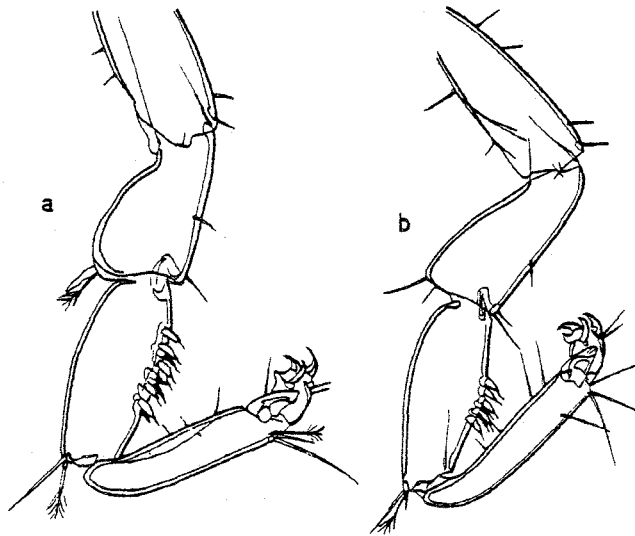


Figure 49. Péréiopode 4 préhensile du mâle de Jaera bocqueti (a) et de Jaera massiliensis (b).

Je ne referai pas sur les huit espèces méditerranéennes les nombreux travaux réalisés sur le groupe atlantique par Charles Bocquet et ses collaborateurs entre 1947 et 1977. Dans le cadre de l'étude des systèmes de reproduction des Jaera, il est cependant utile de savoir quelles sont les marges de variation permises aux paramètres de la sexualité au sein d'une population, d'une espèce, ou d'un groupe d'espèces ayant le même mode fondamental d'accouplement.

### Matériel et méthode

Cette étude consistera en une analyse biométrique des caractères liés à la sexualité chez Jaera italica et chez les espèces des Açores. Les données ont été mesurées sur les mâles. Les individus aberrants ont été recherchés par utilisation d'une analyse en composantes principales, et écartés. Chaque groupe comprenait alors de 25 à 30 individus. L'échantillon disponible était parfois plus faible (voir le texte).

Les 12 caractères utilisés, dont la liste suit, se décomposent en quatre classes de trois variables jouant des rôles distincts dans la reproduction :

- trois paramètres de dimension du corps :
  - L1 : longueur totale du corps,
  - L2 : largeur du péréionite 4,
  - L3 : largeur du pléotelson.
- trois paramètres de dimension du préopercule :
  - C1 : longueur selon l'axe médian,
  - C2 : envergure des cornes,
  - C3 : largeur du sympodite à la base des cornes.
- trois paramètres de sétosité des variants sexuels :
  - S1 : nombre de soies sur le carpopodite P1,
  - S4 : nombre d'épines sur le carpopodite 4,
  - S7 : nombre de soies sur l'ischiopodite 7.
- trois paramètres de longueur des péréiopodes :
  - P2 : longueur du carpopodite 2,
  - P4 : longueur du carpopodite 4,
  - P7 : longueur du basipodite 7.

Les variables ont été mesurées entre des points précis. L'analyse portant sur Jaera italica, réalisée la première, ne comprenait pas les variables C3, P2, P4 et P7, qui ont peu d'intérêt dans cette espèce. S1 y était remplacé par S2, mais le nombre de soies élevé sur le carpopodite 2 de Jaera massiliensis m'a conduit à changer de variable dans

les analyses suivantes.

Les analyses multidimensionnelles ont été effectuées avec le logiciel "GENSTAT" ("General Statistical Program") de la station agronomique de Rothamsted, disponible au C.I.R.C.E.. Il est souple, et d'un accès pratique à un utilisateur non informaticien, mais familiarisé avec un langage statistique.

L'étude statistique des Jaera doit tenir compte de leur croissance continue. Selon Teissier (1955), la meilleure évaluation de l'allométrie de croissance est celle qui retient comme estimation de la taille, non pas telle variable prise arbitrairement, mais le premier vecteur propre d'une analyse en composantes principales. Chez Jaera, l'interprétation de cet axe est sans ambiguïté. Il ordonne les individus selon des scores croissants parallèlement pour l'ensemble des variables. Toutes ont donc des corrélations de même signe avec ce vecteur. Les autres vecteurs propres opposent des groupes de variables, dont les corrélations avec les axes sont donc de signes opposés. Les variables sont préalablement réduites pour égaliser leur contribution à la taille. Pour  $n$  variables corrélées de manière égale à celle-ci, la contribution au premier vecteur propre est donc théoriquement de  $1/\sqrt{n}$  (la corrélation entre l'axe et la variable étant alors  $r = \sqrt{\lambda_1/n}$ , avec  $\lambda_1$  : première valeur propre).

Les populations ont été comparées par l'analyse discriminante, qui consiste à rechercher les axes sur lesquels se dispersent au maximum des groupes dont les matrices de corrélations sont homogènes. Lefebvre (1976) conseille d'en analyser les résultats en utilisant concurremment la matrice des distances de Mahalanobis, qui constitue un aspect différent d'une même analyse. Cette méthode a donné lieu à de nombreuses applications en biologie évolutive, tels les travaux de Louis et Lefebvre (1971), Guillaumin et Lefebvre (1976), Boitard (1979), Payant (1981). L'interprétation des axes de l'analyse discriminante est délicate. On peut mesurer à cet effet les corrélations entre les axes et les variables de départ. De même que les groupes sont projetés sur les plans définis par les vecteurs propres pris deux à deux, de même, les corrélations sont projetées dans le cercle de rayon unité correspondant à ce plan. Cette représentation permet de visualiser des rapports d'opposition ou d'orthogonalité entre les variables qui n'apparaîtraient pas par un simple examen des tableaux de corrélation.



Le polytypisme des caractères sexuels des mâles de *Jaera italica*.

*Jaera italica* occupe une place à part dans le groupe méditerranéen, où elle s'est différenciée très tôt de la lignée commune aux autres espèces. Elle partage avec elles un préopercule de longueur réduite, qui ne recouvre plus la face inférieure du pléotelson (fig. 50), mais la forme en "T" de son préopercule ne se retrouve que dans les autres groupes. Espèce charnière entre les formes à cornes copulatrices longues, et à cornes courtes, elle est elle-même polytypique pour ce caractère.

Quatre échantillons de populations naturelles de la côte turque fournis par Ahmet Kocatas présentaient une variation clinale de la taille du préopercule entre les stations (du nord au sud) de Bafa Gölü, Gökova, Milas et Demre Dalyana (fig. 50, a et b). L'analyse bidimensionnelle

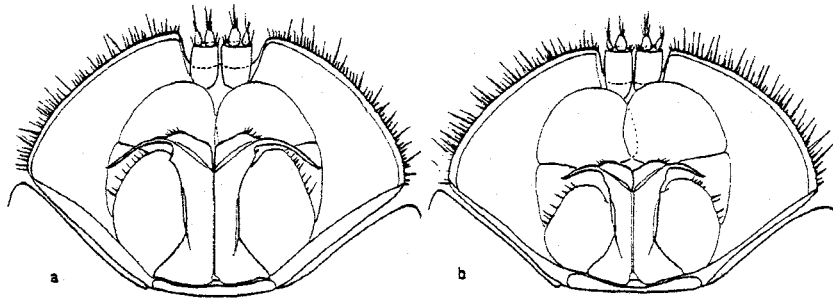


Figure 50. Vue ventrale du pléotelson ( $\approx$  abdomen) de *Jaera italica*, montrant le préopercule en place chez un mâle de Demre Dalyana (a) et de Bafa Gölü (b).

de l'envergure du pléotelson en fonction de la longueur du corps montrait l'existence d'une séparation totale et sans recouvrement entre les populations extrêmes. Mais ces échantillons provenaient de lacs saumâtres de salinité variable, et l'hypothèse d'un effet du milieu ne pouvait être exclue. L'étude a donc été refaite en effectuant la prise de données sur des individus nés et élevés au laboratoire dans des conditions identiques de salinité (5 ‰). Les sept souches étudiées comprennent les quatre populations turques, et trois souches originaires de l'Adriatique récoltées

l'année précédente à Risan, Zatom (Yougoslavie) et Siponto (Italie) (fig. 51).

Les variables mesurées sont de trois types : mesures de longueur du corps, de dimension du préopercule, et dénombrements de soies des péréiopodes.

Les variables de mensuration de l'organe copulateur montrent toujours le plus faible coefficient de variation (tableau 5). Leur contribution à la taille est cependant normale (tableau 6), et reste proche de la moyenne ( $1/\sqrt{n} = 0,35$  ; avec  $n = 8$  ; nombre de variables). Les dimensions du préopercule varient normalement avec la taille, mais l'amplitude de cette variation est faible. Les autres variables de mesure du corps ne présentent pas ce phénomène. Ce n'est donc pas un artefact dû au mode de mensuration.

Les caractères de sétosité des variants sexuels sont très variables (tableau 5), avec des coefficients de variation de 20 à 30 %, mais ils contribuent peu à la taille (tableau 6). Le dénombrement des soies est parfois malaisé sur des brosses touffues, et l'on ne peut exclure un



Figure 51. Origine géographique des sept populations de Jaera italica étudiées par l'analyse discriminante.

Tableau 5. Coefficients de variation des huit variables mesurées dans sept populations de Jaera itallia d'origine géographique différente.

	Bafa Golju	Dentre Dallyana	Gokova	Milas	Risan	Siponto	Zatom
long. 1	14	12	10	7	6	6	9
larg. 2	19	18	13	11	9	9	13
larg. 3	18	17	13	9	7	7	12
cop. 1	7	8	8	4	3	3	5
cop. 2	9	8	8	5	4	4	6
soies 1	31	32	18	25	22	20	21
épin. 4	9	16	17	13	11	10	13
soies 7	17	22	14	31	27	18	16

Tableau 6. Contribution à la taille des huit variables mesurées dans sept populations de Jaera itallia. La taille est définie comme le premier vecteur propre d'une analyse en composantes principales réalisées au sein de chaque population.

	Bafa Golju	Dentre Dallyana	Gokova	Milas	Risan	Siponto	Zatom
long. 1	0,391	0,371	0,395	0,391	0,433	0,437	0,426
larg. 2	0,394	0,376	0,405	0,393	0,441	0,436	0,413
larg. 3	0,394	0,377	0,412	0,387	0,444	0,454	0,399
cop. 1	0,383	0,356	0,358	0,377	0,284	0,311	0,364
cop. 2	0,384	0,366	0,387	0,369	0,347	0,398	0,391
soies 1	0,376	0,355	0,306	0,327	0,302	0,282	0,368
épin. 4	0,168	0,283	0,211	0,214	0,201	0,168	0,091
soies 7	0,271	0,333	0,307	0,336	0,299	0,221	0,246

Tableau 7. Coefficients de variation des onze variables mesurées dans plusieurs populations de Jaera méditer-  
ranéennes d'espèce différente.

	<u>italica</u> (Risan)	<u>schellenbergi</u> (Medveja)	<u>massiliensis</u> (Bozcaada)	<u>bocqueti</u> (Bozcaada)	<u>nordmanni</u> (Calvi)	<u>nordica</u> (Italgabia)
long. 1	6	7	13	12	8	8
long. 3	7	10	17	17	10	11
cop. 1	3	5	10	10	8	6
cop. 2	4	4	11	11	5	4
cop. 3	4	4	9	7	4	5
soies 1	22	30	33	17	20	20
épin. 4	11	12	18	18	15	15
soies 7	27	18	16	19	12	19
pér. P2	5	5	18	7	7	7
pér. P4	5	6	13	12	6	7
pér. P7	7	9	19	19	9	10

Tableau 8. Contribution à la taille des onze variables mesurées dans plusieurs populations de Jaera méditerranéennes d'espèce différente. La taille est définie comme le premier vecteur propre d'une analyse en composantes principales réalisée au sein de chaque population.

	<u>italica</u> (Risan)	<u>scheellenbergi</u> (Medveja)	<u>massiliensis</u> (Bozcaada)	<u>bocqueti</u> (Bozcaada)	<u>nordmanni</u> (Calvi)	<u>nordica</u> (Halçabıa)
long. 1	0,373	0,367	0,332	0,356	0,391	0,343
long. 3	0,369	0,375	0,333	0,374	0,384	0,351
cop. 1	0,240	0,345	0,332	0,313	0,234	0,348
cop. 2	0,301	0,155	0,285	0,289	0,101	0,284
cop. 3	0,271	0,369	0,326	0,322	0,213	0,315
soies 1	0,249	0,276	0,328	0,023	0,324	0,275
épin. 4	0,148	0,217	0,240	0,255	0,139	0,114
soies 7	0,229	0,169	0,197	0,161	0,259	0,200
pér. P2	0,340	0,256	0,271	0,358	0,363	0,326
pér. P4	0,330	0,301	0,339	0,334	0,359	0,331
pér. P7	0,377	0,371	0,298	0,343	0,371	0,339

artefact dû au mode de mesure. Mais ces caractères ne correspondant pas, comme dans le cas précédent, à une coaptation rigoureuse des parties génitales, il se peut qu'ils soient moins bien "canalisés" au cours du développement.

Les mêmes phénomènes se retrouvent sur une analyse unidimensionnelle analogue portant sur d'autres espèces du groupe méditerranéen (tableaux 7 et 8). Les caractères de mesure du préopercule ou de sétosité des pattes confirment les observations précédentes.

Les résultats de l'analyse discriminante portant sur les sept populations de Jaera italica sont donnés par la figure 52. Les distances de Mahalanobis sont données par le tableau 9.

Les trois vecteurs propres de plus grande valeur propre représentent respectivement 84 %, 10 % et 3 % de la variance, totalisant ensemble 97 % de l'information. Dans ce système d'axes, les différentes populations sont figurées par des ellipses à 95 %. Leur forme est comparable, et leurs matrices de dispersion sont donc semblables. Elles se disposent en trois constellations. Un premier groupe rassemble les trois populations de la mer Egée, Gökova et Milas étant très proches. La plus septentrionale, Bafa Gölü, s'en éloigne un peu. Un second ensemble regroupe les trois populations de l'Adriatique. Les deux populations méridionales, Siponto et Zatom, sont très proches l'une de l'autre, Risan se situant un peu à l'écart.

Ces six premières populations se distribuent en deux ensembles correspondant à deux bassins maritimes communiquant entre eux par le sud. Elles s'orientent selon un axe dont les extrémités seraient les deux populations les plus éloignées géographiquement (Risan et Bafa Gölü). Les deux groupes de populations intermédiaires ne s'alignent pas simplement sur cette droite comme s'il existait un continuum sans irrégularité. Elles s'organisent en tétraèdre. Dans cet espace où l'orthogonalité témoigne de l'indépendance des variations, cette disposition tétraédrique est le reflet de différenciations locales, résultant du fractionnement de l'espèce en populations partiellement autonomes.

Bien que l'analyse discriminante ne fournisse en toute rigueur que des distances morphologiques, elles correspondent ici à des distances géographiques. Cette différenciation spatiale de l'espèce avait échappé à l'analyse biogéographique, basée sur des critères descriptifs principalement qualitatifs.

La distance morphologique maximale correspond aux populations situées au nord des bassins (Risan et Bafa Gölü), ce qui suggère qu'il existe par le sud un flux migratoire continu d'une population à l'autre.

La septième population, Demre Dalyana, se place à l'écart. L'examen des distances de Mahalanobis montre qu'elle est plus proche du

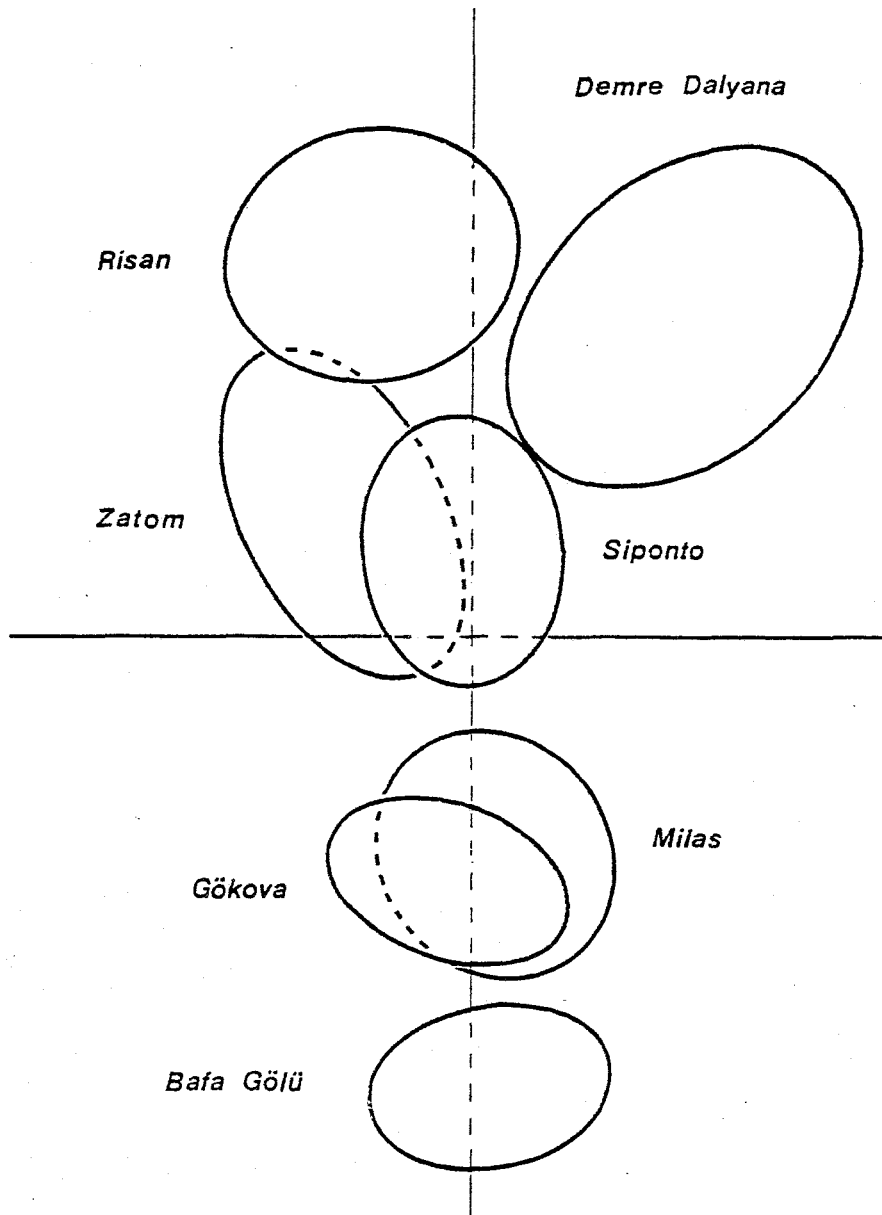


Figure 52. Position des ellipses d'équiprobabilité ( $P = 0,95$ ) des populations de Jaera italica dans le premier plan de l'analyse discriminante. Verticalement, premier axe ; horizontalement, second axe ; les superpositions restituent les positions relatives sur le troisième axe.

groupe occidental. Sa distance avec la population la plus proche, Risan, la plus septentrionale des populations de l'Adriatique, est cependant importante. Elle est de l'ordre de grandeur de la distance qui sépare les populations dalmates et égéennes. Les animaux de Demre Dalyana sont très différents de ceux des autres populations turques. On retrouve ici la répulsion déjà mentionnée entre Demre Dalyana et Bafa Gölü.

Sous réserve que l'interprétation des distances morphologiques en termes d'échanges migratoires soit applicable à cette population, elle tirerait son origine d'un contact passé et assez ancien avec les populations de l'Adriatique.

Dans la partie biogéographique de cet exposé, j'avais émis l'hypothèse qu'aux périodes glaciaires, le sud de l'Adriatique était occupé par des populations de Jaera schellenbergi et Jaera nordmanni. Les populations de Jaera italica, retirées plus au sud, laissaient un passage ouvert entre les Jaera nordmanni présentes à l'est et à l'ouest de la péninsule des Balkans. Ce passage est au niveau de la côte grecque. Où se situaient alors les populations de Jaera italica vivant de nos jours sur les côtes italiennes et yougoslaves ? Sans doute plus au sud-est, à distance égale des populations colonisant à présent les différentes faces maritimes de la péninsule anatolienne.

La figure 53 représente la projection des corrélations entre les variables de départ et les axes de l'analyse discriminante dans un cercle de rayon unité.

Le premier vecteur propre est entièrement déterminé par les deux mesures de l'organe copulateur, C1 et C2. Leur corrélation avec cet axe est respectivement de 0,89 et de 0,76. Les autres variables sont groupées au centre de la figure : leur corrélation avec l'axe, proche de zéro, est négligeable.

Le second vecteur propre différencie les populations par le nombre de soies sur le carpopodite 1 : la variable S1 s'y oppose aux autres variables par une corrélation négative. Le troisième axe est un facteur de taille : toutes les variables y varient dans le même sens. Il différencie les populations selon leur taille moyenne.

Des figures orthogonales apparaissent dans les plans formés par les couples d'axes. Dans le plan 1-3, les mesures de l'organe copulateur sont orthogonales à la taille. Dans le plan 2-3, les mesures de soies



sur les péréiopodes antérieurs (S1) sont aussi orthogonales à la taille. Ceci ne signifie pas que ces paramètres ne varient pas avec la taille au cours de la vie d'un individu, mais que leur valeur pour une taille donnée diffère d'une population à l'autre.

La taille de l'organe copulateur, et le nombre de soies sur les péréiopodes antérieurs sont donc caractéristiques de chaque population.

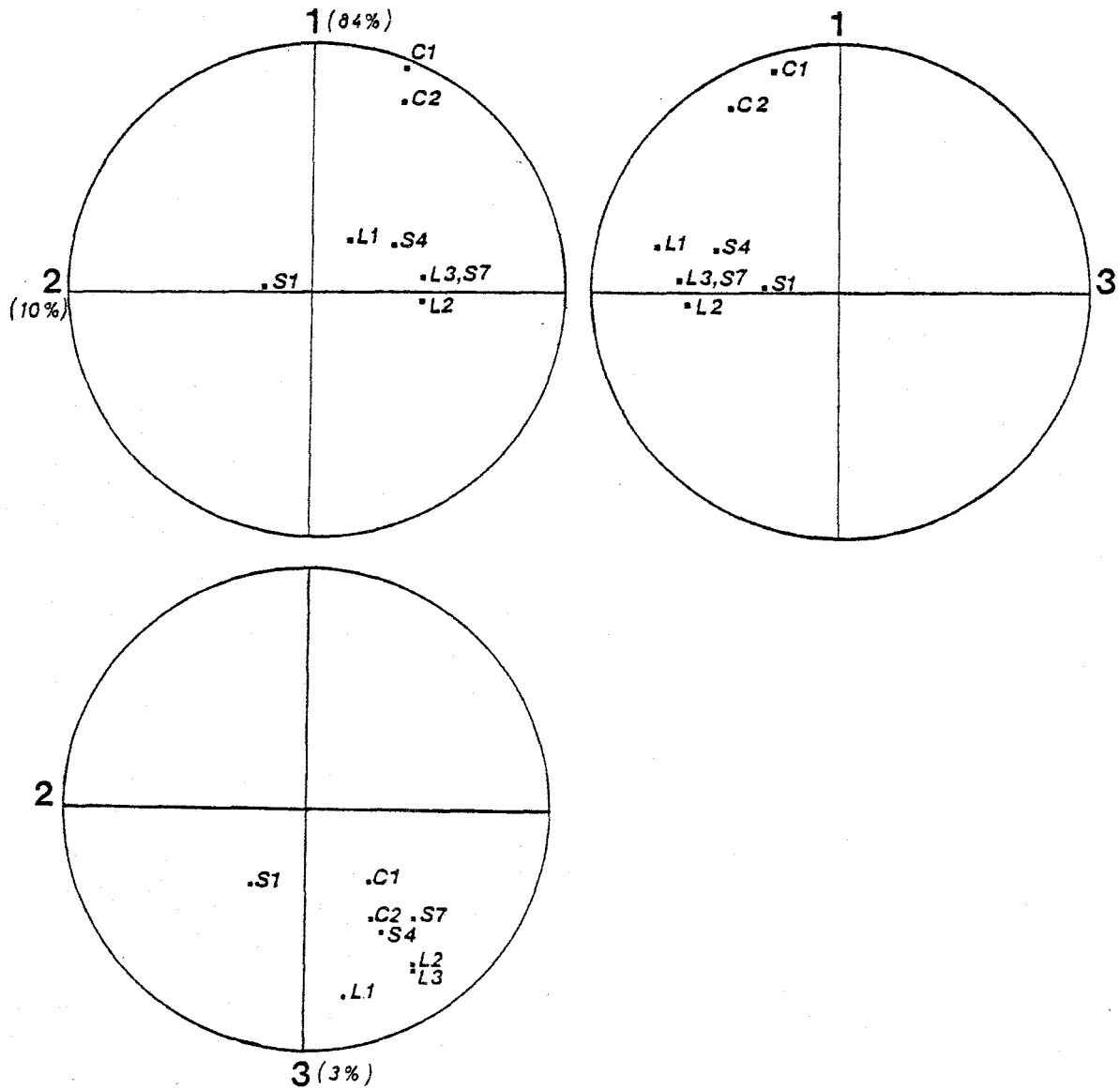


Figure 53. Projection des corrélations entre les variables mesurées chez *J. italica* et les axes dans les trois premiers plans de l'analyse discriminante. Le cercle est de rayon  $r = 1$ .

Tableau 9. Distances de Mahalanobis entre sept populations de Jaera italica.

	Bafa Gölü Egée	Gököva Egée	Milas Egée	Siponto Italie	Zatom Yougos.	Risan Yougos.	Demre D. Méd. ort.
Bafa Gölü	0	-	-	-	-	-	-
Gököva	5,19	0	-	-	-	-	-
Milas	5,02	2,68	0	-	-	-	-
Siponto	10,57	6,57	6,07	0	-	-	-
Zatom	11,36	7,86	7,43	3,51	0	-	-
Risan	16,00	12,25	11,73	6,24	5,43	0	-
Demre D.	15,11	11,81	10,93	6,42	7,55	6,19	0

Le vecteur propre qui discrimine les populations considérées dans cette analyse est le premier. C'est un critère de forme du préopercule, jouant sur sa longueur et son envergure. La forte discrimination des populations sur cet axe tient à leur grande dispersion, par rapport à la faible variabilité de chacune d'entre elles.

Cette faible variabilité "intra-population" avait déjà été rencontrée à l'examen des coefficients de variation (tableau 5). De par la coaptation étroite des organes génitaux mâle et femelle, elle est une condition de la panmixie. Au sein de chaque population, la possession d'un organe permettant de s'accoupler aux membres de l'autre sexe situés au plus près de la moyenne, où la densité des individus est forte, est une condition d'un succès reproductif élevé. La dimension de ces organes s'accroît avec la taille, mais dans une fourchette de variation étroite. Chaque individu dispose ainsi à chaque stade de sa croissance d'un éventail de partenaires potentiels étendu.

Si la variance "intra-population" est réduite, la variabilité "inter-populations" est très étendue au sein de l'espèce. Il ne semble pas exister d'explication à ce phénomène. Cette potentialité de variation est illustrée par la grande variabilité interspécifique de la forme du préopercule des Jaera. Elle n'est absente que parmi les cinq espèces du groupe atlantique, où la forme massive de l'organe copulateur de la femelle ne permet sans doute pas une grande versatilité évolutive des deux appareils.

Cette variabilité pourrait être un facteur d'isolement reproductif. A la suite d'une hypothèse de Dufour (1844), l'isolement mécanique a été allégué autrefois pour rendre compte de la grande diversité des génitalia des insectes. Dobzhansky (1951) a fait une revue des travaux menés à ce sujet. Il doute que les différences observées entre les génitalia puissent constituer un facteur d'isolement fréquent. Mayr (1963) y voit le sous-produit de la grande susceptibilité de ces structures aux effets pléiotropes des modifications génétiques intervenues au sein des espèces.

Un tel mécanisme pourrait cependant être invoqué parmi les autres espèces du groupe méditerranéen, dont le préopercule a une forme très semblable, mais dont les cornes copulatrices pointent tantôt vers l'extérieur, et tantôt vers la ligne de symétrie du corps (fig. 14, p. 24). Cette opposition existe entre Jaera nordmanni et Jaera massiliensis, qui sont sympatriques partout en Méditerranée, de même qu'entre Jaera massiliensis et Jaera bocqueti, formes jumelles et sympatriques en mer Egée. Enfin, elle existe entre Jaera nordmanni et Jaera nordica, qui ne sont pas sympatriques en Europe, mais aux Açores, où la courbure des cornes du préopercule est accentuée dans les populations et les espèces issues de Jaera nordmanni (Cf. infra).

#### La spéciation du complexe nordmanni aux Açores.

La lignée menant à Jaera nordmanni est sans doute établie de longue date dans le bassin occidental de la Méditerranée. Elle s'est étendue à la partie tempérée de l'Atlantique nord en donnant dans un premier temps Jaera nordica, sur les rivages européens, du Pays Basque à la mer d'Irlande. Puis ces deux espèces ont colonisé l'archipel des Açores, leur tolérance aux conditions de salinité leur permettant d'utiliser la voie marine pour s'installer dans des eaux douces ou saumâtres libres de compétiteurs.

En 1889, elles sont observées dans une caldeira (lac de cratère) par Dollfuss, qui crée l'espèce Jaera guernei. Théodore Monod les retrouve au cours de l'expédition "Bi-Açores" (1971) :

"On ne peut guère soulever un caillou dans l'île de Flores sans y voir courir ce petit Isopode brun-noir : toute l'île semble colonisée, même en altitude, et l'on peut s'interroger sur la cause d'un pareil succès : absence, peut-être de compétiteurs ? Il n'y a ni Aselles, ni Gammarens, ni

d'ailleurs, semble-t-il, de poissons prédateurs capables de nettoyer la face inférieure des pierres".

Quatre espèces de Jaera habitent l'île de Flores :

- Jaera nordmanni vit sur le littoral, à l'embouchure des rivières.
- Jaera vulcana vit plus en amont, dans les mêmes stations saumâtres littorales.
- Jaera guernei vit dans l'eau très douce (volcanique) des torrents, et remonte jusqu'à une altitude de 600 mètres sur le plateau central.

Ces trois espèces sont apparentées. Certaines populations des rivières de l'île sont difficiles à attribuer à vulcana ou à guernei. Ce complexe spécifique pourrait être plus étendu que ne le laissent apparaître les populations typiques utilisées dans cette analyse.

- Jaera nordica subsp. insulana n'a été trouvée qu'en sympatrie avec la précédente, au pied d'une cascade provoquée par des travaux d'aménagements routiers. Son habitat typique n'est pas connu.

Flores est située à l'extrémité occidentale de l'archipel, à 236 km de l'île la plus proche (fig. 54). C'est l'île dont la faune est la plus riche. Les autres îles que j'ai pu visiter n'ont fourni que des formes littorales :

- l'île de Saõ Miguel appartient au groupe oriental de l'Archipel. Elle est située à 1300 km du continent. Une population de vulcana a été trouvée à l'embouchure de la Ribeira Abelheira, à l'ouest de Villa Franco do Campo.

- l'île de Terceira fait partie du groupe central des Açores. Elle est située à 157 km de Saõ Miguel. Deux populations sympatriques de nordmanni et vulcana ont été trouvées dans une crique située à l'ouest de Angra do Heroismo, à 1 km du Monte Brasil.

Des échantillons naturels de toutes ces populations ont été constitués. Leur étude statistique porte sur les douze variables définies précédemment. Elle permet de retrouver les conclusions obtenues de l'étude de Jaera italica : les mensurations du préopercule varient normalement avec la taille (tableaux 10 et 11), mais dans une marge de variation très réduite. Chez Jaera italica, celle-ci semblait être une condition de la parmixie. Chez ces espèces, dont les cornes du préopercule sont maintenant très courtes, les implications comportementales de ce phénomène sont plus importantes, puisque chez nordica, les grandes femelles s'accouplent aux

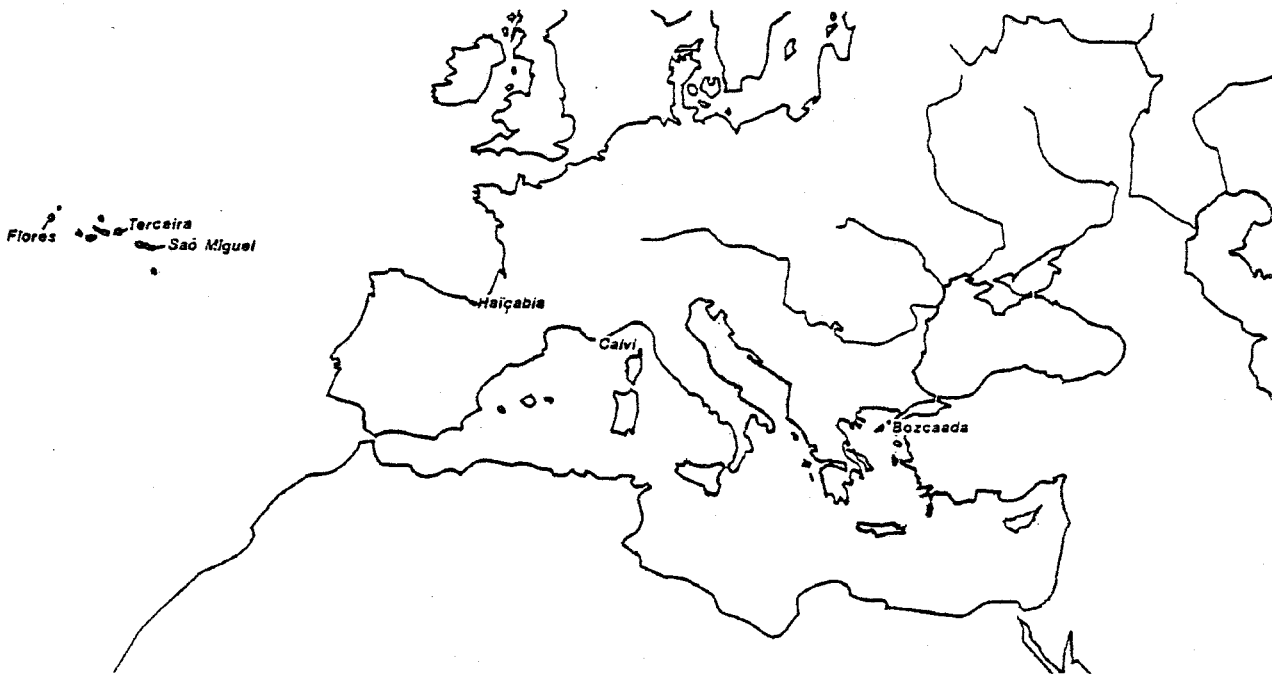


Figure 54. Origine géographique des populations des lignées nordmanni et nordica étudiées par l'analyse discriminante.

jeunes mâles, et les grands mâles avec les petites femelles. Il en va sans doute ainsi de toutes ces espèces.

Les caractères de sétosité, très variables, s'accroissent peu avec la taille.

Trois analyses discriminantes ont été réalisées sur les populations des Açores. La première ne considère que les espèces de la lignée nordmanni. Elle porte sur les échantillons de nordmanni, vulcana et guernei récoltés dans les différentes îles, en dépit du fait que trois d'entre eux soient d'effectif réduit (vulcana de Terceira : 19 individus ; nordmanni de Terceira : 12 individus ; guernei de Flores : 13 individus). Un échantillon de la population méditerranéenne de Bozcaada appartenant à nordmanni a été projeté sur les axes de l'analyse, mais n'a pas été considéré dans le calcul pour ne pas déformer le sens des axes.

Le premier axe (fig. 55) oppose essentiellement le nombre d'épines et de soies des caractères sexuels secondaires (S1, S4), à la taille des périopodes qui les portent (P2, P4). La présence ou l'absence de soies sur les ischiopodites 7 (S7) intervient également.

Ce premier axe correspond à un échelonnement des populations

Tableau 10. Coefficients de variation de douze variables mesurées dans plusieurs populations de Jaera des Açores.

	<u>nordmanni</u>		<u>vulcana</u>			<u>Guernei</u>	<u>insulana</u>
	Flores	Terceira	Flores	Terceira	São Miguel	Flores	Flores
long. 1	11	12	10	12	10	9	14
long. 2	13	13	13	15	11	9	18
long. 3	13	11	15	16	11	9	16
cop. 1	8	10	8	11	7	9	8
cop. 2	7	7	7	7	5	7	8
cop. 3	6	6	7	4	6	5	7
soies 1	23	15	28	41	25	24	32
épin. 4	16	12	13	17	9	15	11
soies 7	8	19	23	29	12	15	22
pér. P2	13	9	11	12	8	8	11
pér. P4	11	6	10	11	9	9	10
pér. P7	15	11	14	16	10	9	14

Tableau 11. Contribution à la taille des douze variables mesurées dans plusieurs populations de Jaera des Açores. La taille est définie comme le premier vecteur propre d'une analyse en composantes principales réalisée dans chaque population.

	<u>nordmanni</u>		<u>vulcana</u>		<u>guernel</u>		<u>insulana</u>	
	Flores	Terceira	Flores	Terceira	São Miguel	Flores	Flores	
long. 1	0,330	0,344	0,331	0,306	0,323	0,322	0,309	
long. 2	0,332	0,358	0,335	0,315	0,308	0,272	0,310	
long. 3	0,330	0,356	0,327	0,314	0,323	0,327	0,299	
cop. 1	0,274	0,350	0,302	0,275	0,289	0,326	0,290	
cop. 2	0,268	0,113	0,241	0,266	0,254	0,210	0,290	
cop. 3	0,304	0,303	0,274	0,303	0,275	0,318	0,290	
soies 1	0,312	0,107	0,292	0,303	0,318	0,301	0,283	
épin. 4	0,204	0,092	0,168	0,080	0,222	0,122	0,146	
soies 7	0,012	0,155	0,103	0,279	0,137	0,094	0,265	
pér. P2	0,296	0,346	0,329	0,311	0,321	0,346	0,303	
pér. P4	0,317	0,339	0,324	0,311	0,303	0,339	0,301	
pér. P7	0,326	0,349	0,330	0,315	0,330	0,339	0,307	

selon la séquence (fig. 56) :

nordmanni continentales ----> nordmanni des Açores ----> vulcana ----> guernei.

Il est conforme à l'observation : le nombre d'épines des péréiopodes 4, déjà moins important chez les nordmanni continentales que chez les autres espèces (comme nordica par exemple), décroît chez les populations des Açores. Chez vulcana et guernei, les épines se restreignent à un bouquet peu fourni, au tiers proximal du carpopodite, séparé d'une épine unique située au tiers distal sur un article très long (fig. 10 p.20 ). Les soies des péréiopodes antérieurs de ces deux espèces sont également clairsemées sur un péréiopode allongé, et les soies des ischiopodites postérieurs diminuent en nombre selon le même ordre des espèces.

Le second axe oppose les populations par leur taille moyenne. Les échantillons de vulcana sont les plus petits, pour des raisons qui peuvent être diverses.

Le troisième axe oppose le nombre de soies portées par les péréiopodes antérieurs (S1) et postérieurs (S7). Il différencie guernei des autres espèces.

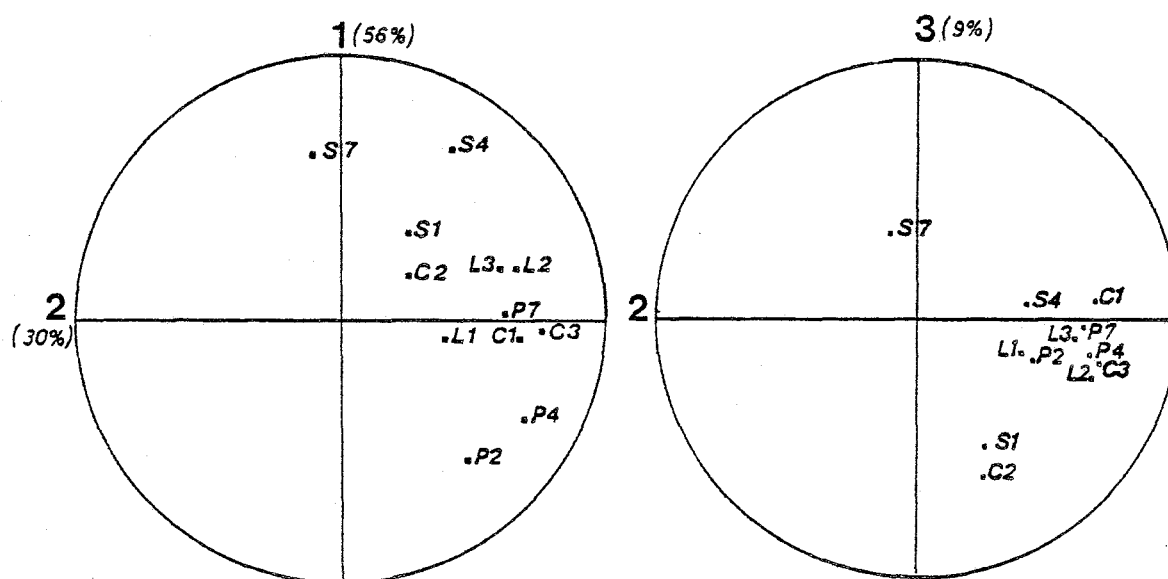


Figure 55. Projection des corrélations entre les variables mesurées et les axes dans les plans 1-2 et 2-3 de l'analyse discriminante portant sur la lignée nordmanni.



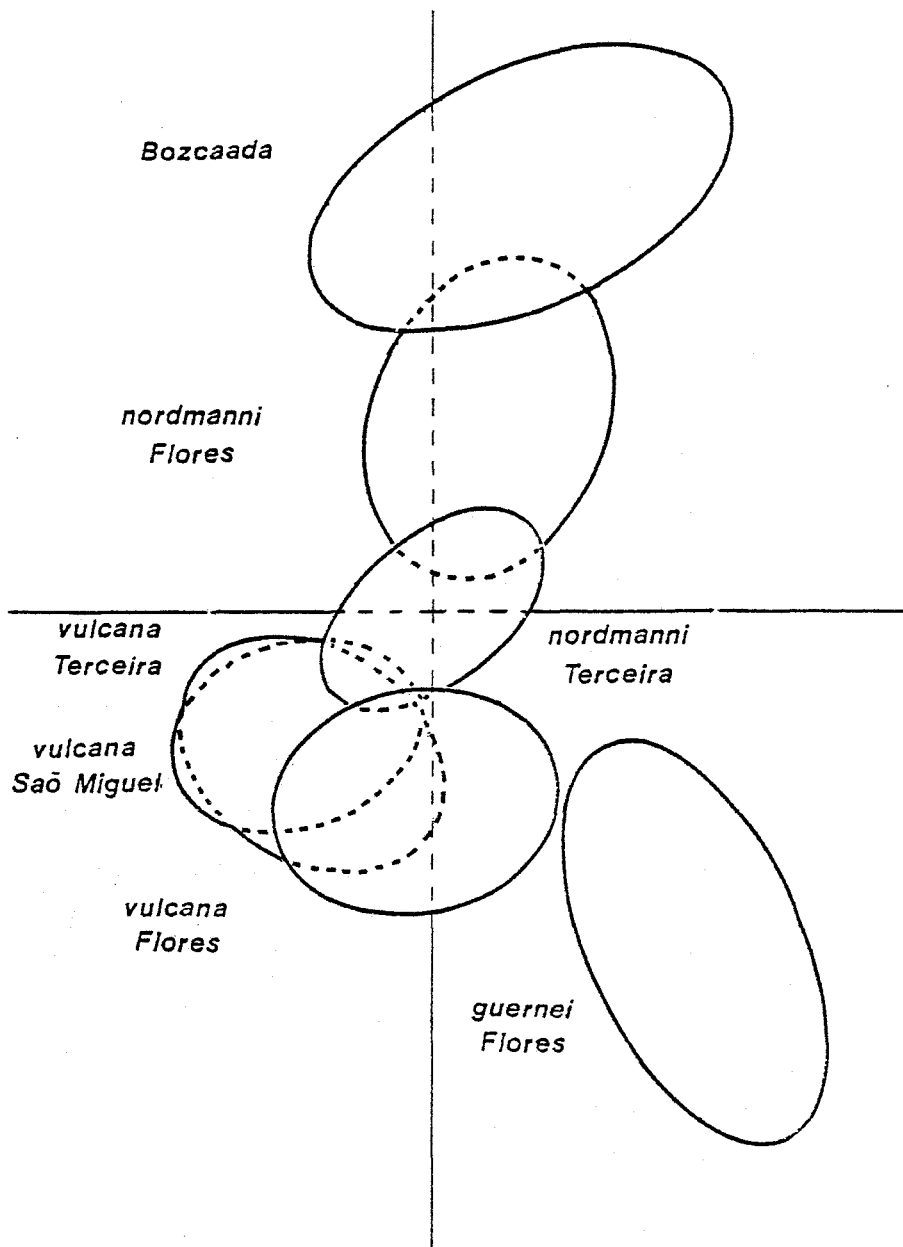


Figure 56. Position des ellipses d'équiprobabilité ( $P = 0,95$ ) des populations de la lignée nordmanni dans le plan de deux premiers vecteurs propres de l'analyse discriminante. Les nordmanni de Bozcaada sont non-contributives au calcul. Les superpositions restituent l'ordre des positions sur le troisième axe.

La distribution des populations selon l'analyse discriminante se retrouve dans les distances de Mahalanobis (tableau 12). En admettant que ces distances morphologiques reflètent les possibilités d'échanges migratoires et les événements de spéciation, ce qui n'est qu'une hypothèse, il est possible de reconstruire ainsi l'histoire des populations.

- Les nordmanni colonisent l'ensemble de l'archipel des Açores, des îles orientales aux îles occidentales, puis les différentes populations se différencient les unes des autres. Il n'existe pas de flux migratoire depuis le continent. La population de Flores est en effet plus proche de celle de Bozcaada que celle de Terceira. L'arrivée d'une Jaera de Méditerranée dans l'archipel est sans doute un évènement très rare.

- Les vulcana naissent ensuite à partir d'une population de nordmanni d'une île orientale. Les trois échantillons montrent en effet des distances égales, de 4,51 ( $\pm 0,43$ ) avec les nordmanni de Terceira, et de 7,38 ( $\pm 0,26$ ) avec celles de Flores.

Les vulcana de Saõ Miguel et de Terceira sont proches ( $D = 1,75$ ). Celles de Flores s'en éloignent par une distance ( $D = 3,37$ ) à peine plus faible que celle qui les sépare de nordmanni. Cela signifierait que la colonisation des différentes îles a suivi de peu la naissance des vulcana, avec des échanges migratoires postérieurs faibles, sinon nuls, d'une île à l'autre.

- Les guernei n'existent semble-t-il qu'à Flores. Elles s'apparentent aux vulcana de l'île, et dérivent sans doute de celles-ci, ou d'une population très proche.

Dans cette reconstitution, les échanges migratoires et la multiplication des espèces progressent d'est en ouest. L'évolution des caractères sexuels secondaires s'oriente selon le même axe. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer ce parallélisme : phénomène d'orthogénie, déplacement de caractères chez ces espèces, découlant de leur cohabitation avec les nordica chez lesquelles ces caractères sont d'une morphologie différente.

Une seconde analyse discriminante a été réalisée en faisant intervenir cette seconde lignée de Jaera açoréennes.

Le déplacement des caractères sexuels des espèces sympatriques de Flores.

Cette analyse porte d'une part sur quatre échantillons originaires de Flores, où les quatre espèces sont sympatriques, et d'autre part sur deux souches de laboratoire de nordmanni et nordica originaires des

Tableau 12. Distances de Mahalanobis entre plusieurs populations du complexe nordmanni des Açores.

	<u>nordmanni</u> Flores	<u>nordmanni</u> Terceira	<u>vulcana</u> Terceira	<u>vulcana</u> São Miguel	<u>vulcana</u> Flores	<u>guernei</u> Flores
<u>nordmanni</u> Flores	0	-	-	-	-	-
<u>nordmanni</u> Terceira	4,57	0	-	-	-	-
<u>vulcana</u> Terceira	7,20	4,56	0	-	-	-
<u>vulcana</u> São Miguel	7,26	4,05	1,75	0	-	-
<u>vulcana</u> Flores	7,68	4,91	4,31	3,37	0	-
<u>guernei</u> Flores	10,78	8,40	8,57	8,20	6,88	0

Tableau 13. Distances de Mahalanobis entre plusieurs populations de Jaera nordmanni, J. nordica, et d'espèces affines, originaires de l'île de Flores ou du continent.

	<u>guernei</u> Flores	<u>vulcana</u> Flores	<u>nordmanni</u> Flores	<u>nordmanni</u> Calvi	<u>nordica</u> Haiçabia	<u>n.insulana</u> Flores
<u>guernei</u> Flores	0	-	-	-	-	-
<u>vulcana</u> Flores	6,84	0	-	-	-	-
<u>nordmanni</u> Flores	9,29	6,18	0	-	-	-
<u>nordmanni</u> Calvi	9,87	7,56	4,28	0	-	-
<u>nordica</u> Haiçabia	17,98	18,05	15,84	12,28	0	-
<u>n. insulana</u> Flores	17,97	17,77	16,36	12,83	4,10	0

populations européennes de Haiçabia et Calvi.

Les distances de Mahalanobis (tableau 13) s'interprètent ainsi :

-La distance entre populations continentales et açoréennes est semblable dans l'espèce nordmanni ( $D = 4,28$ ) et dans l'espèce nordica ( $D = 4,10$ ).

- L'ordre des espèces de la lignée nordmanni étudiée précédemment est restitué :

nordmanni méditerranéennes ----> nordmanni açoréennes ----> vulcana ----> guernei

- Cette succession est un ordre d'éloignement progressif des nordica

- Dans l'examen réciproque, les nordica insulana ne sont pas plus éloignés de la lignée nordmanni que la population mère du continent.

Ces résultats sont corroborés par la projection des populations sur les axes de l'analyse discriminante (fig. 57).

Le premier axe (fig. 58) absorbe toute l'information apportée par les mensurations du préopercule (C1, C2, C3), le nombre d'épines des péréiopodes 4 (S4), et le nombre de soies de l'ischiopodite 7 (S7). Parmi ces variables, celle qui mesure l'envergure des cornes du préopercule (C2) montre une corrélation de 98 % avec l'axe : elle se confond avec celui-ci.

Ces variables s'opposent au nombre de soies des péréiopodes antérieurs (S1), et à la longueur des péréiopodes antérieurs et de la quatrième paire (P2, P4). Ces dernières variables se retrouvent sur le second axe, qui oppose la sétosité des péréiopodes antérieurs à leur longueur. Ce n'est que si l'on considère l'ensemble du plan formé par ces deux premiers axes que la longueur des péréiopodes 4 s'oppose à leur nombre d'épines : ce phénomène intéresse simultanément les deux axes.

Le troisième axe oppose, partiellement, le nombre de soies des péréiopodes antérieurs et postérieurs. On retrouve ici la distinction entre guernei et ses espèces soeurs.

Le premier plan résume 95 % de l'information. Son analyse conduit aux interprétations suivantes :

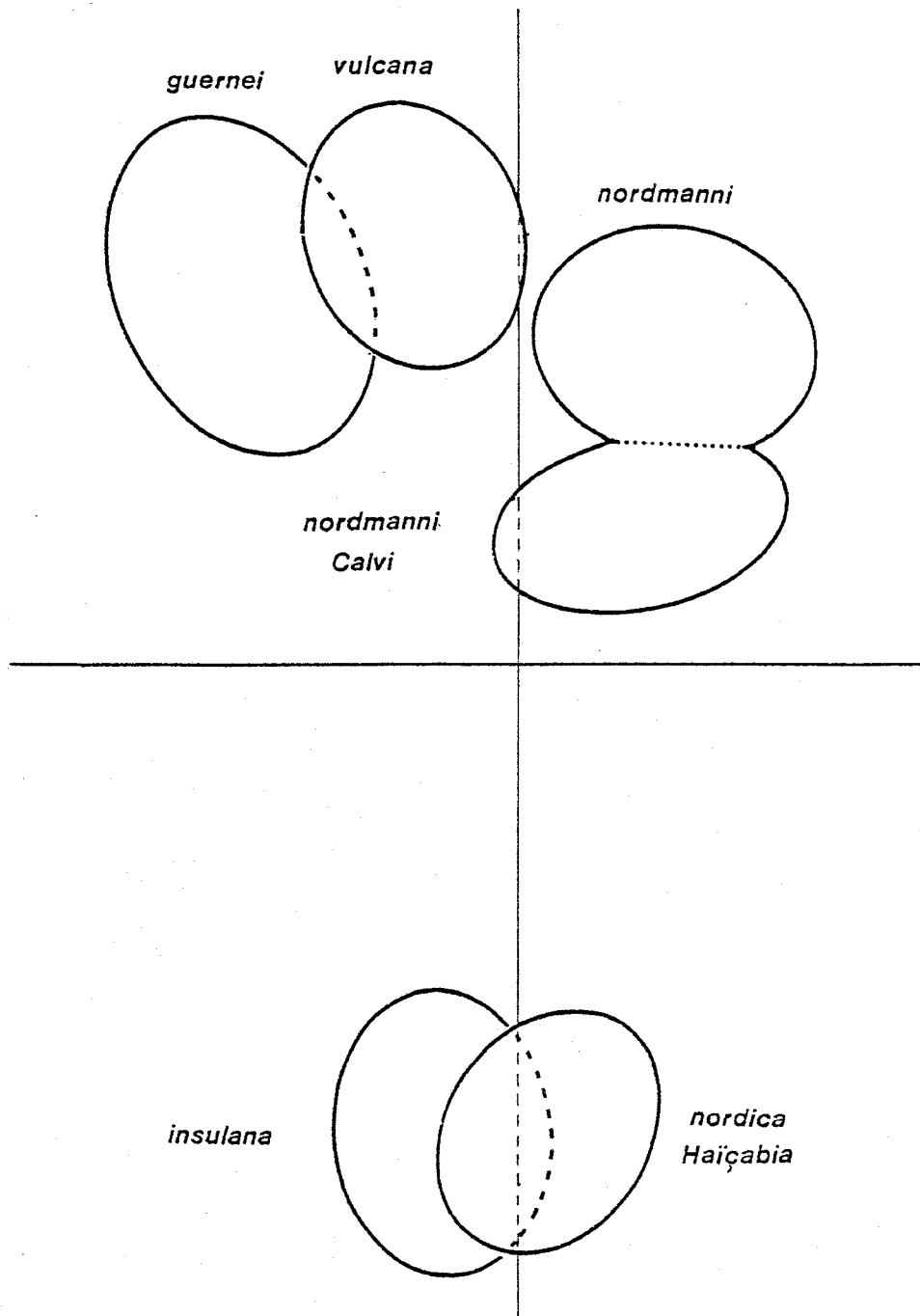


Figure 57. Position des ellipses d'équiprobabilité ( $P = 0,95$ ) des populations de Jaera de l'île de Flores et de deux populations continentales. Les superpositions indiquent les positions relatives sur le troisième axe.

1) La morphologie du préopercule oppose les deux lignées issues l'une de nordica, l'autre de nordmanni. Cette différence d'expression du caractère, déjà présente chez les populations du continent, se renforce aux Açores dans les trois espèces de la seconde lignée. Ceci est exprimé sur le premier vecteur propre.

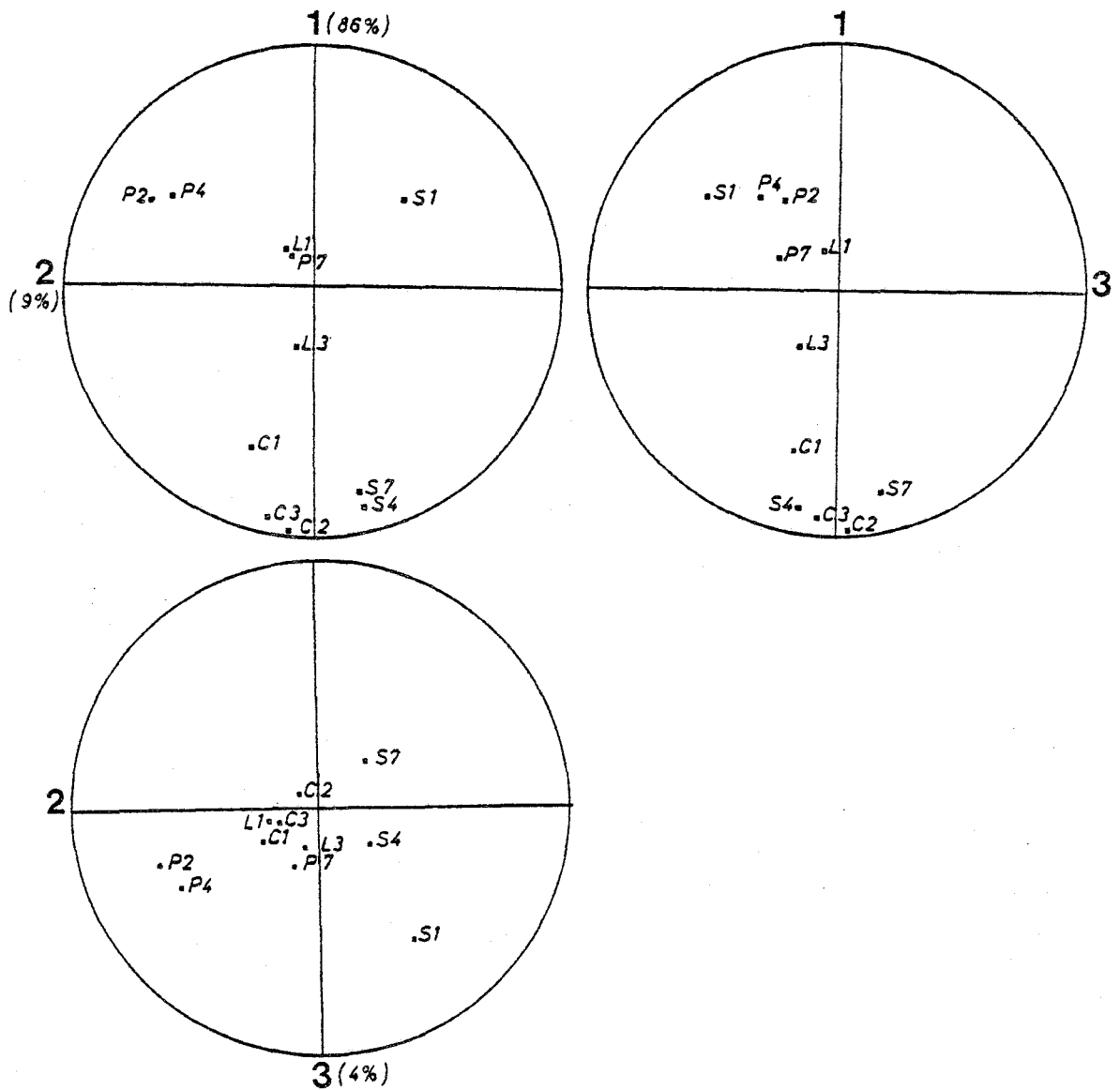


Figure 58. Projection des corrélations entre les variables mesurées et les trois premiers axes de l'analyse discriminante portant sur les Jaera de Flores et de deux populations continentales (voir le texte).

2) L'opposition entre le nombre de soies des peignes sexuels et la dimension des appendices qui les portent différencie entre elles les seules espèces de la lignée nordmanni. Elle est exprimée par le second vecteur propre de cette analyse. Il restitue fidèlement le premier vecteur propre de l'analyse précédente, qui ne portait que sur ce groupe d'espèces.

L'opposition entre le nombre d'épines de la pince et la taille de l'appendice qui les porte (P4) apparaît dans le plan des deux premiers axes. Il oppose d'une part les espèces endémiques des Açores, vulcana et guernei à leur espèce mère nordmanni, et d'autre part l'ensemble de ces espèces à la lignée nordica.

La première analyse discriminante avait permis d'étudier isolément le second de ces phénomènes, que l'on pourrait appeler le "facteur intra-lignée". L'analyse discriminante qui suit s'intéressera isolément au premier de ces phénomènes, le "facteur-inter-lignées". Elle cherchera à établir que le renforcement des différences entre les lignées découle bien d'un phénomène dynamique dû à leur cohabitation dans une même aire géographique.

L'analyse ne porte que sur les deux populations continentales. Elle est donc analogue au calcul de la fonction discriminante de Fisher, qui consiste à chercher la combinaison linéaire des variables qui maximise le rapport "variance inter-groupe" / "variance intra-groupe" de deux populations.

En n'effectuant le calcul que sur les deux souches continentales des nordmanni de Calvi et des nordica de Haïçabia, il est possible d'obtenir la fonction qui sépare au mieux les espèces dans les conditions originelles d'allopatricie. Ce calcul se fait dans l'ignorance de toute information sur le devenir des populations qui parviendront aux Açores. Les données açoréennes sont ensuite projetées sur cet axe. Un accroissement éventuel des différences initiales dans un contexte de sympatricie se traduira par une répulsion de ces populations selon la fonction discriminante. Sinon, leur distribution sera indifférente à cet axe. Cette méthode ne permet de déceler qu'une amplification des différences initiales, mais non tout caractère divergent nouvellement apparu.

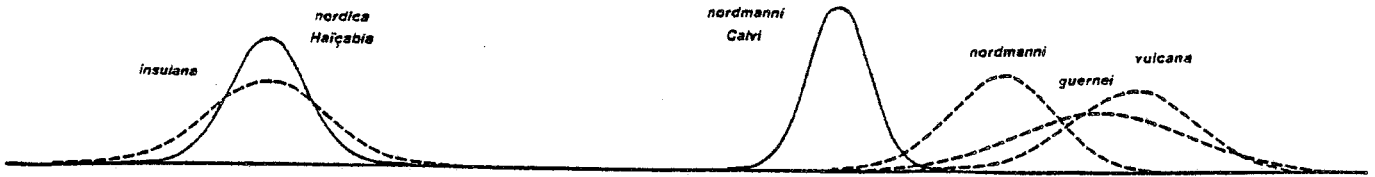


Figure 59. Courbes de densité de probabilité des populations de Flores (lignes pointillées) sur la fonction discriminante calculée à partir des deux populations continentales des nordmanni de Calvi et des nordica de Haïçabia.

La figure 59 montre que les populations açoréennes de la lignée nordmanni se sont éloignées des nordica sur la fonction discriminante. Les insulana n'ont quant à elles subi aucune modification. Les contributions des variables (fig. 60) restituent celles du premier vecteur propre de l'analyse discriminante précédente. Pour les caractères étudiés, la divergence n'a donc porté que sur un accroissement des différences pré-existantes, à l'exclusion de toute nouveauté évolutive !

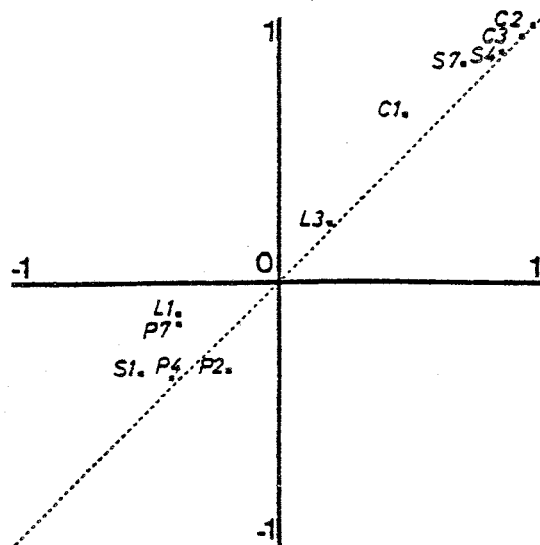


Figure 60. Comparaison entre (1), la corrélation des variables avec l'axe de la fonction discriminante (horizontalement) et (2), leur corrélation avec le premier axe de l'analyse discriminante portant sur les Jaera de Flores et deux populations continentales (verticalement). La bissectrice indique le lieu des points dans l'hypothèse de l'identité des corrélations.



Ce résultat confirme l'hypothèse d'un déplacement de caractères. Il permet aussi de mieux interpréter deux modalités du phénomène : son asymétrie totale, jointe au fait que le déplacement est d'intensité égale dans les trois espèces de la lignée nordmanni. La première analyse discriminante suggérait que les nordmanni de Flores étaient un vestige de la première colonisation des Açores par cette espèce, tandis que les vulcana et les guernei naissaient dans une île orientale. Ces faits ne sont explicables qu'en admettant que les nordica étaient présentes aux Açores lors de l'arrivée des nordmanni, et qu'elles étaient présentes dans d'autres îles qu'à Flores.

Pourquoi la différenciation des caractères n'intéresse-t-elle que l'une des lignées ? La notion de déplacement de caractères (Brown et Wilson, 1956) s'applique généralement à des phénomènes liés au mode de vie. Le phénomène implique une partition de la niche exploitée. Il est alors symétrique. Le cas étudié ici s'applique à des caractères liés à la reproduction. Il rappelle le phénomène d'asymétrie de l'isolement sexuel des espèces de Drosophiles endémiques des îles Hawaii où Ahearn et al. (1974) voient une "production ad hoc de la sélection naturelle", et qui renvoie plus généralement au problème du renforcement de l'isolement sexuel dans le contexte des spéciations insulaires. De nombreux auteurs admettent le fait que lors de la colonisation des îles, l'implantation de nouvelles populations opère par un "effet fondateur", au cours duquel les espèces subiraient une "révolution génétique" (Mayr, 1954), alléguée notamment par Carson (1970) dans le cas des Drosophiles des Hawaii. L'existence d'un "goulot d'étranglement" dans l'effectif des populations entraînerait une fluctuation brutale des fréquences géniques. Cette déstabilisation d'un pool génique intégré favoriserait dans un second temps l'adoption de nouveaux équilibres adaptatifs. Kaneshiro (1976) estime qu'à cette occasion, certains éléments de la parade sexuelle peuvent être perdus par la population colonisatrice.

Dans le cas de Jaera, l'asymétrie d'un phénomène de différenciation semble pouvoir s'expliquer sans recourir à la notion de révolution génétique. Supposons qu'une nouvelle population s'installe dans une île déjà colonisée par une espèce proche. La pression de sélection favorisant un bon "choix" des partenaires sera en raison inverse de la probabilité des mauvais appariements. Elle sera donc plus intense dans la population la

moins nombreuse, c'est-à-dire probablement chez les nouveaux arrivants. Ceci expliquerait l'asymétrie du déplacement de caractères subi par les Jaera des Açores.

Les Açores ont un âge au moins supérieur à 4 millions d'années (Ridley et al. 1974). Elles auraient été d'abord atteintes par les nordica, lors d'un évènement migratoire de faible probabilité, puis rapidement colonisées dans leur totalité. L'habitat naturel des nordica est l'eau saumâtre. Elles se seraient secondairement adaptées aux eaux douces, au moins à Flores, sans subir de modification morphologique des caractères sexuels.

Les nordmanni parviennent alors aux Açores, et déplacent les nordica des eaux saumâtres. Leurs populations, peu nombreuses à l'origine, auraient maintenu leur individualité génétique par suite d'un renforcement de l'isolement sexuel préexistant (au laboratoire, les individus des deux espèces, privés de choix, s'accouplent mais ne donnent pas de descendants). Cet isolement précopulatoire se serait accompagné de modifications morphologiques des caractères sexuels.

Leur présence dans les eaux saumâtres favorisant leur dispersion, les nordmanni auraient donné naissance aux deux espèces endémiques de l'archipel. Les nordica, isolées dans les eaux douces, n'auraient donné aucune spéciation.

Les nouvelles espèces vulcana et guernei auraient subi de nouveaux déplacements de caractères, en référence cette fois à leur lignée d'origine.

### Conclusion

Il était possible d'imaginer que les mécanismes d'isolement entre espèces joueraient sur une modification des principales variables intervenant dans la formation des couples, et mises à jour dans l'étude des systèmes de reproduction. Ce n'est pas le cas. Dans l'espace bidimensionnel des coadaptations de taille (fig. 61), les populations sympatriques de Flores obéissent aux mêmes règles que les autres espèces du groupe méditerranéen. Dans les analyses discriminantes vues dans ce chapitre, les mensurations du corps n'interviennent guère dans le calcul des axes discriminants. Les caractères qui jouent ce rôle sont les caractères sexuels pri-

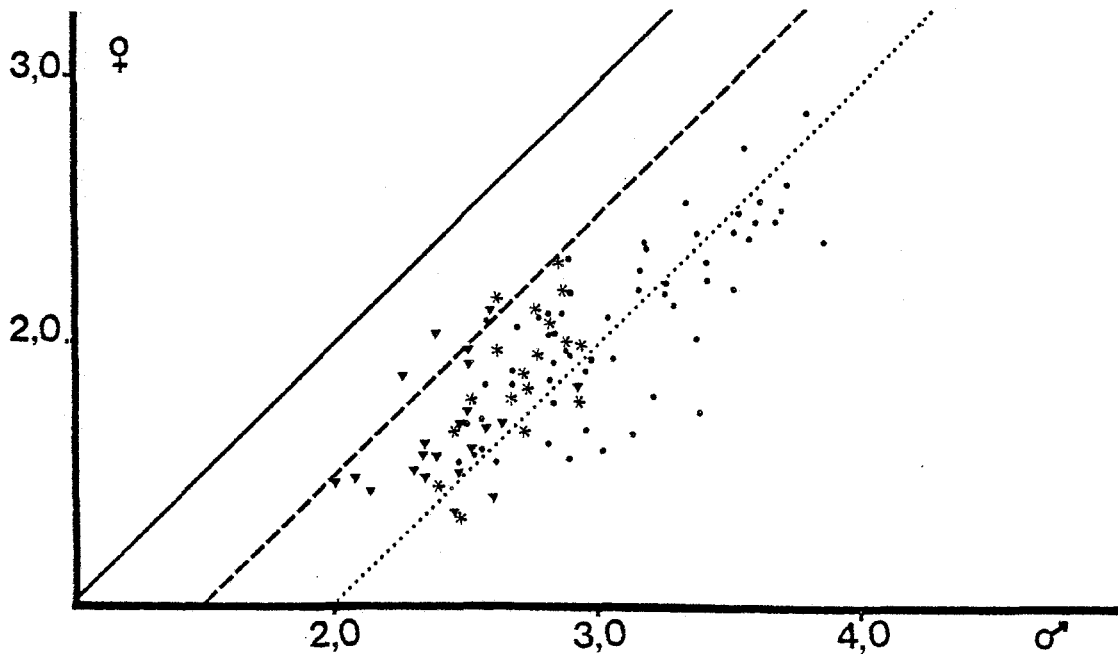


Figure 61. Longueur du mâle (horizontalement) et de la femelle (verticalement) dans les couples ventraux récoltés dans la nature, appartenant aux espèces de Flores : vulcana (▼), guernei (\*) et nordica insulana (•).

maires et secondaires. Il s'agit aussi bien des plus variables que des moins variables des caractères mesurés. Leur variabilité initiale n'est donc pas une condition de leur évolution.

L'interprétation de leur rôle évolutif eût été tautologique si cette étude n'avait consisté qu'en une analyse discriminante des Jaera des Açores, mais deux observations permettent d'éviter cet écueil.

Chez Jaera italica, les dimensions du préopercule et le nombre de soies des péréiopodes antérieurs fluctuent sans raison adaptative apparente dans l'aire de distribution géographique de l'espèce. Dans un contexte de sympatrie, les pressions sélectives qui favorisent le renforcement de l'isolement sexuel joueront sur cette source de différences potentielles entre populations. Une variabilité "gratuite" prend alors un sens adaptatif. Ceci semble légitimer l'expression de "conventions ad hoc" que Dobzhansky emploie à propos des mécanismes d'isolement.

Dans le cas de la divergence des lignées nordica et nordmanni aux Açores, le calcul d'une fonction discriminante entre les seules populations continentales constitue une étude "en aveugle" des différenciations potentielles. Elle permet d'affirmer que, pour les variables considérées,

la différenciation morphologique des espèces de l'archipel n'a porté que sur un accroissement des différences initiales. Ce déplacement de caractères est asymétrique.

Par ailleurs, cette étude biométrique permet de faire quelques inférences sur l'histoire passée de la colonisation des Açores par les Jaera. Elles restent spéculatives, puisque les distances morphologiques calculées peuvent refléter une variété de phénomènes évolutifs. Elles sont globalement cohérentes, et sont en accord avec d'autres études portant sur la spéciation dans les archipels, notamment aux îles Hawaii. Elles montrent les mêmes caractéristiques : un fort isolement migratoire d'une île à l'autre, des spéciations endémiques accompagnées de mécanismes nouveaux d'isolement sexuel, et la colonisation de nouveaux habitats.

*Est émergent un pas évolutif  
apparemment imprévisible*

*Karl Popper.*

## DISCUSSION

Cette étude de la sexualité des Jaera a envisagé tour à tour la compétition dans des conditions expérimentales, les appariements dans des échantillons naturels, et le déplacement de caractères des populations sympatriques des Açores. L'ensemble de ces approches montre que chez ces organismes, la sélection sexuelle recouvre une pluralité de phénomènes. Les faits enregistrés se classent en trois catégories.

- La réalisation de l'accouplement ventral ou dorsal est liée au dimorphisme sexuel de la taille. Les comportements possibles sont conditionnés par ce que l'on pourrait appeler les "contraintes architecturales" de la morphologie, selon l'expression de Gould et Lewontin (1979). C'est dans l'espace coadaptatif de la taille des partenaires que l'évolution des systèmes de reproduction est décrite au mieux, bien que d'un point de vue dynamique, l'orientation des populations vers l'un ou l'autre équilibre dépende d'autres paramètres. Ces derniers sont les conditions éco-physiologiques de la reproduction, les comportements de phase passive et de retournement du corps de la femelle, ainsi que l'acquisition des structures morphologiques qui les permettent : peignes sexuels, pattes préhensiles, forme de l'organe copulateur.

- C'est sur ces dernières variables que joue le déplacement de caractères des populations sympatriques. Elles ne sont pas liées aux contraintes architecturales du système ; la forme qu'elles prennent (nombre de soies ou d'épines, longueur des cornes copulatrices) peut être quelconque. Leur caractéristique première est de varier largement et sans cause adaptative apparente d'une population à l'autre. Cette grande diversité leur permet de donner prise au déplacement de caractères lors de l'élaboration de ce qui semble être un système de reconnaissance des partenaires de même espèce. Le code de discrimination interspécifique est très arbitraire.

- L'appariement des mâles du groupe atlantique à des femelles situées à telle étape de leur cycle physiologique, ou plus fécondes que la moyenne des autres femelles de même taille, n'implique pas de modification du système de reproduction. Il n'y a pas coadaptation des sexes, mais adaptation de l'un des sexes à la diversité de l'autre. C'est une orientation préférentielle vers les partenaires avec lesquelles la copulation donne plus de chances d'avoir des descendants.

On peut dire de ces trois types de phénomènes qu'ils résultent d'une sélection sexuelle si l'on veut indiquer par là qu'ils n'apportent pas une meilleure adaptation aux conditions du milieu externe. Mais dans la mesure où le système de reproduction qui en résulte réduit les risques d'agression ou d'hybridation, ils correspondent bien à une plus grande valeur adaptative des individus. C'est un état stable des populations qui est décrit ici. Les expériences réalisées dans cette étude ne mesurent pas la sélection, mais son résultat adaptatif. Il en va ainsi de toute observation de populations dans des conditions naturelles, car les rythmes de l'évolution échappent à nos méthodes d'investigation. Depuis les synthèses théoriques de Fisher (1930) et Wright (1931), l'idée prévaut que les changements évolutifs reflètent des variations progressives de fréquence de gènes aux effets subtils dans des populations globalement en équilibre. Ils sont plus lents que ceux que l'on observe dans des conditions de sélection artificielle.

Lewontin, Kirk et Crow (1967) conseillent de distinguer la notion de "croisement sélectif" (selective mating) qui suppose une différence de fécondité des génotypes, et celle de "croisement électif" (par quoi je traduis le terme assortative mating) qui correspond à des différences non sélectives entre phénotypes. Les phénomènes étudiés chez Jaera relèvent du second type.

"Ce que nous pouvons mesurer est par définition inintéressant, et ce qui nous intéresserait est par définition non-mesurable". Sur la base de ce paradoxe, Lewontin (1974) constate que l'étude génétique de la sélection dans les populations naturelles doit se limiter, depuis les travaux de Chetverikov (1926), à l'étude des facteurs de maintien du polymorphisme. Pourtant, il reconnaît aussi : "Les Généticiens des populations, dans leur enthousiasme à traiter des changements de fréquences géniques qui sous-tendent les changements évolutifs ont souvent oublié

que ce qu'il faut expliquer en définitive, c'est une myriade de subtils changements de taille, de forme, de comportement, et d'interactions avec les autres espèces qui constituent la substance même de l'évolution(...) Concentrer son attention sur les seuls changements génétiques, sans tenter de les relier aux modes d'évolution physiologiques, morphogénétiques et comportementaux qui sont manifestes dans les témoins fossiles et la diversité des organismes et des communautés actuels, c'est oublier totalement ce que nous essayons avant tout d'expliquer".

Lewontin exprime sa faveur pour l'étude des gènes, seuls transmis d'une génération à l'autre, mais il constate que longtemps après la publication de l'article de Fisher de 1918, la science de l'évolution reste écartelée entre généticiens et biométriciens, et qu'il n'existe pas de solution actuelle à ce dualisme du même domaine scientifique.

La distribution des génotypes et des phénotypes sont les deux variables d'état des populations. La première assure la transition entre les générations, l'autre est le sujet de l'adaptation. Nous ignorons les lois de transformation de l'un en l'autre système, qu'il s'agisse des lois épigénétiques de la création des phénotypes en fonction de la distribution des zygotes dans un environnement donné, ou de celle de la production de descendants après action de la sélection naturelle, de la migration, ou de la sélection sexuelle sur les individus. Dans leur ignorance de la nature réelle de ces phénomènes, les chercheurs ne peuvent que postuler l'existence de lois de passage univoques d'une génération à la suivante, soit dans l'univers des génotypes, soit dans celui des phénotypes, sans jamais pouvoir apprécier les conséquences d'une telle simplification.

Le comportement sexuel est l'exemple d'un phénotype qui résulte d'une adaptation, mais qui devient à son tour une condition du succès de la transmission des gènes. Petit (1958) a montré en quoi le maintien de l'allèle white dans les populations expérimentales de Drosophila melanogaster résulte d'un changement de valeur des coefficients sélectifs, reflétant la fréquence relative dans la population de types comportementaux différents lors de la parade.

De cette intrication entre un niveau génotypique, où se fait l'évolution, et un niveau phénotypique, sur lequel porte la sélection, résulte l'ambiguïté des deux approches par lesquelles on cherche à définir des lois de la sélection sexuelle. Les expériences de laboratoire permettent

d'étudier de façon rigoureuse l'évolution des fréquences alléliques à un petit nombre de loci, mais dans des conditions très artificielles dont on ne sait à quel point elles illustrent les processus naturels. Les observations de terrain donnent quant à elles une grande richesse d'information sur des processus réels parvenus à l'équilibre. De l'association entre les nombreux facteurs envisagés, il est possible d'inférer des relations causales, pas toujours légitimes, et largement dépendantes des conceptions théoriques du moment.

Cette dernière approche est celle dont Darwin disposait lorsqu'il définit la notion de sélection sexuelle, qui devait recevoir plus tard une interprétation génétique. Dans l'exposé qui suit, j'essaierai de retrouver la démarche intellectuelle qui mène de la théorie de Darwin à la génétique des populations puis à la sociobiologie en matière de sélection sexuelle. Puis, ayant considéré en quoi ces explications peuvent paraître insatisfaisantes ou contradictoires, je tenterai de proposer une approche plus réaliste basée sur l'exemple des Jaera.

#### Les modèles classiques de la sélection sexuelle.

L'étude de la sélection sexuelle met en oeuvre des concepts dont Darwin (1871) a été l'initiateur. Le premier, il formule les principes d'une plus grande "variabilité" des mâles, d'une compétition sexuelle qui les oppose, et de leur plus grande "ardeur" sexuelle (eagerness). Il existe donc deux types de sélection sexuelle, celle qui confronte directement les mâles entre eux au cours de combats, et celle par laquelle les femelles choisissent entre des mâles différant par leur "charme" (Cf. appendice II). Ces notions seront reformulées en termes de génétique des populations par Bateman (1948) et ne subiront pas de modification majeure dans les études évolutives et sociobiologiques qui suivront.

L'ensemble repose sur la notion de "choix", dont les connotations anthropomorphiques sont suffisamment évidentes pour que les auteurs se soient attachés à la définir de façon rigoureuse.

"Lorsque nous disons qu'un homme "choisit" de faire une chose, explique Maynard Smith (1978), nous voulons dire qu'il aurait pu faire autrement ; cela laisse aussi entendre que si d'autres suggestions ou



argumentations lui avaient été présentées, ou que s'il avait reçu une autre formation, il aurait décidé d'agir autrement. Par analogie, si je dis qu'une femelle de Drosophile choisit de s'accoupler à un mâle non-apparenté plutôt qu'à un mâle apparenté, je veux dire qu'elle aurait pu faire autrement ; j'entends, plus précisément, par là que de simples changements génétiques chez une femelle de Drosophile lui auraient fait perdre ou même inverser sa discrimination. Autrement dit, lorsque nous parlons d'un choix humain, nous évoquons des actions qui sont flexibles chez un même individu ; parlant du "choix" dans le contexte de l'évolution du comportement, nous évoquons des actions qui sont flexibles à l'échelle du temps évolutif".

Bateman utilise ce concept dans la proposition suivante. Chez la Drosophile, comme dans de nombreuses espèces, la variance du nombre d'accouplements réalisés par un individu est plus élevée chez les mâles que chez les femelles. Celles-ci s'accouplent toutes une fois ou deux, tandis que certains mâles ne s'accouplent pas, d'autres réalisant par compensation un grand nombre d'accouplements. Il observe aussi que le succès reproductif des mâles est corrélé au nombre d'accouplements. Il s'ensuit que la sélection sexuelle est plus intense chez les mâles que chez les femelles. Ceci expliquerait la différence de variance entre les sexes.

A cette proposition suit une autre qui me semble distincte. Les mâles en compétition chercheraient à s'accoupler le plus souvent possible et sans discrimination. Ils sont les initiateurs de la parade sexuelle, et les femelles peuvent opérer un choix entre ceux-ci. Bateman formule la règle de "l'ardeur non-discriminante des mâles" et de la "passivité discriminante des femelles". Dans son esprit, cette discrimination permet d'opérer un choix interspécifique. D'autres auteurs étendent cette notion à un choix intraspécifique.

"Le sexe courtisé, généralement la femelle, trouvera donc très avantageux de distinguer celui qui est vraiment adapté de celui qui se prétend adapté. Il y aura en conséquence une forte tendance à ce que le

sexe courtisé acquiesce une attitude réservée (coyness). C'est-à-dire que sa réponse sera hésitante et attentive de sorte à provoquer encore plus de démonstrations et de rendre plus aisée une discrimination correcte" (Wilson, 1975).

Selon Bateman, cette différence de comportement entre les sexes provient du fait que l'un produit des ovocytes, et l'autre des spermatozoïdes. En principe, l'existence de la recombinaison génétique n'implique pas en elle-même le dimorphisme des cellules sexuelles (anisogamie) mais chez les métazoaires, la nécessité de fournir à l'embryon des réserves vitellines a entraîné la spécialisation des gamètes en une cellule de grande taille incapable de se déplacer, et en une autre plus mobile n'apportant que des chromosomes (Parker, Baker et Smith, 1972 ; Maynard Smith, 1978). Les mâles produisent un excès de gamètes par rapport au nombre d'ovocytes produits par les femelles. Ce dernier sexe devient le facteur limitant de la reproduction, et place les membres de l'autre sexe en état de concurrence.

Trivers (1972) étend ce modèle aux espèces qui présentent un "investissement parental". Il définit celui-ci comme "tout investissement d'un parent dans un individu de sa descendance qui accroît les chances de survie du descendant (et donc le succès reproductif) aux dépens de la possibilité du parent d'investir dans un autre descendant". L'écart entre les investissements parentaux des deux partenaires sexuels détermine le "potentiel de compétition" du sexe investissant le moins. Selon Trivers, ce dernier ne peut réaliser son potentiel de compétition que s'il laisse à l'autre sexe la garde des jeunes. L'investissement initial d'une femelle dans un oeuf étant toujours le plus élevé, c'est elle qui assurera les soins parentaux. Par ailleurs, si un mâle a moins à perdre qu'une femelle dans un oeuf, il a aussi moins à y gagner, car le risque de cocuage diminue la probabilité qu'il en soit le père. Aussi, dans la plupart des espèces animales, retrouve-t-on toujours "des formes plus ou moins extrêmes des deux stratégies sexuelles de base, la femelle nourricière et le mâle prodigue" (Daly et M. Wilson, 1978).

Ces considérations amènent Trivers à donner une nouvelle interprétation des parades sexuelles. Leur fonction ne serait pas seulement de permettre le rapprochement des sexes. Il s'agirait d'une phase d'observation

au cours de laquelle les partenaires cherchent à évaluer mutuellement les possibilités de "tromperie" (maltreatment) dont dispose leur vis-à-vis : risques de cocuage par la femelle, non disponibilité ou non disposition du mâle à la garde des jeunes.

Ce modèle a fait l'objet de plusieurs critiques. Si les parades nuptiales étaient un moyen pour la femelle d'évaluer la disposition du mâle à la garde des jeunes, l'investissement parental de ce dernier devrait croître jusqu'à égaler celui de la femelle. L'investissement initial d'un mâle dans un oeuf est de toutes façons supérieur à un spermatozoïde, car de nombreux gamètes sont émis lors d'une insémination (Blumer, 1979). Il semble par ailleurs abusif d'étendre la notion de compétition intrasexuelle à une compétition entre les sexes pour la garde des jeunes. La reproduction est une étape de coopération des partenaires, où le succès reproductif de chacun dépend de l'accession des jeunes à l'âge adulte (Dawkins et Carlisle, 1976). Enfin, le taux de cocuage étant a priori le même avec toute femelle, le départ du mâle à la recherche d'autres femelles ne peut compenser l'abandon du jeune que si la probabilité de s'accoupler à nouveau est très élevée (Maynard Smith, 1978).

Le modèle de l'investissement parental étant formulé en termes de stratégies, Maynard Smith (ibidem) cherche mathématiquement les conditions de maintien d'une "stratégie évolutivement stable" (E.S.S.) en s'inspirant de la théorie des jeux. Il conclut que l'on ne peut prédire le sexe qui pourvoira aux soins parentaux que dans des cas extrêmes. Dans les autres cas, l'évolution du système vers l'une ou l'autre solution dépend des conditions initiales. Ceci le conduit à admettre que "le sexe qui contribue le plus à produire le jeune peut contribuer le moins à son élevage", en particulier lorsque l'effort physiologique dépensé pour la production des oeufs est très important.

Enfin, Maynard Smith (1978) et Parker (1979) contestent la notion de sexe discriminant. Dans les espèces où l'un des sexes ne contribue à sa descendance que par l'apport de gamètes, un choix exercé par l'autre sexe ne pourrait porter que sur des différences héritables en valeur adaptative. Une telle variabilité ne s'observe pas dans les populations naturelles (Falconer, 1960). Cette absence d'héritabilité en fitness est une conséquence du "théorème fondamental de la sélection naturelle"

(Fisher, 1930), qui prévoit que le processus évolutif épuise la variance génétique additive disponible, ce phénomène constituant, selon Lewontin (1980), le principal problème du darwinisme.

Ces critiques s'adressent au modèle de Trivers et à la seconde conclusion de Bateman. J'y ajouterai une remarque sur ce qui sert de point de départ au raisonnement de ce dernier.

Selon Bateman (1948) : "La sélection intra-masculine prend effet de deux manières :

- 1 - La plus grande variance, chez les mâles, du nombre de partenaires par Drosophile. Ceci est un signe de la sélection entre mâles.
- 2 - La plus forte corrélation, chez les mâles, entre le nombre de partenaires et la fertilité. Ceci est la cause de la sélection entre mâles." (souligné par l'auteur).

Il semble plutôt que la différence de variance du nombre d'accouplements dans les deux sexes soit une conséquence du métabolisme. Dans les espèces animales, les femelles produisent les ovocytes au cours de longs cycles physiologiques. Ils sont fécondés à la fin de la méiose. Inversement, la production des spermatozoïdes est continue, et ils conservent leur pouvoir fécondant sur de longues périodes. Les femelles s'accouplent, soit lors d'une période d'oestrus, comme chez les mammifères, soit à l'avance en conservant le sperme dans des spermathèques, comme chez Drosophila et Jaera. Dans l'un ou l'autre cas, c'est la femelle qui déclenche la copulation. Le nombre d'accouplements réalisés par une femelle suit donc une distribution régulière, où la variance est inférieure à la moyenne. Chez le mâle, elle suivra une loi de Poisson. Ainsi, dans les expériences de Bateman, pour une moyenne de 1,45 accouplements par individu, la variance est de 0,44 chez les femelles, et de 1,08 chez les mâles. Le fait que cette dernière valeur soit inférieure à la moyenne semble d'ailleurs indiquer que les mâles s'accouplent moins souvent qu'ils ne rencontrent de femelles réceptives, comme le démontrent les expériences de Petit et al. (1980) chez Drosophila. Il est donc probable qu'avant d'être une conséquence de leur "ardeur" sexuelle, la plus forte variance des mâles soit le résultat attendu sous l'hypothèse nulle.

Ceci ne réfute pas l'existence d'une compétition entre mâles. Le fait que leur probabilité d'accouplement suive une loi de Poisson indique qu'une faible proportion des femelles rencontrées par un mâle est

réceptive. Ceci revient à dire que pour une femelle réceptive, il existe de nombreux mâles disponibles. Mais cette compétition n'a sans doute pas la même signification dans la nature et au laboratoire, où les animaux sont élevés en masse et où toutes les femelles sont rapidement fécondées. Dans la nature, les mâles seront en compétition pour la recherche de sites de pontes occupés par des femelles, le rôle de celles-ci n'étant plus seulement de décider de l'instant, mais du lieu où se produit l'accouplement. Il y aurait donc une différenciation dans la contribution des deux sexes à la formation de l'oeuf, les femelles cherchant un site de ponte, et les mâles recherchant les sites occupés. Cette hypothèse pourrait rendre compte du fait qu'en dépit de leur plus faible participation apparente à l'effort reproductif, les mâles adultes soient de taille semblable aux femelles. Cette explication est spéculative. Son seul but est de montrer que les mêmes faits peuvent être expliqués sans avoir recours aux explications classiques.

Le rôle de la variance phénotypique du partenaire : l'exemple de *Jaera*.

Les femelles de *Jaera* réalisent un effort reproductif élevé qui comprend la production des ovocytes, puis l'incubation des oeufs dans le marsupium. Le développement intramarsupial se substitue aux stades larvaires libres des autres crustacés. Les oeufs sont peu nombreux, mais volumineux car ils contiennent une grande quantité de vitellus. Chez *Jaera ischiosetosa*, le nombre moyen d'oeufs dénombrés dans le marsupium, pondéré au cours du cycle annuel, est de 14,6. Une femelle effectuant trois cycles de pontes donnerait naissance à environ 44 jeunes au cours de son existence. Ce chiffre est faible pour un invertébré. Il suppose un investissement énergétique élevé dans chaque descendant. Le mâle n'est jamais en contact avec eux. Il ne contribue à leur naissance que par l'apport de gamètes. Les femelles sont donc le facteur limitant de la reproduction, et ces organismes devraient être un exemple démonstratif de "l'ardeur non-discriminante des mâles" et de la "passivité discriminante des femelles".

On ne peut rien dire d'une éventuelle discrimination des mâles par les femelles, qui n'a pas été observée et a pu échapper à l'analyse,

mais beaucoup de faits s'interprètent comme une orientation différentielle des mâles vers certaines femelles. Chez les espèces méditerranéennes, des mâles de taille différente s'associent à des femelles de taille, donc de fécondité, différente. C'est bien un "choix" selon la définition de Maynard Smith (Cf. supra), bien qu'il soit médiatisé par la taille. Il est responsable de l'évolution de la longueur des mâles. Dans le groupe atlantique, un plus grand nombre d'accouplements est tenté avec les femelles sans oostégites et approchant de la période fertile du stade 4. Lorsque les mâles s'associent à des femelles ayant des oostégites, celles-ci sont d'une fécondité supérieure à la moyenne de leur classe de taille. Les mâles sont donc bien en compétition pour l'accès à la reproduction, mais tout facteur de discrimination des femelles les plus fertiles procure un avantage dans cette concurrence.

Ces faits ne sont interprétables selon les raisonnements classiques que si l'on en inverse les propositions.

Soit une espèce où la femelle fournit des soins parentaux et où le mâle n'apporte que des spermatozoïdes. Le succès d'un accouplement dépendra d'une part de la composante héritable de la valeur adaptative des partenaires, et d'autre part de la composante non-héritable de la valeur adaptative de la femelle, liée à sa capacité physiologique à fournir les soins requis. Si l'effectif de la population satisfait à la loi des grands nombres, la variance génétique additive en valeur adaptative est épuisée par l'action de la sélection naturelle. L'exercice d'une sélection sexuelle pour le choix des "bons gènes" est sans objet. Cette variance ne dépend en effet que du taux d'apparition des mutations favorables, qui est très faible (Wright, 1977). Il n'existe pas de critère de discrimination du partenaire, car tout caractère corrélé à la fitness a une hérabilité nulle dans une population à l'équilibre (Jacquard, 1977). Notons cependant que si la population est fractionnée en de petites unités subissant une dérive génétique aléatoire, comme l'envisage le modèle de Wright, il peut exister une variance génétique additive en fitness.

En revanche, la composante non héritable de la variance de la fécondité d'une ponte n'est jamais nulle. Ainsi, chez Jaera, le nombre d'oeufs pondus est une fonction de la taille, qui change d'une ponte à l'autre. De plus, la corrélation entre taille et fécondité n'est jamais

égale à l'unité. Le nombre d'oeufs pondus dépend donc d'autres facteurs que la taille, qui peuvent être une variance génétique non additive ou des facteurs environnementaux. Il en découle que la variance de la fécondité des accouplements n'est jamais nulle. Elle n'aura pas de conséquences sur l'évolution des femelles, mais tout facteur d'orientation différentielle des mâles vers celles-ci, s'il est héritable, pourra s'établir dans la population.

Le but de ces remarques n'est pas d'opposer à la règle de la femelle discriminante une nouvelle règle du mâle discriminant. Les expériences réalisées chez Jaera n'ont pas été conçues dans ce but et ne sauraient confronter les deux hypothèses. Elles rappellent que si l'évolution porte sur des génotypes, la sélection agit sur les phénotypes, et que la variance de ce dernier, génétique ou non, intervient dans la dynamique évolutive. Ceci offre un modèle d'évolution génétique du comportement en fonction de la variance phénotypique rencontrée dans l'autre sexe. Cette dernière ne joue un rôle que parce qu'il existe une interaction entre deux individus déterminés.

Dans les phénomènes biologiques ne requérant pas la collaboration de deux partenaires, la seule interaction envisageable est une compétition indirecte pour une ressource commune. Elle détermine des pressions sélectives dépendant de la fréquence ou de la densité. Il est alors possible de décrire la population comme une collection de génotypes réalisant chacun un effet phénotypique moyen, sans qu'il faille considérer la variabilité associée à chaque moyenne dans le calcul des coefficients sélectifs.

Dans l'étude du comportement sexuel des Jaera, il faut tenir compte d'un effet de distribution, dû à la présence de l'autre partenaire. Il provient du fait que le succès de la ponte d'une femelle dépend de sa constitution somatique, quel qu'en soit le déterminisme ultime. Cet effet de distribution peut varier au cours du temps, mais il ne peut être épuisé par le processus sélectif, car il dépend de l'âge et de facteurs environnementaux.

#### Le modèle de la dyade.

Il est possible de faire l'économie de l'embarrassante notion de choix et d'envisager un mécanisme coadaptatif dépendant de deux variables

de comportement non précisées, nommées A et B, variant sur une échelle quantitative (figure 62). Les comportements concernés peuvent être indifféremment les comportements "mâle" et "femelle" de deux partenaires sexuels, ou les comportements coopératifs de deux membres de la même espèce, voire même d'espèces différentes. Il faut et il suffit qu'il existe au départ des conditions de facilitation réciproque entre les deux acteurs influençant leur valeur adaptative, et que l'interaction désigne chaque acteur individuellement.

Le domaine des interactions peut être visualisé par l'ellipse d'équiprobabilité des rencontres. Comme dans l'espace adaptatif des tailles des Jaera, ce domaine s'étend ou se réduit au gré des changements de variance des distributions marginales. Ces fluctuations peuvent résulter

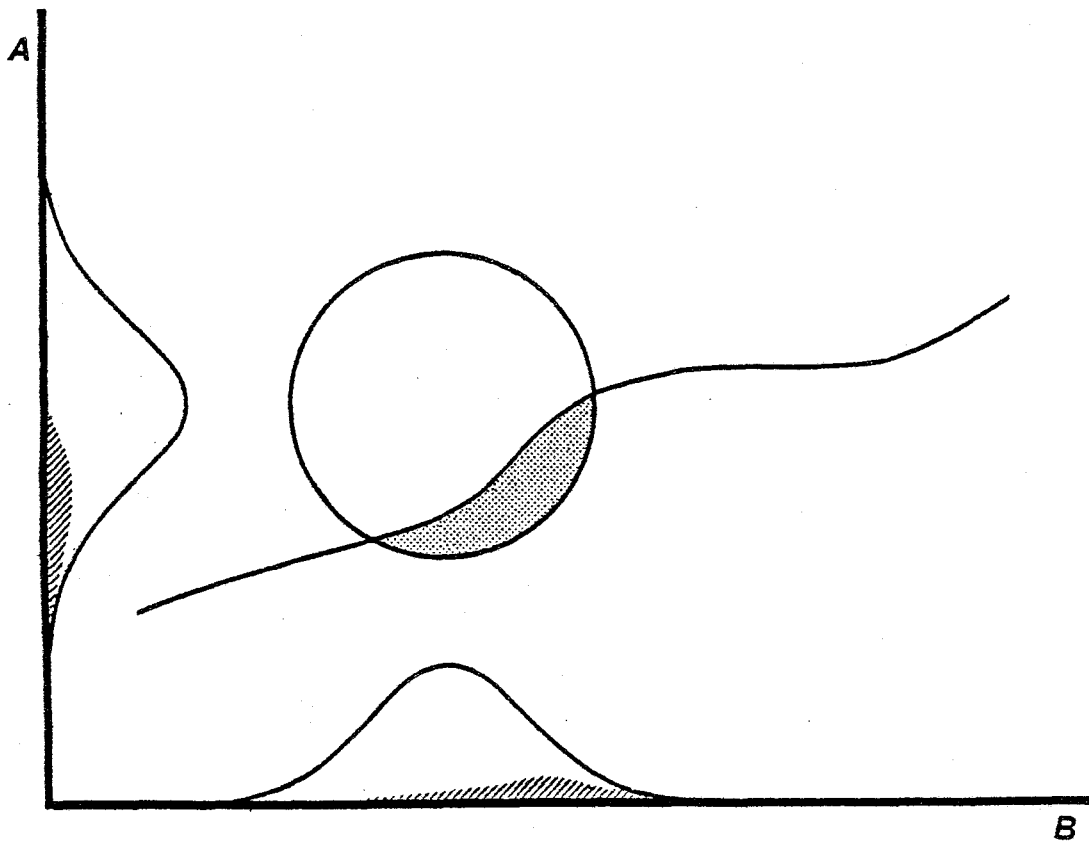


Figure 62. Modèle de coévolution dans le cas d'une dyade. A et B sont deux variables de comportement dont les distributions respectives sont figurées sur les axes. L'ellipse décrit un contour d'équiprobabilité des interactions entre les individus pris deux à deux. La courbe figure un seuil au-delà duquel se modifie la valeur des coefficients sélectifs de l'un et/ou l'autre des acteurs de l'interaction. Des fluctuations dans la variance de l'un des caractères A et B peuvent amener l'ellipse à couper le seuil, donnant prise à la sélection pour l'un et/ou l'autre caractère (portion grisée des distributions marginales). La distribution se déplace alors dans le plan.



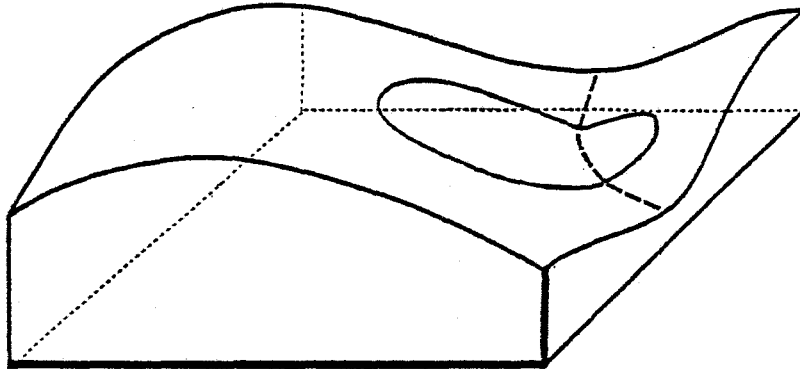


Figure 63. Modèle de coévolution dans le cas d'une dyade. Les conditions du modèle sont les mêmes que dans la figure 62, mais la surface adaptative est supposée variable. Le seuil est remplacé par un minimum ("Vallée") séparant deux maxima ("pics adaptatifs").

des différentes composantes de la variance phénotypique : variabilité génétique, variations de l'environnement, changements de milieu. Elles peuvent aussi être la conséquence de la sélection d'autres caractères par voie pléiotrope .

De même que dans l'exemple des Jaera, la taille était une condition à l'expression des comportements ne préjugant pas de l'intervention d'autres facteurs éthologiques (organes préhensiles, ...), les variables A et B sont ici deux facteurs quantifiables de la réalisation de l'interaction.

L'abandon de la référence au comportement sexuel a pour but d'éviter les suggestions trompeuses induites par des schémas intuitivement admis. Il en reste le modèle d'une simple dyade. Elle fournit dans un espace bidimensionnel l'image des interactions plus complexes qui interviendraient dans le cas d'un comportement social.

Dans ce modèle, la valeur adaptative résultant de l'association peut varier pour l'un ou l'autre des acteurs dans les diverses régions du champ. Le cas le plus simple est celui d'un seuil. Dans le cas des Jaera méditerranéennes, le seuil se manifestait par un changement spectaculaire du comportement, mais il suffit d'admettre ici qu'il y a changement des coefficients sélectifs. Le seuil peut également être le lieu où s'égalisent les effets de deux attracteurs (fig. 63).

Sous l'effet des fluctuations de la variance phénotypique, le seuil peut être franchi. Si une variance génétique additive existe pour la variable dont le coefficient sélectif est affecté, les porteurs du caractère donneront prise à une sélection qui déplacera la distribution générale de la population.

Ce mécanisme rappelle le phénomène d'assimilation génétique observé par Waddington (1953). Souvent compris abusivement comme un exemple d'hérédité des caractères acquis, il a été réinterprété en termes de génétique quantitative par Lerner (1958) et Falconer (1964), comme un cas particulier d'évolution des caractères à seuil (threshold character):

Soit un caractère d'expression discontinue déterminé sur une échelle sous-jacente par des facteurs additifs génétiques et environnementaux. Le caractère se manifeste ou non dans telle population en fonction de la position respective de la distribution et du seuil sur l'échelle sous-jacente (Wright, 1934 ; Grüneberg, 1952). Si le caractère n'apparaît pas, il est possible de le susciter dans certains génotypes par modification des conditions environnementales. Dans son expérience, Waddington faisait apparaître le caractère crossveinless chez la *Drosophile* par application d'un choc thermique au cours du développement. La sélection, appliquée aux individus porteurs, génétiquement prédisposés, s'exerce en réalité sur des génotypes. La fréquence du caractère augmente au cours des générations comme dans une expérience classique de sélection expérimentale.

Bien que l'assimilation génétique ait souvent été citée comme un mécanisme dont il faudrait analyser le rôle évolutif possible (Maynard Smith, 1966 ; Wilson, 1975), elle est généralement négligée. Dans sa formulation originale, elle n'offre pas un mécanisme réaliste d'évolution dans les conditions naturelles, car elle requiert l'intervention de l'expérimentateur comme agent de la sélection.

Dans l'exemple de la figure 62, l'agent de la sélection est l'interaction avec le partenaire au sein de la dyade. La discontinuité concerne la distribution des couples, et non celle des individus, mais elle fait varier la valeur adaptative de l'un ou l'autre des partenaires, ou des deux à la fois. Selon le signe des coefficients sélectifs, et leur valeur relative, la distribution se déplace dans l'espace adaptatif.

Le fait essentiel est que dans le cas d'une espèce sociale ou

d'un comportement sexuel, la valeur adaptative des individus n'est pas seulement déterminée par leur position sur une échelle unidimensionnelle, mais par la potentialité de réalisation des comportements dans l'espace pluridimensionnel de l'action réciproque des individus.

Il faut faire ici une mise au point sur l'utilisation qui est faite des notions de variance environnementale et d'environnement de la génétique quantitative. Qu'il ait recours à la sélection artificielle pour des recherches fondamentales ou pour une application agronomique, le généticien se place généralement dans des conditions qui maximalisent le rapport d'héritabilité. Il cherchera donc à réduire la variance phénotypique en diminuant la variance environnementale et la covariance gènes-environnement. Il mettra les individus étudiés dans les conditions d'élevage les plus homogènes possibles quant à l'environnement physique ou biotique, brisant au besoin la structure de groupe d'une espèce sociale, et imposant le choix des croisements. Ensuite, la propriété d'additivité des variances lui permettra de soustraire le résidu d'effets non additifs, considéré comme un bruit de fond, et de retrouver un schéma classique d'hérédité. Les autres aspects de la variation sont des nuisances qui ne sont connues que par les moyens que l'on a de les réduire.

Je m'intéresse ici à ce qui devrait disparaître dans une expérience de sélection artificielle bien construite. L'espace bidimensionnel de la figure 62 correspond à la part sociale de l'environnement biotique. Cet environnement est amplifié par la variance phénotypique totale des individus.

Pourvu que cet espace soit non homogène, la population garde la mémoire des fluctuations passées, organisée dans le pool génique sous forme d'altération des fréquences. Sans faire appel à quelque phénomène de rémanence non-génétique d'une génération à la suivante, telle une transmission culturelle, il est donc possible de décrire une population animale, en ce qui ne concerne que le comportement, comme un ensemble qui se construit par la seule intervention de mécanismes de sélection darwiniens.

Ceci ne requiert pas l'apparition de gènes déterminant spécifiquement tel comportement (gènes de désertion, gènes de bon choix, gènes de cocuage, et autres mutants providentiels), mais de variables rendant possible la réalisation d'un comportement ou contribuant à son ontogénèse :

comme chez Jaera, il peut s'agir de variables de taille, qui ne suffisent certes pas à sa réalisation, mais contribuent à son déterminisme. De même, le phénotype "usage de la langue anglaise" ne dépend pas d'un gène particulier, mais d'une prédisposition innée à l'acquisition linguistique...

### Population et organisme

Le modèle de la dyade donne une description "organismique" du fonctionnement des populations. Ce terme peut donner lieu à des interprétations excessives, et je préciserai ici le sens que je lui donne en comparant ce que l'on observe dans un groupe structuré et chez un individu.

Supposons que l'on mesure deux variables A et B chez les mêmes individus et qu'une corrélation existe entre l'évolution des deux caractères. Deux causes sont envisageables. La première est qu'il existe une liaison dans le déterminisme génétique des deux variables, par suite de phénomènes de pléiotropie, d'épistasie, ou de linkage au sein du génome (fig. 64a). Toute sélection appliquée à l'un des caractères se répercutera sur le second. L'autre possibilité est qu'il existe une relation fonctionnelle entre les deux variables (fig. 64b). Si chez un mammifère par exemple, A est le nombre de jeunes issus d'une portée, et B la production de lait maternel, les deux variables interviennent conjointement dans la fécondité. C'est sur ce dernier paramètre que porte en réalité la sélection. Elle entraîne ensuite la sélection simultanée de ses deux composantes. Dans les figures 64 a et b, les axes de coordonnées correspondent aux variables que nous mesurons, mais celle qui restitue au mieux l'échelle des individus est le grand axe de l'ellipse située dans le plan des axes.

Soient maintenant deux variables A et B permettant d'établir une interaction entre les individus d'une même population (comme par exemple la parole et l'écoute). Dans le plan des deux axes de coordonnées, il est préférable de visualiser l'ellipse d'équiprobabilité des rencontres lorsque les caractères A et B appartiennent à des individus différents (fig. 65). Ici encore, deux cas peuvent se produire. Une sélection exercée sur l'un des caractères (par exemple, A), peut entraîner une sélection de l'autre caractère (B) s'il existe une non homogénéité dans les probabili-

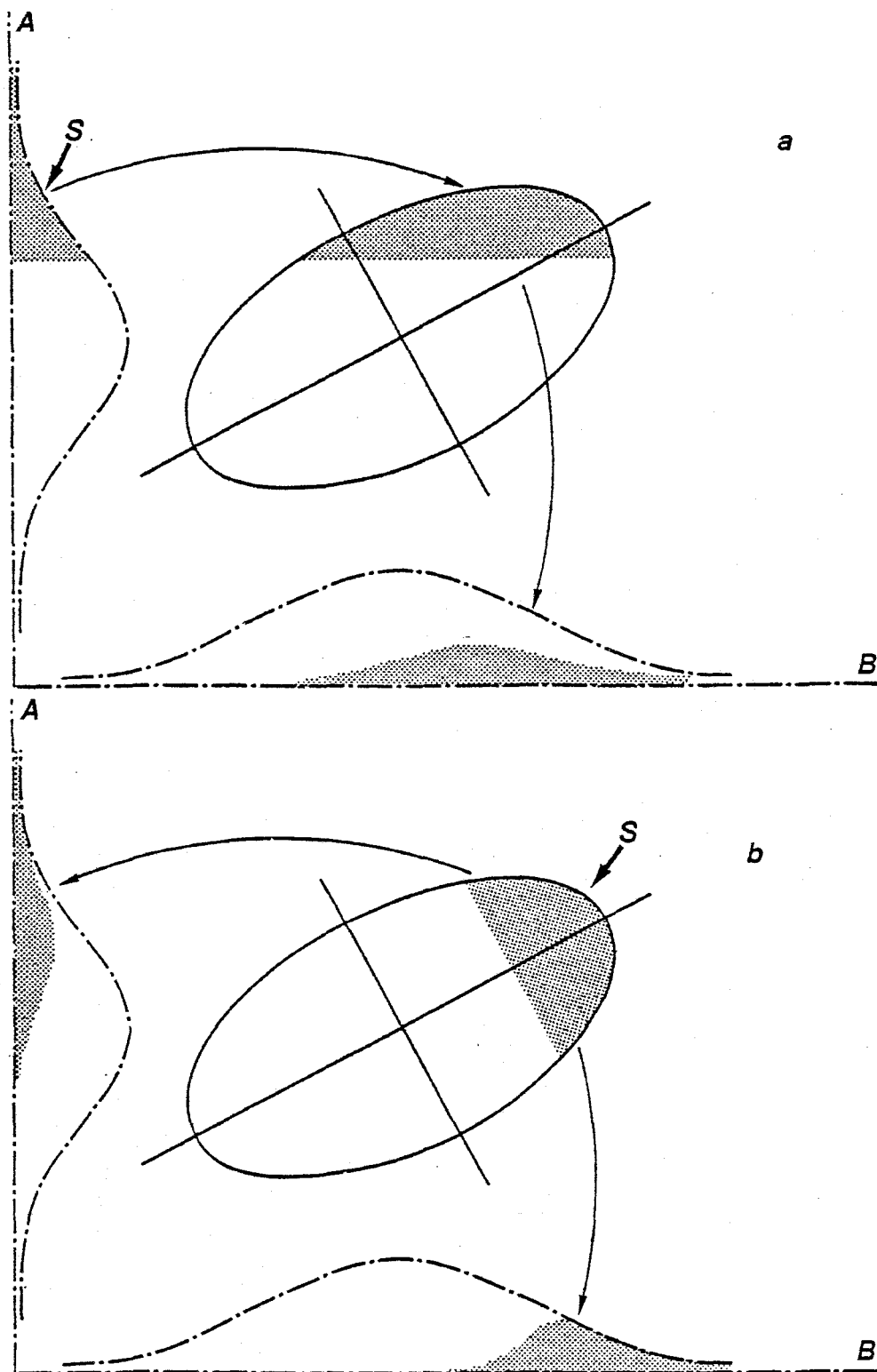


Figure 64. Coévolution de deux caractères A et B mesurés chez les mêmes individus : a, dans le cas d'une liaison génétique ; b, dans le cas d'une relation fonctionnelle ; ellipse, espace des individus. En grisé : portion des populations sélectionnées ; S : impact initial de la sélection ; flèches : transmission des effets de la sélection.

tés de rencontre des partenaires. Dans l'exemple de la figure 65a, où cette singularité est figurée par un seuil, il suffit que ce dernier ne soit pas parallèle à l'un des axes. Le deuxième cas est celui où certaines associations modifient simultanément la valeur adaptative des deux partenaires. La sélection s'applique alors en premier lieu sur la dyade, puis se répercute sur les distributions marginales (fig. 65b).

Dans chacun des exemples, les variables A et B correspondent aux informations reçues par notre champ perceptif. Ces caractères sont choisis en fonction de leur pertinence et de la facilité de leur mesure, mais ils ne donnent qu'un accès indirect au phénomène que nous voulons étudier. Le domaine fonctionnel est présent dans le plan des axes de coordonnées. Dans la première série d'exemples, il nous renseigne sur le déterminisme infrastructural des variables mesurées (le génome ou la physiologie de l'individu). Dans la seconde série d'exemples, il nous informe de leur contribution à la construction d'un espace superstructurel (social ou sexuel).

#### Les composantes de la sélection épigamique

Il est possible d'appliquer ce modèle au comportement sexuel. Les axes de coordonnées portent la distribution de chacun des sexes, affectée au besoin des coefficients résultant de la compétition intra-sexuelle. Les interactions épigames sont figurées dans le plan. Cependant, une représentation bidimensionnelle peut être insuffisante lorsque la sélection sexuelle comprend plusieurs composantes. Chez la *Drosophile*, par exemple, Faugères et al. (1970) distinguent les facteurs liés au choix du partenaire et ceux qui dépendent du métabolisme. Chez *Jaera*, trois catégories de phénomènes ont été reconnus. La distribution des couples doit donc être conçue comme une hypersphère dont la dimension dépend du nombre de facteurs qui interviennent. Elle peut être coupée selon différents plans (fig. 66) :

- Une première composante correspond à la réalisation d'un accouplement dorsal ou ventral dans le plan des contraintes architecturales liées à la taille. Dans ce cas, la sélection s'exerce d'abord sur la dyade, puis agit sur chacune des distributions marginales (fig. 66a).

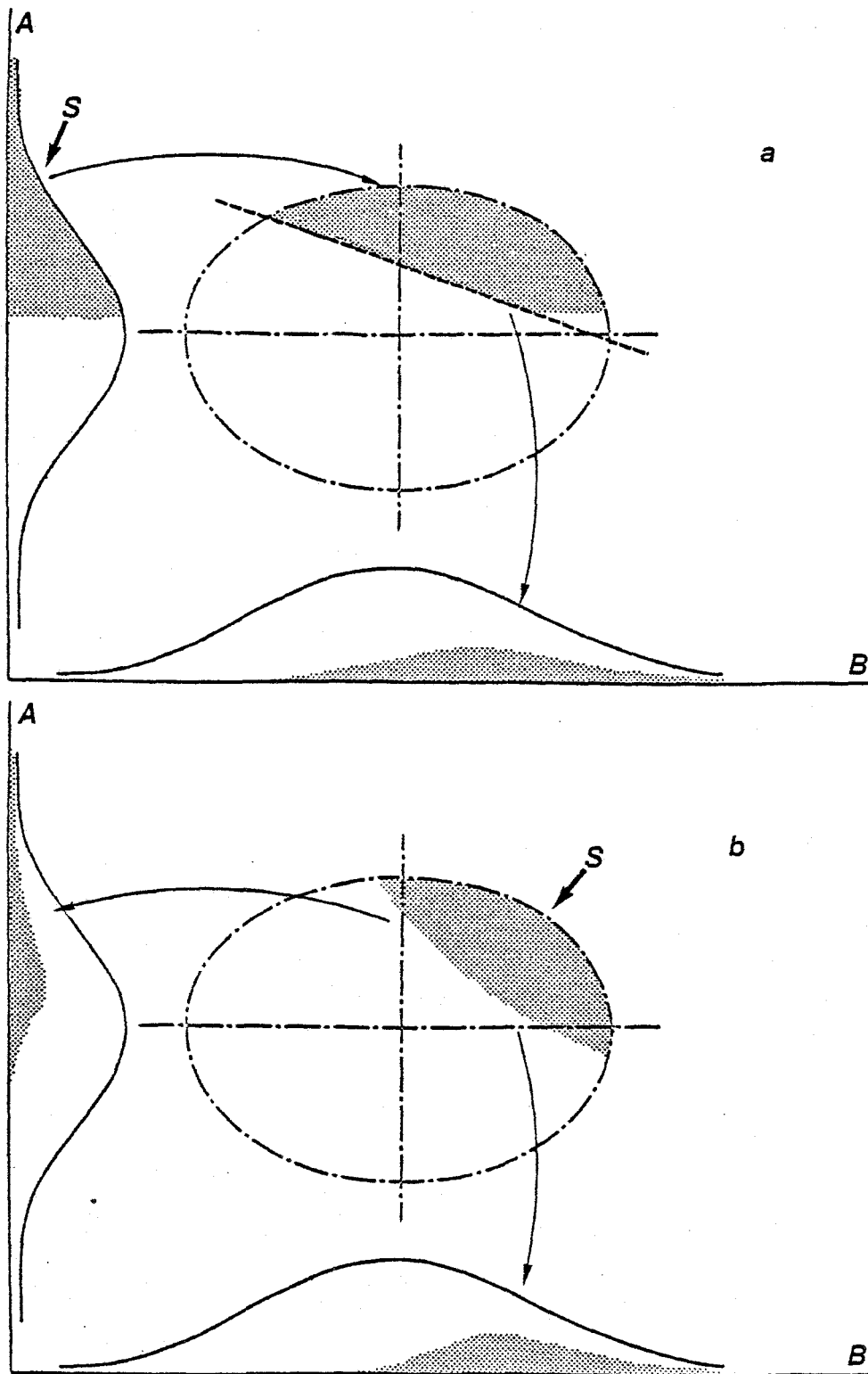


Figure 65. Coévolution de deux caractères A et B mesurés chez des individus différents, dans le cas où la sélection s'applique initialement sur l'un des deux caractères (a), ou sur la dyade (b) ; ellipse : espace des interactions, mêmes légendes que pour la figure 64.

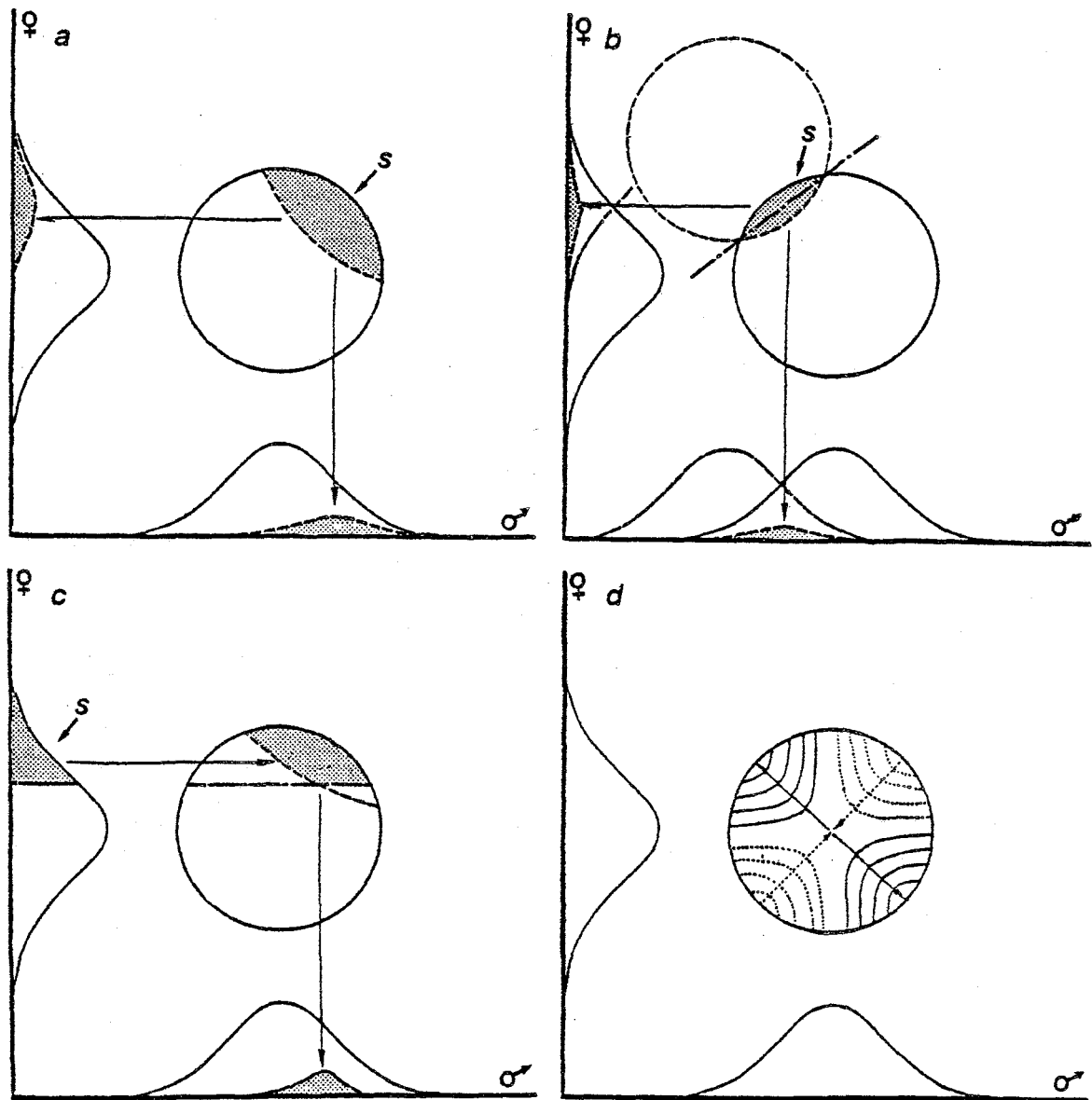


Figure 66. Coévolution de caractères présents dans l'un et l'autre sexe. a, cas où la sélection s'applique en premier lieu sur la dyade ; b, évolution de l'isolement reproductif ; c, cas où la sélection s'applique en premier lieu sur l'un des sexes ; d, cas où la sélection s'exerce sur les croisements entre apparentés. Mêmes légendes que pour la figure 64.

- La seconde composante correspond à l'acquisition de mécanismes d'isolement (fig. 66b). Les axes de coordonnées correspondent aux caractères qui permettent aux individus d'une même espèce de se reconnaître

nes



entre eux. Dans le plan, le recouvrement plus ou moins étendu des distributions des couples des deux espèces détermine le taux d'hybridation et le pourcentage de parents sélectionnés dans chaque population. Pour une même espèce, celui-ci est égal dans les deux sexes. L'intensité de la sélection sur chaque axe dépend de l'angle que celui-ci forme avec la tangente des ellipses lorsqu'elles ont un point commun (ligne discontinue de la figure 66b).

De nombreux auteurs estiment que l'accouplement avec les membres d'une autre espèce a de plus fortes conséquences chez les femelles que chez les mâles, car il serait plus grave de gaspiller des ovocytes que des spermatozoïdes. Ils expliquent ainsi le comportement "rétif" (coyness) et discriminant des femelles. Ceci ne serait à mon avis possible que si le mâle pouvait améliorer lui-même sa discrimination au cours de tentatives d'accouplement infructueuses, ce qui n'est pas envisagé par ces auteurs.

En réalité, l'espérance du nombre d'accouplement étant par définition égal chez les mâles et les femelles, l'effet de la sélection a la même amplitude dans les deux sexes. Le fait que l'un des sexes "reconnaisse" l'autre implique que ce dernier lui adresse les signaux nécessaires. L'isolement sexuel est toujours un phénomène coadaptatif, où chacun détient un élément de la décision. La seule différence entre mâles et femelles est que le déclenchement de la copulation est décidé par celles-ci, en l'absence même de tout risque d'hybridation (Cf. supra). C'est lors de cette phase de la parade sexuelle que se manifestera le comportement sanctionnant la reconnaissance de la conspécificité des partenaires.

La production d'une descendance hybride est au désavantage sélectif des deux parents. Dans l'espace coadaptatif, la sélection s'appliquera donc d'abord sur la dyade, puis, par voie de conséquence, sur chacune des distributions marginales.

- La troisième composante correspond au "choix" exercé par l'un des sexes parmi les membres de l'autre sexe. Beaucoup d'auteurs confondent ce phénomène avec le précédent, en concluent que les femelles "discriminent" parmi les mâles ceux qui apporteront les "meilleurs gènes" à leur descendance. Or, dans une population en équilibre évolutif, il n'y a pas de variance génétique additive en fitness. Par contre, il

existe toujours une variance non "génétique-additive", car aucun phénotype n'est canalisé de façon absolue. Cette variabilité aura plus d'effet sur le succès reproductif d'un couple si elle s'exprime dans le sexe dont le phénotype intervient dans la survie des jeunes, c'est-à-dire celui qui pourvoit aux soins parentaux.

Il y aura adaptation de l'un des sexes à la variance phénotypique en fitness de l'autre sexe. Dans le plan coadaptatif, la sélection s'exercera donc en premier lieu sur l'un des sexes (sans conséquences génétiques à l'équilibre), et par voie de conséquence sur l'autre sexe (fig. 66c).

- Il me semble utile de considérer une quatrième composante, qui n'a pas été observée chez Jaera, mais qui pourrait être recherchée. C'est la sélection qui résulte des croisements entre apparentés. Il est possible d'imaginer des mécanismes de reconnaissance de l'apparentement. Par exemple, une odeur peut constituer une signature de l'origine familiale d'un individu, si les partenaires potentiels sont attirés par une odeur à laquelle ils ne sont pas habitués (donc différente de la leur). Un tel mécanisme, hypothétique, pourrait être facilement retenu par la sélection naturelle.

Dans l'espace coadaptatif (fig. 66d), les axes de coordonnées correspondraient tous deux à l'expression du caractère servant de signature (une certaine combinaison de molécules dans notre exemple). Dans l'ellipse d'équiprobabilité des couples, il y aurait répulsion selon la première bissectrice des axes, et attraction parallèlement à la seconde bissectrice.

#### Les polémiques sur l'évolution du comportement

Cette conception de l'évolution du comportement vise à décrire la population comme un "système", et me semble plus satisfaisante que celle offerte par la sociobiologie. Elle ne rend pas nécessaire le recours aux notions de "gène égoïste" ou de "gène d'altruisme".

La dialectique de l'altruisme et de l'égoïsme, utilisée par Hamilton (1964) pour résoudre l'énigme classique de l'évolution des insectes sociaux, a été étendue à l'étude de tout comportement social par

Wilson (1975) et Dawkins (1978). Wilson définit un gène altruiste comme permettant à un individu de réduire l'utilisation de son potentiel reproductif, réfrénant ainsi pour le "bien de l'espèce" le taux d'accroissement de la population. L'acquisition de gènes altruistes est sans cesse contrecarrée par leur désavantage dans le contexte compétitif de chaque population. Selon Wilson, ce processus requerrait des taux d'extinction des populations comparables au taux de sélection des individus dans chaque population : "et même après avoir rempli toutes ces conditions, la métapopulation a de bonnes chances de n'être au plus que polymorphe pour le gène" (Wilson, loc. cit.).

Cette conclusion devait amener à privilégier les modèles d'altruisme basés sur la "sélection de parentèle" (kin selection ; Maynard Smith, 1964), et sur la théorie des jeux (Trivers, 1971). Le "dilemme du prisonnier" (trahir son complice, ou risquer qu'il le fasse) devient le paradigme de tout rapport social (Axelrod et Hamilton, 1981).

Wade (1980) a montré que le débat sur la sélection de groupe était faussé par sa problématique exclusivement théorique, les paramètres initiaux envisagés dans les modèles décidant de la solution sans qu'une preuve expérimentale vienne confirmer leur pertinence. Ils illustrent surtout la conception que les généticiens se font d'une population. L'un des principaux biais mentionnés par Wade est de considérer l'effet de la sélection dans des modèles à un locus.

"Evidemment, concède Williams (1966), il n'est pas réaliste de penser qu'un gène existe réellement dans un monde propre, sans autre complication que des coefficients de sélection et des taux de mutation abstraits (...). Mais de tels coefficients sont des nombres qui peuvent être traités algébriquement et les conclusions tirées d'un locus peuvent être répétées sur tous les autres".

Selon King (1980), au contraire, la conception actuelle que le généticien des populations se fait du génome "souligne l'interaction entre les gènes, doute de la possibilité de tester la contribution de chaque gène au phénotype individuel, et voit la sélection comme agissant sur des groupes d'allèles coadaptés plutôt que sur des gènes égoïstes et exhibitionnistes".

Le même point de vue permet à Wright (1980) d'opposer une conception "organismique" de la population à la conception "génique" qu'il constate chez Dawkins. La vision selon laquelle l'évolution se fait par action de la sélection sur des mutations individuelles est dépassée selon lui depuis 1912 (Wright, 1977), date à laquelle on prend conscience de la variabilité génétique des populations. Les interactions qui interviennent entre allèles ou loci au sein du génome déterminent l'existence de nombreuses associations de gènes qui constituent autant de "pics adaptatifs" séparés par des "cols" dans l'espace multidimensionnel des fréquences géniques (Wright, 1931). Une théorie de l'évolution ne peut reposer ni sur la considération de gènes bénéfiques ou neutres isolés, ni sur des modèles de populations nombreuses respectant les conditions du théorème de Fisher, ni sur de très petites populations dérivant au hasard (Wright, 1977). En dernière instance, tous ces modèles font dépendre les rythmes de l'évolution du taux de mutation. Wright propose le modèle plus réaliste de l'équilibre fluctuant (shifting balance theory), où des populations interconnectées et sujettes à une dérive génique modérée explorent l'espace adaptatif autour des attracteurs que constituent les pics adaptatifs, sans en rester prisonnières. Les taux d'évolution sont alors supérieurs à ceux des modèles mutationnistes. La réserve de variabilité des populations naturelles leur permet de répondre aux changements des coefficients sélectifs. Dans l'horizon adaptatif, le devenir de la population dépend alors d'une part de sa position initiale, qui la conduira vers tel ou tel pic (Lewontin et Kojima, 1960), et d'autre part de la séquence selon laquelle les changements d'environnement épuisent sa variance génétique (Lewontin, 1967).

Pour conclure, selon de nombreux théoriciens tels que Wright et Lewontin, mais aussi Dobzhansky ou Mayr, l'évolution des populations naturelles dépend de l'intégration du génome, de sa variabilité, et de l'historicité du processus sélectif.

Ces règles de l'évolution s'appliquent à celle du comportement, mais à la description de la population comme un ensemble de génotypes, il faut ajouter les relations qui s'instaurent entre les individus.

L'éthologie nous a habitués à voir dans le comportement un phénomène assez comparable aux autres fonctions, physiologiques, de l'organisme, qui peut être décrit rigoureusement, et dont on peut retracer l'ontogénèse et la phylogénèse. L'évolution des comportements peut alors être étudiée selon des méthodes rappelant l'anatomie comparée. Nécessaire à la définition de l'objet d'étude des sciences du comportement, et valide dans ce cadre, cette conception peut être trompeuse si elle mène à ne voir dans le comportement qu'une sorte d'organe. Cette réification effectuée, il suffit d'associer un gène à chaque comportement élémentaire : l'école "objectiviste" de l'éthologie est un précurseur de la sociobiologie.

Le comportement est un aspect particulier du phénotype en ce qu'il est à l'interface de l'organisme et du monde extérieur. Toute modification de l'habitat, du régime alimentaire, des rythmes de reproduction, etc... n'est possible que dans le cadre permis par le répertoire comportemental des individus. La variabilité du comportement potentialise les voies dans lesquelles peut s'engager l'évolution des autres caractères d'un organisme.

"Un déplacement dans une nouvelle niche ou zone adaptative, est presque sans exception, initié par un changement de comportement. Les autres adaptations à la nouvelle niche, en particulier structurales, sont acquises secondairement" (Mayr, 1969).

Cette évidence a pu servir de justification aux conceptions vitalistes et néo-lamarckiennes qui font d'une impulsion de l'être, l'élan initial de l'évolution. La réponse n'est pas dans une lecture simpliste du darwinisme. Il ne suffit pas d'opposer à l'idée que "le comportement est le moteur de l'évolution", celle selon laquelle des gènes déterminent étroitement les conduites. L'alternative n'est pas entre l'élan vital et le gène égoïste, ni sur une position médiane entre ces idées, et rien ne permet à Piaget (1976) d'affirmer :

"En un mot, ou bien le hasard et la sélection suffisent à tout, ou bien le comportement est le moteur principal de l'évolution. Or, cela revient à dire : ou bien un effrayant gaspillage d'essais multiples et infructueux précédant toute solution, si modeste soit-elle, ou bien un dynamisme pourvu d'une logique interne tenant aux caractères généraux d'organisation et d'autorégulation propres à tout être vivant".

Plus mesurée est l'appréciation de Waddington (1975) :

"Un autre domaine que Wilson explore moins largement qu'on ne le souhaiterait est l'interaction réciproque entre comportement et sélection. Dans une large mesure, les animaux échouent dans la sélection, non pas tant parce qu'ils ne font pas la bonne chose, mais par leur inefficacité lors de la réalisation de ce qu'ils font effectivement. La nature de la sélection est à un très large degré dictée par la nature du comportement".

### Conclusion

Le modèle d'évolution du comportement discuté précédemment s'inspire de l'exemple des Jaera et ne saurait répondre entièrement à ces questions, mais il met l'accent sur des aspects souvent négligés de celles-ci.

Les généticiens ont tendance à considérer la population comme une collection de génotypes, un "sac de haricots", un lieu uniforme dépourvu de contraintes internes. Les seules possibilités évolutives proviennent alors de la sélection individuelle ou de la sélection de groupe. Ceci mène aux faux débats sur les comportements altruistes et égoïstes. Mais les populations sont aussi structurées par des phénomènes coopératifs qui modifient les valeurs adaptatives des génotypes qui les composent. Le comportement est plus que le résultat d'une adaptation, il est une condition à l'émergence de nouvelles forces sélectives. Le lieu des interactions peut être la dyade des partenaires sexuels, le groupe social, ou l'association d'individus d'espèces différentes au sein d'un écosystème. Ils n'ont pas nécessairement de gènes en commun. Darwin adopte implicitement ce point de vue dans la définition qu'il donne de la sélection sexuelle, en comparant la sélection que l'un des sexes exerce sur l'autre à la sélection artificielle appliquée inconsciemment par l'agriculteur sur les espèces domestiques (Cf. annexe II). Les rapports réciproques des acteurs sexuels, sociaux ou biocénétiques déterminent l'existence d'une sphère d'interaction organisée à une échelle supra-individuelle. Chaque individu peut y être décrit de manière métaphorique comme étant tour à tour le sujet ou l'objet d'une sélection appliquée dans

le cadre du groupe.

Cette conception ne se réfère pas au modèle d'évolution "génique" inspiré de la sociobiologie, mais au modèle "organismique" proposé par Wright. Le fonctionnement de ce dernier suppose l'existence d'un système pourvu d'une part de contraintes internes, et d'autre part d'une source de bruit. Dans le cadre de l'évolution du génome, considéré par cet auteur, les contraintes sont les interactions épistatiques entre les loci. Les modifications de la valeur adaptative moyenne des populations déterminent l'existence d'un paysage adaptatif pourvu de pics, de cols et de vallées dans l'espace pluridimensionnel des fréquences géniques. La source de bruit provient des variations d'échantillonnage des fréquences qui se produisent à chaque génération dans les demeures. Elle permet à l'ensemble de la population d'explorer le relief adaptatif. Ce modèle intègre donc deux facteurs, la recombinaison et le hasard, qui sont considérés comme des entraves ou des freins au libre jeu de la sélection par les autres modèles, basés sur l'étude de loci isolés, ou sur l'analyse de variance. Ceux-ci voient l'effet de la sélection comme une sorte de dissipation spontanée d'énergie. Dans le modèle de Wright, il existe plusieurs configurations stables du système, le hasard des variations d'échantillonnage provoquant des déstabilisations temporaires des équilibres locaux.

Dans le modèle proposé ici pour l'évolution du comportement, les contraintes du système sont figurées par les interactions entre phénotypes comportementaux. La source de bruit provient des fluctuations de la variance phénotypique des caractères contribuant à ces comportements.

L'absence de théorie de l'évolution du comportement permettant d'interpréter de façon satisfaisante les observations réalisées chez Jaera nous a entraîné loin du simple comportement sexuel. Cette discussion s'est plus attachée à la recherche de mécanismes génétiques sous-jacents qu'à vérifier les lois générales du comportement mâle ou femelle proposées par d'autres études. Ces archétypes comportementaux ajoutent peu à notre compréhension du monde animal. Il n'existe guère d'espèce où les mâles soient à la fois polygames, volages, brillamment colorés, violeurs, batailleurs, jaloux et infanticides. Ces stéréotypes font courir le risque de nous ramener à une vision normative et dépassée de la "vie des animaux".

Le mâle de l'épinoche, coloré, polygyne, et paternant, autrefois la vedette des manuels d'éthologie, a sombré dans l'oubli des traités de sociobiologie moderne, tel un dissident en disgrâce dont le nom a même disparu des index analytiques.

Le but du naturaliste est de comprendre la diversité du monde animal. Les millions d'espèces qui peuplent les écosystèmes de la planète se caractérisent par une place spécifique dans les communautés. Le mode d'exploitation des ressources, la dispersion de l'habitat, les rythmes de renouvellement du milieu imposent des contraintes aux rapports de vie en groupe, au mode de reproduction, à la dispersion des individus. Toute nouvelle espèce se distingue des autres par sa niche écologique et des éléments du comportement sexuel. La singularité de toute forme vivante est la première loi naturelle. Elle tient dans une large mesure à son histoire passée. Le comportement de chaque espèce, qui assure la médiation entre l'organisme et le milieu, se signale d'abord au biologiste par sa contingence.

Les Jaera ne vérifient pas les règles du comportement communément admises. Ainsi, les mâles choisissent les femelles, bien qu'ils investissent peu dans leurs descendants. L'investissement parental est le même dans toutes les espèces, et pourtant, le dimorphisme sexuel de la taille s'inverse, la sex-ratio se modifie. On imaginerait volontiers quelque cause fondamentale à ces bouleversements, qui nous apporterait sa lumière sur les mystères de la sexualité.

La raison en est que dans les espèces atlantiques, les femelles conservent les couches successives de l'organe cuticulaire, lesquelles sont caduques dans les espèces méditerranéennes. Nous n'avons pas encore évoqué la cause possible de cette transformation.

On a vu que dans les populations de Bretagne, les populations sont sujettes à des décimations fréquentes. Dans la zone boréale, elles sont de courte durée et la population est vite reconstituée. Dans les régions arctiques et subarctiques qui sont l'aire de répartition principale des formes atlantiques, les populations sont soumises à un régime plus sévère. La plus grande partie de l'année, les animaux ne se reproduisent pas. Ils vivent sous une croûte d'eau gelée à marée basse. A quelques mètres en contrebas, se trouve parfois l'horizon sous-glaciaire, un sol



labouré par le chaos des glaces à chaque marée. Il suffira d'un hiver un peu rude, d'une marée un peu forte, pour anéantir une population. Au printemps suivant, la reprise de la population sera assurée par les quelques femelles ayant survécu au cours des huit mois de repos reproductif avec le sperme emmagasiné à la saison précédente. La capacité de conserver les produits sexuels mâles est sans doute la cause du maintien de l'organe cuticulaire de ces espèces.

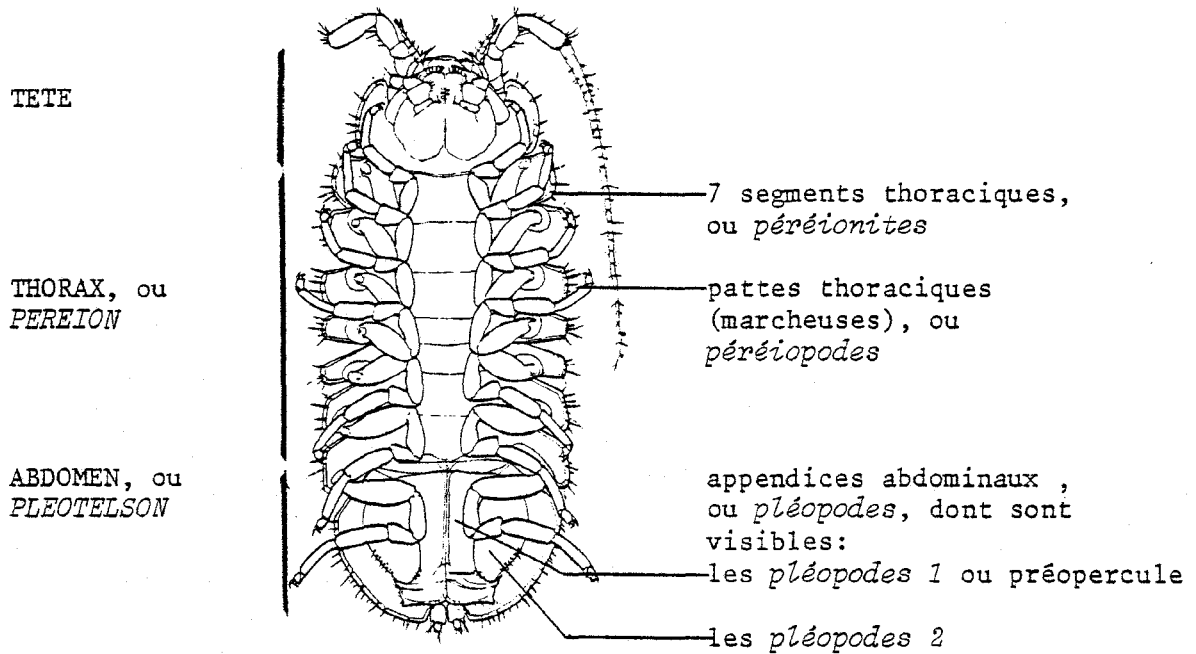
Sur les côtes méditerranéennes, les femelles ont perdu cet organe de cuticule qui s'accroissait dans le thorax, avec comme seule contrepartie de devoir s'accoupler au moins trois fois dans leur existence. Les bouleversements qu'ont connu les systèmes de reproduction et la vie sexuelle des mâles tiennent peut-être à cette simple fantaisie.



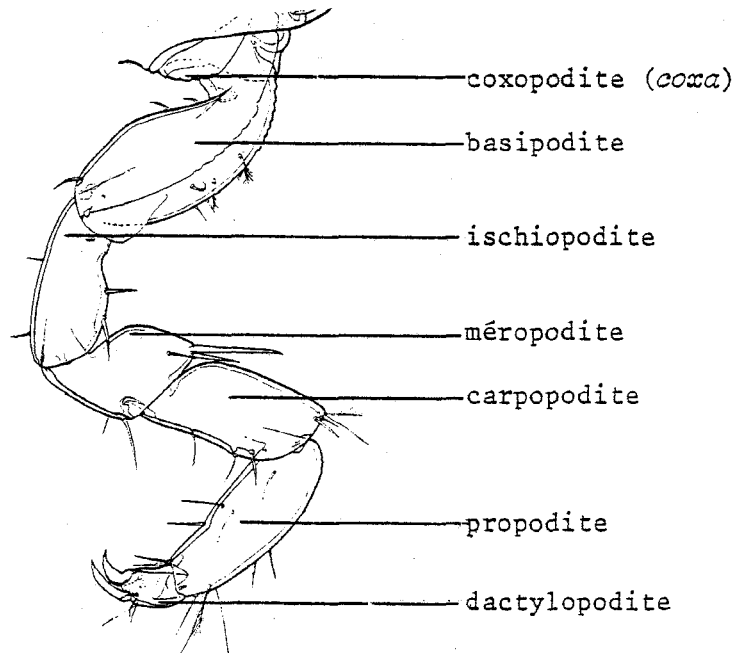
Appendice I.

Rappel de la signification des termes utilisés dans la description de la morphologie ou du cycle vital des Jaera (les équivalences, par exemple abdomen : pléotelson, sont approximatives).

a) Jaera en vue ventrale.



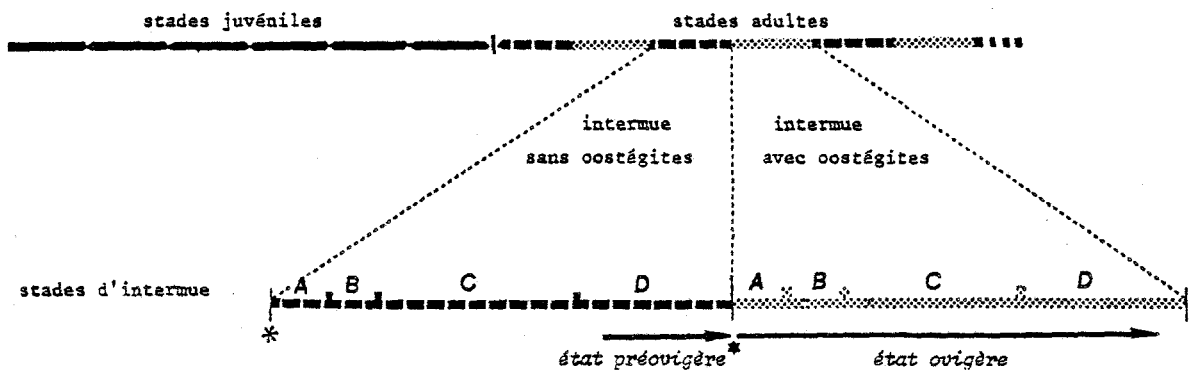
b) péréiopode de Jaera.



c) Cycle vital d'une femelle de Jaera.

Au laboratoire, l'étape juvénile dure de un mois à un mois et demi selon l'espèce. Les adultes subsistent plusieurs mois. Il y a plusieurs générations par an.

L'étoile (★) indique la mue de ponte, où s'effectue la fécondation des oeufs relâchés dans le marsupium, quelle que soit l'espèce. L'astérisque (\*) indique la mue de parturition. C'est lors de celle-ci qu'a lieu la copulation des femelles des groupes ponto-caspien et méditerranéen.



Appendice II.

Définition de la sélection sexuelle selon Darwin (1870, part III, chap. XXI, p. 433).

"Sexual selection depends on the success of certain individuals over others of the same sex, in relation to the propagation of the species; whilst natural selection depends on the success of both sexes, at all ages, in relation to the general conditions of life. The sexual struggle is of two kinds; in the one, it is between the individuals of the same sex, generally the males, in order to drive away or kill their rivals, the females remaining passive; whilst in the other, the struggle is likewise between the individuals of the same sex, in order to excite or charm those of the opposite sex, generally the females, which no longer remain passive, but select the more agreeable partners. This latter kind of selection is closely analogous to that which man unintentionally, yet effectually, brings to bear on his domesticated productions, when he preserves during a long period the most pleasing or useful animals, without any wish to modify the bred."



## BIBLIOGRAPHIE

- Ahearn, J.N., Carson, H.L., Dobzhansky, Th., Kaneshiro, K.Y. 1974 : Ethological isolation among three species of the planitibia subgroup of hawaiian Drosophila. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 71 : 901-903.
- Axelrod, R. et Hamilton W.D. 1981 : The evolution of coopération. Science, 211 : 1390-1396.
- Bateman, A.J. 1948 : Intrasexual selection in Drosophila. Heredity, 2 : 349-368.
- Blumer, L.S. 1979 : Male parental care in the bony fishes. The Quarterly Review of Biology, 54 : 149.
- Bocquet, C. 1947 : Etude d'une mutation chez Jaera marina (Fabr.) (Isopode Asellote). C.R. Acad. Sc. Paris, 225 : 897-899.
- Bocquet, C. 1950 : Le problème taxonomique des Jaera marina (Fabr.) (J. albifrons Leach). C.R. Acad. Sc., 230 : 132-134.
- Bocquet, C. 1953 : Recherches sur le polymorphisme naturel des Jaera marina (Fabr.) (Isopodes Asellotes). Essai de systématique évolutive. Arch. Zool. exp. gén., 90 : 187-450.
- Bocquet, C. 1972 : La spéciation des Jaera albifrons état présent des connaissances et des problèmes in B. Battaglia ed : "Fifth European Marine Biology" Symposium, Piccin, Padova.
- Bocquet, C., Lecher, P. et Solignac, M. 1975 : Les hybrides de première génération entre Jaera (albifrons) posthirsuta et les autres membres de la super-espèce Jaera albifrons Leach (Crustacés Isopodes) in L. Arvy ed, "Recherches Biologiques Contemporaines". Vagner, Nancy.
- Bocquet, C. et Prunus, G. 1963 : Recherches complémentaires sur le polytypisme de la super-espèce Jaera albifrons Leach = Jaera marina (Fabricius). I. Redescription de l'espèce Jaera (albifrons) posthirsuta Forsman. Bull. Biol. France Belgique, 97 : 343-353.
- Bocquet, C. et Prunus, G. 1967 : Comparaison biométrique de deux populations de l'espèce Jaera (albifrons) syei Bocquet. Arch. Zool. exp. gén., 108 : 83-96.
- Bocquet, C. et Solignac, M. 1969 : Etude morphologique des hybrides expérimentaux entre Jaera (albifrons) albifrons et Jaera (albifrons) praehirsuta (Isopodes Asellotes). Arch. Zool. exp. gén., 110 : 435-452.

- Bocquet, C. et Veuille, M. 1973 : Le polymorphisme des variants sexuels des mâles chez Jaera (albifrons) ischiosetosa Forsman. Arch. Zool. exp. gén., 114 : 111-128.
- Boitard, M. 1978 : Application des méthodes d'analyses multidimensionnelles à l'étude de populations du complexe Jaera albifrons (Isopodes Asellotes). Thèse Univ. Paris VI.
- Brown, W.L. et Wilson, E.O. 1956 : Character displacement. Syst. Zool., 5 : 49-64.
- Canguilhem, G. 1977 : Idéologie et Rationalité dans l'Histoire des Sciences de la Vie. J. Vrin, Paris.
- Cariou, M.L. 1977 : Recherches sur le polymorphisme du complexe Jaera albifrons Leach (Crustacé Isopode). Thèse Univ. Paris VI, 76 pp.
- Carson, H.L. 1967 : Selection for parthenogenesis in Drosophila mercatorum. Genetics, 55 : 157-171.
- Carson, H.L. 1970 : Chromosome tracers of the origin of species. Science, 168 : 1414-1418.
- Chetverikov, S.S. 1926 : On certain features of the evolutionary process from the viewpoint of modern genetics. Proc. Amer. Phil. Soc. 105 : 167-95. (1961)
- Cléret, J.J. 1966 : Le rapport numérique des sexes dans quelques populations naturelles de Jaera albifrons Leach. Bull. Soc. Linn. Normandie. Sér. 10, 7 : 155-161.
- Cléret, J.J. 1968 : La pigmentation des Jaera albifrons Leach. I. Le polychromatisme lié à la nature du pigment. Arch. Zool. exp. gén., 109 : 339-402.
- Cléret, J.J. 1969 : La pigmentation des Jaera albifrons Leach. II. Le polychromatisme chromogranulaire. Arch. Zool. exp. gén., 110 : 31-82.
- Cléret, J.J. 1969 : La pigmentation des Jaera albifrons Leach. III. Le polychromatisme de dégénérescence du système pigmentaire. A. Etude phénotypique. Arch. Zool. exp. gén., 110 : 373-416.
- Cléret, J.J. 1969 : La pigmentation des Jaera albifrons Leach. III. Le polychromatisme de dégénérescence du système pigmentaire. B. Etude génétique. Arch. Zool. exp. gén., 110 : 563-593.
- Cléret, J.J. 1970 : La pigmentation des Jaera albifrons Leach. IV. Recherches complémentaires sur le polychromatisme structural. Arch. Zool. exp. gén., 111 : 93-137.



- Cléret, J.J. 1970 : La pigmentation des Jaera albifrons Leach. V. Equilibre du système pigmentaire et gènes responsables du polychromatisme. Arch. Zool. exp. gén., 111 : 447-493.
- Clutton Brock, T.H. et Harvey, P.H. 1977 : Primate ecology and social organisation. J. Zool. 183 : 1-39.
- Clutton Brock, T.H. et Harvey, P.H. 1978 : Mammals, resources and reproductive strategies. Nature, 273 : 191-195.
- Coineau, N. 1971 : Les Isopodes interstitiels : documents sur leur écologie et leur biologie. Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris (N.S., A) 64 : 1-170, pls. I-V.
- Coineau, N. et Renaud-Mornant, J. 1977 : Etude anatomique des Isopodes interstitiels. 2 : Morphologie fonctionnelle et évolution saisonnière de l'appareil génital femelle d'Angeliera phreaticola Chappuis et Delamare Deboutteville, 1952. Arch. Zool. exp. gén., 118 : 349-366.
- Daly, M. et Wilson, M. 1978 : Sex, Evolution and Behaviour. Duxbury Press, 1978.
- Darwin, C. 1859 : On the Origin of Species by Means of Natural Selection. Murray, London.
- Darwin, C. 1871 : The Descent of Man and Selection in Relation to Sex. 2 vol., Murray, London.
- Dawkins, R. 1978 : The Selfish Gene. Oxford University Press.
- Dawkins, R. and Carlisle, T.R. 1976 : Parental investment, male desertion and a fallacy. Nature, 262, 131.
- Dobzhansky, Th. 1951 : Genetics and the Origin of Species. Columbia Univ. Press, New York.
- Dollfus, A. 1889 : Description d'un Isopode fluviatile du genre Jaera provenant de l'île de Florès (Açores). Bull. Soc. Zool. Fr. 14 : 133-134.
- Downhower, J.F. 1976 : Darwin's finches and the evolution of sexual dimorphism in body size. Nature, 263 : 558-563.
- Drach, P. 1959 : Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. Ann. Inst. océanogr., Paris, 19 : 103-191.
- Drach, P. et Tchernigovtzeff, C. 1967 : Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux Crustacés. Vie et Milieu, 18, 3A : 595-609.

- Dufour, L. 1844 : Anatomie générale des Diptères. Ann. Sci. Nat., 1 : 244-264.
- Falconer, D.S. 1964 : Introduction to Quantitative Genetics. Oliver & Boyd.
- Faugères, A., Petit, C. et Thibout, E. 1971 : The components of sexual selection. Evolution, 25 : 265-275.
- Fisher, R.A. 1918 : The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 52 : 399-433.
- Fisher, R.A. 1930 : The genetical theory of natural selection. Clarendon Press.
- Foucault, M. 1976 : Histoire de la Sexualité. 1. La Volonté de Savoir. NRF, Gallimard, Paris.
- Forbes, A.T. 1974 : Osmotic and sodium regulation in Jaera albifrons Leach (Crustacea, Isopoda). Comp. Bioch. Physiol., 47A : 109-116.
- Forsman, B. 1944 : Beobachtungen über Jaera albifrons Leach an der schwedischen Westküste. Ark. f. Zool., 35A : 1-33.
- Forsman, B. 1949 : Weitere Studien über die Rassen von Jaera albifrons Leach. Zool. Bid. f. Upsala, 27 : 449-463.
- Gould, S.J. et Lewontin, R.C. 1979 : The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. Proc. Roy. Soc. London, 205 : 581-598.
- Grüneberg, H. 1952 : Genetical studies on the skeleton of the mouse. J. Genet., 51 : 95-114.
- Guillaumin, M. et Lefebvre, J. 1974 : Etude biométrique des populations de Pyrgus carlinae Rbr. et de Pyrgus cirsii Rbr. (Lepid. Hesperidae). II. Utilisation du  $D^2$  de Mahalanobis dans l'analyse et la classification des populations naturelles. Arch. Zool. exp. gén. 115 : 505-548.
- Haahtela, I. 1966 : Morphology, habitats and distribution of species of the Jaera albifrons group (Isopoda, Janiridae) in Finland. Annl. Zool. Fenn., 2 : 309-314.
- Hamilton, W.J. 1964 : The genetical theory of social behaviour I,II, J. Theor. Biol., 7 : 1-
- Hurley, D.E. 1956 : The New Zealand species of Iais (Crustacea Isopoda). Trans. R. Soc. N.Z., 83 : 715-719.

- Huxley, J.S. 1938 : The present standing of the theory of sexual selection in G.R. de Beer : "Evolution : essays on aspects of evolutionary biology presented to Professor G.S. Goodrich on his seventieth birthday. Clarendon Press.
- Hsü, K.J., Montadert, L., Bernoulli, D., Cita, M.B., Erickson, A., Garrison, R.E., Kidd, R.B., Mèlières, F., Müller, C. & Wright, R. 1977 : History of the Mediterranean salinity crisis. *Nature, Lond.*, 267 (5610) : 399-403.
- Jacquard, A. 1977 : Concepts en Génétique des Populations. Masson, Paris.
- Jazdzewsky, K. 1969 : Ecology and biology of species of the Jaera albifrons group (Isopoda Asellota) in the bay of Puck, Polish Baltic Sea. *Crustaceana*, 17 : 266-281.
- Jones, M.B. 1972a : Osmoregulation in the Jaera albifrons group of species (Isopoda, Asellota). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 52 (2) : 419-427.
- Jones, M.B. 1972b : The mouthparts of the members of the Jaera albifrons group of species (Crustacea, Isopoda). *Mar. Biol. Berlin*, 11 : 264-270.
- Jones, M.B. 1974 : Breeding biology and seasonal population changes of Jaera nordmanni nordica Lemerrier (Isopoda, Asellota). *J. Mar. Biol.*, 54 : 727-736.
- Jones, M.B. et Naylor, E. 1971 : Breeding and bionomics of the British members of the Jaera albifrons group of species (Isopoda, Asellota). *J. Zool. Lond.*, 165 (2) : 183-199.
- Kant, E. 1781 : Critique de la Raison Pure. P.U.F., Paris, 1968.
- Kaneshiro, K.Y. 1976 : Ethological isolation and phylogeny in the planitibia subgroup of Hawaiian drosophila. *Evolution*, 30 : 740-745.
- Karaman, S. 1953 : Über die Jaera-Arten Jugoslaviens. *Acta adriat.*, 5 : 1-20.
- Kesselyak, A. 1938 : Die Arten der Gattung Jaera Leach (Isopoda Asellota). *Zool. Jb. (Syst. Ökol. Geogr. Tiere)*, 71 : 219-252.
- King, J.C. 1980 : The genetics of Sociobiology in A. Montagu : "Sociobiology examined", Oxford University Press.
- Kittredge, J.S. et Takahashi, F.F. 1972 : The evolution of sex pheromone communication in the Arthropoda. *J. Theor. Biol.*, 35 : 467-471.
- Leach, W.E. 1814 (1813) Crustaceology. In : D. Brewster ed.. The Edinburgh Encyclopedia, 7 : 383-437 (W. Blackwood, Edinburgh).
- Leboeuf, B.J. 1972 : Sexual behaviour in the northern elephant seal Mirounga angustirostris. *Behaviour*, 41 : 1-26.

- Leboeuf, B.J. 1974 : Male-male competition and reproductive success in elephant seal. *American Zoologist*, 14 : 163-176.
- Lécher, P. 1964 : Recherches complémentaires sur le polytypisme de la super-espèce Jaera albifrons Leach (= Jaera marina Fabricius). III. Etude chromosomique de différentes populations de Jaera albifrons syei Bocquet. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 98 : 415-431.
- Lécher, P. 1967a : Cytogénétique de l'hybridation expérimentale et naturelle chez l'Isopode Jaera (albifrons) syei Bocquet. *Arch. Zool. exp. gén.*, 108 : 633-698.
- Lécher, P. 1967b : Cytogénétique du polymorphisme chromosomique robertsonien chez l'Isopode Jaera (albifrons) syei Bocquet. *Arch. Zool. exp. gén.*, 108 : 633-698.
- Lécher, P. 1968 : Polymorphisme chromosomique dans les populations baltes et scandinaves de l'Isopode Jaera (albifrons) syei Bocquet. *Arch. Zool. exp. gén.*, 109 : 211-227.
- Lécher, P. et Prunus, G. 1971 : Caryologie et taxinomie de Jaera (albifrons) (Crustacé Isopode), populations des côtes brétonnes. *Arch. Zool. exp. gén.*, 112 : 715-730.
- Lefebvre, J. 1976 : Introduction aux Analyses Statistiques Multidimensionnelles. Masson, Paris.
- Le Hir, J.C. 1967 : Redescription de Jaera hopeana Costa (Isopode, Asellote) Recherches sur ses rapports avec Sphaeroma serratum. Mémoire Fac. Sci. Univ. Paris, 33 pp.
- Lemerrier, A. 1958 : Sur l'existence d'un complexe Jaera nordmanni (Rathke) (Isopode, Asellote). C.r. hebdomadaire Séances Acad. Sci. Paris, 246 : 3687-3690.
- Lemerrier, A. 1960 : La super-espèce Jaera nordmanni (Rathke) (Isopodes, Asellotes, Janiridae). *Crustaceana*, 1 (1) : 9-27.
- Lemerrier, A. 1968 : Isopoda Asellota : Janiridae from the Azores. *Bolm. Mus. munic. Funchal*, 23 (99) : 30-31.
- Lerner, M. 1958 : The Genetic Basis of Selection. Willey & Sons, New York.
- Leutenegger, W. 1978 : Scaling of sexual dimorphism in body size and breeding system in primates. *Nature*, 272 : 610-611.
- Lewontin, R.C. 1967 : The principle of historicity in evolution. In : "Mathematical Challenges to the Neo-Darwinian Interpretation of Evolution". *Wistar Symp. Monogr. no. 5* pp 81-94.
- Lewontin, R.C. 1974 : The Genetic Basis of Evolutionary Change. Columbia University Press.

- Lewontin, R.C. 1980 : Theoretical population genetics in the evolutionary synthesis in E. Mayr et W.B. Provine : "Evolutionary Synthesis : Perspectives on the Unification of Biology". Harvard University Press.
- Lewontin, R.C., Kirk, D. et Crow, J. 1967 : Selective mating, assortative mating, and inbreeding : definitions and implications. Eugen. Quart., 15 : 141-143.
- Lewontin, R.C. and Kojima, K. 1960 : The evolutionary dynamics of complex polymorphisms. Evolution 14 : 458-72.
- Louis, J. et Lefebvre, J. 1971 : Les races d'abeilles (*A. mellifica* L.). I. Détermination par l'analyse canonique (étude préliminaire). Biom. Prax., XII, 1-4.
- Mac Murrich, J.P. 1895 : Embryology of the Isopod Crustacea. J. Morph., 11 : 63-146.
- Manning, J.T. 1975 : Male discrimination and investment in *Asellus aquaticus* (L.) and *A. americanus* Racovitza (Crustacea : Isopoda) Behaviour, 55 : 1-14.
- Margalef, R. 1952 : Une *Jaera* dans les eaux douces des Baléares, *Jaera balearica* nov. sp. (Isopoda Asellota). Hydrobiologia, 4 : 209-213.
- Maynard Smith, J. 1956 : Fertility, mating behaviour and sexual selection in *Drosophila subobscura*. J. genet. 54 : 261-279.
- Maynard Smith, J. 1964 : Group selection and kin selection. Nature, Lond. 201 : 1145-1147.
- Maynard Smith, J. 1966 : The Theory of Evolution. Penguin Books, 2nd Edt.
- Maynard Smith, J. 1974 : The theory of games and the evolution of animal conflicts. J. Theor. Biol., 47 : 209-221.
- Maynard Smith, J. 1978 : The Evolution of Sex : 222 pp. London : Cambridge University Press.
- Mayr, E. 1954 : Change of genetic environment and evolution. In J. Huxley, A.C. Hardy et E.B. Ford : "Evolution as a process". Allen & Unwin Edt. London.
- Mayr, E. 1963 : Animal Species and Evolution. Harvard University Press, Cambridge.
- Menzies, R.J. et Barnard, J.L. 1951 : The isopodan genus *Iais* (Crustacea) Bull. Sth. Calif. Acad. Sci., 50 (3) : 136-151, pls. I-IX.
- Monod, Th. 1925 : Tanaïdacés et Isopodes aquatiques de l'Afrique occidentale et septentrionale. Bull. Soc. Sci. nat. Maroc, 5 : 238-241.

- Monod, Th. 1972 : Sur la distribution de quelques Crustacés Malacostracés d'eau douce ou saumâtre. XVIIIe congrès international de Zoologie. Monte Carlo.
- Mordukhai-Boltovskoi, Ph. D. 1964 : Caspian fauna beyond the Caspian sea. Int. Revue ges. Hydrobiol., 49 : 139-176.
- Myers, P. 1978 : Sexual dimorphism in size in vespertilionid bats. Am. Nat. 112 : 701-711.
- Naylor, E. 1972 : British Marine Isopods. Keys and notes for the identification of the species. Synopses Br. Fauna, (N.S.) 86 (published for the Linnean Society of London by Academic Press, London/New York).
- Naylor, E. et Haahtela, I. 1966 : Habitat preference and interspersions of species within the superspecies Jaera albifrons Leach (Crustacea : Isopoda) J. anim. Ecol., 35 : 209-216.
- Naylor, E. et Haahtela, I. 1967 : Quantitative ecological distribution of the Jaera albifrons group of species in the Baltic. Ophelia, 4 : 19-27.
- Nei, M. 1975 : Molecular Populations Genetics and Evolution. Elsevier, New York.
- O'Donald, P. 1980 : Genetic Models of Sexual Selection. Cambridge University Press.
- Orians, G.H. 1969 : On the evolution of mating systems in birds and mammals. Am. Nat. 103 : 589-603.
- Parker, G.A. 1970 : The reproductive behaviour and the nature of sexual selection in Scatophaga stercoraria L. (Diptera : Scatophagidae). VII. The origin and evolution of the passive phase. Evolution, 24 : 774-788.
- Parker, G.A. 1974 : Courtship persistence and female-guarding as male time investment strategies. Behaviour, 48 : 157-184.
- Parker, G.A. 1979 : Sexual selection and Sexual conflict in "Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects" M. Blum and N. Blum Edt. Academic Press (New York, San Francisco, London, 1979).
- Parker, G.A., Baker, R.R. and Smith, V.G.F. 1972 : The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon. J. theoret. Biol. 36 : 529-553.
- Payant, V. 1981 : Modèles de spéciation au sein du complexe Jaera albifrons (Isopodes Asellotes) suggérés par les variations géographiques et le calcul des distances génétiques. Thèse Doctorat 3eme cycle. Université Paris VII Paris.

- Piaget, J. 1976 : "Le Comportement, Moteur de l'Evolution". N.R.F., Gallimard edt. Paris.
- Petit, C 1958 : Le déterminisme génétique et psycho-physiologique de la compétition sexuelle chez Drosophila melanogaster. Bull. Biol. Fr. Belg. XCII : 248-329.
- Petit, C., Bourgeron, P. et Mercot, H. 1980 : Multiple matings, effective population size and sexual selection in Drosophila melanogaster Heredity, 45 : 281-292.
- Provine, W.B. 1971 : The Origins of Theoretical Population Genetics. The University of Chicago Press (Chicago and London).
- Prud'homme Van Reine de Jager, H. 1966 : The distribution of the subspecies of Jaera albifrons Leach (Crustacea, Isopoda, Asellota) in the nederlands. Beaufortia, 164 : 1-4.
- Prunus, G. 1968 : Etude biométrique comparée de deux populations et de leurs hybrides expérimentaux chez l'Isopode Jaera (albifrons) syei Bocquet. Arch. Zool. exp. gén., 109 : 87-102.
- Prunus, G. 1968 : Etude systématique des populations chez l'Isopode Jaera (albifrons) albifrons Forsman. Arch. Zool. exp. gén., 109 : 87-102.
- Prunus, G. et Pantoustier, G. 1976 : Le genre Jaera Leach (Isopode Asellote) sur les côtes de Tunisie. Etude morphologique et écologique. Arch. Zool. exp. gén., 117 : 235-254.
- Ralls, K. 1976 : Mammals in which females are larger than males. Quarterly Review of Biology, 51 : 245-276.
- Ralls, K. 1977 : Sexual dimorphism in mammals : avian models and unanswered questions. Am. Nat. 111 : 917-938.
- Ridley, W.I., Watkins, N.D. et Mc Fartane, D. 1974 : The oceanic islands : Azores. In "The Ocean Basins and Margins" Plenum Pub. New York.
- Rotramel, G.L. 1975 : Observations on the commensal relations of Iais californica (Richardson, 1904) and Sphaeroma quoyanum H. Milne Edwards, 1840 (Isopoda). Crustaceana, 28 (3) : 247-256.
- Sars, G.O. 1897 : On some additional Crustacea from the Caspian sea. Ezheg. Zool. Muz., 2 (3) : 273-305, pls. XIII-XVI.
- Schmalzfuss, H. 1975 : Neues Isopoden Material aus Griechenland. Sber. Öst. Akad. Wiss., Math. naturw. Kl., (Abt. I) 184 (1-5) : 27-66.
- Selander, R.K. 1966 : Sexual dimorphism and differential niche utilization in birds. The Condor, 68 : 113-151.
- Sjöberg, B. 1970 : Population density, size, age, reproduction and micro-distribution in the Jaera albifrons group (Isopoda) Oikos, 21 : 241-247.

- Sket, B. 1969 : Über die Verbreitung einiger Malacostraca (Hadzia, Salentinella, Neogammarus, Jaera) langs der Jugoslawischen Adriaküste. Bull. Scient. Cons. Acad. RSF Yougosl., (A) 14 (5-6) : 147-148.
- Solignac, M. 1967 : Etude d'une forme nouvelle, paucahirsuta, de l'espèce Jaera (albifrons) praehirsuta (Isopodes Asellotes). Arch. Zool. exp. gén., 108 : 139-154.
- Solignac, M. 1969 : Distribution contiguë, sympatrie et hybridation naturelle chez la super-espèce Jaera albifrons Leach (Isopodes Asellotes). C.R. Acad. Sci., 268 : 1610-1612.
- Solignac, M. 1972 : Comparaison des comportements sexuels spécifiques dans la super-espèce Jaera albifrons (Isopodes Asellotes). C.R. Acad. Paris, 274 : 2236-2239.
- Solignac, M. 1978 : Nature, Déterminisme et Origine des mécanismes d'isolement dans le Complexe Jaera albifrons (Isopodes, Asellotes). Thèse Université Pierre et Marie Curie. Paris.
- Staiger, H. et Bocquet, C. 1954 : Cytological demonstration of female heterogamety in isopods. *Experientia*, 10 (2) : 64-66.
- Staiger, H. et Bocquet, C. 1956 : Les chromosomes de la super-espèce Jaera marina (F.) et de quelques autres Janiridae (Isopodes Asellotes) Bull. Biol., 90 (1) : 1-32.
- Steele, D.J. et Steele J. 1972 : The biology of Jaera spp. (Crustacea, Isopoda) in the north-western Atlantic. 1. Jaera ischiosetosa. Can. J. Zool., 50 : 205-211.
- Strouhal, H. 1942 : Vorläufige Mitteilung über die von M. Beier in Nordgriechenland gesammelten Asseln. Zool. Anz., 138 : 145-162.
- Sye, G.G. 1887 : Beiträge zur Anatomie und Histologie von Jaera marina. Inaug., Dissert. Univ. Kiel, 37 pp. 3 pl.
- Tchernigovtzeff, C. et Ragage Willigens, J. 1968 : Détermination des stades d'intermue chez sphaeroma serratum (Isopode Flabellifère). Arch. Zool. exp. gén., 109 : 305-318.
- Teissier, G. 1955 : Allométrie de taille et variabilité chez Maia squinado Arch. Zool. exp. gén., 92 : 221-264.
- Thom, R. 1974 : Modèles Mathématiques de la morphogénèse. U.G.E. 10/18 Paris.
- Trivers, R.L. 1972 : Parental investment and sexual selection. In B. Campbell (Ed.), "Sexual Selection and the Descent of Man". Aldine Chicago.



- Verner, J. et Wilson, M.F. 1969 : Mating systems, sexual dimorphism ; and the role of male North American passerine birds. Ornithological Monographs, 9 : 1-79.
- Veuille, M. 1976 : Biogeography of the Jaera albifrons superspecies (Isopoda, Asellota) on the Atlantic coast of Canada. J. Zool., 54 (8) : 1235-1244.
- Veuille, M. 1977 : Systématique et affinités continentales des Jaera (Isopodes, Asellotes) de l'Ile de Florès (Açores). Bull. Mus. Natl. Hist., 3ème sér., n° 415, Zool., 292 : 1327-1338.
- Veuille, M. 1978 : Biologie de la reproduction chez Jaera (Isopode, Asellotes). I. Structure et mode de fonctionnement de pièces copulatrices du mâle. Cah. Biol. Mar. 19, pp. 299-308.
- Veuille, M. 1978 : Biologie de la reproduction chez Jaera (Isopode, Asellotes). II. Evolution des organes reproducteurs femelles. Cah. Biol. Mar. 19, 385-395.
- Veuille, M. 1979 : L'évolution du genre Jaera et ses rapports avec l'histoire de la Méditerranée. Bijdragen tot de Dierkunde, 49 : 195-217.
- Veuille, M. 1980 : Sexual behaviour and evolution of sexual dimorphism in body size in Jaera (Isopoda Asellota). Biol. J. Linn. Soc., 13 : 89-100.
- Veuille, M. et Kocatas, A. 1979 : Les Jaera (Isopodes, Asellotes) des côtes de Turquie : Etude comparative et biogéographique. Vie Milieu. XXVII, XXIX, sér. AB : 597-611.
- Veuille, M. et Rouault, J. 1980 : Experimental evidence of sexual selection based on male body size in Jaera (Isopoda Aselotta). Experientia, 36: 549-550.
- Waddington, C.H. 1953 : Genetic assimilation of an acquired character. Evolution, 7 : 118-126.
- Waddington, C.H. 1957 : The Strategy of the Genes. Allen & Unwin, London.
- Waddington, C.H. 1975 : Mindless Societies. In A.L. Caplan "The Sociobiology Debate". Harper & Row, 1978.
- Wade, M.J. 1978 : A critical review of the models of group selection. Quart. Rev. Biol., 53 : 101-114.
- Wickler, W. 1971 : Les Lois Naturelles du Mariage. Flammarion, Paris.
- Wilbur, H.M., Rubinstein, D.I. et Fairchild, L. 1978 : Sexual selection in toads : the roles of female choice and male body size. Evolution, 32 : 264-270.

- Williams, G.C. 1966 : Adaptation and Natural Selection. Princeton University Press.
- Wilson, E.O., 1975 : Sociobiology, the New Synthesis. The Bellknap Press of Harvard University Press (Cambridge, London).
- Wright, S. 1931 : Evolution in mendelian populations. *Genetics* 16 : 97-159.
- Wright, S. 1934 : The results of crosses between inbred strains of guinea pigs differing in number of digits. *Genetics*, 19 : 537-51.
- Wright, S. 1970 : Random drift and the shifting balance theory of evolution. In "Mathematical Topics in Population Genetics", ed. K. Kojima. Berlin : Springer-Verlag.
- Wright, S. 1977 : Evolution and the Genetics of Populations. Volume 3. Experimental Results and Evolutionary Deductions. Chicago University Press.
- Wynne Edwards, V.C. 1962 : "Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour" Olivier and Boyd (Edinburgh).
- Zenkevitch, L.A. 1957 : Caspian and Aral Seas. In : J. W. Hedgpeth ed., Treatise on marine ecology and paleoecology. *Mem. Geol. Soc. Am.* 67 (1) : 891-916.